W+W Special Paper B-14-3

WIE SICHER SIND DEUTUNGEN IN DER PALÄANTHROPOLOGIE?

Australopithecus sediba und sein merkwürdiges Merkmalsmosaik

Michael Brandt



Oktober 2014



Bild: Zwei Teilskelette von *Australopithecus sediba* (Aus Berger et al. 2010)

INHALT

1.	Einleitung	3
2.	Becken und Fuß von Australopithecus sediba	, 4 4
	Fuß und oberes Sprunggelenk Hinweise auf bipede Fortbewegung	5
	Hinweise gegen bipede Fortbewegung Hinweise auf Kletteraktivitäten	8 9
3.	Kletteranpassungen an Schulter, Arm und Brustkorb von <i>Australopithecus sediba</i>	12
4.	Hypothetischer Gang von Australopithecus sediba	15
	Gehphasen des Menschen und bipeder Gang des Schimpansen	.15
	Hyperpronatorischer Gang von Australopithecus sediba	16
	Hyperpronatorische Skelettmerkmale	19
	Prognose über zukünftige Fußknochenfunde	20
	Pathologischer Gang des Menschen als Vorbild	20
	Hyperpronatorischer Gang ineffektiv	.21
	Vermuteter hyperpronatorischer Fuß gut zum Klettern	.21
5.	Anfragen an den postulierten hyperpronatorischen Gang von Australopithecus sediba	22
6.	"Ketzerische" Studien: Australopithecus auch vierfüßig	
	auf dem Erdboden	25
	Studien zur Quadrupedie von Australopithecus	25
	Anfragen an Studien zur Bipedie von Australopithecus	26
7.	Wie sicher sind funktionelle Interpretationen	
	in der Palaanthropologie?	29
	Australopithecus sediba mit widersprechendem Merkmalsmix	29
	Becken und Fuß im Widerspruch	29
	Kompleye Kinematik des Eußes heim bineden Gehen	30
	Rückschlüsse von Eußknochen auf hinede Forthewegung problematisch	30
	Becken und oberer Teil des Oberschenkels von Australonithecus und	51
	<i>Homo</i> – Unterschiede durch Fortbewegung oder gynäkologisch bedingt?	33
	Zweifel an der Existenz von Australopithecus sediba	34
8.	Australopithecus sediba im Evolutions- und Schöpfungsmodell	35
Lit	eratur	36

Wie sicher sind Deutungen in der Paläanthropologie?

Australopithecus sediba und sein merkwürdiges Merkmalsmosaik

Michael Brandt

1. Einleitung

2008 entdeckten Forscher um Lee BERGER und Peter SCHMID zwei Teilskelette in Malapa, Südafrika. Diese weisen neben zahlreichen *Australopithecus*-Merkmalen auch einige menschenähnliche Merkmale auf, die bislang von keinem anderen Australopithecinen bekannt waren (Abb. 1). Die Wissenschaftler etablierten deshalb die neue Art *Australopithecus sediba* (BERGER et al. 2010). Seitdem konnten weitere Knochenüberreste dieses neuen Homininen* geborgen werden.

Die Australopithecinen werden im evolutionären Stammbaum als "Vormenschen" oder "Affenmenschen" gedeutet, d.h. als Wesen, die nicht mehr Großaffen und noch nicht Menschen waren. Nach den Entdeckern ist der bemerkenswerteste Umstand an *Australopithecus sediba*, dass die neue Art von allen Australopithecinen die größte Ähnlichkeit zum Menschen (*Homo*) aufweist. Die *Homo*-ähnlichen Merkmale, die nur bei diesen Australopithecinen vorkommen, finden sich im Bereich des Schädels, der Zähne und des Beckens. *Australopithecus sediba* ist aber noch aus anderen Gründen ein sehr interessantes Fossil.

Nach dem ersten Fundbericht (BERGER et al. 2010) wurde 2011 eine Artikelserie publiziert, in der die Hand, das Becken und der Fuß einschließlich des oberen Sprunggelenkes ausführlicher und erstmalig ein Schädelinnenausguss (Endocast) dieses frühen Homininen dargestellt und diskutiert wurden (CARLSON et al. 2011, KIBII et al. 2011, KIVELL et al. 2011, ZIPFEL et al. 2011). Diese Arbeiten weisen nach, dass Australopithecus sediba einen ausgeprägten Merkmalsmix besitzt, der über das Merkmalsmosaik aller anderen Australopithecinen hinausgeht. Sie zeigen aber auch, dass Australopithecus sediba über Merkmale verfügt, die nach bisherigen Deutungen einfach nicht "zusammenpassen". So besitzt Australopithecus sediba ein Becken mit einigen mehr menschenähnlichen Merkmalen (z.B. nach innen gekrümmte Beckenschaufeln, intermediär zwischen Homo und den anderen Australopithecinen). Der relativen Menschenähnlichkeit des Beckens steht aber eine ausgeprägt großaffenähnliche Architektur des Fußes gegenüber. Der Fuß von *Australopithecus sediba* besitzt zahlreiche Merkmale, die auf eine gute Kletterfähigkeit, jedoch auf eine schlechte Übertragung von Kräften auf den Boden schließen lassen, wie sie beim zweibeinigen Gehen entstehen. Die Beckenmerkmale können zwar als evolutionäre Veränderung in Richtung Mensch gedeutet werden, die Fußstruktur überrascht jedoch, denn diese passt gar nicht zum "fortschrittlichen" Becken.

2013 erschien eine weitere Publikationsserie über *Australopithecus sediba*. Zu den neuen Arbeiten gehören u.a. eine gegenüber der Erstbeschreibung (BERGER et al. 2010) ausführlichere Darstellung des Schultergürtels und der oberen Gliedmaßen (CHURCHILL et al. 2013), eine erstmalige Analyse des Brustkorbes (SCHMID et al. 2013) und der Wirbelsäule (WILLIAMS et al. 2013) Abb. 1 Zwei Teilskelette von Australopithecus sediba (MH1 jugendliches Individuum und MH2 erwachsenes Individuum) in etwa anatomisch regelrechter Position. Der rechte obere Teil des Schienbeines von MH1 wurde auf der Grundlage eines natürlichen Abgusses der oberen Metaphyse rekonstruiert. (Aus BERGER et al. 2010)



sowie eine detailliert ausgearbeitete Darstellung einer hypothetischen, recht merkwürdigen hyperpronatorischen zweibeinigen Fortbewegung (DESILVA et al. 2013). In Anbetracht der zahlreichen großaffenähnlichen Fußmerkmale (ZIPFEL et al. 2011, DESILVA et al. 2012) war es überraschend, dass DESILVA et al. (2013) die von BERGER et al. (2010) in der Erstpublikation aufgestellte Behauptung wiederholten, *Australopithecus sediba* habe sich habituell*, d. h. gewohnheitsmäßig auf zwei Beinen auf dem Erdboden fortbewegt.

BERGER et al. (2010) messen ihrem neuen Fund eine große Bedeutung bei der Frage nach der Entstehung unserer eigenen Gattung *Homo* bei. Ist *Australopithecus sediba* tatsächlich ein Meilenstein bei dem Versuch der evolutionären Deutung unserer Herkunft oder wirft die neue Art in diesem Denkrahmen nur mehr Fragen und Probleme auf? Konkret stellt sich die Frage, ob der Merkmalskomplex von *Australopithecus sediba* in einem evolutionären Stammbaum plausibel gedeutet werden kann oder ob nicht das Grundtypkonzept der Schöpfungslehre dafür besser geeignet ist.

In der folgenden Übersichtsarbeit werden das Körperstamm- und das Extremitätenskelett von *Australopithecus sediba* im Rahmen der Fortbewegung ausführlich dargestellt und diskutiert. Die Argumentation erfolgt nach gängiger Methodik in der Paläanthropologie, wobei bestimmte Knochenmerkmale als spezielle Fortbewegungsanpassungen gedeutet werden. 2014 überraschten Ella BEEN und Yoel RAK die Paläanthropologengemeinschaft mit der Behauptung, dass *Australopithecus sediba* gar nicht existiert habe; die Knochenüberreste dieses neuen Australopithecinen stammten in Wahrheit von zwei verschiedenen Gattungen – *Homo* und *Australopithecus*.Wichtige bisherige Schlussfolgerungen könnten sich damit als hinfällig erweisen.

Die Diskussionen um Australopithecus sediba und neue Forschungsergebnisse bei lebenden Primaten provozieren die Frage nach der Sicherheit von paläanthropologischen Deutungen. Sie betrifft insbesondere funktionelle Schlüsse anhand von Knochenmerkmalen. Des Weiteren stellt sich diese Frage auch angesichts der Tatsache, dass bei der Suche nach der Herkunft des Menschen die im Mittelpunkt stehenden frühen fossilen nichtmenschlichen Homininen* ("Vormenschen") ausgestorbene Lebewesen mit einem Merkmalsmix sind, für die es heute keine Analogie gibt. Auf diese Probleme wird in dieser Arbeit eingegangen. Es werden auch "ketzerische" Studien vorgestellt, nach denen zum Fortbewegungsrepertoire der Australopithecinen eine vierfüßige Fortbewegungsweise auf dem Erdboden gehörte. Abschließend wird die Stellung von Australopithecus sediba im Evolutions- und Schöpfungsmodell behandelt.

Im Folgenden werden zunächst Merkmale des Beckens und die dazu völlig unerwarteten Merkmale des Fußes von *Australopithecus sediba* dargestellt.

2. Becken und Fuß von Australopithecus sediba

Becken

Das Becken von *Australopithecus sediba* weist zahlreiche Merkmale auf, wie sie typisch auch bei den anderen Australopithecinen vorkommen. Dazu gehören eine kleine Gelenkfläche für das Darmbein-Kreuzbein-Gelenk und eine kleine Gelenkpfanne für das Hüftgelenk, eine deutliche Abwinkelung zwischen dem Ursprungsgebiet der rückseitigen Oberschenkelmuskulatur (Oberschenkelbeuger) und dem großen Adduktormuskel (Zuzieher des Oberschenkels) auf dem Sitzbeinhöcker, eine vorn lokalisierte, undeutlich abgrenzbare Darmbeinknochenstrebe und ein langes Schambein. Der Becken-Merkmalskomplex von *Australopithecus sediba* ist in Kasten 1 aufgelistet (KIBII et al. 2011).

Das Becken von *Australopithecus sediba* weist aber auch *Homo*-ähnliche oder intermediär zwischen dem Menschen und den Australopithecinen stehende Merkmale auf. Zu diesen Merkmalen gehören eine stärkere Verstrebung (siehe aber REED & CHURCHILL 2012 und Übersicht bei BRANDT 1995) und eine vergrößerte hintere Region des Darmbeines, ein verringerter Abstand zwischen dem Kreuzbein-Darmbein-Gelenk und dem Hüftgelenk, eine schmale Furche zwischen Sitzbeinhöcker und Hüftgelenkspfanne (Abb. 2) und mehr vertikal ausgerichtete Beckenschaufeln (Abb. 3).

Die "fortschrittlichen" Homo-ähnlichen bzw. intermediären Merkmale von Australopithecus sediba kann man als vorteilhaft für eine bipede* (zweibeinige) Fortbewegung deuten (Kasten 1). Australopithecus sediba verfügt auch über ein Stärkenverhältnis zwischen Oberarmknochenschaft und Oberschenkelknochenschaft, das auf eine menschenähnlichere Lastverteilung der Extremitäten als bei Australopithecus ("Homo") habilis (OH 62) schließen lässt (BERGER et al. 2010) und damit auf eine bessere bipede Fortbewegung gegenüber letzterem hindeutet.

Allein aus den Beckenmerkmalen könnte man darauf schließen, dass Australopithecus sediba



Abb. 2 Beckenknochen früher Homininen in der Ansicht von außen. Alle Beckenknochen sind so ausgerichtet, dass die Darmbeinschaufeln in der Abbildungsebene (Ebene der Fotografie) liegen. *Australopithecus sediba* (MH1, zusammengesetzt) besitzt einige menschenähnliche bzw. intermediär zwischen *Australopithecus* und *Homo* stehende Merkmale. Dazu gehören (1) ein verringerter Abstand zwischen Kreuzbein-Darmbein-Gelenk (gelbe Fläche) und Hüftgelenk (Kreisfläche), (2) ein vergrößertes Gebiet des Darmbeines hinter der Gelenkfläche für das Kreuzbein (blaue Pfeile), (3) eine gut entwickelte Knochenstrebe zwischen der Hüftgelenkspfanne und dem Darmbeinkamm (grüne Pfeile) und zwischen der Hüftgelenkspfanne und dem Kreuzbein und (4) eine enge Rinne zwischen dem Sitzbeinhöcker und der Hüftgelenkspfanne (gelbe Pfeile). (Aus BERGER et al. 2010). Nach REED & CHURCHILL (2012) ist (3) bei *Australopithecus sediba* nicht stärker als bei den anderen Australopithecinen entwickelt.

von allen Australopithecinen am besten an eine bipede Fortbewegung angepasst war, wenn auch nicht so gut wie *Homo erectus* (darauf weisen insbesondere die kleinen Kreuzbein-Darmbein-Gelenke und Hüftgelenke hin). Aber solch einer Konsequenz widersprechen die überraschenden Fußmerkmale.

Fuß und oberes Sprunggelenk

Das Gelenk zwischen dem Schienbein und dem Sprungbein (oberes Sprunggelenk) weist eine überwiegend menschenähnliche Struktur auf. Dagegen sind die Fußknochen von *Australopithecus sediba* überwiegend großaffenähnlich strukturiert. In Kasten 1 sind Merkmale des oberen Sprunggelenkes und der Fußknochen zusammengestellt. Welche Folgerungen können von diesen Knochen für die Fortbewegung von *Australopithecus sediba* abgeleitet werden?

Mehrere Merkmale des Unterschenkels und des Fußes von *Australopithecus sediba* werden von ZIPFEL et al. (2011) im Zusammenhang mit einer bipeden Fortbewegung gedeutet. Andere Merkmale sprechen aber gegen eine Zweibeinigkeit und für ausgeprägtes Klettern.

Hinweise auf bipede Fortbewegung

Die Gelenkfläche des Schienbeines für das Sprungbein ist senkrecht zur langen Schienbein-Schaftachse ausgerichtet. Diese Ausrichtung wird



Abb. 3 Das Becken von Australopithecinen (MH2 gespiegelt) in der Ansicht von unten vorn (obere Reihe) und oben vorn (untere Reihe). Die Beckenschaufeln von Australopithecus africanus und Australopithecus afarensis (hier nicht dargestellt) erstrecken sich mehr zur Seite als bei Australopithecus sediba, dessen Beckenschaufeln mehr vertikal (intermediär zwischen Australopithecus und Homo) ausgerichtet sind. (Aus KIBII et al. 2011, Beschriftung ergänzt)

Kasten 1: Becken und Fuß von Australopithecus sediba

Merkmale des Beckens von Australopithecus sediba nach KIBII et al. (2011)

Zum Beckenskelettmaterial von Australopithecus sediba gehören die Hüftknochen der beiden Teilskelette MH1 und MH2 und das Kreuzbein von MH2, die aber nur fragmentarisch erhalten sind. Um die Beckenstruktur insgesamt beurteilen zu können, waren deshalb Rekonstruktionen erforderlich.

Zu MH1 gehören vier Hüftfragmente, der anteroinferiore Teil des rechten Os ilium, der posteroinferiore Teil des rechten Os ilium, der posteriore Teil des linken Os ilium und der größte Teil des rechten Os ischium. Die proximale Epiphysenplatte des rechten Femurs wurde zur Rekonstruktion der Acetabulumgröße benutzt.

Zu MH2 gehören ein weitestgehend vollständiges rechtes Os ilium (von dem der vordere Teil der iliacalen Schaufel fehlt), ein komplettes rechtes Os pubis und der Symphysenteil des linken Os pubis. Zusätzlich wurde der rechte Femurkopf zur Rekonstruktion der Acetabulumgröße benutzt (Abb. 1-3).

Australopithecus-ähnliche Merkmale

- Großer Abstand zwischen den Hüftgelenkspfannen
- Vorn gelegene undeutliche Darmbeinknochenstrebe
- Kleine Fläche für das Darmbein-Kreuzbein-Gelenk (Facies auricularis) und für das Hüftgelenk (Acetabulum)
- Deutliche Abwinklung zwischen der Ursprungsfläche der ischiocruralen Muskeln (M. biceps brachii, M. semimembranosus, M. semitendinosus) und des M. adductor magnus auf dem Tuberculum ossis pubis
- Schwach entwickelte iliopubische Eminenz
- Langes Os pubis
- Nach medial lokalisiertes Tuberculum pubicum (Höcker für den Ansatz des Leistenbandes)
- Mediolateral breite Kreuzbeinflügel im Verhältnis zum Kreuzbeinzentrum
- Kleine dorsale sakrale intermediäre Fossa (Ansatzgebiet für die sakroiliakalen Bänder)
- Nicht runzeliger und nicht prominenter inferiorer Rand der lateralen Crista des Os sacrum

Intermediäre Merkmale zwischen den Australopithecinen und *Homo*

- Stärkere sagittale (mehr vertikale) Ausrichtung der Darmbeinschaufeln
- S-förmige Krümmung des Darmbeinkammes (mit einer stark entwickelten Grube für den M. iliacus und M. gluteus medius) und einer nach medial gekrümmten Spina iliaca anterior superior
- Stärkere Verstrebung des Darmbeinkörpers (vergrößerte acetabulo-cristale

Knochenstrebe). Dagegen ist nach REED & CHURCHILL (2012) die acetabulo-cristale Knochenstrebe bei *Au. sediba* nicht stärker als bei den anderen Australopithecinen ausgebildet.

• Hervortretendes und runzeliges Ansatzgebiet des Ligamentum iliofemorale

Homo-ähnliche Merkmale

- Verringerter Abstand zwischen Kreuzbein-Darmbein-Gelenk und Hüftgelenk
- Erweiterung des hinteren Abschnittes des Darmbeines (retroaurikuläres Gebiet)
- Deutlich hervortretende Tuberositas am Darmbein
- S-förmige vordere Crista iliaca
- Riff-ähnlicher Ansatz des reflektierten Kopfes des M. rectus femoris
- Kurzes Os pubis und enger Sulcus tuberoacetabulare
- Nach außen gewendete Tuberositas ossis ischii
- Mehr nach oben positionierter Ramus superior ossis pubis
- Superiorinferior elongierte Fascies symphysealis; eine weniger ovoide, mehr rechtwinklige Symphyse
- Verstärkte Krümmung des Os sacrum in der Sagittalebene
- Vergrößerter transversaler Fortsatz (dorsales alares Tuberkulum oder "oberer lateraler Winkel") auf dem ersten Kreuzbeinwirbel
- Die aurikulare Gelenkfläche auf dem Kreuzbein erstreckt sich bis auf den dritten Kreuzbeinwirbel
- Vergrößerter lumbosakraler Winkel
- Vergrößerung des anteroposterioren Durchmessers des Beckeneinganges (weniger breite und mehr gynäkoide Beckeneingangsform)

Homo-ähnliche und intermediär zwischen Australopithecus und Homo stehende Merkmale des Beckens von Australopithecus sediba und funktionelle Konsequenzen (erste vier Auflistungen nach BERGER et al. 2010).

- Die Verringerung des sakroacetabulären gewichtstragenden Lastarmes (verringerter Abstand zwischen Kreuzbein-Darmbein-Gelenk und Hüftgelenk) und eine verstärkte acetabulo-cristale Knochenstrebe widerspiegeln einen besseren Hüftstreckmechanismus.
- Die Vergrößerung des Ansatzes des Ligamentum iliofemorale widerspiegelt eine Gewichtsübertragung hinter dem Rotationszentrum des Hüftgelenkes wie sie beim zweibeinig gehenden Menschen auftritt.
- Die verstärkte acetabulo-cristale Knochenstrebe weist auf ein Belastungsmuster mit stärker wirkenden Abduktionskräften, wie sie beim zweibeinigen

Gang des Menschen mit alternierender Beckenneigung auftreten, hin. Dagegen ist nach REED & CHURCHILL (2012) die funktionelle Bedeutung dieser Knochenstrebe offen, denn die Dicke der acetabulocristalen Knochenstrebe unterscheidet sich signifikant zwischen dem frühen und dem modernen *Homo*. Weder stärkere Abduktionskräfte noch die mehr mediale Krümmung der Beckenschaufeln können nach diesen Autoren die Verdickung der acetabulo-cristalen Knochenstrebe verursachen (siehe auch Übersicht verschiedener Autorenmeinungen zu dieser Struktur bei BRANDT 1995).

- Die Verringerung des Abstandes zwischen dem Acetabulum und der Tuberositas ossis ischii widerspiegelt eine Reduktion des Hebelarmes der ischiocruralen Muskeln (M. biceps femoris, M. semimembranosus, M. semitendinosus).
- Die mehr vertikal ausgerichteten Bekkenschaufeln führten zu einer mehr seitlichen Positionierung des M. glutaeus medius und minimus, die damit im Vergleich zu den anderen Australopithecinen und Großaffen besser als Hüftabduktoren wie beim Menschen wirken können.

Merkmale des oberen Sprunggelenkes und Fußes von *Australopithecus sediba* (nach ZIPFEL et al. 2011 und DESILVA et al. 2012)

Zu den fossilen Knochen des Fußes und des oberen Sprunggelenkes von *Australopithecus sediba* gehören zwei distale Tibiae, eine distale Fibula, ein Talus, ein Calcaneus, ein Naviculare, ein Cuneiforme laterale, Bruchstücke von verschiedenen Mittelfußknochen und ein Endzehenglied (DESILVA et al. 2012).

Tibia

- Der die Gelenkfläche tragende Knochen der distalen Tibia erstreckt sich deutlich nach posterior und lateral wie bei Homininen.
- In der sagittalen Ebene stellt sich der hintere Rand des Oberdaches der distalen Tibiagelenkfläche (Plafond) mehr posterior gegenüber dem vorderen Rand dar (Abb. 4).
- Die Metaphyse (Abb. 5) ist anteroposterior in Relation zur anteroposterioren Gelenkfläche erweitert wie bei den Homininen.
- In der coronalen Ebene ist die distale Tibiagelenkfläche (Plafond) senkrecht zur langen Tibia-Schaftachse wie beim modernen Menschen und anderen fossilen Homininen ausgerichtet (Abb. 6).
- Die Gelenkfläche für den Talus ist von lateral gesehen stark gekrümmt (Abb. 4) und von distal gesehen leicht keilförmig. Bei den Großaffen ist diese Gelenkfläche oft flach und trapezoid geformt (Abb.7).

• Der Malleolus medialis ist extrem robust und damit unähnlich dem mehr grazilen Malleolus medialis des modernen Menschen und der anderen fossilen Homininen (Abb. 4, 5, 7).

Talus

- Der Talus besitzt eine menschenähnlich mäßig keilförmige Trochlea. Die nahezu gleiche mediale und laterale Höhe der Trochlea erinnert an die Verhältnisse beim Menschen.
- Der Corpus trochlearis ist mediolateral nicht eingekerbt wie beim modernen Menschen und Australopithecus afarensis. Viele andere fossile Homininen einschließlich Australopithecus ("Homo") habilis (OH 8) besitzen dagegen einen tief eingekerbten Talus.
- Der Halstorsionswinkel und der Kopftorsionswinkel des Talus sind großaffenähnlich.
- Kopf und Hals des Talus sind nach plantar abgewinkelt (Abb. 8).
- Der Taluskopf ist disproportional groß im Verhältnis zum Taluskörper wie bei den Großaffen und unähnlich den Verhältnissen beim modernen Menschen und den meisten fossilen Homininen (Abb. 11).

Calcaneus

 Der Tuber des Calcaneus ist nach superodistal abgewinkelt und weist eine glatte Oberfläche für eine retrocalcaneale Bursa (Schleimbeutel) wie beim Menschen auf. Es existieren auch Hinweise auf Sharpey-Fasern (Knochenfasern) für den Ansatz der Achillessehne wie beim Menschen.

- Es existiert kein Processus plantaris lateralis. Dort wo beim Menschen und Australopithecus afarensis der Processus plantaris lateralis lokalisiert ist, befindet sich bei Australopithecus sediba eine tiefe Konkavität ähnlich wie beim Gorilla. An Stelle eines Processus plantaris lateralis findet sich an der Außenseite des Calcaneus ein deutlich höher gelegener Knochenfortsatz (Processus plantaris lateralis nach Zipfel et al. 2011) zusammen mit einer großaffenähnlich nahezu horizontal ausgerichteten retrotrochlearen Eminenz. Diese Erhebung verbindet den Processus plantaris lateralis mit der Trochlea peronealis (Abb. 9).
- Eine starke Einkerbung auf der Plantarfläche des Calcaneus bildet einen schnabelähnlich konfigurierten Processus plantaris medialis.
- Der Tuber des Calcaneus ist großaffenähnlich graziler als beim modernen Menschen und *Australopithecus afarensis* ausgebildet (Abb. 9).
- Der Tuber des Calcaneus in Beziehung zur Längsachse ist nach innen geneigt.
- Die Trochlea peronealis (Knochenrolle auf der Außenseite) ist robust. Beim Menschen ist die Trochlea peronealis dagegen schwach entwickelt. Der Schimpanse (Pan paniscus) und Australopithecus

afarensis besitzen eine stark entwickelte Trochlea peronealis (Stern & Susman 1983) (Abb. 9).

- Die talare Gelenkfläche ist stark konvex ausgebildet ähnlich wie bei den afrikanischen Großaffen. Die talare Gelenkfläche von Australopithecus sediba unterscheidet sich damit deutlich von der flachen talaren Gelenkfläche des modernen Menschen und anderer fossiler Homininen.
- Die cuboidale Gelenkfläche ist nach plantar geneigt wie beim modernen Menschen (Abb. 9).
- Obwohl postmortale Erosion eine definitive Beurteilung der calcaneocuboidalen Gelenkmorphologie unmöglich macht, weist der erhaltene Teil auf ein mobileres Gelenk als beim Menschen hin.
- Auf der Plantarfläche des Calcaneus befindet sich ein Tuberkel für den Ansatz des Ligamentum plantare longum. Solch ein Tuberkel findet sich nicht bei den afrikanischen Großaffen (Abb. 10).

Os cuneiforme laterale

• Das Os cuneiforme laterale ist proximodistal kurz. Bei anderen Australopithecinen und dem Menschen ist dieser Knochen dagegen lang.

Os metatarsale IV

• Die Basis des Os metatarsale IV ist leicht konvex (Abb. 12). Beim Menschen und bei den anderen fossilen Homininen ist dies nicht der Fall (ZIPFEL et al .2009).



STUDIUM INTEGRALE SPECIAL PAPER | 7

Abb. 5 Die untere Metaphyse des Schienbeines in der Ansicht von vorn und außen. (Nach ZIPFEL et al. 2011, Beschriftung ergänzt)



als Hinweis auf eine Stellung des Knies über dem Fuß wie beim Menschen und bei frühen fossilen Homininen gedeutet (ZIPFEL et al. 2011).

Weiterhin werden die tiefe Einkerbung und die leichte Keilform der Schienbein-Gelenkfläche für das Sprungbein und eine erweiterte Metaphyse* als bipede Anpassungen interpretiert (ZIPFEL et al. 2011; Abb. 4–7).

Der abgewinkelte Fersenhöcker, die glatte Oberfläche am hinteren Rand der Ferse, die auf einen dort gelegenen Schleimbeutel hinweist, und Knochenfasern für den Ansatz der Achillessehne sind nach ZIPFEL et al. (2011) Hinweise auf einen menschenähnlichen Ansatz der Achillessehne. Allerdings weisen ZIPFEL et al. (2011) darauf hin, dass diese Merkmale nach eigenen Untersuchungen auch bei wenigen Gorillas nachweisbar sind und die Länge der Achillessehne nicht allein von der äußeren Fersenbeinmorphologie bestimmt werden kann.

Nur beim Menschen, nicht aber bei den Affen existiert nach konventioneller Lehrmeinung ein Längsfußgewölbe (siehe aber Kapitel 7). ZIPFEL et al. (2011) schließen auf diese Wölbung bei *Australopithecus sediba* von folgenden Merkmalen: Der hintere Rand der Schienbein-Gelenkfläche liegt gegenüber dem vorderen Rand tiefer (Abb. 4), Kopf und Hals des Sprungbeines (Abb. 8) und die Gelenkfläche für das Würfelbein auf dem Fersenbein (Abb. 9) sind zur Fußsohle hin abgewinkelt. Außerdem weise ein kleiner Höcker auf der Unterfläche des Fersenbeines auf den Ansatz eines langen Sohlenbandes hin (Abb. 10). Dieses Band ist Teil der Weichteilstrukturen des Fußgewölbes. Es stabilisiert den *midfoot.*¹

In Anbetracht dieser Anzahl "fortschrittlicher" Merkmale sind die vielen großaffenähnlichen Anpassungen am Fuß und Innenknöchel von *Australopithecus sediba* mit deutlichem Hinweis auf eine differente Kraftübertragung und höhere Mobilität gegenüber dem Menschen und anderen fossilen Homininen völlig unerwartet. Denn diese Merkmale sprechen gegen eine gute bipede Fortbewegung und für ausgeprägte Kletteraktivitäten.

Hinweise gegen bipede Fortbewegung

Das Fehlen eines gewichtstragenden Processus plantaris lateralis (Knochenfortsatz auf dem Fersenbein unten außen) bei *Australopithecus sediba* hat nach ZIPFEL et al. (2011) eine große funktionelle Bedeutung. Die auf dem Boden sich fortbewegenden Großaffen haben mit einem schnabelähnlichen Knochenfortsatz auf dem Fersenbein unten innen (Processus plantaris medialis) beim Aufsetzen der Ferse Kontakt mit dem Boden. Die vierfüßigen Großaffen können





¹ In der englischsprachigen Literatur wird der Fuß in forefoot, midfoot und hindfoot (rearfoot) unterteilt. Der midfoot wird auch als midtarsale Region bezeichnet. Zu den midtarsalen Knochen (midfoot) gehören die vorderen Fußwurzelknochen Os naviculare, Os cuboideum und Os cuneiforme mediale, Os cuneiforme intermedium und Os cuneiforme laterale. Zum hindfoot gehören die hinteren Fußwurzelknochen Calcaneus und Talus. Zum forefoot gehören die Ossa metatarsalia und die Phalangen. In der deutschsprachigen Literatur wird der Fuß in Fußwurzel, Mittelfuß und Zehen unterteilt. Die Zehen werden auch als Vorfuß bezeichnet. Die Fußwurzel entspricht dem hindfoot und midfoot und der Mittelfuß und Vorfuß dem forefoot in der englischsprachigen Literatur. Der Mittelfuß entspricht aber nicht dem midfoot in der englischsprachigen Literatur, da er von den Ossa metatarsalia und nicht wie der midfoot von den vorderen Fußwurzelknochen gebildet wird. Für den Mittelfuß gibt es keinen englischen Begriff. Bei Australopithecus sediba fehlen wie bei den sich vierfüßig auf dem Erdboden fortbewegendenden Großaffen körpergewichtstragende Strukturen am Fersenbein für das zweibeinige Gehen. Die naheliegende Hypothese einer vierfüßigen terrestrischen* Fortbewegung von Australopithecus sediba wird nicht diskutiert.

den fehlenden Kontakt eines gewichtstragenden Processus plantaris lateralis jedoch dadurch ausgleichen, dass sie ihre Körpermasse über mehrere Kontaktpunkte (Extremitäten) auf den Boden übertragen und so die Belastung auf einer Extremität während des Gehzyklus reduzieren. *Australopithecus sediba* ist nach ZIPFEL et al. (2011) ein Bipede. Weil aber der Processus plantaris lateralis mit seiner gewichtstragenden Funktion fehlt, konzentrieren sich die Bodenreaktionskräfte, die beim Fersenauftritt entstehen, auf den Processus plantaris medialis. Die kinematische* Konsequenz ist eine stärkere Belastung der Ferse; dagegen spricht aber die Anatomie des Fersenbeines (kleiner Fersenhöcker mit Abschrägung unten außen und fehlender Processus plantaris lateralis). Nach ZIPFEL et al. (2011) ist es folglich unklar, wie Australopithecus sediba sich biped fortbewegte, ohne die Ferse sehr stark zu belasten. Die naheliegende Hypothese, dass Australopithecus sediba sich vielleicht auch auf allen Vieren fortbewegt haben könnte, diskutieren die Autoren nicht.

Hinweise auf Kletteraktivitäten

Beim vertikalen Klettern ist der Fuß der Großaffen durch Inversion (Einwärtsdrehung) und deutliche Beugung fußrückenwärts innen stark



Abb. 7 Das Oberdach (Plafond) der Gelenkfläche für das Sprungbein auf dem Schienbein vom Schimpansen, modernen Menschen und von fossilen Homininen in der Ansicht von unten (StW 358 gespiegelt). Beim Schimpansen ist diese Gelenkfläche oft trapezförmig ausgebildet. Beim Menschen und den fossilen Homininen stellt sie sich dagegen mehr rechteckig/quadratisch dar. Der Innenknöchel von Australopithecus sediba ist extrem robust und damit unähnlich dem mehr grazilen Innenknöchel der anderen fossilen Homininen und des Menschen. (Aus ZIPFEL et al. 2011, Beschriftung ergänzt)

belastet. Der extrem robuste Innenknöchel des Schienbeines von *Australopithecus sediba* (Abb. 4, 5, 7) ist ein Korrelat für eine hohe



Abb. 8 Das Sprungbein vom modernen Menschen, Schimpansen und von fossilen Homininen in der Ansicht von außen. Einige Sprungbeine von fossilen Homininen sind gespiegelt. Jedes Sprungbein ist so ausgerichtet, dass eine gerade horizontale Linie durch den hintersten und vordersten Punkt der Sprungbeinrolle verläuft. Beim Schimpansen und modernen Menschen ist sie eingezeichnet. Die Sprungbeine sind in der Größe so dargestellt, dass diese Linie gleich lang ist. In Beziehung zu dieser Linie ist der Kopf und der Hals des Sprungbeines bei den meisten modernen Menschen, Homo erectus, Australopithecus ("Homo") habilis und Australopithecus sediba nach unten geneigt. (Aus ZIPFEL et al. 2011)



Abb. 9 Rechtes Fersenbein vom Schimpansen, modernen Menschen und von fossilen Homininen. Der moderne Mensch besitzt eine schräg ausgerichtete retrotrochleare Erhebung (schwarze Pfeile) hinter der Trochlea peronealis (gestrichelte Umkreisung) und einen fußsohlenwärts gelegenen lateralen (äußeren) Processus plantaris (LPP). Ein medialer (innerer) Processus plantaris (MPP) ist an der Fußsohle oft nicht sichtbar. Dieses morphologische Muster findet sich ähnlich auch bei *Australopithecus afarensis*. Dagegen findet sich bei *Australopithecus sediba* eine retrotrochleare Eminenz (Erhebung) und ein weiter oben gelegener, nicht gewichtstragender Knochenfortsatz ("LPP") wie bei den Großaffen. Der Fersenhöcker von *Australopithecus sediba* ist durch eine Abschrägung der unteren äußeren Region (Pfeil) im Gegensatz zum modernen Menschen und anderen fossilen Homininen nicht robust wie bei den Großaffen. Bei *Australopithecus sediba* findet sich eine menschenähnlich abgewinkelte Gelenkfläche für das Würfelbein (Klammer) auf dem Fersenbein. (Aus ZIPFEL et al. 2011)

> Innenbelastung des Fußes und weist damit auf Kletteraktivitäten hin, die sich allerdings von der Art des Kletterns von Großaffen unterscheiden (ZIPFEL et al. 2011).

> Der nach innen geneigte Fersenbeinhöcker ist ebenfalls eine Kletteranpassung, die bei Aktivität des dreiköpfigen Wadenmuskels die Hebung der Innenseite des Fußes verbessert (ZIPFEL et al. 2011).

Der schnabelähnlich konfigurierte Processus plantaris medialis und die robuste Trochlea peronealis, ein Höcker auf der Außenseite des Fersenbeines (Abb. 9), weisen auf großaffenähnliche Muskeln hin, die am oberen Sprunggelenk und am Fuß wirken (ZIPFEL et al. 2011).

Im Zusammenhang mit ausgeprägten Kletteraktivitäten bei *Australopithecus sediba* steht auch eine hohe Beweglichkeit der Fußwur-

Glossar

arborikol: baumbewohnend

biped: zweibeinig

calcaneocuboidales Gelenk: Gelenk der Fußwurzel zwischen dem Fersenbein (Calcaneus) und dem Würfelbein (Os cuboideum).

cuboideometatarsales Gelenk: Gelenk der Fußwurzel mit dem Mittelfuß zwischen dem Würfelbein (Os cuboideum) und den beiden äußeren Mittelfußknochen (Os metatarsale IV, V).

fakultativ: gelegentlich

Flansch: aus einer Fläche herausragend

frühe nichtmenschliche Hominine: Vertreter eines oder mehrerer großaffenähnlicher Grundtypen im Schöpfungsmodell; Vormenschen oder Affenmenschen im Evolutionsmodell

habituell: gewohnheitsmäßig

Hominine: Menschenähnliche; damit werden alle fossilen und lebenden Menschenformen einschließlich ihrer im Evolutionsmodell vermuteten Vorläufer bezeichnet.

Kinematik: Bewegungslehre, Teilgebiet der Mechanik. Die Kinematik befasst sich mit der geometrischen Beschreibung von Bewegungsverhältnissen.

ligamentär: bandbezogen

Metaphyse: Abschnitt eines Röhrenknochens, der zwischen dem Schaft des Knochens (Diaphyse) und der Epiphyse liegt. osteophytär: durch Knochenanbau gebildet

Plantaraponeurose: Fußsohlensehnenplatte

Schienbeinkantensyndrom oder auch Tibiakantensyndrom: Bezeichnung für eine schmerzhafte Empfindung an der Innenseite des Schienenbeines. Als Ursache gilt eine Überlastung der Muskulatur. An der stark belasteten Stelle am Schienbein treten häufig Knochenhautentzündungen auf.

subtalares Gelenk: Teilgelenk des Sprunggelenks. Es wird aus der konkaven Seite des Talus (Sprungbein) und der konvexen Seite des Calcaneus (Fersenbein) gebildet.

terrestrisch: bodenlebend



Abb. 10 Das Fersenbein von Australopithecus sediba und vom modernen Menschen in der Ansicht von unten. Der Pfeil weist auf einen kleinen Höcker bei beiden Homininen hin. Dieser kleine Höcker ist bei den afrikanischen Großaffen nicht nachweisbar. Beim Menschen dient dieser Höcker als Ansatz des langen Sohlenbandes. (Aus ZIPFEL et al. 2011)

zel. Die stark gewölbte Gelenkfläche für das Sprungbein auf dem Fersenbein weist auf ein sehr bewegliches Gelenk zwischen diesen beiden Knochen hin.

Der große Fersenbeinkopf (Abb. 11) lässt ein bewegliches Gelenk zwischen dem Sprungbein und dem Kahnbein vermuten (ZIPFEL et al. 2011).

Auch das (nicht vollständig erhaltene) Gelenk zwischen dem Fersenbein und dem Würfelbein (ZIPFEL et al. 2011), die geringe Längsausdehnung des äußeren Keilbeines und die leicht gekrümmte Basis des vierten Mittelfußknochens (Abb. 12) werden im Zusammenhang mit einer erhöhten Fußbeweglichkeit gedeutet (DESILVA et al. 2012).

Kletteranpassungen finden sich bei *Australopithecus sediba* aber nicht nur am Unterschenkel und Fuß, sondern auch an Schulter, Arm und Brustkorb, worauf im folgenden Kapitel näher eingegangen wird.

DESILVA et al. (2012) fassen ihre Untersuchung des oberen Sprunggelenkes und des Fußes von *Australopithecus sediba* (ZIPFEL et al. 2011) folgendermaßen zusammen:

"Diese Merkmale lassen darauf schließen, dass Au. sediba den beweglichsten Fuß von allen Australopithecinen hatte. Der kleine Fersenhöcker und der mobile Fuß lassen vermuten, dass Au. sediba gegenüber dem modernen Menschen und anderen bipeden Homininen einen kinematisch anderen aufrechten Gang praktizierte. Der kräftige Innenhöcker am Schienbein, der schnabelähnlich zugespitzte Processus plantaris medialis und die hohe Fußmobilität weisen darauf hin, dass Australopithecus sediba wahrscheinlich von allen Australopithecinen am stärksten an ein Leben in Bäumen angepasst war."



Abb. 11 Das Sprungbein vom modernen Menschen, Schimpansen und von fossilen Homininen in der Ansicht von vorn. Alle Sprungbeine sind in der Größe so dargestellt, dass der Sprungbeinkörper in der seitlichen Ausdehnung gleich groß ist. Einige Sprungbeine sind gespiegelt. Der große Kopf des Sprungbeines von *Australopithecus sediba* weist auf eine hohe Beweglichkeit im Sprungbein-Kahnbein-Gelenk hin. (Aus ZIPFEL et al. 2011, Beschriftung ergänzt)



Abb. 12 Die Basis des vierten Mittelfußknochen vom Menschen, Schimpansen und von fossilen Homininen. Der Mensch und die meisten fossilen Homininen (*Au. afarensis, Au. africanus, Au.,H." habilis*) haben eine flache Basis. Die Basis des vierten Mittelfußknochena von *Australopithecus sediba* ist wie die des Schimpansen dorsoplantar gekrümmt. Nach DeSilva et al. (2013) weist eine gekrümmte Basis auf einen mobilen, eine gerade Basis dagegen auf einen immobilen *midfoot* hin. (Aus DESILVA et al. 2013)

3. Kletteranpassungen an Schulter, Arm und Brustkorb von Australopithecus sediba

Australopithecus sediba besitzt wie die anderen Australopithecinen zahlreiche Anpassungen an eine Fortbewegung in Bäumen.

Schlüsselbein, Schulterblatt, Oberarm und Brustkorb weisen auf eine hohe, seitlich gelegene Schulter mit gewohnheitsmäßig erhobenen Armen hin, wie sie typisch ist bei den Großaffen, die sich mit Hangeln und Klettern fortbewegen (CHURCHILL et al. 2013). Die Klettermerkmale von *Australopithecus sediba* werden im Folgenden kurz dargestellt (ausführlich Kasten 2).

Australopithecus sediba besitzt am Schulterblatt, Schlüsselbein, Brustkorb, Ober- und Unterarm und an den Fingern zahlreiche Kletteranpassungen.

Die Morphologie des Schlüsselbeines weist auf ein hoch gelegenes Schulterblatt hin: Wenn das äußere Ende des Schlüsselbeines eine horizontale Position einnimmt, dann verläuft



Abb. 13 Die Morphologie des rechten Schlüsselbeines von *Australopithecus sediba* (MH2), *Pan troglodytes* und *Homo sapiens*. Die Schlüsselbeine sind mit dem acromialen (äußeren) Ende in der horizontalen Ebene ausgerichtet. Der Schaft des Schlüsselbeines von *Australopithecus sediba* und *Pan* zeigt nach inferomedial. Das Tuberculum conoideum (Pfeil) am äußeren Schlüsselbein ist bei MH2 gut ausgebildet. (Aus CHURCHILL et al. 2013)

der Schaft schräg nach unten innen. Auch die Morphologie des Gelenkes zwischen dem Schlüsselbein und dem Brustbein weist auf eine schräge Ausrichtung des Schlüsselbeines und damit auf eine hohe Position des Schulterblattes hin (Abb. 13).

Die Schulter von *Australopithecus sediba* ist nicht nur hoch, sondern auch großaffenähnlich außen gelegen. Auf die seitliche Position weisen das relativ kurze Schlüsselbein, der mehr nach hinten gerichtete Kopf des Oberarmknochens (CHURCHILL et al. 2013) und der schmale obere Brustkorb hin (SCHMID et al. 2013, Abb. 14).

Das Schulterblatt von *Australopithecus sediba* (Abb. 15) ist wie das Schulterblatt der anderen Australopithecinen dem des Orang-Utans (*Pongo*) sehr ähnlich (Kasten 3). Es besitzt – unähnlich dem Menschen – eine nach oben gerichtete Pfanne (Cavitas glenoidalis) für den Kopf des Oberarmknochens. Diese Ausrichtung der Gelenkpfanne spricht für gewohnheitsmäßig erhobene Arme (CHURCHILL et al. 2013).

Das Schulterblatt von Australopithecus sediba ist dem des stark an das Baumleben angepassten Orang-Utans ähnlich.

Die Spina scapulae, eine Knochenstrebe auf der Rückseite des Schulterblattes, ist bei Aus-



Abb. 14 Zweidimensionale Rekonstruktion des Brustkorbes von Australopithecus sediba (MH2). Die farbigen Teile sind bei MH2 erhalten (das Schulterblatt ist eine virtuelle Rekonstruktion des Originalfundes). Die grau dargestellten Knochen sind mit dem Teilskelett MH1 assoziiert oder sind gespiegelte Knochenelemente von MH2. Die hellgrauen Areale stellen hypothetische Knochenumrisse dar. (Aus Schmid et al. 2013)

Kasten 2: Klettermerkmale von *Australopithecus sediba*: Schultergürtel, Arm und Brustkorb

Brustkorb

Der Brustkorb ist im oberen Abschnitt schmal wie bei den Großaffen und im unteren Abschnitt eher breit wie beim Menschen (Abb. 14). Der schmale obere Brustkorb steht in Beziehung zu einem außen gelegenen Schulterblatt (SCHMID et al. 2013).

Schlüsselbein

Das Schlüsselbein (Abb. 13) besitzt – wenn das Außenteil (acromialer Abschnitt) horizontal ausrichtet ist – einen nach unten innen geneigten Schaft. Diese Schaftneigung weist auf eine großaffenähnlich höher gelegene Schulter als beim modernen Menschen hin. Auch die Morphologie des Gelenkes zwischen Schlüsselbein und Brustbein weist auf ein schräg ausgerichtetes Schlüsselbein und damit auf eine hoch gelegene Schulter hin. Das relativ kurze Schlüsselbein steht in Beziehung zu einem mehr außen gelegenen Schulterblatt.

Wie bei anderen Australopithecinen und Homo ist der knöcherne Ursprung des M. deltoideus am Schlüsselbein auf der Vorderfläche der seitlichen Krümmung des Schaftes und nicht an der oberen vorderen Fläche des Schaftes wie bei den Schimpansen lokalisiert. Diese Muskelursprungslage weist auf eine fehlende Drehung des Schlüsselbeines wie beim Menschen hin. Allerdings befindet sich am Schlüsselbein ein gut entwickeltes Tuberkulum conoideum, das einen Flansch bildet, der sich zur Rückenseite hin erstreckt. Dieser Flansch ist aber nicht so gut ausgebildet wie bei den Schimpansen (CHURCHILL et al. 2013).

Schulterblatt

Das Schulterblatt (Abb. 15) weist eine nach oben gerichtete Gelenkpfanne (Fossa glenoidalis) für den Oberarmkopf (hoher medioglenoidaler Winkel) und auf der Rückseite eine deutlich nach oben ausgerichtete Spina scapulae (niedriger mediospinaler Winkel) und einen großen Ansatz für den M. supraspinatus auf. Die Spina scapulae trennt Fossa supra- und infraspinata. Das Größenverhältnis von Fossa supraspinata zu Fossa infraspinata ist ähnlich dem des juvenilen *Australopithecus afarensis* DIK-1-1 (siehe BRANDT 2013) und intermediär zwischen *Homo* und den Afrikanischen Großaffen ausgeprägt.

Die Schultergelenkpfanne ist schmal im Verhältnis zur Höhe und damit dem Orang-Utan und Gorilla am ähnlichsten. Der innere Rand des Schulterblattes ist konvex gekrümmt. Das Acromion ist lang und gekrümmt wie bei den Großaffen. Das Schulterblatt von *Australopithecus sediba* besitzt einen geringen spinalen Winkel, was eine nach oben gerichtete Spina scapulae widerspiegelt.

Der untere axillare Rand weist einen prominenten Flansch am Ursprung des M. teres major auf, der auf eine sehr starke Ausbildung dieses Muskels hinweist. Der M. teres major dreht den Arm nach innen (Innenrotation), zieht ihn nach hinten (Retroversion) und wenn der Arm vom Körper seitlich wegbewegt wurde, zieht er ihn wieder an den Körper heran (Adduktion). Das Schulterblatt von Australopithecus sediba ist insgesamt dem des Orang-Utan (Pongo) am ähnlichsten (CHURCHILL et al. 2013).

Oberarmknochen

Der nach hinten gerichtete Kopf des Oberarmknochens weist auf ein außen gelegenes Schulterblatt bei *Australopithecus sediba* hin. Weitere Merkmale, die im Zusammenhang mit einem außen gelegenen Schulterblatt stehen, sind das relativ kurze Schlüsselbein (CHURCHILL et al. 2013) und der schmale obere Brustkorb (SCHMID et al. 2013, siehe Abb. 14).

Verschiedene Merkmale weisen bei Australopithecus sediba auf starke Ober- und Unterarmmuskeln hin. Allerdings sind die Hinweise auf die mechanische Wirkung der Ellenbogenbeuger M. biceps und M. brachioradialis bei Australopithecus sediba schwächer ausgeprägt als bei den anderen Australopithecinen (CHURCHILL et al. 2013).

Ellenbogen

Australopithecus sediba besitzt wie die anderen Australopithecinen und die Afrikanischen Großaffen einen stark hervortretenden medialen Epicondylus und einen deutlich ausgeprägten lateralen Epicondylus mit einem deutlichen brachioradialen Kamm. Weitere Merkmale, die Australopithecus sediba mit den anderen Australopithecinen gemeinsam hat, sind ein großer Ansatz für den M. biceps brachii auf der Speiche, ein großer Hebel des M. triceps brachii an der Elle und eine nach vorn gerichtete Incisura trochlearis (große sichelförmige Vertiefung am Olecranon), der die Trochlea des Oberarmknochens aufnimmt. Diese und weitere Merkmale (BERGER et al. 2010) lassen auf eine kräftige Unterarmmuskulatur schließen. Allerdings waren die Ellenbogenbeuger M. biceps und M. brachioradialis bei Australopithecus sediba schwächer als bei den anderen Australopithecinen ausgeprägt (CHURCHILL et al. 2013).

Die Incisura trochlearis wird durch einen Grad, der vom Processus coronoideus

bis zum Olecranon verläuft, in einen lateralen und medialen Teil getrennt. Der Grat ("keeling") ist stärker ausgeprägt als beim modernen Menschen (CHURCHILL et al. 2013). Dieses Merkmal wird als plastisches Merkmal angesehen, das sich nur dann ausbildet, wenn das Individuum während der Kindheit und Jugend Hängen und Klettern in Bäumen praktizierte (DRAPEAU 2008).

Der Schaft der Elle ist von außen gesehen wie beim modernen Menschen gerade ausgebildet, wohingegen die Speiche in der Ansicht von vorn leicht gekrümmt ist. Das körperferne Ende der Speiche besitzt eine größere Gelenkfläche für das Os lunatum als für das Os scaphoideum (beides Handwurzelknochen) und einen schwach entwickelten, aber deutlich abgrenzbaren dorsalen Kamm am radiocarpalen Gelenkflächenrand (CHURCHILL et al. 2013).

Die von der Muskulatur bedeckten Areale und die Muskelsehnenansatzgebiete von der Schulter bis zur Hand weisen auf eine gegenüber dem modernen Menschen mäßig stärkere, gegenüber den lebenden großen Großaffen aber nicht ganz so stark entwickelte Oberarm- und Unterarmmuskulatur hin. Zu diesen Muskeln gehören der M. supraspinatus, M. teres major, M. brachioradialis, M. flexor ulnaris und andere extrinsische Handgelenks- und Fingerbeuger (BERGER et al. 2010, KIVELL et al. 2011, CHURCHILL et al. 2013).

Auch mäßig gekrümmte Fingerglieder sprechen für Kletteraktivitäten von Australopithecus sediba (KIVELL et al. 2011). Gekrümmte Fingerglieder werden als plastisches Merkmal angesehen, denn es kommt nur dann zu einer Krümmung, wenn während der Kindheit und Jugend Klettern praktiziert wird (RICHMOND 2007).

Extremitätenproportionen

Der Arm (Oberarmknochen und Speiche) ist im Verhältnis zum Oberschenkelkopfdurchmesser (Maß für die Körpergröße) im Vergleich zum modernen Menschen lang, aber noch innerhalb des 95% igen Vertrauensintervalls des Menschen (CHURCHILL et al. 2013).

Der Brachialindex (100 x Radiuslänge/Humeruslänge) von Australopithecus sediba beträgt 84 und liegt damit innerhalb der Einschätzungen von AL 288-1 (Au. afarensis) und OH 62 (Au. ["Homo"] habilis) und über dem Brachialindex von KNM-WT 15000 (H. erectus). In einer Regressionsanalyse der Speichenlänge zur Humeruslänge liegt Australopithecus sediba oberhalb des 95%igen Vertrauensintervalls des Menschen, aber innerhalb des vom Schimpansen (CHURCHILL et al. 2013).

Kasten 3: Kontroverse Untersuchungsergebnisse des Schulterblattes von Australopithecus afarensis und ihre Ursachen

Es existieren zwei völlig verschiedene Untersuchungsergebnisse des Schulterblattes von *Australopithecus afarensis*. Das Schulterblatt des juvenilen Skelettes von Dikika wurde von ALEMSEGED et al. (2006) als Gorilla-ähnlich beurteilt. Dagegen stuften HAILE-SELASSIE et al. (2010) das Schulterblatt des ebenfalls zu *Australopithecus afarensis* gestellten adulten Skelettes von Woranso-Mille als *Homo*-ähnlich ein. CHURCHILL et al. (2013) haben die Ursache dieser Diskrepanz herausgefunden. Sie untersuchten das Schulterblatt von *Australopithecus sediba* (MH2) mit drei verschiedenen Hauptkom-

Abb. 15 Dreidimensionale

des rechten Schulterblattes

von Australopithecus sediba

(MH2) in der Ansicht von (links) vorn, (mitte) außen

und (rechts) hinten. Der

Processus acromialis fehlt

am rechten Schulterblatt. Für die Rekonstruktion wur-

de deshalb der gespiegelte

MH2 genommen (aus Chur-

CHILL et al. 2013, Beschriftung

ergänzt)

Processus acromialis des linken Schulterblattes von

virtuelle Rekonstruktion

ponentenanalysen. Bei der ersten Untersuchung wurden die 10 linearen und angularen Variablen der Studie von ALEMSEGED et al. (2006), bei der zweiten Untersuchung vier der fünf angularen Variablen der Studie von HAILE-SELASSIE et al. (2010) und bei der dritten Untersuchung die Variablen beider Studien verwendet. CHURCHILL et al. (2013) bezogen auch den Orang-Utan in die Analyse ein, der in den Studien von ALEMSEGED et al. (2006) und HAILE-SELASSIE et al. (2010) fehlte. Die Autoren kamen zu dem Ergebnis, dass nicht die verschiedenen Messdaten, sondern das Fehlen des Orang-Utans als Vergleichsobjekt Ursache der diskrepanten Ergebnisse von ALEMSEGED et al. (2006) und HAILE-SELASSIE et al. (2010) war. Bei allen drei Datensätzen war das Schulterblatt von *Australopithecus sediba* dem des Orang-Utan sehr ähnlich. Bei alleiniger Verwendung der Winkelmaße der Studie von HAILE-SELASSIE et al. (2010) ist das Schulterblatt MH2 auch dem des Gorillas sehr ähnlich. Auch das Schulterblatt von *Australopithecus afarensis* von Woranso-Mille (MEULLO 2011, zitiert nach CHURCHILL et al. 2013) und von Dikika (GREEN & ALEMSEGED 2012) zeigt morphologische Gemeinsamkeiten mit dem des Orang-Utans.

tralopithecus sediba großaffenähnlich nach oben gerichtet. Durch diese Ausrichtung wirkt der M. serratus anterior bei nach oben gedrehtem Schulterblatt effizient. Außerdem verbessert diese Position der Spina die horizontale Wirkung des oberen Anteiles des M. trapezius, der zusammen mit dem M. serratus anterior als rotatorische Kraft wirkt. Dadurch ist eine kraftvolle Drehung des Schulterblattes möglich, wenn der Rumpf mit den fixierten Armen während des Hangelns bewegt wird.

Der untere axillare Rand des Schulterblattes weist einen Flansch* im Bereich des Ursprunges des M. teres major auf, der auf eine sehr starke Ausbildung dieses Muskels hinweist. Der M. teres major dreht den Arm nach innen (Innenrotation), zieht ihn nach hinten (Retroversion), und wenn der Arm seitlich vom Körper weg bewegt wurde, zieht er ihn wieder an den Körper heran (Adduktion) (CHURCHILL et al. 2013). Der Arm ist im Verhältnis zur Körpergröße mäßig lang und der Brachialindex (100 x Verhältnis Länge Speiche/Oberarm) hoch. Diese Extremitätenproportionen von *Australopithecus sediba* sind ähnlich denen der Großaffen, bei denen Hangeln mit den Vorderextremitäten ein wesentlicher Teil des Fortbewegungsrepertoires ist (CHURCHILL et al. 2013).

Die von der Muskulatur bedeckten Areale und die Muskelsehnenansatzgebiete von der Schulter bis zur Hand weisen auf eine gegenüber dem modernen Menschen mäßig stärkere, gegenüber den lebenden Großaffen aber nicht ganz so stark entwickelte Oberarm- und Unterarmmuskulatur bei *Australopithecus sediba* hin (BERGER et al. 2010, KIVELL et al. 2011, CHUR-CHILL et al. 2013).

Im Einklang mit Kletteraktivitäten von *Australopithecus sediba* stehen mäßig gekrümmte Fingergrundglieder (KIVELL et al. 2011).



4. Hypothetischer Gang von Australopithecus sediba

DESILVA et al. (2013) postulieren eine ganz spezielle Form der bipeden Fortbewegung für *Australopithecus sediba*. Vor der eingehenden Darstellung dieses Ganges wird zum weiteren Verständnis das Grundmuster der Fußabdruckphasen des Menschen beim schreitenden Gehen und des Schimpansen bei bipeder Fortbewegung erläutert.

Gehphasen des Menschen und bipeder Gang des Schimpansen

Der Gehzyklus wird in Standphase und Schwungphase unterteilt. Während der Standphase hat der Fuß Kontakt mit dem Boden. Während der Schwungphase schwingt der Fuß ohne Last nach vorn. Die Standphase des bipeden Gehens besteht aus drei Komponenten, die sich bei Mensch und Schimpanse deutlich unterscheiden.

Am Beginn der Standphase kommt der Fuß des Menschen zuerst mit dem Außenrand des Fersenhöckers in Kontakt mit dem Untergrund. Häufig ist der fünfte Mittelfußknochen der nächste Teil des Fußes, der den Untergrund berührt, gefolgt von den übrigen Mittelfußknochen. Es können aber auch die Köpfe aller fünf Mittelfußknochen gleichzeitig auftreten. Die Großzehe kommt jedoch immer als letzter Teil des Fußes in Kontakt mit dem Boden. Wenn das Körpergewicht sich über den Fuß nach vorn verlagert, rollt der Fuß nach innen über den Ballen ab. Die Ferse ist der erste Teil des Fußes, der wieder vom Untergrund abhebt. Häufig folgen der fünfte Mittelfußknochen und danach die restlichen Mittelfußknochen. Bei einigen Menschen heben die Mittelfußknochen auch gleichzeitig ab. Am Ende der Standphase verlässt jedoch immer die Großzehe als letzter Fußteil den Boden (Abb. 16, 17).

In Abhängigkeit von der Bewegungsgeschwindigkeit gibt es zahlreiche Varianten dieses Grundmusters. Jedoch sind zwei Merkmale immer konstant. Erstens wird das Körpergewicht während der mittleren Standphase des Gehens von der Außenseite des Fußes zur Innenseite verlagert. Dadurch wird der Fuß in die Ausgangsposition für die Zehenabdruckphase ("toe-off") gebracht. Zweitens wirkt die vordere Fußwurzelregion (*midtarsus*, midtarsale Region) als stabiler Hebel beim Auftreten der Ferse ("heel-strike") und beim Zehenabdruck ("toe-off") (AIELLO & DEAN 1990).

Der Schimpanse tritt beim zweibeinigen Gehen am Beginn der Standphase nicht allein mit der Ferse wie der Mensch auf, sondern Ferse und äußerer midtarsaler Fuß berühren gleichzeitig den Boden (VEREECKE et al. 2003). Anschließend findet keine Gewichtsverlagerung zur Innenseite des Fußes wie beim Menschen statt, sondern das Gewicht wird in einer geraden Linie vom hinteren zum vorderen Teil des Fuß verlagert. Als letzter Teil des Fußes verlassen nicht wie beim Menschen die Großzehe, sondern die zweite und dritte Zehe den Boden. Wenn die Ferse vom Boden abhebt, hat ein Teil der Außenseite des Fußes noch Kontakt mit dem Boden. Dieser Zustand wird als "midtarsaler Bruch" (midtarsal break) bezeichnet. Dieser Bruch tritt auf, weil die midtarsale Region des Schimpansen wesentlich mobiler ist als die des Menschen (AIELLO & DEAN 1990, Abb. 16, 17). Der midtarsale Bruch findet zu einem Drittel im calcaneocuboidalen Gelenk* und zu zwei Dritteln im cuboideometatarsalen Gelenk* statt (DESILVA (2010, Kasten 4).

Zusammenfassend gibt es nach konventioneller Lehrmeinung drei wesentliche Unterschiede beim bipeden Gehen von Mensch und Schimpanse. Erstens berührt der Mensch zuerst mit der Ferse, der Schimpanse dagegen mit der Ferse und einem Teil der Außenseite des Fußes gleichzeitig den Boden. Zweitens findet beim Schimpansen keine Gewichtsübertragung nach innen wie beim Menschen statt. Drittens ist die midtarsale Region des Menschen stabil und wirkt deshalb als Hebel beim Fußabdruck. Beim Schimpansen ist sie dagegen mobil und führt deshalb zu einem midtarsalen Bruch; d.h. mit dem Abheben der Ferse heben die übrigen Fußwurzelknochen nicht wie beim Menschen mit ab. sondern ein Teil der Außenseite des Fußes hat weiterhin Kontakt mit dem Boden. Diese drei

Abb. 16 Fußabdrücke von Mensch und Schimpanse bei den verschiedenen Phasen des zweibeinigen Gehens. Der Pfeil weist beim Schimpansen auf den "midtarsal break" hin. (Nach AIELLO & DEAN 1990)





Abb. 17 Der Fuß von Mensch und Schimpanse während des zweibeinigen Gehens in der Ansicht von hinten und außen. Der Pfeil weist beim Schimpansenfuß auf den "midtarsal break" hin. (Nach Susman 1983) Unterschiede spielen bei der folgenden Diskussion des zweibeinigen Ganges von *Australopithecus sediba* eine große Rolle.

Eine neue Untersuchung hat überraschenderweise erbracht, dass zwischen Mensch und Großaffe kein strikter Unterschied in der Funktion des äußeren midfoot mit Ausbildung des äußeren Längsfußgewölbes existiert (BATES et al. 2013). Dies hat weitreichende Konsequenzen für die Deutungsmöglichkeit bipeder Fortbewegung bei fossilen Homininen, worauf in Kapitel 7 näher eingegangen wird.

Hyperpronatorischer Gang von Australopithecus sediba

DESILVA et al. (2013) postulieren für Australopithecus sediba eine spezielle Form der zweibeinigen Fortbewegung. Dieser Australopithecine soll einen hyperpronatorischen Gang praktiziert haben. Zunächst wird erläutert, was eine Pronation ist und welche Rolle diese Bewegung beim normalen menschlichen Gehen nach klassischer Vorstellung spielt.

Am Beginn der Standphase des Gehzyklus während des Auftretens der Ferse auf den Untergrund ist der Fuß leicht supiniert (auswärtsgedreht), d.h. der Fuß ist um seine Längsachse so gedreht, dass der innere Rand angehoben und der äußere Rand gesenkt ist. Danach wird der Fuß durch die Bodenreaktionskräfte passiv proniert (einwärtsgedreht). Bei der Pronation erfolgt eine Drehung des Fußes um seine Längsachse in der Weise, dass der äußere Fußrand angehoben und der innere Fußrand gesenkt wird (Abb. 18). Dabei verändert sich der Fuß von einer rigiden zu einer mehr mobilen Struktur. Als Vorbild für

Kasten 4: Bipedes Gehen, Längsfußgewölbe und midtarsaler Bruch

Klassische Vorstellungen

DESILVA et al. (2013) erkennen am Fuß von Australopithecus sediba eine nach klassischen Vorstellungen widersprüchliche Anatomie: Einerseits ist der Fuß sehr mobil und zeigt einen Hinweise auf einen midtarsalen Bruch, andererseits erkennen die Autoren Hinweise auf ein menschenähnlichen Längsfußgewölbe. Sie meinen, dass dieser Widerspruch mit der Praktizierung eines hyperpronatorischen Ganges aufgelöst ist. Doch warum soll das eine einleuchtende Lösung sein, wo doch ein gut entwickeltes Längsfußgewölbe einen midtarsalen Bruch verhindert?

Beim hyperpronatorischen Gang ist eine größere Fußmobilität erforderlich, aber ein zumindest voll entwickeltes Fußgewölbe hätte diese Mobilität eingeschränkt und vermutlich einen midtarsalen Bruch verhindert. Dieser Zusammenhang wird –nach klassischer Vorstellung- im Folgenden näher erläutert.

Der Schimpanse – dieses Tier ist am besten zum Vergleich geeignet – entlastet sein Gewicht vom hinteren Teil des Fußes graduell, indem der Hacken in zwei Stufen abhebt. Zuerst findet eine erhebliche Beugung im midtarsalen Fuß (zwei Drittel im cuboideometatarsalen Gelenk, ein Drittel im calcaneocuboidalen Gelenk) statt, wobei nur das Fersenbein vom Boden abhebt, während der übrige Teil des Fußes weiterhin im Kontakt mit dem Boden bleibt. Das Cuboid wirkt dabei als Hebel. In der zweiten Phase des Abhebens der Ferse wird der Hebel weiter nach vorn zu den Zehen hin verlagert. Der midtarsale Bruch wird deshalb auch als "Hacken-Heben in zwei Stufen" bezeichnet. Diese Bewegung in zwei Stufen ist möglich, weil die entsprechenden Gelenke sehr mobil sind und ein Fußgewölbe im Gegensatz zum Menschen fehlt. Für den midtarsalen Bruch sind Skelettunterschiede im Bereich der transversalen tarsalen Gelenke zwischen dem Menschen und dem Schimpansen und die Existenz bzw. das Fehlen eines Längsfußgewölbes verantwortlich (DESILVA 2010)

Der Mensch hebt im Gegensatz zum Schimpansen seine Ferse in einer Phase rasch und kontinuierlich mit Übertragung des Körpergewichtes zu den Metatarsophalangealgelenken ab.

Dies ist möglich, weil bestimmte Skelettmerkmale und ein gespanntes Längsfußgewölbe den Fuß in einen steifen Hebel transformieren, der effizient beim Zehenabdruck wirkt. Ein midtarsaler Bruch wird nach DESILVA (2010) durch die Strukturen des Längsfußgewölbes verhindert. KIDD (1993) hat vermutet, dass der midtarsale Bruch bei den nichtmenschlichen Primaten nur wegen des Fehlens des Längsfußgewölbes möglich ist.

Neue Untersuchungsergebnisse

Nach DESILVA & GILL (2013) tritt bei einigen Menschen ein midtarsale Bruch auf. Dieser geht aber mit einem erniedrigten Längsfußgewölbe einher und ist mit dem Bruch bei den nichtmenschlichen Primaten wie oben beschrieben nicht identisch.

Ein neue Studie von BATES et al. (2013) hat die klassischen Vorstellungen zur Mobilität des Fußes mit Ausbildung eines Längsfußgewölbes stark revidiert. Nach BATES et al. (2013) existiert kein durch morphologische Strukturen gebildetes dauerhaftes äußeres Längsfußgewölbe beim Menschen. Auch bei Großaffen kann ein äußeres Längsfußgewölbe beim bipeden Gehen auftreten, wenn auch seltener als beim Menschen. Die Mobilität der Region des äußeren Längsfußgewölbes von Menschen und Großaffen überlappt deutlich. Nur im Durchschnitt ist diese Region beim Menschen steifer als bei den Großaffen (ausführlich **Kap. 7**).



Abb. 18 Supinations- (Aus-wärts-) und Pronationsbewegung (Einwärtsdrehung) des Fußes.

die Rekonstruktion des bipeden Ganges von Australopithecus sediba dient DESILVA et al. (2013) aber überraschenderweise nicht der normale, sondern der pathologische hyperpronatorische Gang des Menschen. Dieser vermutete Gang wird im Folgenden dargestellt.

Bei der Hyperpronation wird die Pronation des Fußes unnatürlich fortgesetzt, während beim normalen menschlichen Gehen der Fuß am Ende der Standphase und während der gesamten Phase des Fußabdruckes (Propulsion) wieder auswärtsgedreht (resupiniert) wird. DESILVA et al. (2013) postulieren für *Australopithecus sediba* einen hyperpronatorischen Gang. Mit welchen Skelettmerkmalen wird der hyperpronatorische Gang bei *Australopithecus sediba* begründet und wie wurde dieser Gang praktiziert?

DESILVA et al. (2013) deuten am Fuß von Australopithecus sediba verschiedene Merkmale im Rahmen eines hyperpronatorischen Ganges. Dazu gehören die konvexe (gekrümmte) Basis des vierten Mittelfußknochens (Abb. 12), der hohe Krümmungsradius des subtalaren Gelenkes* und der stark entwickelte Kopf des Sprungbeines (Abb. 9) als Hinweise auf eine hohe Mobilität des Fußes, ein vermutetes Längsfußgewölbe und ein kleiner Fersenbeinhöcker mit fehlendem Knochenfortsatz unten außen (Abb. 9, 19). Damit der Fuß eine hyperpronatorische Bewegung ausführen kann, sind die mehr nach innen ausgerichteten Beckenschaufeln von Australopithecus sediba unabdingbar (Abb. 3).

Der Fersenbeinhöcker von Australopithecus sediba ist viel kleiner als der des modernen Menschen. Die Kontaktfläche der Ferse mit dem Erdboden ist deshalb ebenfalls klein. Beim Menschen ist dieser Kontakt dagegen groß, weil sein Fersenbein einen Knochenfortsatz unten außen (Processus lateralis plantaris) aufweist (ZIPFEL et. al. 2011; Abb. 9, 19). Da die Ferse von Australopithecus sediba wegen der geringen Größe keinen starken Belastungen wie beim Menschen ausgesetzt gewesen sein kann, spekulieren DESILVA et al. (2013), dass dieser Hominine am Beginn der Standphase des bipeden Gehens nicht wie der Mensch nur mit der Ferse aufgetreten ist, sondern dass er mit der Ferse und der vorderen Fußwurzel (midfoot) simultan auf der Außenkante auftrat, wie dies auch Schimpansen tun (VEREECKE et al. 2003). Die weitere Kinematik des bipeden Ganges von *Australopithecus sediba* und Schimpanse unterscheidet sich jedoch nach DESILVA et al. (2013).

Beim Schimpansen wirken die kleinen Glutealmuskeln (M. glutaeus medius und minimus) nicht als Hüftabspreizer (Abduktoren) während der Standphase des Beines (Abb. 20). Der Körperschwerpunkt des Schimpansen liegt deshalb seitlich (lateral) der Fußgelenke. Dadurch wird ein supinatorisches, d.h. auswärts wirkendes und nicht wie beim Menschen ein pronatorisches, d.h. einwärts wirkendes Drehmoment des Fußes während der Standphase hervorgerufen. Der Schimpanse verlagert deshalb während des bipeden Gehens seinen Körperschwerpunkt nicht wie der Mensch medial des Standbeines (nach innen), sondern seitlich über das Standbein. Diese Situation beurteilen DESILVA et al. (2013) bei Australopithecus sediba allerdings anders als beim Schimpansen.

Diese Situation beurteilen DESILVA et al. (2013) bei *Australopithecus sediba* allerdings anders als beim Schimpansen. Die Beckenschaufeln von *Australopithecus* sediba laden nicht schimpansenähnlich seitlich



Abb. 19 Schienbein, Sprungbein und Fersenbein vom Schimpansen, von Australopithecus sediba und vom modernen Menschen in der Ansicht von hinten. Die Kontaktfläche der Ferse mit dem Untergrund ist bei Australopithecus sediba sehr klein (schwarzer Pfeil), beim modernen Menschen dagegen sehr groß (Pfeil). (Aus DESILVA et al. 2013, schwarzer Pfeil ergänzt, weißer Pfeil geändert) Abb. 20 Abduktion (Abspreizung) und Adduktion (Heranführung) der Hüfte.



(lateral) aus, sondern sind mehr menschenähnlich nach innen (sagittal) ausgerichtet (KIBII et al. 2011). Von dieser Anatomie schließen DES- ILVA et al. (2013) auf einen völlig menschlichen Abspreizmechanismus der Hüfte. Australopithecus sediba verlagerte nach ihrer Interpretation deshalb seinen Körperschwerpunkt medial des Standbeines (nach innen). Deshalb entstand bei diesem Homininen wie beim Menschen ein Pronationsdrehmoment (Einwärtsdrehmoment). Da Australopithecus sediba aber wie der Schimpanse und im Gegensatz zum Menschen mit der Außenkante des deutlich auswärtsgedrehten Fußes auf den Boden auftrat, war das entstehende Drehmoment so stark, dass es nach DESILVA et al. (2013) nicht zu einer mäßigen Pronation wie beim Menschen, sondern zu einer Hyperpronation, d.h. zu einer sehr starken Einwärtsdrehung des Fußes geführt hat. Wegen der ausgeprägten Mobilität im Fuß sei es bei Australopithecus sediba nach der Hyperpronation nicht zu einer Resupination (Auswärtsdrehung) in der späten Standphase und beim Fußabdruck wie beim normalen Gehen des Menschen gekommen (Abb. 21).

Die Schimpansen besitzen wie *Australopithecus sediba* einen sehr mobilen Fuß mit Auftreten



Abb. 21 Hypothetischer Hyperpronationsgang von *Australopithecus sediba* mit den wirkenden Kräften und Bewegungen der unteren Extremitäten. (Nach DESILVA et al. 2013) Links: Ansicht des Fußes von oben. DESILVA et al. (2013) postulieren, dass der auswärtsgedrehte Fuß von *Australopithecus sediba* mit der Außenkante auf den Boden auftrat. Dadurch entstand eine Bodenreaktionskraft an der Außenseite des Fußes, die ein großes Pronationsdrehmoment (Einwärtsdrehmoment) schuf. Obwohl die Großaffen ebenfalls mit der Außenkante des auswärtsgedrehten Fußes auf dem Boden auftreten (ELFITMAN & MANTER 1935a, Vereecke et al. 2003), verlagern sie ihren Körperschwerpunkt seitlich über das Standbein während des bipeden Gehens und erzeugen dadurch ein supinatorisches, d. h. nach auswärts gerichtetes Drehmoment. *Australopithecus sediba* besaß ein Becken mit mehr menschlich sagittal ausgerichteten Darmbeinschaufeln (KIBII et al. 2011). DESILVA et al. (2013) schließen von dieser Ausrichtung auf einen völig menschlichen Hüftabspreizmechanismus, der ein medial (innen) des Standbeines lokalisiertes Massezentrum zur Folge hat. Durch diese Position des Körperschwerpunktes wird ein pronatorisches Drehmoment hervorgerufen. Dieses Auswärtsdrehmoment sei bei *Australopithecus sediba* stärker als beim normalen menschlichen Gehen gewesen, weil sein Fuß mit der Außenseite auf den Boden auftrat. (Nach DESILVA et al. 2013) Rechts: Hypothetische Bewegungen von Becken und Bein als Folge der Hyperpronation (starke Einwärtsdrehung) des Fußes von *Australopithecus sediba*. Die Hyperpronation des gewichttragenden Fußes verursachte nach DeSILVA et al. (2013) eine Kette von Drehbewegungen proximal (oberhalb) des Fußes. Wenn das Sprungbein fußwärts beugt (plantarflektiert, Abb. 27) und herangezogen (adduziert) wird, werden der Oberschenkel und das Schienbein nach innen gedreht. Diese Bewegung führt zu einer Verlagerung der Kniescheibe nach außen. Die Hyperpronation des Fußes verursacht eine Kippung des Körperschwerpunktes nach vorn.

eines midtarsalen Bruches beim bipeden Gehen (s. o.). Dies führt beim Schimpansen aber nicht zu einem hyperpronatorischen Gang, weil der Körperschwerpunkt lateral (seitlich) des Fußes verlagert wird und deshalb während der ersten Hälfte der Standphase des Gehzyklus kein Hyperpronationsdrehmoment wie bei *Australopithecus sediba* oder ein mäßiges Pronationsdrehmoment wie beim Menschen, sondern ein Supinationsdrehmoment (Auswärtsdrehmoment) entsteht. Im Fuß des Schimpansen findet deshalb kein Gewichtstransfer von außen nach innen statt wie für *Australopithecus sediba* postuliert.

Die großaffenähnliche hohe Beweglichkeit des Fußes mit Auftreten eines midtarsalen Bruches bei *Australopithecus sediba* wird von DESILVA et al. (2013) nur deshalb im Rahmen einer Hyperpronationsbewegung des Fußes gedeutet, weil ihrer Meinung nach bei diesem Homininen im Gegensatz zu allen anderen nichtmenschlichen Primaten ein Längsfußgewölbe vorhanden war.

Nicht nur am Fuß, auch an Becken, Bein und Lendenwirbelsäule von *Australopithecus sediba* deuten DESILVA et al. (2013) bestimmte Merkmale als Anpassungen an eine hyperpronatorische Fortbewegung, wie im Folgenden dargestellt wird.

Hyperpronatorische Skelettmerkmale

Bei einer hyperpronatorischen Haltung mit stark einwärtsgedrehtem Fuß wird die Innenseite des Fußes massiv belastet. Der breite Innenknöchel des Schienbeines von *Australopithecus sediba* (Abb. 7) ist nach DESILVA et al. (2013) eine Anpassung an diese Belastung.

Beim hyperpronatorischen Gang rotieren der Unterschenkel und Oberschenkel nach innen. Diese Bewegung führt zu einer Verlagerung der Kniescheibe nach außen (Abb. 21). Damit ist die Gefahr eines Herausspringens der Kniescheibe aus dem Gleitlager des Oberschenkelknochens gegeben. DESILVA et al. (2013) vermuten, dass der hohe Außenrand des Gleitlagers ein Herausspringen der Kniescheibe verhindert hat (Abb. 22).

Eine große Grube für die Aufnahme des M. popliteus auf dem Oberschenkelknochen weist nach DESILVA et al. (2013) auf eine kräftige Ausbildung dieses Muskels hin. Der M. popliteus ist ein Außenrotator des Oberschenkels während der Standphase und wirkt der Innenrotation des Oberschenkelknochens gegenüber dem fixierten Schienbein beim hyperpronatorischen Gang entgegen.

Bei der Hyperpronation dreht sich das ganze Bein während der Standphase nach innen (Abb. 21). Diese Haltung belastet allgemein Muskeln, die über Knie und Hüfte verlaufen (z. B. M. rectus femoris), besonders aber solche Muskeln, die seitlich am Bein ansetzen (z. B. langer Kopf des M. biceps femoris). Der Ansatz für den M. biceps femoris am oberen Teil des Wadenbeins ist osteophytär* ("osteophytic") aus-geprägt (Abb. 23), was nach DESILVA et al. (2013) auf eine hohe Belastung dieses Muskels hinweist.

Die Spina iliaca anterior inferior am Darmbein ist bei *Australopithecus sediba* ungewöhnlich groß und erstreckt sich weit nach vorn (Abb. 24). Diese Morphologie deutet nach DESILVA et al. (2013) beim Gehen auf eine hohe Belastung des M. rectus femoris und/oder des Lig. iliofemorale, die an diesem Knochenfortsatz ansetzen, hin. Wenn der Oberschenkel herangezogen wird und sich nach innen dreht, kommt es zu einer ausgeprägten Streckung des Sehnenursprungs des M. rectus femoris an der Spina iliaca anterior inferior.

Es wird vermutet, dass beim hyperpronatorischen Gehen das Becken etwas nach vorn geneigt ist (WILLIAMS et al. 2013). Durch diese Neigung wird das Massezentrum des Körpers vor die Hüftgelenke verlagert. Diese Beckenneigung wirkt – so eine weitere Vermutung – einer überstarken Krümmung der Lendenwirbelsäule nach vorn (Hyperlordose) entgegen. Denn durch diese Stellung der Lendenwirbelsäule wird das Massezentrum zum Rücken hinter die Hüftgelenke verlagert. Die Hyperlordose der Lendenwirbelsäule gleicht somit die Wirkung des nach vorn geneigten Beckens beim hyperpronatorischen



Abb. 22 Die Gelenkfläche für die Kniescheibe auf dem Oberschenkelknochen früher Homininen und des modernen Menschen. *Australopithecus sediba* besitzt einen sehr hohen Außernand der patellaren Gelenkfläche (Pfeil) auf dem Oberschenkelknochen. (Aus DESILVA et al. 2013) Abb. 23 Das Wadenbein von Australopithecus sediba (UW-23) in der Ansicht von vorn. Der Pfeil weist auf einen Knochenauswuchs hin, an dem der M. biceps femoris ansetzt. (Aus DESILVA et al. 2013)





Abb. 24 Das Darmbein von *Australopithecus sediba* (MH 2) von außen gesehen. Der Pfeil weist auf eine sehr stark ausgebildete Spina iliaca anterior inferior hin. Der M. rectus femoris und das Lig. iliofemorale setzen in dieser Region an. (Aus DESILVA et al. 2013)

Gehen durch eine entgegengesetzte Verlagerung des Masseschwerpunktes aus (DESILVA et al. 2013).

WILLIAMS et al. (2013) schließen aus dem Vorhandensein keilförmiger Wirbelkörper und anderer Merkmale der Lendenwirbelsäule der Teilskelette von Malapa auf eine sehr mobile und sehr stark gekrümmte (hyperlordotische) Lendenwirbelsäule bei *Australopithecus sediba*. Die Hyperlordose wird von den Autoren im Zusammenhang mit einer Beckenneigung nach vorn als Anpassung an einen hyperpronatorischen Gang bei *Australopithecus sediba* gedeutet. Allerdings behaupten BEEN & RAK (2014), dass die Lendenwirbel von Malapa nicht von einer Art, sondern von zwei verschiedenen Gattungen stammen: *Homo* und *Australopithecus* (ausführlich Kapitel 7).

Prognose über zukünftige Fußknochenfunde

DESILVA et al. (2013) geben eine Prognose über Merkmale zukünftiger Fußskelettfunde von *Australopithecus sediba* ab. Damit haben sie gewisse Falsifizierbarkeitskriterien ihrer Hypothese angegeben – ein wichtiges Merkmal guten wissenschaftlichen Arbeitens.

Weil der Fuß bei der Hyperpronation innen sehr stark belastet ist, müssten zukünftige, bisher noch nicht bekannte Fußskelettelemente Anpassungen an eine starke Belastung der Innenseite des Fußes zeigen, d. h. die Fußwurzel- und Mittelfußknochen sowie Zehenglieder sollten innen stärker ausgebildet sein als außen. Eine mäßig divergierende (abgespreizte) Großzehe wäre auch zu erwarten, da sie dem starken Pronationsdrehmoment entgegenwirkt.

DESILVA et al. (2013) würden die Hypermobilität des Fußes von *Australopithecus sediba* nicht im Zusammenhang mit einem hyperpronatorischen Gang deuten, wenn eine plantare Aponeurose* fehlt, eine großaffenähnliche hohe Mobilität im calcaneocuboidalen Gelenk oder ein großaffenähnlicher Verlauf des M. peroneus longus durch die vordere Fußwurzel (midfoot) bei *Australopithecus sediba* besteht. Insbesondere das Cuboid und das mediale Cuneiforme würden nach DESILVA et al. (2013) Klärung dieser Fragen bringen.

Pathologischer Gang des Menschen als Vorbild

DESILVA et al. (2013) haben bei ihrem Rekonstruktionsversuch des Ganges von *Australopithecus sediba* eine Pathologie des Menschen als Vorbild genommen.

Einige Menschen drehen während der Schwingphase des Gehens den Fuß stark nach innen. Deshalb treten sie anschließend mit der Außenseite des stark auswärts gedrehten Fußes auf dem Boden auf. Der Kontakt zwischen dem Erdboden und der Außenseite des Fußes ruft ein großes Pronationsdrehmoment im subtalaren und noch ausgeprägter in den weiter vorn (distal) gelegenen Fußgelenken hervor. Dieses Drehmoment bewegt den Fuß stark einwärts. In dieser Stellung (Hyperpronation) treten an der Innenseite des Fußes große Kräfte auf, die nicht nur die medialen Knochen, sondern auch mediale Weichteilstrukturen des Fußes belasten. Dazu gehören Bänder, die das Längsfußgewölbe halten und an der Sohlenfläche des Fußes innen ansetzende Muskeln, besonders der M. tibialis anterior und posterior. Eine Entzündung der Plantaraponeurose, ein Schienbeinkantensyndrom* und Überlastungsbrüche des Schienbeines sind häufig Folgen dieser Fehlbelastung

(Literatur in DESILVA et al. 2013). Obwohl also ein hyperpronatorischer Gang beim Menschen krankhafte Folgen haben kann, postulieren DESILVA et al. (2013) diese Art des Gehens als normale, gewohnheitsmäßige Fortbewegung von *Australopithecus sediba*.

Der hypothetische bipede Gang von Australopithecus sediba wurde auf der Basis eines krankhaften Ganges des modernen Menschen rekonstruiert.

Hyperpronatorischer Gang ineffektiv

Der hyperpronatorische Gang, wie ihn Australopithecus sediba praktiziert haben soll, war kinematisch nicht so effektiv wie der normale bipede Gang des Menschen.

Auch andere Skelettmerkmale von *Australopithecus sediba*, die von DESILVA et al. (2013) nicht im Zusammenhang mit dem hyperpronatorischen Gang gesehen werden, weisen auf Unterschiede zum normalen Gang des Menschen hin. Dazu gehören die Hüftgelenke und Kreuzbein-Darmbeingelenke, die wie bei den anderen Australopithecinen relativ klein sind (KIBII et al. 2011) und gegenüber dem Menschen auf eine geringere Lastübertragung vom Rumpf auf die Beine schließen lassen.

Australopithecus sediba besitzt - wie bereits dargestellt - einen großaffenähnlichen engen oberen Brustkorb und ein großaffenähnliches, hoch gelegenes Schulterblatt. Australopithecus sediba konnte deshalb beim Gehen und schnellen Laufen die Arme nicht so effektiv schwingen wie der Mensch. Weiterhin haben der enge obere Brustkorb und der Schultergürtel die Hebung des oberen Rippenbogens eingeschränkt, was die Fähigkeit, tief einzuatmen, beeinträchtigt. Tiefes Einatmen ist aber für schnelles Gehen oder Laufen erforderlich. Homo erectus war der erste frühe Hominine, dessen Brustkorb und Schultergürtel einen schreitenden bipeden Gang und ein ausdauerndes Laufen ermöglichten (SCHMID et al. 2013).

Es gibt eine Reihe von Anfragen an die Plausibilität der Ableitung des hyperpronatorischen Ganges von den bekannten Knochenmerkmalen von *Australopithecus sediba*. Im Zusammenhang mit dem hyperpronatorischen Gang stellt sich auch die Frage nach den Selektionsdrücken, die zu dieser eigentümlichen Fortbewegungsanpassung geführt haben sollen. Außerdem werfen der morphologisch-funktionelle Merkmalsmix und die zeitliche Stellung Probleme bei der phylogenetischen Interpretation dieses frühen Homininen auf. Darauf wird in weiteren Kapiteln näher eingegangen.

Wie bereits dargestellt besitzt *Australopithecus* sediba an Schulter, Arm, Brustkorb und am Fuß zahlreiche Merkmale, die auf einen Aufenthalt in Bäumen hinweisen. Diese Merkmale legen eine gewohnheitsmäßige zweibeinige Fortbewegung nicht nahe.

Vermuteter hyperpronatorischer Fuß gut zum Klettern

Die Behauptung von DESILVA et al. (2013), dass *Australopithecus sediba* ein habitueller, d.h. gewohnheitsmäßiger Bipede sei, überrascht, denn zuvor wurde der Fuß mit ausgeprägten Kletteranpassungen und als schlecht geeignet für eine effektive Übertragung des Körpergewichtes auf den Boden, wie sie für effektives zweibeiniges Gehen erforderlich ist, beschrieben (ZIPFEL et al. 2011, DESILVA et al. 2012).

Auf gute Kletterfähigkeiten weist die schon beschriebene hohe Mobilität des Fußes mit vermutetem Auftreten eines midtarsalen Bruches hin. Eine hohe Mobilität ermöglicht dem Fuß, sich gut an Baumzweige anzupassen.

Die schnabelartige Konfiguration des unteren inneren Knochenfortsatzes des Fersenbeines lässt auf einen starken M. flexor digitorum schließen. Dieser Muskel spielt eine wichtige Rolle beim Greifen des Fußes in Bäumen. Auch der dicke Innenknöchel weist auf Kletteraktivitäten hin (DESILVA et al. 2012).

Australopithecus sediba war von allen Australopithecinen wahrscheinlich am stärksten an ein Leben in Bäumen angepasst.

Wegen dieser Merkmale am Fuß vermuteten DESILVA et al. 2012, dass *Australopithecus sediba* der am stärksten an das Baumleben angepasste Australopithecine war. (Zahlreiche weitere Kletteranpassungen an Schulter, Arm und Brustkorb von *Australopithecus sediba* wurden bereits in Kapitel 3 dargestellt.) Ein Jahr später deuteten DESILVA et al. (2013) die Fußklettermerkmale und Strukturen des Fersenbeines, die *gegen* eine effiziente Gewichtsübertragung auf den Erdboden sprechen (ZIPFEL et al. 2011), im Zusammenhang mit Merkmalen am Körperstamm und den Beinen als Anpassung an eine habituelle bipede Fortbewegung!

5. Anfragen an den postulierten hyperpronatorischen Gang von *Australopithecus sediba*

Es stellen sich einige Anfragen zum postulierten hyperpronatorischen Gang von Australopithecus sediba, die von den Autoren zum Teil selbst angesprochen werden. DESILVA et al. (2013) räumen ein, dass bestimmte Knochenmerkmale von Australopithecus sediba erst durch weitere Funde bestätigt werden müssen. Zum einen wird es sich zeigen, ob bestimmte, im Rahmen der Hyperpronation gedeutete Merkmale typisch für Australopithecus sediba sind oder ob es sich nur um eine individuelle Ausprägung handelt, von der keine allgemeinen Rückschlüsse auf die Art gezogen werden können. Zum anderen werden neue, bisher nicht bekannte Skelettelemente die von DESILVA et al. (2013) vorausgesagten hyperpronatorischen Merkmale bestätigen oder widerlegen. Allerdings sind prognostizierte Merkmale wie eine mäßig abgespreizte Großzehe, die das pronatorische Drehmoment des Fußes begrenzt und damit den Gang von Australopithecus sediba stabilisiert hätte, auch bei arborikoler* Fortbewegung, über die Australopithecus sediba ebenfalls verfügt hat, zu erwarten.

AlsVorbild für die Rekonstruktion des Ganges bei Australopithecus sediba dient wie erwähnt der krankhafte hyperpronatorische Gang des Menschen. Das Skelettsystem von Australopithecus sediba und von hyperpronatorisch gehenden, modernen Menschen ist insbesondere im Fußbereich jedoch sehr verschieden. Die Annahme eines trotz dieser Unterschiede ähnlich praktizierten Ganges ist deshalb fragwürdig. Der osteophytäre ("osteophytic") Ansatz des M. biceps femoris am oberen Teil des Wadenbeins wird von DESILVA et al. (2013) als Anpassung an einen normal praktizierten hyperpronatorischen Gang gedeutet. Osteophytäre Sehnenansätze sind beim Menschen im Erwachsenalter in der Regel pathologisch. Aber es gibt weitere Anfragen.

Beim modernen Menschen wurden mögliche Zusammenhänge zwischen einer hyperpronatorischen Fußstellung, einer Neigung des Beckens nach vorne und einer verstärkten Lendenwirbelsäulenkrümmung, wie sie bei *Australopithecus sediba* postuliert werden, untersucht. Die Ergebnisse sind bisher aber nicht eindeutig. Bislang wurde in Studien nur das Stehen auf zwei Beinen, nicht aber die Bewegungsphase beim bipeden Gehen untersucht (WILLIAMS et al. 2013, siehe dort Literatur). Der funktionelle Zusammenhang zwischen hyperpronatorischem Gang, sehr starker Lendenwirbelsäulenkrümmung und Beckenneigung nach vorn beim zweibeinigen Gehen ist bisher also nur eine Vermutung, deren Bestätigung nach WILLIAMS et al. (2013) noch aussteht.

Der bei Australopithecus sediba postulierte Zusammenhang zwischen hyperpronatorisch bipedem Gehen, starker Lendenwirbelsäulenlordose und Neigung des Beckens nach vorne ist bei (pathologisch) hyperpronatorisch gehenden, modernen Menschen bisher nicht nachgewiesen.

Eine Beckenneigung nach vorn, wie sie Australopithecus sediba besitzt und die zusammen mit der sehr starken Lendenwirbelsäulenkrümmung im Rahmen eines hyperpronatorischen Ganges gedeutet wird, vermutete man auch bei Australopithecus afarensis (AL 288-1) (ABITBOL 1995) und Australopithecus africanus (Sts 14) (BERGE & GOULARAS 2010). Diese Beckenausrichtung wird jedoch bei beiden Australopithecus-Arten nicht im Zusammenhang mit einem hyperpronatorischen Gang interpretiert und ist funktionell nicht ausreichend geklärt. Nach Berge & Gou-LARAS (2010) weist die Neigung des Beckens auf eine weniger effiziente sagittale (von vorn nach hinten erfolgende) Stabilisierung des Rumpfes durch den M. erector spinae bei Sts 14 und AL 288-1 beim bipeden Stehen und Gehen hin. ABITBOL (1995) schließt bei AL 288-1 jedoch auf einen etwas schräg nach vorne geneigten Rumpf, was mit einer aufrechten Körperhaltung unvereinbar ist.

Nach DESILVA et al. (2013) sind zwei Strukturen für den hyperpronatorischen Gang von *Australopithecus sediba* unabdingbar: Ein effektiver Abspreizmechanismus der Hüfte und ein Längsfußgewölbe. Es ist aber nicht sicher, ob beides bei *Australopithecus sediba* vorhanden war.

DESILVA et al. (2013) schließen von der Ausrichtung der Darmbeinschaufeln bei *Australopithecus sediba* auf eine völlig menschliche Hüftabspreizfunktion der kleinen Glutealmuskeln mit medial des Standbeines verlaufender Verlagerung des Körperschwerpunktes beim bipeden Gehen. Die Ausrichtung der Darmbeinschaufeln ist zwar bei *Australopithecus sediba* am menschenähnlichsten von allen Australopithecinen, aber sie ist nicht mit der des Menschen identisch, sondern intermediär zwischen der mehr lateralen Ausrichtung der Australopithecinen und der mehr medialen Ausrichtung von *Homo* ausgeprägt (KIBII et al. 2011). Aufgrund dieses Sachverhaltes kann man die Behauptung eines völlig menschlichen Hüftabduktionsmechanismus anzweifeln. Zudem ist es fraglich, ob ein so weitreichender funktioneller Schluss allein auf der Basis dieses einen Merkmals gezogen werden kann.

Nach DESILVA et al. (2013) gibt es eine Möglichkeit, bei der ein Gehen auf der Außenkante des supinierten (auswärtsgedrehten) Fußes (trotz Masseschwerpunkt medial des Standbeines, Anmerkung des Autors) keine Hyperpronation hervorrufen würde, nämlich, wenn Supinationsmuskeln (z. B. M. tibialis anterior und posterior) den Fuß trotz der starken Bodenreaktionskräfte, die den Fuß in eine Pronationsstellung treiben, in der supinierten Stellung hielten. Das hätte ein schimpansenähnliches bipedes Gehen zur Folge. Diese Möglichkeit dürfte aber kaum an den Knochenstrukturen ablesbar sein.

ZIPFEL et al. (2011) schließen von verschiedenen Knochenmerkmalen auf ein Längsfußgewölbe bei Australopithecus sediba. In der paläanthropologischen Literatur wird das Fußgewölbe bei den frühen Homininen allerdings sehr kontrovers diskutiert, was ZIPFEL et al. (2011) auch zugeben. Ein Diskussionspunkt dreht sich um die Frage, von welchen Knochenmerkmalen man auf ein Fußgewölbe schließen kann. Damit im Zusammenhang steht der andere Diskussionspunkt, nämlich, welche fossilen Homininen ein Längsfußgewölbe besaßen und, wenn vorhanden, wie stark es ausgeprägt war. Bezüglich der Ausprägung eines Längsfußgewölbes bei den Australopithecinen einschließlich "Homo" habilis gibt es sowohl befürwortende als auch ablehnende Autoren (WARD et al. 2011, MITCHELL et al. 2012, Übersicht bei DeSILVA 2010 und DeSILVA & THROCKMORTON 2010). Aber auch innerhalb einer Art wird die Existenz dieser Fußstruktur nicht bei allen Individuen gleich beurteilt. So besitzen nach DESILVA & THROCKMORTON (2010) zwei Australopithecus-afarensis-Funde ein "rear foot arch" ("Rückfußgewölbe"), während es bei "Lucy" (AL 288-1), dem berühmtesten Individuum dieser Art, nicht vorhanden war (ausführlich Kasten 5). Welche Schlüsse kann man aus solch einer kontroversen Diskussion ziehen?

Nach konventioneller Vorstellung, die aber – wie weiter unten dargestellt – revisionsbedürftig ist, stellt das Fußgewölbe eine morphologische Struktur dar. Danach wird das Fußgewölbe durch die Geometrie der Fußskelettelemente gestaltet, ist aber selbst ligamentärer* Natur (Abb. 25) und wird von vielen Muskeln gehalten (DESILVA & THROCKMORTON 2010). Da zahlreiche Weichteilstrukturen an der Bildung des Fußgewölbes beteiligt sind und kein Konsens darüber besteht, welche Skelettmerkmale mit diesen Strukturen korrelieren, ist der Schluss naheliegend, dass allein von knöchernen Merkmalen bei den ausgestorbenen frühen Homininen keine sicheren Schlüsse auf das Vorhandensein eines Fußgewölbes gezogen werden können. Diese Einschätzung wird von weiteren Befunden gestützt.

Von den Knochenmerkmalen der frühen Homininen kann nicht auf ein Längsfußgewölbe geschlossen werden.

Nach konventioneller Lehrmeinung besitzt unter den Primaten nur der Mensch ein Längsfußgewölbe. Wegen des fehlenden Längsfußgewölbes tritt bei den nichtmenschlichen Primaten ein anatomischer und funktioneller Plattfuß mit midtarsalem Bruch auf. Ungeachtet der biomechanischen Bedeutung des Längsfußgewölbes gibt es aber Menschen, die ohne Symptome schmerzfrei mit einem physiologischen Plattfluß gehen können (DESILVA & THROCKMORTON 2010). Darüber hinaus wurde auch bei Menschen ein midtarsaler Bruch, den man bisher nur bei nichtmenschlichen Primaten sicher beobachtet hatte, nachgewiesen. DESILVA & GILL (2013) haben dieses Phänomen bei acht Prozent eines Untersuchungskollektivs von 398 Menschen dokumentiert. Allerdings tritt der Bruch beim Menschen kontinuierlich und nicht in zwei Phasen wie bei den nichtmenschlichen Primaten auf. Die stärkste Revision bisheriger Vorstellungen zur Mobilität des Fußes mit Auftreten eines Längsfußgewölbes und midtarsalen Bruches bei Mensch und Großaffe machen die Ergebnisse einer Studie von BATES et al. (2013) erforderlich. Der Mensch besitzt gegenüber den Großaffen zwar im Durchschnitt einen steiferen Fuß im Bereich des äußeren Längsfußgewölbes, aber es existiert unerwartet eine deutliche Überlappung der Funktion des äußeren midfoot mit Ausbildung des äußeren Längsfußgewölbes bei Menschen und Großaffen. Entgegen klassischer Vorstellungen ist das äußere Längsfußgewölbe keine morphologische, sondern eine variable, funktionelle Struktur. Das Längsfußgewölbe kann deshalb nicht an den Knochenmerkmalen

Abb. 25 Bänder des menschlichen Fußes, die beim Erhalt des Längsfußgewölbes und der Dynamik des Fußes beim Gehen des Menschen von großer Bedeutung sind. (Nach AIELLO & DEAN 1990)



Kasten 5: Kontroverse Diskussion um das Längsfußgewölbe der Australopithecinen

Das longitudinale Fußgewölbe ist nach klassischer Vorstellung eine einmalige menschliche Struktur. Sie hilft elastische Energie zu speichern und erhält die während der Phase des Fußabstoßens beim bipeden Gehen erforderliche Starre. Das Längsfußgewölbe wirkt außerdem als ein Stoßdämpfer, der Bodenreaktionskräfte abschwächt, die beim Aufsetzen des Fußes auf dem Boden entstehen. Das Fußgewölbe wird zwar durch die Geometrie der Fußskelettelemente gestaltet, das Gewölbe selbst ist aber ligamentärer Natur (Abb. 25). Es wird von folgenden Strukturen gebildet: Das Lig. plantare longum, Lig. calcaneocuboideum plantare oder Lig. plantare breve, das Lig. calcaneonaviculare plantare, das Lig. bifurcatum und die möglicherweise wichtigste Struktur, die Plantaraponeurose. Das Fußgewölbe wird außerdem durch die intrinsischen Muskeln des Fußes und die Aktivität des M. tibialis posterior, M. tibialis anterior, M. fibularis longus und des M. flexor digititorum profundus gehalten (DESIL-VA & THROCKMORTON 2010).

Es besteht wenig Konsens unter Paläanthropologen darüber, welche Skelettmerkmale mit der Existenz eines longitudinalen Fußgewölbes korrelieren und welche es ausschließen. Als Konsequenz gehen auch die Meinungen über die Existenz eines Längsfußgewölbes bei den frühen fossilen Homininen auseinander.

Australopithecus afarensis

Australopithecus afarensis besitzt nach Lawy (1986), Langdon et al. (1991), GEBO (1992) und Ward et al. (2011) ein Längsfußgewölbe, dagegen wird es von Sarmiento (1991), Berillon (2003), HARCOURT-SMITH & AIELLO (2004) und MITCHELL et al. (2012) bestritten. Nach DESILVA & THROCKMORTON (2010) besaßen zwei Funde von Australopithecus afarensis (AL 333-7, -8) ein "Rückfußgewölbe" ("rear foot arch"), bei "Lucy" (AL 288-1) war es dagegen nicht vorhanden.

Die Vermutung eines fehlenden Längsfußgewölbes bei *Australopithecus afarensis* basiert auf Merkmalen wie der Neigung von Fußgelenkflächen (Sarmiento 1991, Sar-MIENTO & MARCUS 2000, BERILLON 2003), dem Vorhandensein einer robusten navikularen Tuberositas, die auf eine gewichtstragende Innenseite des Fußes hinweist (Sarmiento & Marcus 2000, Harcourt-Smith & Aiello 2004) und dem Fehlen eines "Rückfußgewölbes" auf einer nach hinten gerichteten distalen Tibiagelenkfläche (DeSilva & Throckmorten 2010).

Forscher, die ein Fußgewölbe bei Australopithecus afarensis als gegeben erachten, begründen dies mit einem deutlichen Eindruck auf dem Taluskopf als Hinweis auf ein Lig. calcaneonavikulare plantare (LAMY 1986), welches den Taluskopf bei einem gewölbten Fuß hält, und einer menschenähnlichen Torsion des Kopfes des vierten Mittelfußknochens nach lateral im Verhältnis zur Basis (WARD et al. (2011). MITCHELL et al. (2012) bestreiten jedoch die Existenz eines menschenähnlichen Lig. calcaneonaviculare plantare bei Australopithecus afarensis, weil das Ansatzgebiet auf dem Taluskopf für dieses Band sogar noch kleiner als bei den Großaffen ist, die auch ein Lig. calcaneonavuculare plantare besitzen, das aber nicht mit dem des Menschen vergleichbar ist. Außerdem bestreiten sie auf der Basis des vierten Mittelfußknochens das Vorhandensein eines Fußgewölbes bei diesem frühen Homininen. Weiterhin wird auf das große Ansatzgebiet für das Lig. cubonaviculare am inferioren Teil des Naviculare hingewiesen, welches das Längsfußgewölbe stabilisiert (Stern & Susman 1983, Lamy 1986).

Australopithecus africanus

Australopithecus africanus besitzt nach DeSilva & Throckmorton (2010) ein Längsfußgewölbe. Darauf weisen ein immobiles laterales Tarsometatarsalgelenk (DeSilva 2010), eine leicht plantare Neigung der cuboidalen Gelenkfläche auf dem Calcaneus, der Neigungswinkel der distalen Tibiagelenkfläche und eine schwach entwickelte mediale Tuberositas auf dem Naviculare hin (DeSilva & Throckmorton 2010).

Australopithecus ("Homo") habilis

Australopithecus ("Homo") habilis besitzt nach Day & Napier (1964), Susman (1983), Lamy (1986), Langdon et al. (1991), Berillon (2003), DESILVA & THROCKMORTON (2010) und WARD et al. (2011) ein Längsfußgewölbe. KIDD et al. (1996) und KIDD (1999) bestreiten dagegen das Vorhandensein eines menschlichen Längsfußgewölbes bei diesem frühen Homininen. Nach SARMIENTO (1991) existierte ein niedriges Längsfußgewölbe.

Australopithecus sediba

Australopithecus sediba besitzt nach ZIPFEL et al. (2011) ein Längsfußgewölbe ("rear foot arching"). Die Autoren schließen aus folgenden Merkmalen auf diese Struktur: Der hintere Rand der Schienbeingelenkfläche stellt sich gegenüber dem vorderen Rand tiefer gelegen dar. Kopf und Hals des Sprungbeines und die Gelenkfläche für das Würfelbein auf dem Fersenbein sind zur Fußsohle hin geneigt. Außerdem weise ein kleiner Höcker auf der Unterfläche des Fersenbeines auf den Ansatz des Lig. plantare longum, das eine wichtige Struktur des Längsfußgewölbes ist, hin.

Nach klassischer Vorstellung besitzen alle Primaten ein Querfußgewölbe, aber nur der Mensch besitzt zusätzlich ein Längsfußgewölbe. Bei den heute lebenden nichtmenschlichen Primaten besteht deshalb ein anatomischer und funktioneller Plattfuß. Neue Studien widersprechen jedoch dieser Vorstellung.

Ungeachtet der biomechanischen Bedeutung des Längsfußgewölbes gibt es Menschen, die ohne Symptome schmerzfrei mit einem physiologischen Plattfluß gehen können (DESILVA & THROCKMORTON 2010). Darüber hinaus tritt nach DESILVA & GILL (2013) bei Menschen mit einem erniedrigten Fußgewölbe beim bipeden Gehen ein midtarsaler Bruch auf. Eine quantitative Studie von Bates et al. (2013) an gesunden Menschen und Großaffen erbrachte Ergebnisse, die noch überraschender sind. Das äußere Längsfußgewölbe ist keine dauerhafte Struktur beim Menschen und es kann auch bei Großaffen auftreten. Deshalb ist es nicht möglich, von Knochenstrukturen früher fossiler Homininen auf ein Längsfußgewölbe und die Fähigkeit zu gewohnheitsmäßiger zweibeiniger Fortbewegung zu schließen (siehe ausführlich Kap. 7).

abgelesen werden. Die Studie von BATES et al. (2013) wird wegen ihrer bedeutenden Konsequenzen für die Interpretation knöcherner Strukturen fossiler Homininen gesondert in Kapitel 7 ausführlich behandelt.

Ohne (häufig) auftretendes Längsfußgewölbe und ohne Verlagerung des Masseschwerpunktes medial des Standbeines ist es naheliegend, die hohe Mobilität des Fußes mit (häufigem) midtarsalem Bruch von *Australopithecus sediba* wie beim Schimpansen nur als Kletteranpassung zu werten. Das gleichzeitige Auftreten eines menschenähnlichen Längsfußgewölbes und eines pongidenähnlichen midtarsalen Bruches, wie DESILVA et al. (2013) bei *Australopithecus sediba* vermuten, ist anatomisch-funktionell widersprüchlich. DESILVA et al. (2013) meinen, diesen Widerspruch mit der Annahme des hyperpronatorischen Ganges von *Australopithecus sediba* gelöst zu haben. Diese Lösung scheint aber nicht wirklich überzeugend zu sein, denn ein gut entwickeltes Längsfußgewölbe verhindert einen midtarsalen Bruch. Beide Strukturen bleiben auch bei einem hyperpronatorischen Gang funktionell widersprüchlich (Kasten 4).

Man kann vermuten, dass das Dogma des gewohnheitsmäßigen bipeden Ganges der Australopithecinen der eigentliche Grund für die Behauptung von BERGER et al. (2010) und DES-ILVA et al. (2013) ist, *Australopithecus sediba* habe eine habituelle und nicht nur eine fakultative* Bipedie praktiziert.

Das Dogma des gewohnheitsmäßigen zweibeinigen Ganges der Australopithecinen ist wahrscheinlich der eigentliche Grund für die Behauptung einer habituellen Bipedie auch bei Australopithecus sediba.

6. "Ketzerische" Studien: *Australopithecus* auch verfüßig auf dem Erdboden

Studien zur Quadrupedie von Australopithecus

Australopithecus sediba war wie die anderen Australopithecinen ein guter Kletterer. Wahrscheinlich war er sogar am besten von allen Australopithecinen an das Baumleben angepasst. Die Art und Weise des Kletterns dürfte sich aber wie die der anderen Australopithecinen von der arborikolen Fortbewegung der heute lebenden Primaten unterschieden haben.

Kontrovers wird in der Fachwelt nach wie vor die terrestrische Fortbewegung der Australopithecinen diskutiert, wobei *Australopithecus afarensis* im Mittelpunkt steht. Es gibt drei Hypothesen zur Fortbewegung von *Australopithecus afarensis* auf dem Erdboden (Übersicht bei WARD 2002): (1) *Australopithecus afarensis* ging auf zwei Beinen wie der moderne Mensch. (2) Diese frühen Homininen praktizierten einen ineffektiven Gang, der sich vom Gang des modernen Menschen unterschied. (3) *Australopithecus afarensis* bewegte sich auf dem Erdboden nicht nur auf zwei Beinen, sondern auch vierbeinig fort. Die letzte Hypothese ist derzeit eine Au-Benseitermeinung.

Viele Skelettmerkmale von Australopithecus afarensis unterscheiden sich von denen des modernen Menschen und lassen auf einen weniger effektiven, langsamen bipeden Gang schließen. Im Folgenden wird aber nicht dieses Problem diskutiert, sondern auf die dritten Hypothese eingegangen, nach der Australopithecus afarensis nicht nur ineffektiv zweibeinig, sondern auch effektiv vierbeinig auf dem Erdboden ging.

Wenn die Australopithecinen nicht schnell biped auf dem Erdboden gehen konnten, stellt sich die Frage, wie sie dennoch rasch auf dem Erdboden vorankamen. Dies war gemäß der dritten Hypothese nur mit einer vierfüßigen Fortbewegung möglich. Nach SARMIENTO (1998) besitzen Australopithecus afarensis und anderen Australopithecinen gemeinsame Merkmale mit vierfüßig auf dem Boden gehenden Primaten (Flachlandgorilla, mehrkatzenartige Altweltaffen), die auf eine terrestrisch-quadrupede Fortbewegung auch bei den frühen fossilen Homininen schließen lassen. Ähnlich "ketzerische" Schlussfolgerungen zogen aber schon frühere Autoren, deren Untersuchungsergebnisse im Folgenden vorgestellt werden.

ZUCKERMAN et al. (1973) haben Maße des Hüftknochens bei heute lebenden Primaten bestimmt, die in direkter Beziehung zu dem Kräftemuster stehen, das bei der Fortbewegung gewohnheitsmäßig auf das Becken einwirkt. Mit dieser Methodik wurde auch das Becken von *Australopithecus africanus* (Sts 14) untersucht. Im Ergebnis zeigte sich, dass die Struktur und Funktion des Beckens von *Australopithecus* unter den lebenden Primaten einmalig ist.

Australopithecus konnte sich zwar auf zwei Beinen fortbewegen, weil das Gewicht effizienter als bei allen lebenden, nichtmenschlichen Primaten vom Rumpf auf die Beine übertragen wurde, dieser Gang muss aber deutlich von dem des Menschen verschieden gewesen sein. Weiterhin bewegte sich Australopithecus wahrscheinlich akrobatisch-kletternd fort. Schließlich ist nach ZUCKERMAN et al. (1973) das Becken von Australopithecus africanus auch mit einer quadrupeden Fortbewegung vereinbar.

In einer Übersicht zum Fortbewegungsskelett der Australopithecinen (einschließlich "*Homo" habilis*) betont OXNARD (1975), dass diese frühen Homininen keine Lebewesen repräsentieren, die phylogenetisch zwischen den Großaffen und den Menschen stehen. Sie unterscheiden sich von den Großaffen und Menschen etwa so stark wie die letzteren beiden untereinander (Abb. 26). Die Australopithecinen



Abb. 26 Die Stellung der Australopithecinen (einschließlich "Homo" habilis) im Evolutionsund Schöpfungsmodell. Im Evolutionsmodell werden die Australopithecinen als Vormenschen oder Affenmenschen auf dem Evolutionsweg hin zum Menschen gedeutet. Im Schöpfungsmodell gehören die Australopithecinen zu einem Großaffenformenkreis, der sich sowohl vom Menschen als auch den lebenden Großaffen deutlich unterscheidet. Diese Interpretation wird durch neuere Daten gestützt. Damit gewinnt die Deutung der Australopithecinen als erschaffener Grundtyp ohne historisch verwandtschaftliche Beziehung zu anderen Großaffen und dem echten Menschen an Plausibilität.

praktizierten keine intermediäre Fortbewegung zwischen Quadrupedie und Bipedie. Die Beckenstruktur weist auf einen funktionellen Mix hin: Nichtmenschliche Zweibeinigkeit, akrobatisches Baumklettern und vierfüßige Fortbewegung. Die vierfüßige Fortbewegung erfolgte nach OXNARD (1975) aber wahrscheinlich in Bäumen und nicht auf dem Erdboden.

OXNARD & HOYLAND-WILKS (1994) untersuchten durch Simulation die am Beckenknochen wirkenden Kräfte bei zweibeiniger, knöchelgehender und nichtknöchelgehender vierfüßiger Fortbewegung. Erwartungsgemäß ist das Becken des Menschen eindeutig besser für eine Bipedie als für eine Quadrupedie konstruiert. Ebenfalls nicht überraschend war das Ergebnis bei den Großaffen und Tieraffen. Ihre Beckenknochen sind besser für eine quadrupede als für eine bipede Fortbewegung geeignet. Erstaunlich war jedoch der Befund für Australopithecus africanus (Sts 14). Einerseits ist bei ihm wie beim Menschen das Becken mechanisch effizienter für eine Bipedie als für eine Quadrupedie ausgebildet. Andererseits ist Australopithecus africanus an die bei vierfüßiger Fortbewegung auftretenden Kräfte genau so gut wie die vierfüßigen Primaten angepasst. OXNARD & HOYLAND-WILKS (1994) deuten die für Bipedie geeignete Knochenstruktur zwar als Hinweis auf eine effektive aufrechte Körperhaltung.² Die Bipedie von Australopithecus africanus war von der des Menschen aber stark verschieden. Die Zweibeinigkeit dieser fossilen Wesen ist wahrscheinlich auf eine quadrupede Fortbewegung "aufgelagert" gewesen. Die auf eine Quadrupedie hinweisenden Merkmale des Beckenknochens von Australopithecus africanus deuten OXNARD & HOYLAND-WILKS (1994) als Anpassung an eine vierfüßige Fortbewegung. Australopithecus africanus hat vermutlich seine Hinterextremitäten bei der Fortbewegung unterschiedlich eingesetzt, wie dies auch heute lebende Primaten können. Semibrachiatoren (Fortbewegung teilweise mit Schwinghangeln) benutzen einerseits ihre Vorderextremitäten, um den Körper bei einer vierfüßigen Fortbewegung abzustützen und andererseits zum Hangeln während der Fortbewegung durch Armschwingen. Hinterextremitätenakrobaten können ihre hinteren Gliedmaßen für eine quadrupede Fortbewegung oder in großer Variabilität beim Hangeln einsetzen (ASHTON et al. 1981).

Diese Ergebnisse sind nicht direkt auf die Diskussion um das Fortbewegungsrepertoire von Australopithecus sediba anwendbar, weil es deutliche Unterschiede in der postcranialen Anatomie zwischen Australopithecus sediba und Australopithecus afarensis/africanus gibt. Sie sind aber dennoch mit zu bedenken. Denn auch bei Australopithecus sediba müssen folgende Fragen gestellt werden: Wenn Australopithecus sediba nicht hochgradig an das Baumleben angepasst war und sich deshalb auf dem Erdboden auch über längere Strecken fortbewegt hat, wie konnte er schnell vor Feinden auf Bäume flüchten? Bewegte sich Australopithecus sediba in solchen Situationen schnell vierfüßig auf dem Erdboden fort?.

Anfragen an Studien zur Bipedie von Australopithecus

In der Paläanthropologie gibt es eine gängige Vorgehensweise bei der Rekonstruktion der Fortbewegung fossiler Homininen, die nach MITCHELL et al. (2012) sehr problematisch ist. Man stellt Merkmale mit unterschiedlicher Ausprägung bei Afrikanischen Großaffen und Menschen gegenüber, wobei die menschlichen Merkmale ausschließlich in Beziehung zur habituellen Bipedie gesehen werden. Aufgrund dieser Voraussetzung werden dann menschenähnliche Merkmale bei den Australopithecinen ausschließlich als Anpassung an eine habituellbipede Fortbewegung interpretiert und es wird nicht nach anderen Fortbewegungsweisen gefahndet bzw. Merkmale entsprechend anderer Fortbewegungsweisen bewertet. Diese Vorgehensweise ist aber problematisch, weil ein monokausaler Zusammenhang zwischen der habituellen Bipedie und den Merkmalen des Menschen oft nicht nachgewiesen werden konnte.Viele menschliche Merkmale findet man nicht exklusiv beim Menschen, sondern auch

² Untersuchungen des Beckens von *Australopithecus sediba, Australopithecus afarensis* (AL 288-1) und *Australopithecus africanus* (Sts 14) weisen jedoch auf ein gegenüber dem Menschen mehr nach vorn geneigtes Becken hin.

bei nichtmenschlichen Primaten mit anderen Fortbewegungsweisen. SARMIENTO (1994, 1998) hat solche Merkmale in großer Zahl zusammengestellt. In Kasten 6 sind einige dieser Merkmale aufgelistet. Gleiche anatomische Merkmale können Teile verschiedener Merkmalskomplexe sein, denen unterschiedliche Fortbewegungsarten zugrunde liegen. Deshalb ist der Schluss von einzelnen Merkmalen auf das Fortbewegungsrepertoire insgesamt nicht zulässig. Ein Beispiel für ein einzelnes anatomisch-funktionelles Merkmal, das gleichermaßen bei bipeder und quadrupeder Fortbewegung erforderlich ist, ist die Fähigkeit der Mittelfußknochen-Fußzehengrundgelenke zu starker Beugung nach dorsal (zum Fußrücken hin) (Abb. 27, 28, Kasten 7). Trotzdem werden solche Merkmale von Paläanthropologen weiterhin als Hinweise auf eine Bipedie unter Ausschluss anderer Fortbewegungsweisen (siehe z. B. WARD 2002) bei fossilen Homininen gewertet.

An den Studien sind weiterhin die oftmals geringe Zahl und Artenvielfalt der zum Vergleich herangezogenen Primaten kritikwürdig (MITCHELL et al. 2012). Die Analysen eines vierten Mittelfußknochens von Australopithecus afarensis durch WARD et al. (2011) und MITCHELL et al. (2012) sind ein eindrucksvolles Beispiel dafür, wie stark unterschiedliche Fallzahlen und die Primatenvielfalt das Ergebnis beeinflussen können (Kasten 8). WARD et al. (2011) gelangen zum Schluss, dass Australopithecus afarensis wie der Mensch ein habitueller Bipede mit Längsfußgewölbe ohne Kletteranpassungen war. Dagegen kommen MITCHELL et al. (2012) unter Einbeziehung einer viel größeren Zahl und Vielfalt an Primaten als Vergleichsmaterial für den fossilen vierten Mittelfußknochen zu einem ganz anderen Ergebnis als WARD et al. (2011): Australopithecus afarensis war dem Östlichen Gorilla am ähnlichsten. Der Östliche Gorilla bewegt

Kasten 6: "Bipede" Merkmale fossiler Homininen bei nichtbipeden Affen (nach MITCHELL et al. 2012)

- vordere Lage und nach inferior ausgerichtetes Großes Hinterhauptsloch (Foramen magnum)
- schüsselförmiges Becken
- Femurhals mit einer menschlichen Kortikalisknochenverteilung
- hoher bicondylärer Winkel
- Obturatorgrube am Femurhals
- tibiotalare Gelenkebene senkrecht zur langen Achse der Tibia
- Mittelfußknochen mit dorsal kuppelförmigen Köpfen, proximale Phalangen mit nach dorsal geneigten metatarsalen Gelenkflächen



sich von allen Gorillas am häufigsten auf dem Erdboden (langsam) quadruped fort und klettert nur selten auf Bäume.

Die Möglichkeit, dass gleiche Strukturen im Zusammenspiel mit anderen Strukturen ganz unterschiedliche Fortbewegungsarten unterstützen können, macht es schwierig bis unmöglich, das Fortbewegungsrepertoire fossiler Homininen mit heute nicht mehr vorkommenden Merkmalskombinationen im Detail zu rekonstruieren. Erschwerend kommt hinzu, dass in der Regel nur von einem oder wenigen Individuen einer fossilen Homininenart Knochen oder gar nur Knochenfragmente vorliegen.

Im Wissen um die eingeschränkten Möglichkeiten der Rekonstruktion der Fortbewegung ausgestorbener Lebewesen kehren wir zu der Frage nach dem Fortbewegungsrepertoire von Australopithecus sediba zurück. Australopithecus sediba hat sich mit großer Wahrscheinlichkeit auf Bäumen fortbewegt, aber anders als die heute lebenden Primaten. In welcher ganz speziellen Art und Weise er dies tat, werden wir wahrscheinlich niemals wissen. Australopithecus sediba bewegte sich wahrscheinlich auch auf zwei Beinen auf dem Erdboden fort, möglicherweise in Form des vorgeschlagenen, merkwürdigen hyperpronatorischen Ganges, aber das ist unsicher. Eine zweibeinige Fortbewegung ist bei heute lebenden, nichtmenschlichen Primaten nicht ungewöhnlich. Am häufigsten wird sie mit zehn Prozent der gesamten Fortbewegung vom ansonsten stark an das Baumleben angepassten

Abb. 27 Dorsal- und Plantarflexion des Fußes.

Abb. 28 Das Zehengrundglied mit Neigung der proximalen Gelenkfläche beim modernen Homo sapiens nach dorsal und bei Pongo pygmaeus (Orang-Utan) nach plantar. (Aus Griffin & Richmond 2010, gering geändert)



Kasten 7: Biped-terrestrische Mittelfuß-Zehengelenkstruktur bei quadrupedterrestrischen Affen

Die Mittelfußknochen und Zehengrundglieder von *Australopithecus afarensis* weisen einen Mix von "primitiven" und "fortschrittlichen" Merkmalen (STERN & SUSMAN 1983) auf. Die Paläanthropologen sind sich aber uneins darin, wie dieser Merkmalsmix im Rahmen der Fortbewegung zu deuten ist.

Einige Paläanthropologen schließen auf einen bipeden Gang, der sich von dem des Menschen unterschied. Außerdem war nach diesen Forschern der Fuß von Australopithecus afarensis auch zum Klettern geeignet (STERN & SUSMAN 1983, STERN 2000). Andere Forscher schließen dagegen auf eine menschlich zweibeinige Fußfunktion, bei der eine arborikole Fortbewegung praktisch keine Rolle spielte (LATIMER & LOVEJOY 1990). Beide Parteien sind sich darin einig, dass in den Mittelfuß-Zehengelenken von Australopithecus afarensis eine stärkere Beugung zum Fußrücken hin erfolgte (Dorsalflexion; Abb. 27) als bei den Afrikanischen Großaffen (STERN & SUSMAN 1983, SUSMAN 1983, SUSMAN et al. 1984, LATIMER & LOVEJOY 1990, DUNCAN et al. 1994). SUSMAN (1983), SUSMAN et al. (1984) und DUNCAN et al. (1994) haben aber vermutet, dass die größere Dorsalflexionsfähigkeit in den Metatarsophalangealgelenken von Australopithecus afarensis die Plantarflexionsfähigkeit nicht wesentlich eingeschränkt hat und der Fuß deshalb auch greif- und damit kletterfähig war. Später haben GRIFFIN & RICHMOND (2010) weitere Aspekte dieses Themas diskutiert. Im Folgenden wird die Diskussion über die Abschrägung der Basis der Zehengrundglieder (Abb. 28) und ihre Bedeutung für die Fortbewegung der frühen Homininen dargelegt.

LATIMER & LOVEJOY (1990) haben Illustrationen der Zehengrundglieder 2-5 vom Menschen, Schimpansen und Australopithecus afarensis (AL 333-115) verglichen. Die Zeichnungen vermitteln den Eindruck, dass die körpernahe (proximale) Gelenkfläche der Zehengrundglieder von Australopithecus afarensis im Gegensatz zum Großaffen wie beim modernen Menschen ausgerichtet ist. Die Autoren haben den Abschrägungsgrad aber nicht messtechnisch untersucht, also nicht quantifiziert. Allein vom bildmorphologischen Eindruck schließen sie, dass die Mittelfuß-Zehengelenke (Metatarsophalangealgelenke) von Australopithecus afarensis an eine ausgeprägte Dorsalflexion, die während der Zehenabdruckphase beim menschlichen Gehen (siehe Abb. 17) auftritt, angepasst waren. Bei den Großaffen zeigen die Zehengrundglieder dagegen eine Struktur, die mit der Greiffunktion des Fußes einhergeht. Die Autoren schließen von einer menschenähnlichen hohen Dorsalflexionsfähigkeit in den Mittelfuß-Zehengelenken auf einen menschenähnlichen Gang und damit einhergehend auf eine menschenähnlich geringe Plantarflexionsfähigkeit in diesen Gelenken, die ein Klettern kaum ermöglicht hat.

DUNCAN et al. (1994) haben die Gelenkflächenausrichtung des zweiten bis fünften Zehengrundgliedes von Australopithecus afarensis quantitativ bestimmt. Sie konnten die Beobachtung von LATIMER & LOVEJOY (1990) darin bestätigen, dass die proximale Gelenkfläche der Zehengrundglieder des Menschen stärker geneigt ist als bei den Großaffen. Jedoch kamen DUNCAN et al. (1994) auch zu dem Ergebnis, dass die Gelenkflächenneigung von Australopithecus afarensis intermediär zwischen Großaffen und Menschen ausgeprägt ist und den Variationsbereich von Großaffen und Mensch überlappt. Ungeachtet dieses Ergebnisses stützten sich nachfolgende Studien auf LATIMERS & LOVEJOYS (1990) rein qualitative Beurteilung und der daraus gezogenen Schlüsse zum Fortbewegungsrepertoire fossiler früher Homininen.

Die Grundglieder des Fußes von Ardipithecus kadabba (HAILE-SELASSIE 2001), Ardipithecus ramidus (SEMAW et al. 2005) und eines nicht identifizierten Homininen (WARD et al. 1999) zeigen eine Abschrägung der proximalen Gelenkfläche ähnlich wie bei Australopithecus afarensis. Die Autoren vermuten deshalb, dass diese Homininen Bipede waren.

GRIFFIN & RICHMOND (2010) stellten fest, dass die Basis der Grundglieder des Fußes des Menschen stärker abgeschrägt ist als bei den Afrikanischen Großaffen, dass es aber einen Überlappungsbereich mit den Afri-

kanischen Großaffen, insbesondere mit dem männlichen Gorilla, gibt. Damit bestätigten die Autoren die Ergebnisse von DUNCAN et al. (1994), wobei in der Analyse 16 Jahre zuvor der Überlappungsbereich zwischen Mensch und Großaffen trotz damals geringer Untersuchungszahlen größer war. Australopithecus afarensis liegt im Überlappungsbereich zwischen männlichem Gorilla und Homo sapiens, ist aber näher am Durchschnitt des männlichen Gorillas. GRIFFIN & RICHMOND (2010) schließen daraus, dass die Morphologie des Mittelfuß-Zehengrundglied-Gelenkes bei Australopithecus afarensis sowohl mit einem vierfüßig-terrestrischen Gang des Gorillas als auch mit einem bipeden Gang des Menschen vereinbar ist. Das mögliche diskutierbare Fortbewegungsrepertoire von Australopithecus afarensis (terrestrisch biped, arborikol, terrestrisch quadruped) zeigt sich noch eindrucksvoller, wenn Daten von Tieraffen in die Diskussion einbezogen werden.

Unter den nichtmenschlichen Primaten besitzen semiterrestrische (teilweise am Boden und teilweise in Bäumen lebende), meerkatzenartige Tieraffen (Cercopithecoidea) die menschenähnlichste dorsale Gelenkflächenabschrägung an den Zehengrundgliedern (REIN & HARRISON 2007). Die semiterrestrischen Cercopithecoidea und der Mensch beugen während des quadrupeden bzw. bipeden Gehens stark in den Metatarsophalangealgelenken. Die Fußfunktion der Cercopithecoidea ist aber von der des Menschen völlig verschieden. Die menschenähnliche dorsale Abschrägung der Zehengrundglieder der Cercopithecoidea geht mit einer starken Beugung zur Fußrückenseite (Dorsalflexion) in den Metatarsophalangealgelenken vor dem Abheben der Zehen einher. Obgleich die Cercopithecoidea keine vollen Sohlengänger (nicht voll plantigrad) sind, zeigt der Fuß einen beginnenden midtarsalen Bruch und die Großzehe ist variabel abgespreizt (divergent) (MELDRUM 1991). Dieses Beispiel zeigt sehr eindrucksvoll, dass gleiche Strukturen bei völlig unterschiedlichen Fortbewegungsarten eingesetzt werden können.

Gibbon praktiziert (GEISSMANN 2003). Der bipede Gang von *Australopithecus sediba* dürfte langsam und kinematisch ineffektiv gewesen sein. Er wurde deshalb – entgegen der Behauptung von DESILVA et al. (2013) – mit großer Wahrscheinlichkeit nicht gewohnheitsmäßig praktiziert. Falls *Australopithecus sediba* sich auch über längere Strecken auf dem Erdboden fortbewegt hat, tat er dies wie die lebenden Primaten und wahrscheinlich auch die anderen Australopithecinen schnell auf vier Beinen und nicht langsam auf zwei Beinen. Wie hätte er sonst effektiv vor Raubtieren flüchten können? *Australopithecus afarensis* war nach SUSSMAN & HART (2006)¹

¹ http://www.eurekalert.org/pub_releases/2006-02/ wuis-eho021406.php (Zugriff am 13.02.2014)

Kasten 8: Unterschiedlich umfangreiches Vergleichsmaterial führt zu konträren Schlüssen: Australopithecus afarensis biped oder quadruped?

WARD et al. (2011) kommen in einer Analyse des *Australopithecus afarensis* zugeordneten vierten Mittelfußknochens AL 333-160 zu dem Schluss, dass dieser von einem habituellen Bipeden mit einem fixierten medialen und longitudinalen Fußgewölbe stammt, der keine Fähigkeit zum Klettern hatte. In die Untersuchung waren 10 Menschen, 10 Schimpansen und 10 Flachlandgorillas zum Vergleich eingeschlossen. MITCHELL et al. (2012) führten ebenfalls eine Untersuchung von AL 333-160 unter Verwendung der Maßzahlen von WARD et al. (2011) durch und verglichen ihn mit dem entsprechenden Fußknochen von 186 modernen Menschen, 131 Gorillas, 17 Zwergschimpansen, 87 Schimpansen, 38 Orang-Utans, 11 Nasenaffen und 47 Pavianen. Das Ergebnis von MITCHELL et al. (2012) fällt völlig anders aus als das von WARD et al. (2011): Der Mittelfußknochen von Australopithecus afarensis zeigt Merkmale, die auch bei Altweltaffen auftreten. AL 333-160 ähnelt aber am stärksten dem vierten Mittelfußknochen des Östlichen Gorillas, der sich von allen Gorillas am ausgeprägtesten auf dem Erdboden (langsam) quadruped fortbewegt und nur selten auf Bäume klettert.

häufig ein Opfer von Raubtieren. Dies belegen Abdrücke von Zähnen und Krallen auf Knochen und Löcher in Schädeln bei 6–10% dieses frühen Homininen. In der Savanne lebende Antilopen und auf dem Boden lebende Affen werden heute ebenso häufig Opfer von Fleischfressern. Leider wird die Möglichkeit einer quadrupeden Fortbewegung in den Studien zur Lokomotion der frühen Homininen kaum in Betracht gezogen und deshalb nicht getestet.

Wir werden wahrscheinlich niemals das Fortbewegungsrepertoire von Australopithecus

sediba und das der anderen Australopithecinen im Detail wissen. Sicher ist nur, dass es sich von dem aller lebenden Primaten einschließlich des Menschen unterschied.

Wir werden wahrscheinlich niemals das Fortbewegungsrepertoire der frühen Homininen im Detail wissen. Sicher ist nur, dass es sich von dem aller lebenden Primaten einschließlich des Menschen unterschied.

7. Wie sicher sind funktionelle Interpretationen in der Paläanthropologie?

Australopithecus sediba mit widersprechendem Merkmalsmix

Australopithecus sediba ist wegen seines unerwarteten Merkmalsmosaiks sehr lehrreich, denn es mahnt zurVorsicht bei funktionellen Interpretationen von Merkmalen ausgestorbener Formen wie den frühen Homininen.

Allgemein sind paläanthropologische Deutungen häufig mit mehr oder weniger großen Unsicherheiten belastet. Sie haben deshalb oft nur kurze "Halbwertszeiten", d.h., sie müssen häufig revidiert werden. Dafür sind mehrere Gründe verantwortlich. So ist in der Paläanthropologie das zur Verfügung stehende Datenmaterial oft gering. Es handelt sich um Knochenüberreste, die häufig nur fragmentarisch erhalten und nicht selten beschädigt sind. Die taxonomische Zuordnung der Knochenüberreste fossiler Homininen ist in nicht wenigen Fällen unsicher.

Die funktionell wichtigen Weichteilstrukturen stehen uns gar nicht zur Verfügung, wobei Aussagen zu Bandstrukturen anhand von Knochenansatzstellen nur sehr eingeschränkt möglich sind – ein großer Schwachpunkt, der noch ausführlich in diesem Kapitel thematisiert wird. Die paläanthropologischen Daten werden ausschließlich im Rahmen von Makroevolutionshypothesen gedeutet. Alternative Konzepte wie die Grundtypenbiologie werden nicht in Betracht gezogen.

Bei der Erkenntnisgewinnung in der Paläanthropologie kommt erschwerend hinzu, dass wichtige Untersuchungsobjekte wie die frühen Homininen ausgestorben sind. Der *Gesamtmerkmalskomplex* dieser einst lebenden Formen kann deshalb nicht durch bekannte Analogien funktionell interpretiert werden. Lediglich bei bestimmten Merkmalen, die auch bei heute lebenden Formen auftreten, ist dies wahrscheinlich möglich. In der Zusammenschau können aber die von solchen Merkmalen gezogenen funktionellen Schlüsse zu unerwarteten Widersprüchen zu bisher überzeugend erscheinenden

Funktionell widersprüchliche Merkmalskomplexe früher fossiler Homininen widerspiegeln das Nichtwissen und den spekulativen Charakter funktioneller Interpretationen knöcherner Strukturen. Erklärungsmustern führen. Solche Widersprüche widerspiegeln unser Nichtwissen und den spekulativen Charakter vieler funktioneller Interpretationen knöchern-morphologischer Strukturen in der Paläanthropologie. Diese Probleme zeigen sich bei *Australopithecus sediba* eindrucksvoll

Becken und Fuß im Widerspruch

Australopithecus sediba verfügt über das Homoähnlichste Becken unter allen Australopithecinen. Allein aus der Beckenmorphologie würde man den Schluss ziehen, dass die Fortbewegung von Australopithecus sediba von allen Australopithecinen am menschenähnlichsten war. Dieser Deutung widersprechen aber die Merkmale der unteren Extremitäten in massiver Weise. Denn diese zeigen - wie oben dargelegt -, dass nach derzeitigem Kenntnisstand Australopithecus sediba der am schlechtesten biped und besten an das Baumleben angepasste Australopithecine war. Mehr noch: Es ist sogar rätselhaft, auf welche Weise dieser Australopithecine einen postulierten zweibeinigen Gang überhaupt praktizieren konnte!

Damit ist unklar, wie die "fortschrittlichen" Beckenmerkmale im Rahmen der Fortbewegung zu interpretieren sind. Sie haben zumindest keinen evolutionären Fortschritt für eine bipede Fortbewegungsweise von *Australopithecus sediba* gebracht. Im Gegenteil, sie gehen sogar mit einer gegenüber anderen Australopithecinen (*Au. afarensis, Au. africanus*) wahrscheinlich "primitiveren" Fortbewegung (schlechtere zweibeinige Fortbewegung, besseres Klettern) einher! Diesen Befund hat niemand erwartet.

Möglicherweise ist das problematische Merkmalsmosaik von *Australopithecus sediba* – zumindest teilweise – künstlich hervorgerufen, denn es gibt Hinweise für die Vermutung, dass die Knochenfunde von Malapa von zwei verschiedenen Gattungen stammen – *Homo* und *Australopithecus*. Bisher betrifft diese Vermutung aber nur den Unterkiefer und die Lendenwirbel (siehe weiter unten).

Oberes Sprunggelenk und Fuß im Widerspruch

Mit der Entdeckung von *Australopithecus sediba* sind auch Merkmale im Bereich des oberen Sprunggelenkes, die vormals als Hinweise auf einen homininen bipeden Gang interpretiert wurden, mehrdeutig geworden. Aber erst die Zusammenschau mit anderen Fußmerkmalen hat diese neue Situation geschaffen. Doch auch Merkmale innerhalb des Fußes von *Australopi*- thecus sediba scheinen nur schwer zusammenzupassen.

Das obere Sprunggelenk von Australopithecus sediba ist wie das anderer fossiler Homininen mehr menschenähnlich strukturiert. Merkmale wie die zur langen Tibia-Schaftachse senkrecht stehende Gelenkfläche für das Sprungbein auf dem Schienbein werden als Anpassung an einen bipeden Gang und somit als Evolutionsschritt hin zum Menschen interpretiert, wobei eine Kletterfähigkeit, die unähnlich der von Großaffen war, jedoch nicht ausgeschlossen wird.

Dem steht aber die Architektur des Fußes entgegen, insbesondere die Morphologie des Fersenbeines. Es fehlen nicht nur Strukturen, die die beim zweibeinigen Gehen auftretenden Kräfte auf den Boden übertragen, es ist noch nicht einmal klar, wie *Australopithecus sediba* den postulierten zweibeinigen Gang überhaupt praktizieren konnte. Aber auch innerhalb der Fußstruktur gibt es funktionelle Interpretationen von Merkmalen, die einander nach heutigen Vorstellungen widerstreiten.

So wird bei Australopithecus sediba auf der Basis von Knochenstrukturen und dem Knochenansatz einer Bandstruktur (Plantaraponeurose) auf das Vorhandensein eines Längsfußgewölbes und eines sehr mobilen Fußes geschlossen. Beides zusammen ist funktionell nach derzeitigem Kenntnisstand nicht vereinbar. Neue Untersuchungen machen jedoch bisherigeVorstellungen, die der Interpretation der Fußknochen von Australopithecus sediba mit dem Postulat eines Längsfußgewölbes zugrunde lagen, revisionsbedürftig. Dies wurde schon mehrfach kurz angesprochen. Im Folgenden wird darauf und auf weitere Fragen ausführlich eingegangen. Konkret geht es darum, ob von der Geometrie einzelner Fußgelenke valide Schlüsse auf die bipede Fortbewegung gezogen werden können und ob die bisherigen Vorstellungen über Struktur und Funktion des Fußes beim bipeden Gehen überhaupt empirisch begründet sind.

Komplexe Kinematik des Fußes beim bipeden Gehen

In Funktionsstudien fossiler Homininen wie z.B. Australopithecus sediba geht man von der Annahme aus, dass der Fuß in mehrere separate Segmente unterteilt werden kann. Die Kinematik des Fußes früher Homininen lässt sich danach auf der Basis einiger Fußgelenke bestimmen. Diese Annahme beinhaltet, dass sich beim bipeden Gehen einige Knochen des Fußes nicht gegeneinander bewegen. LUNDGREN et al. (2008) untersuchten diese Annahme zum ersten Mal am lebenden Menschen. Die Autoren brachten in sieben Fußknochen (Tibia, Fibula, Calcaneus, Talus, Naviculare, Cuboideum, Cuneiforme mediale, Metatarsale 1 und 5) dünne Nadeln ein. Die Bewegungen der Knochen gegeneinander wurden in elf Gelenken untersucht. Die Untersuchung erbrachte mehrere unerwartete Ergebnisse.

Während des bipeden Gehens fanden in allen untersuchten Gelenken Bewegungen statt, d. h. alle Fußgelenke tragen zur Bewegung beim Gehen bei. Die Funktion nur einiger Fußgelenke widerspiegelt nicht die Kinematik des Fußes beim Gehen.

Am zweibeinigen Gehen des Menschen sind alle Fußgelenke beteiligt. Der Schluss auf bipede Fortbewegung bei fossilen Homininen von wenigen verfügbaren Fußgelenken ist deshalb sehr unsicher.

Die Untersuchung ergab weiterhin, dass bestimmte Bewegungen des Fußes vorrangig nicht in den vermuteten Gelenken stattfinden. So wird das obere Sprunggelenk häufig als das primäre Gelenk angesehen, in dem die sagittalen Bewegungen des Fußes ablaufen. Eine größere sagittale Bewegung findet jedoch im Bereich des medialen Fußgewölbes zwischen dem ersten Mittelfußknochen und dem Talus statt. Das Gelenk zwischen dem Naviculare und dem Cuneiforme mediale wurde bisher als relativ immobil angesehen. Es leistet aber doch einen bedeutenden Beitrag zu Fußmobilität, denn es findet darin eine recht deutliche Bewegung statt. Überraschend war auch die große Beweglichkeit im Bereich des lateralen Fußgewölbes, wie sie schon vom medialen Fußgewölbe bekannt ist.

Am bipeden Gehen sind alle Gelenke des Fußes beteiligt. In der paläanthropologischen Forschung besteht aber die ungünstige Situation, dass oft nur wenige Überreste eines Fußes erhalten sind. Ein Teil der am bipeden Gehen beteiligten Gelenke kann somit nicht in die Betrachtung einbezogen werden. Könnte aber auf gewohnheitsmäßige bipede Fortbewegung bei fossilen Homininen mit unbekanntem Merkmalsmix geschlossen werden, wenn alle Fußknochen erhalten wären? Die Ergebnisse einer neueren Studie lassen dies bezweifeln, worauf im Folgenden eingegangen wird.

Rückschlüsse von Fußknochen auf bipede Fortbewegung problematisch

In der paläanthropologischen Forschung ist es üblich, von bestimmten Knochenstrukturen auf bestimmte Funktionen bei fossilen Homininen zu schließen. Jedoch sind viele Form-Funktions-Beziehungen bei Menschen und nichtmenschlichen Primaten quantitativ in Experimenten bisher nicht untersucht worden. Ein Beispiel ist die Beziehung zwischen Knochenstruktur und Funktion des äußeren Längsfußgewölbes.

Seit vielen Jahrzehnten geht man auf Grundlage der Arbeiten von Elftman & Manter (1935a, b) davon aus, dass beim Menschen der äußere Fuß, genauer der midfoot, eine steife Struktur darstellt, die durch stabilisierende Knochen das Längsfußgewölbe bildet. Dadurch kann der midfoot als effizienter, vorwärtstreibender Hebel beim zweibeinigen Gehen wirken. Dies steht im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Großaffen, deren midfoot durch ein relativ gut bewegliches, transversales tarsales Gelenk eine wesentlich größere Mobilität als beim Menschen besitzt. Diese hohe Mobilität führt beim zweibeinigen Gehen zu einem "Bruch" im Bereich des midfoot. Diese gängige Vorstellung wurde in Kapitel 4 ausführlich dargelegt.

Der angenommene morphologisch-funktionelle Gegensatz bei Mensch und Großaffe hat den Paläanthropologen ein grobes Interpretationsschema geliefert, nachdem anhand von Knochenüberresten auf die Mobilität des midfoot und die Existenz eines äußeren Längsfußgewölbes und damit auf die bipede Fortbewegung bei fossilen Homininen geschlossen werden kann. Diese Vorstellung ist aber durch keine quantitativen Daten bisher bestätigt worden. Die Ergebnisse einer Studie von BATES et al. (2013) lassen erhebliche Zweifel an der Vermutung aufkommen, dass die midfoot-Mobilität und das äußere Längsfußgewölbe zu einem wesentlichen Teil knöchern verursacht und deshalb bei fossilen Homininen erkennbar seien.

BATES et al. (2013) ließen 45 gewohnheitsmäßig Schuhe tragende, gesunde Menschen aller Altersstufen auf einem Laufband gehen, das die Druckverteilung im Bereich der Fußsohle aufnahm. Zusätzlich beurteilten sie die Fußkinematik mit Kameras. Entgegen der bisherigen Vorstellung war die Druckverteilung im Bereich des äußeren Längsfußgewölbes sowohl intrasubjektiv (Schritt für Schritt) als auch zwischen den Individuen hochvariabel. Bei 30 der 45 untersuchten, gesunden Menschen (67 Prozent) wurde während eines fünfminutigen Gehens mindestens einmal der Boden mit der Sohle des midfoot berührt. Bei ihnen trat also mindestens einmal ein midtarsaler Bruch auf, der bisher nur bei den nichtmenschlichen Primaten als allgemeines Phänomen vermutet wurde. Insgesamt war ein Berühren des Bodens mit der Fußsohle des midfoot bei 7 Prozent aller Fußabdrücke nachweisbar. Bei einigen Individuen war dieser Anteil jedoch wesentlich höher: bei vier Individuen über 15 Prozent und

bei zwei Individuen sogar über 55 Prozent. Die Druckverteilung der Menschen war so variabel, dass sie sich sogar mit den Werten überlappte, die BATES et al. (2013) bei einem Zwergschimpansen und einem jugendlichen Orang-Utan gemessen hatten. Die beiden Großaffen zeigten ebenfalls eine erhebliche Variation des Druckes unter dem äußeren midfoot (Schritt für Schritt). Der Mittelwert des Fußsohlendruckes unter dem äußeren midfoot war aber erwartungsmäßig bei den Menschen geringer als bei den Großaffen. Als weiteres Ergebnis erbrachte die Studie, dass Menschen mit einer hohen Mobilität im lateralen midfoot auch einen hohen Fußsohlendruck unter diesem Bereich aufweisen. Bei den Großaffen gibt es dazu bisher noch keine Daten (BATES et al. 2013).

Die Studie von BATES et al. (2013) hat zwar bei der Mehrzahl der heute lebenden Menschen die klassische Vorstellung bestätigt, nach der der äußere midfoot eine relativ stabile Struktur darstellt, gleichzeitig zeigte sie aber eine unerwartet große Variabilität des Fußsohlendruckes in diesem Bereich und damit einhergehend eine große Variabilität in der Ausbildung des äußeren Längsfußgewölbes.

Die Stabilität des äußeren Fußgewölbes ist beim Menschen nicht obligat und oft vorübergehend. Auch bei den Großaffen ist dieses Merkmal variabel ausgebildet. Menschen und Großaffen unterscheiden sich somit in der Funktion des äußeren Fußes beim bipeden Gehen nicht strikt voneinander.

Zwischen Mensch und Großaffe existiert kein strikter Unterschied in der Funktion des äußeren midfoot mit Ausbildung eines äußeren Längsfußgewölbes.

Die Untersuchungsergebnisse von BATES et al. (2013) zeigen die große morphologischfunktionelle Komplexität biologischer Systeme auf. Die isolierte Betrachtung einer Teilstruktur ermöglicht keine sicheren Schlüsse auf die Gesamtstruktur und Funktion des Systems.

Die Starre und damit der Widerstand gegen Beugung des menschlichen lateralen midfoot nach plantar (midtarsaler Bruch) wurde traditionell einer knöchernen Sperre im transversalen tarsalen Gelenk zugeschrieben. Obwohl zugegeben wird, dass die plantaren Bänder zur Fußsteifheit beitragen (DESILVA 2010), meint man, dass diese Sperre primär durch einen großen knöchernen "Zapfen" des Cuboideums, der sich in eine korrespondierende Vertiefung des plantaren Teils des Calacaneus erstreckt, bedingt ist. Diese Verblockung existiere bei den Großaffen nicht (ELFTMAN & MANTER 1935a). Die Ergebnisse der Arbeit von BATES et al. (2013) lassen dies stark bezweifeln, denn das äußere Längsfußgewölbe kann sich bei *einem* Menschen von Schritt zu Schritt ändern, mal tritt es als steife Struktur auf und mal ist es nicht ausgebildet.

Die Studie von BATES et al. (2013) hat auch ergeben, dass eine Koppelung zwischen dem Druckmuster des midfoot und des forefoot existiert. Wenn der Druck bei ausgebildetem Längsfußgewölbe unter dem lateralen midfoot niedrig ist, dann ist der Druck unter den Köpfen der inneren Mittelfußknochen und der Großzehe hoch und umgekehrt. Dies ist ein indirekter Hinweis darauf, dass ein steifes äußeres Fußgewölbe (geringer plantarer Druck unter dem äußeren midfoot) die Übertragung des Körpergewichtes von außen nach innen (hoher Druck unter den Köpfen der inneren Mittelfußknochen und der Großzehe) verbessert und den Antrieb des inneren Mittel-Vorfuß (forefoot) beim Gehen verstärkt.

Die funktionelle Koppelung zwischen dem Druckmuster des midfoot und des forefoot lässt nach BATES et al. (2013) stark vermuten, dass primärWeichteilstrukturen dieVariation der Mobilität des midfoot und damit die lateromediale Gewichtsübertragung zum forefoot bestimmen. Das laterale Fußgewölbe des Menschen wird durch funktionell aufeinander abstimmbare Strukturen variabel den Umständen während der Fortbewegung angepasst. Das laterale Längsfußgewölbe ist nur *durchschnittlich* beim Menschen geringer mobil als bei den Großaffen.

Es existiert kein permanentes äußeres Längsfußgewölbe, das durch morphologische Strukturen gebildet wird. Deshalb kann solch ein Gewölbe mit gewohnheitsmäßig praktizierter terrestrischer Bipedie auch nicht an den Fußknochen abgelesen werden. Daraus ergibt sich aber nicht zwangsläufig der Schluss, dass die Knochen im Bereich des äußeren Längsfußgewölbes gar nichts mit dieser temporär funktionellen Struktur zu tun haben.

Es existiert kein durch morphologische Strukturen gebildetes, dauerhaftes äußeres Längsfußgewölbe. Deshalb kann von Knochenstrukturen fossiler Homininen nicht auf ein äußeres Längsfußgewölbe und die Fähigkeit zur zweibeinigen Fortbewegung geschlossen werden.

Leider wird auch nach der grundlegenden Arbeit von BATES et al. (2013) in der Paläanthropologie von Knochenmerkmalen auf die Funktion des lateralen midfoot und bipede Fortbewegung bei fossilen Homininen geschlossen (z. B. PROCTOR 2013). BATES et al. (2013, S. 6) schreiben: "Das Versagen der Knochenmorphologie als unzweideutiger Hinweis auf die Fußfunktion in einem terrestrischen Zusammenhang erklärt vielleicht, warum kaum oder kein Konsens über das Vorhandensein eines medialen Längsfußgewölbes [Kasten 5] und/oder eines stabilisierenden lateralen midfoot bei allen fossilen Homininen vor *Homo erectus* existiert ..."

"Das Versagen der Knochenmorphologie als unzweideutiger Hinweis auf die Fußfunktion in einem terrestrischen Zusammenhang erklärt vielleicht, warum kaum oder kein Konsens über das Vorhandensein eines medialen Längsfußgewölbes und/ oder eines stabilisierenden lateralen midfoot bei allen fossilen Homininen vor Homo erectus existiert ..." (BATES et al. 2013, S. 6).

Durch die Knochenfunde von Australopithecus sediba ist auch eine seit Jahrzehnten in der Fachwelt weitverbreitete Interpretation des Beckens und des oberen Abschnittes des Oberschenkelknochens von Australopithecus unplausibel geworden. Das ist ein weiteres Lehrstück im Rahmen unseres Themas.

Becken und oberer Teil des Oberschenkels von *Australopithecus* und *Homo* – Unterschiede durch Fortbewegung oder gynäkologisch bedingt?

Die folgenden Ausführungen setzten voraus, dass Becken und Oberschenkelknochen vom Fundplatz Malapa zu einer einzigen Australopithecus-Art gehören. Wie bereits erwähnt wurde und noch ausführlich dargestellt wird, gibt es jedoch die begründete Vermutung, dass die Australopithecus sediba zugeschriebenen Knochen von zwei verschiedenen Gattungen stammen: Homo und Australopithecus. Es stellt sich deshalb die Frage, ob das Becken von Australopithecus sediba mit Homoähnlichen Merkmalen, die bei keinem anderen Australopithecinen vorkommen, von Homo stammt. Dies ist nicht sicher auszuschließen, aber die Australopithecus-ähnlichen Merkmale, insbesondere die kleine Gelenkfläche für das Darmbein-Kreuzbein-Gelenk und die kleine Gelenkpfanne des Hüftgelenks (Kapitel 2) sprechen für eine Zugehörigkeit zu Australopithecus.

Kein Forscher bezweifelt, dass sich das Becken der Australopithecinen von dem des Menschen unterscheidet. Einige Bearbeiter deuteten die Unterschiede im Zusammenhang mit einer verschiedenen Fortbewegungsweise – ein naheliegender Schluss.

Es gibt aber auch Forscher wie LOVEJOY et al. (1973) und LOVEJOY (2005), die meinen, dass die Australopithecinen und der Mensch sich in ihrer Fortbewegung nicht oder nur unwesentlich unterschieden. Die andersartigen Merkmale der Australopithecinen hätten im Zusammenspiel eine menschenähnliche Fortbewegung zur Folge gehabt. Wenn die Australopithecinen aber schon effektive Bipede waren, wie sind dann die morphologischen Unterschiede funktionell zu deuten? Die folgende Darstellung ist an Ausführungen von KIBII et al. (2011) angelehnt.

Im Evolutionsmodell stellt sich die Frage nach den Selektionsdrücken, die zur Entwicklung des Beckens von Australopithecus zu Homo geführt haben. Als Selektionsdruck wirkte – so die Vermutung – die zunehmende Encephalisation (größerer Kopf der Neugeborenen) und damit die Notwendigkeit eines größeren Geburtskanals des Menschen gegenüber den Australopithecinen. Diese Notwendigkeit soll zuVeränderungen der Beckenstruktur bei Homo geführt haben.

Die Geburt von Babys mit größeren Köpfen hätte zu drei miteinander in Beziehung stehenden architektonischen Veränderungen bei Homo geführt: eine Vergrößerung des sagittalen (von vorn nach hinten gehenden) Durchmessers relativ zum Querdurchmesser des Einganges und Ausganges des Beckens, eine Vergrößerung des absoluten Querdurchmessers des Einganges und Ausganges des Beckens und eine Erhöhung des vorderen Teiles der Mittelebene, die durch eine Aufwärtsdrehung der Sitzbeinkörper bewirkt wird (LOVEJOY 2005). Diese strukturellen Veränderungen führen zu einer relativen Verkürzung des oberen Schambeinastes, zu mehr senkrecht ausgerichteten und weniger seitlich ausladenden Darmbeinschaufeln (LOVEJOY 2005), zu robusteren und mehr hinten lokalisierten knöchernen Darmbeinstreben, zu einer größeren Robustheit der Darmbeine (LOVEJOY et al. 1973) und zu einer Verengung der Furche zwischen Sitzbeinhöcker und Hüftgelenkspfanne (LOVEJOY 2005).

Wenn es stimmt, dass diese Veränderungen zu einem größeren Eingang und Ausgang des Beckens wegen des größeren Kopfes von *Homo* erfolgten, dann erwartet man bei *Australopithecus sediba* mit seinem nur 420-440 ml großen Hirnschädel (liegt innerhalb einer Standardabweichung unterhalb des durchschnittlichen Schädelvolumens von *Au. afarensis* und *Au. africanus*) keines dieser Merkmale (KIBII et al. 2011). Es zeigt sich jedoch, dass *Australopithecus sediba* (MH2) zwei Merkmale des *Homo*-Beckens aufweist, die im Zusammenhang mit einem größeren Geburtskanal gedeutet wurden: einen relativ größeren sagittalen Durchmesser des Geburtskanals und ein ansteigendes Schambein (höhere Lage des oberen Schambeinastes). Intermediär zwischen *Australopithecus* und *Homo* ausgebildete Merkmale sind mehr vertikal (senkrecht) ausgerichtete Darmbeinschaufeln, eine S-förmige Krümmung des Darmbeinkammes und ein nach innen gekrümmter vorderer oberer Darmbeinstachel. Wie bei den anderen Australopithecinen ist das Schambein lang und die Darmbeinknochenstrebe vorn gelegen und schwach entwickelt (KIBII et al. 2011).

Im Rahmen der gynäkologischen Hypothese, nach der die Veränderungen des Beckens von Homo gegenüber Australopithecus durch die Anforderungen eines größeren Geburtskanals bedingt seien, wurde behauptet, dass die mehr vertikale Ausrichtung und das geringere seitliche Ausladen der Darmbeinschaufeln zu einer geringeren mechanischen Wirkung der Gesäßmuskeln und einer höheren Belastung im Hüftgelenk und am Oberschenkelhals des abstützenden Beines während der Standphase beim Gehen geführt hätten. Diese Veränderungen wurden bei Homo durch eine Verringerung der relativen Länge des Oberschenkelhalses und eine Vergrößerung der relativen Oberschenkelkopfgröße ausgeglichen (LOVEJOY et al. 1973, LOVEJOY 2005). Mit anderen Worten: Die mehr seitlich ausladenden Darmbeinschaufeln, langen Oberschenkelhälse und kleinen Oberschenkelköpfe bei Australopithecus seien im Rahmen der Fortbewegung funktionell gleichwertig mit den mehr vertikal ausgerichteten und weniger zur Seite ausladenden Darmbeinschaufeln, kurzen Oberschenkelhälsen und größeren Oberschenkelköpfen bei Homo.

In der Paläanthropologie kann ein neuer Fund eine jahrzehntelang plausibel begründete Hypothese widerlegen.

Bei *Australopithecus sediba* ist jedoch der Oberschenkelhals so lang wie bei den anderen Australopithecinen, trotz seiner mehr vertikal ausgerichteten Darmbeinschaufeln (KIBII et al. 2011). Dieser Sachverhalt stellt die behauptete funktionelle Äquivalenz dieser unterschiedlichen Strukturen bei *Australopithecus* und *Homo* sehr in Frage.

Zusammenfassend ist festzustellen, dass Australopithecus sediba gezeigt hat, dass die seit Jahrzehnten vertretene Auffassung, nach der die Unterschiede des Beckens und oberen Oberschenkels von Australopithecus und Homo ausschließlich im Zusammenhang der Geburtskanalgröße stehen, unplausibel ist. Die Unterschiede dürften mit großer Wahrscheinlichkeit im Zusammenhang mit einer andersgearteten Fortbewegung stehen.

Zweifel an der Existenz von Australopithecus sediba

Nach der Etablierung der neuen Art Australopithecus sediba durch BERGER et al. (2010) überraschten Ella BEEN und Yoel RAK 2014 die paläanthropologische Wissenschaftsgemeinde mit der Überzeugung, dass es sich bei Australopithecus sediba nicht um die Überreste einer einzigen Art handelt. Australopithecus sediba liegen die Teilskelette MH1 und MH2 vom Fundplatz Malapa zugrunde. MH1 wird einem jugendlichen, männlichen und MH2 einem erwachsenen, weiblichen Individuum zugeordnet (Abb. 1). Die Morphologie der Lendenwirbel und Unterkiefer der beiden Teilskelette lassen BEEN und RAK an der Validität der Art Australopithecus sediba zweifeln. Wie begründen die beiden Paläanthropologen ihren Zweifel?

Die Wirbelkörper der Australopithecinen weisen im Gegensatz zu denen von Homo erectus und dem modernen Menschen nur eine geringe anteroposteriore (von vorn nach hinten bestimmte) Länge im Vergleich zur Höhe (craniocaudale Länge) auf. Außerdem ist bei den Australopithecinen der Wirbelkanal in Relation zur anteroposterioren Ausdehnung der Wirbelkörper groß und die Gelenkfortsätze sind relativ stark ausgebildet. Die Lendenwirbel von MH1 fallen in denVariationsbereich von Homo, wohingegen die Lendenwirbel von MH2 den Wirbeln von Australopithecus ähneln (BEEN & RAK 2014). Zu dieser unterschiedlichen taxonomischen Zuordnung passen sehr gut die beiden Unterkiefer von Malapa, die ebenfalls zu zwei verschiedenen homininen Gattungen gehören. Umgekehrt wie bei den Lendenwirbeln ähnelt der Unterkiefer von MH2 Homo und von MH1 Australopithecus (RAK & BEEN 2014). Nach dieser Analyse gehören die Knochenüberreste von Malapa nicht zu zwei Individuen von Australopithecus sediba, sondern stammen von vier Individuen der Gattungen Homo und Australopithecus. Die Koexistenz von Homo und Australopithecus an Fundplätzen früher Homininen in Südafrika ist ein nicht unüblicher Befund wie Fossilfunde der Swartkrans-Höhle und der nahe gelegenen Sterkfontein-Höhle zeigen (BEEN & RAK 2014).

Die Lendenwirbel und Unterkiefer von Malapa können zwei verschiedenen homininen Taxa zugeordnet werden – Australopithecus und Homo. Australopithecus sediba wäre demnach kein valides Taxon.

Um die These von BEEN UND RAK zu untermauern, sind weitere Untersuchungen des Fundmaterials von Malapa erforderlich. Die bisherigen Ergebnisse der beiden Autoren deuten aber darauf hin, dass es sich bei MH1 und MH2 nicht um Teilskelette zweier Individuen handelt und dass das ausgeprägte Merkmalsmosaik von *Australopithecus sediba* – zumindest teilweise – durch einen Mix der beiden Gattungen *Homo* und *Australopithecus* am Fundort Malapa bedingt ist.

BERGER verteidigt seine Fundinterpretation, dass es sich um eine einzige Art handle, hauptsächlich mit zwei Argumenten. Zum einen spräche die Fundposition der Teilskelette für die Herkunft aller Knochen von zwei und nicht vier Individuen. Die beiden Teilskelette wurden in regelrechter Lage im anatomischen Verband gefunden und es gibt keine Knochendoppelungen, die auf mehr als zwei Individuen hinweisen (WONG 2014). BERGER gibt aber zu, dass die Lendenwirbel des jugendlichen Individuums MH1 denen von *Homo erectus* ähnlich seien. Er behauptet jedoch, dass die Wirbel während der jugendlichen Entwicklung relativ höher wachsen. Die *Homo*-ähnlichen Wirbel des jugendlichen *Australopithecus sedib*a würden im Erwachsenenalter mehr *Australopithecus*-ähnlich aussehen. Dieses Argument überzeugt BEEN jedoch nicht, denn ihrer Meinung nach besitzen auch jugendliche Australopithecinen hohe Wirbel (BARRAS 2014).

8. *Australopithecus sediba* im Evolutions- und Schöpfungsmodell

Im Evolutionsmodell wird *Australopithecus* sediba als Wesen gedeutet, das sich im Menschwerdungsprozess lange nach der Aufspaltung des gemeinsamen Vorfahren von Mensch und Schimpanse auf dem Weg zum Menschen befindet.

Australopithecus sediba ist aber durch eine deutliche morphologische Kluft nicht nur im Bereich des Extremitätenskeletts, sondern auch des Schädels mit z. B. seinem kleinen Volumen und den großaffenähnlichen Hirnfurchen (BERGER et al. 2010, CARLSON et al. 2011) vom fossil nur wenig jünger nachgewiesenen echten Menschen *Homo erectus* getrennt. Auch unter Einbeziehung der bei keinem anderen Australopithecinen vorkommenden menschenähnlichen Merkmale ist das Fortbewegungsrepertoire von *Australopithecus sediba* von der Fortbewegungsweise des Menschen sehr verschieden.

Auch unter Einbeziehung der bei keinem anderen Australopithecinen vorkommenden menschenähnlichen Merkmale ist das Fortbewegungsrepertoire von Australopithecus sediba von der Fortbewegungsweise des Menschen sehr verschieden.

Australopithecus sediba ist wie die anderen Australopithecinen keine morphologisch-funktionelle Zwischenform zwischen Großaffe (Schimpanse) und Mensch. Dieser fossile Hominine war kein "Halb-Mensch-halb-Affe"-Mischwesen. Australopithecus sediba ist deshalb als Ahne von Homo erectus unplausibel. Wenn es sich bei dem Fundmaterial von Malapa nicht um eine Art, sondern um ein taxonomisches Gemisch von Homo und Australopithecus handeln sollte, wie mit guten Gründen vermutet wird, dann wäre der morphologische Unterschied zwischen dem Australopithecus-Material von Malapa und Homo erectus noch etwas größer als bei der Ein-Spezies-Hypothese.

Australopithecus sediba ist nicht nur wegen der großen morphologischen Distanz, sondern auch wegen des nahezu gleichen zeitlichen Auftretens mit *Homo erectus* (PICKERING et al. 2011) kein plausiblerVorfahr des Menschen. Aber auch eine Ableitung von anderen Australopithecinen lässt sich nicht überzeugend begründen.

Australopithecus sediba besitzt zwar menschenähnlichere Merkmale im Bereich des Schädelskeletts, der Zähne und des Beckens, ist aber im Bereich der Extremitäten großaffenähnlicher als ältere Australopithecinen wie Australopithecus afarensis und Australopithecus africanus. Es ist auch kaum vorstellbar, welchen selektiven Vorteil der postulierte, merkwürdige hyperpronatorische Gang von Australopithecus sediba gehabt haben soll, wenn der plausibelste Ahne Australopithecus africanus ähnlich wie Australopithecus afarensis keine Anzeichen eines solchen Ganges aufweist. Im Rahmen des menschlichen Evolutionsprozesses findet KIMBEL (2013) keine plausible Erklärung für das Auftreten der modernen menschlichen Anatomie der Schulter und oberen Extremität bei Homo erectus. Dass einfach nur die Bäume verlassen wurden, ist für ihn keine ausreichende Erklärung.

Australopithecus sediba kann wegen seines ausgeprägten Merkmalsmosaiks im Evolutionsmodell keiner genauen phylogenetischen Position zugeordnet werden. Dieses Mosaik spricht auch gegen die ganz allgemeine Zuordnung von Australopithecus sediba von BERGER et al. (2010) und PICKERING et al. (2011) an der Basis des Ursprungs von *Homo* (KIMBEL 2013).

Die evolutionstheoretischen Probleme und der Status von *Australopithecus sediba* machen eine Deutung dieses frühen Homininen im Rahmen der Grundtypbiologie der Schöpfungslehre plausibler als seine Deutung als Affenmensch im evolutionären Ursprungskonzept.

Im Grundtypkonzept wird ein geschaffener Grundtyp mit verschiedenen Merkmalsausprägungsmöglichkeiten bzw. Merkmalskomplexen vorausgesetzt. Bei den Nachkommen des Grundtyps liegen die geschaffenen Merkmale in verschiedenen Kombinationen und Ausprägungen, d. h. in Merkmalsmosaiken, vor. Damit entfällt in diesem Modell die Suche nach einem Selektionsvorteil für den postulierten, ineffektiven hyper-

Australopithecus sediba ist besser im Schöpfungsmodell als eine Art eines geschaffenen Großaffen-Grundtyps zu verstehen als im Evolutionsmodell als Affenmensch.

pronatorischen Gang oder nach der Entstehung der menschlichen Schulter von *Homo erectus* aus einer pongiden *Australopithecus*-Schulter.

Im Schöpfungsmodell repräsentiert Australopithecus sediba eine Art unter mehreren Arten (z. B. Au. afarensis, Au. africanus) eines geschaffenen Großaffen-Grundtyps. Die fossilen echten Menschen (Homo erectus u.a.) und der lebende Mensch repräsentieren in diesem Modell einen weiteren geschaffenen Grundtyp.

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.
- Alemseged Z, Spoor F, Kimbel WH, Bobe R, Geraads D, Reed D & Wynn JG (2006) A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia. Nature 443, 296-301.
- ASHTON EH, FLINN RM, MOORE WJ, OXNARD CE & SPENCE TF (1981) Further quantitative studies of form and function in the primate pelvis with special reference to *Australopithecus*. Trans. Zool. Soc. Lond.36, 1–98.
- BARRAS C (2014) Human 'missing link' fossils may be jumble of species. New Scientist Life 9. April 2014, No. 2964,http://www.newscientist.com/article/ mg22229643.200-human-missing-link-fossils-maybe-jumble-of-species.html#.U06bI1fxv-B (Zugriff am 14.04.2014)
- BATES KT, COLLINS D, SAVAGE R, MCCLYMONT J, WEBSTER E, PATAKY TC, D'AOUT K, SELLERS WI, BENNETT MR & CROMPTON RH (2013) The evolution of compliance in the human lateral mid-foot. Proc. R. Soc. B 280: 20131818.
- BEEN E & RAK R (2014) The lumbar spine of Australopithecus sediba indicates two hominid taxa. PaleoAnthropology A2, Paleoanthropology Society Meeting Abstracts, Calgary, Canada, 8-9 April 2014. http://www.paleoanthro. org/static/journal/content/PAS2014A.pdf (Zugriff am 18.05.2014)
- BERGE C & GOULARAS D (2010) A new reconstruction of Sts 14 pelvis (*Australopithecus africanus*) from computed tomography and three-dimensional modeling techniques. J. Hum. Evol. 58, 262–272.
- BERGER LR, DE RUITER DJ, CHURCHILL SE, SCHMID P, CARL-SON KJ, DIRKS PHGM & KIBII JM (2010) Australopithecus sediba: A new species of *Homo*-like australopith from South Africa. Science 328, 195-204.
- BERILLON G (2003) Assessing the longitudinal structure of the early hominid foot: a two dimensional architecture analysis. Hum. Evol. 18, 113–122.
- BRANDT M (1995) Der Ursprung des aufrechten Ganges. Neuhausen-Stuttgart.
- BRANDT M (2013) "Vormensch" verliert seinen Status. Stud. Int. J. 20, 36–39.
- CARLSON KJ, STOUT D, JASHASHVILIT, DE RUITER DJ, TAFFOEAU P, CARLSON K & BERGER LR (2011) The endocast of MH1, *Australopithecus sediba*. Science 333, 1402-1407.

- CHURCHILL SE, HOLLIDAY TW, CARLSON KJ, JASHASHVILI T, MACIAS ME, MATHEWS S, SPARLING TL, SCHMID P, DE RUITER DJ & BERGER LR (2013) The upper limb of *Australopithecus sediba*. Science 340, doi:10.1126/ science.1233477 (Zugriff am 15.04.2013)
- Day MH & NAPIER JR (1964) Hominid fossils from Bed I, Olduvai Gorge, Tanganyika. Fossil foot bones. Nature 201, 967-970.
- DESILVA JM (2009) Functional morphology of the ankle and the likehood of climbing in early hominins. PNAS 106, 6567-6572.
- DESILVA JM (2010) Revisiting the "midtarsal break". Am. J. Phys. Anthropol. 141, 245-258.
- DESILVA JM & THROCKMORTON ZJ (2010) Lucy's flat feet: the relationship between the ankle and rearfoot arching in early hominins. PLoS ONE 5: e14432.
- DESILVA JM, ZIPFEL B, KIDD RS, CARLSON KJ, CHURCHILL SE & BERGER LE (2012) The primitive aspects of foot and ankle of *Australopithecus sediba*. Am. J. Phys. Anthropol. 147, Suppl. 54, 129.
- DESILVA JM & GILL SV (2013) Brief communication: a midtarsal (midfoot) break in the human foot. Am. J. Phys. Anthropol. 151, 495-499.
- DESILVA JM, HOLT KG, CHURCHILL SE, CARLSON KJ, WALKER CS, ZIPFEL B & BERGER LR (2013) The lower limb and mechanics of walking in *Australopithecus sediba*. Science 340, doi:10.1126/science.1232999 (Zugriff am 15.04.2013)
- DRAPEAU MSM (2008) Articular morphology of the proximal ulna in extant and fossil hominoids and hominins. J. Hum. Evol. 55, 86-102.
- DUNCAN AS, KAPPELMAN J & SHAPIRO LJ (1994) Metatarsophalangeal joint function and positional behavior in *Australopithecus afarensis*. Am. J. Phys. Anthropol. 93, 67–81.
- ELFTMAN H & MANTER J (1935a) Chimpanzee and human feet in bipedal walking. Am. J. Phys. Anthropol. 20, 69-79.
- ELFTMAN H & MANTER J (1935b) The evolution of human foot, with especial reference to the joints. J. Anat. 70, 56-67.
- GEBO DL (1992) Plantigrady and foot adaptation in African apes: implications for hominid origins. Am. J. Phys. Anthropol. 89, 29-58.
- GEISSMANN T (2003) Vergleichende Primatologie. Berlin.
- GREEN DJ & ALEMSEGED Z (2012) *Australopithecus afarensis* scapula ontogeny, function, and the role of climbing in human evolution. Science 338, 514–517.
- GRIFFIN NL & RICHMOND BG (2010) Joint orientation and function in great ape and human proximal pedal phalanges. Am. J. Phys. Anthropol. 14, 116-123.

- HAILE-SELASSIEY (2001) Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. Nature 412, 178-181.
- HAILE-SELASSIE Y, LATIMER BM, ALENE M, DEINO AL, GIBERT L, MELILLO SM, SAYLOR BZ, SCOTT GR & LOVEJOY CO (2010) An early Australopithecus afarensis postcranium from Woranso-Mille, Ethiopia. PLOS 107, 12121-12126
- HARCOURT-SMITH WEH & AIELLO LC (2004) Fossils, feet and the evolution of human bipedal locomotion. J. Anat. 204, 403-416.
- KIBII JM, CHURCHILL SE, SCHMID P, CARLSON KJ, REED ND, DE RUITER DJ & BERGER LR (2011) A partial pelvis of *Australopithecus sediba*. Science 333, 1407-1411.
- KIDD R (1993) The long arch: new thoughts on the evolution of an old structure. Aust. Podiatr. 27, 35-43.
- KIDD RS, O'HIGGINS P & OXNARD CE (1996) The OH 8 foot: a reappraisal of the functional morphology of the hindfoot utilizing a multivariate analysis. J. Hum. Evol. 31, 269-291.
- KIDD R (1999) Evolution of the rearfoot. A model of adaptation with evidence from the fossil record. J. Am. Podiatr. Med. Assoc. 89, 2-17.
- KIMBEL WH (2013) Hesitation on hominin history. Nature 497, 573-574.
- KIVELL TL, KIBII JM, CHURCHILL SE, SCHMID P & BERGER LR (2011) Australopithecus sediba hand demonstrates mosaic evolution of locomotor and manipulative abilities. Science 333, 1411-1417.
- 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: CoppensY & Senut B (eds) Origine(s) de la bipédie chez hominidés. Paris, pp 159–167.
- LATIMER B & LOVEJOY CO (1990) Metatarsophalangeal joints of Australopithecus afarensis. Am. J. Phys. Anthropol. 83, 13-23.
- LOVEJOY CO, HEIPLE KG & BURSTEIN AH (1973) The gait auf *Australopithecus*. Am. J. Phys. Anthropol. 38, 757-779.
- LOVEJOY CO (2005) The natural history of human gait and posture. Part 1. Spine and pelvis. Gait & Posture 21, 95-112.
- LUNDGREN P, NESTER C, LIU A, ARNDT A, JONES R, STACOFF A, WOLF P & LUNDBERG A (2008) Invasive in vivo measurement of rear-, mid- and forefoot motion during walking. Gait & Posture 28, 93-100.
- MELDRUM DJ (1991) Kinematics of the cercopithecine foot on arboreal and terrestrial substrates with implications for the interpretation of hominid terrestrial adaptations. Am. J. Phys. Anthropol. 84, 273–289.

MELILLO SM (2011) Thesis, Stanford University, CA.

- MITCHELL PJ, SARMIENTO EE & MELDRUM DJ (2012) The AL 333-160 fourth metatarsal from Hadar compared to that of humans, great apes, baboons and proboscis monkeys: non-conclusive evidence for pedal arches or obligate bipedality in Hadar hominins. Homo – J. Comp. Hum. Biol. 63, 336-367.
- OXNARD C (1975) Uniqueness and diversity in human evolution. Chicago.
- OXNARD C & HOYLAND-WILKS C (1994) Hominid bipedalism or bipedalism? The pelvic evidence. Persp. Hum. Biol. No. 4, 13-34.
- PICKERING R, DIRKS PHGM, JINNAH Z, DE RUITER DJ, CHURCHILL SE, HERRIES AIR, WOODHEAD JD, HELL-STROM JC & BERGER LR (2011) Australopithecus sediba at 1.977 Ma and implications of the origins of the genus Homo. Science 333, 1421-1423.
- PROCTOR DJ (2013) Proximal metatarsal articular surface shape and the evolution of a rigid lateral foot in hominins. J. Hum. Evol. 65, 761-769.
- RAK Y & BEEN E (2014) Two hominid taxa at Malapa: the mandibular evidence. PaleoAnthropology A20, Paleoanthropology Society Meeting Abstracts, Calgary, Canada, 8-9 April 2014. http://www.paleoanthro.org/ static/journal/content/PAS2014A.pdf (Zugriff am 18.05.2014)

- REED ND & CHURCHILL SE (2012) Acetabulocristal buttressing in hominins. Am. J. Phys. Anthropol. 147, Suppl. 54, 246.
- REIN TR & HARRISON T (2007) Quantifying the angle of orientation of the metatarsophalangeal joint surface of proximal phlanges in extant primates. Am. J. Phys. Anthropol. 132, Suppl. 44, 197.
- RICHMOND BG (2007) Biomechanics of phalangeal curvature. J. Hum. Evol. 53, 678-690.
- SARMIENTO EE (1991) Functional and phylogenetic implications of the differences in the pedal skeleton of australopithecines. Am. J. Phys. Anthropol. 34, Suppl. 12, 157-158.
- SARMIENTO EE (1994) Terrestrial traits in the hands and feet of gorillas. Am. Mus. Nov. 3091, 1-56.
- SARMIENTO E (1998) Generalized quadrupeds, committed bipeds, and the shift to open habitats: an evolutionary model of hominid divergence. Am. Mus. Nov. 3250, 1-78.
- SARMIENTO EE & MARCUS LF (2000) The os navicualar of humans, great apes, OH 8, Hadar, and *Oreopithecus*: function, phylogeny, and multivariate analyses. Am. Mus. Nov. 3288, 1-38.
- SCHMID P, CHURCHILL SE, NALLA S, WEISSEN E, CARLSON KJ, DE RUITER DJ & BERGER LR (2013) Mosaic morphology in the thorax of *Australopithecus sediba*. Science 340, doi:10.1126/science.1234598 (Zugriff am 15.04.2013)
- SEMAW S, SIMPSON SW, QUADE J, RENNE PR, BUTLER RF, MCINTOSH WC, LEVIN N, DOMINGUEZ-RODRIGRO M & ROGERS MJ (2005) Early Pliocene hominids from Gona, Ethiopia. Nature 433, 301-305.
- STERN JT JR. & SUSMAN RL (1983) The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*. Am. J. Phys. Anthrop. 60, 279–317.
- STERN JT Jr. (2000) Climbing to the top: a personal memoir of *Australopithecus afarensis*. Evol. Anthrop. 9, 113-133.
- SUSMAN RL (1983) Evolution of the human foot: evidence from Plio-Pleistocene hominids. Foot & Ankle 3, 365-376.
- SUSMAN RL, STERN JT JR. & JUNGERS WL (1984) Arboreality and bipedality in the Hadar hominids. Folia Primatol. 43, 113-156.
- VEREECKE E, D'AOÛT K, DE CLERCQ D,VAN ELSACKER L & P AERTS P (2003) Dynamic plantar pressure distribution during terrestrial locomotion of bonobos (*Pan paniscus*). Am. J. Phys. Anthropol. 120, 373-383.
- WARD CV, LEAKEY MG, BROWN B, BROWN F, HARRIS J & WALKER A (1999) South Turkwel: a new Pliocene hominid site in Kenya. J. Hum. Evol. 36, 69–95.
- Ward CV (2002) Interpreting the posture and locomotion of *Australopithecus afarensis*: where do we stand? Ybk. Phys. Anthropol. 45, 185-215.
- WARD CV, KIMBEL WH & JOHANSON DC (2011) Complete fourth metatarsal and arches in the foot of *Australopithecus afarensis*. Science 331, 750–753.
- WILLIAMS SA, OSTROFSKY KR, FRATER N, CHURCHILL SE, SCHMID P & BERGER LR (2013) The vertebral column of *Australopithecus sediba*. Science 340, doi:10.1126/science.1232996
- WONG K (2014) Debate flares over identity of celebrated human fossils. Scientific American, 17. April, http://blogs.scientificamerican.com/observations/2014/04/17/debate-flares-over-identity-ofcelebrated-human-fossils/ (Zugriff am 25.042014)
- ZIPFEL B, DESILVA JM & KIDD RS (2009) Earliest complete hominin fifth metatarsal – implications for the evolution of the lateral column of the foot. Am. J. Phys. Anthropol. 140, 532-545.
- ZIPFEL B, DESILVA JM, KIDD RS, CARLSON KJ, CHUR-CHILL SE & BERGER LR (2011) The foot and ankle of *Australopithecus sediba*. Science 333, 1417-1420.
- ZUCKERMAN S, ASHTON EH, FLINN R.M, OXNARD CE & SPENCE TF (1973) Some locomotor features of the pelvic girdle in primates. Symp. Zool. Soc. Lond. 33, 71-165.