

***Australopithecus* – Vormensch oder Großaffe?**

**Alte Hypothesen und neue Befunde
zur Hirnstruktur**

Michael Brandt



Februar 2019



https://www.wort-und-wissen.de/artikel/sp/b-19-1_hirnstruktur.pdf

Bild: Das Taung-Fossil mit natürlichem Schädelinnenausschnitt nach DART (1925)

INHALT

1. Einleitung	4
2. Hinterer Assoziationscortex und Sulcus lunatus bei <i>Australopithecus</i>	5
3. Hirnfurchenmuster des Frontallappens – bisheriger Stand	9
3.1 Großaffen und Menschen	9
Gyrus frontalis inferior und Sprachgebiet nach Broca	9
Sulcus frontalis medius	10
3.2 <i>Australopithecus</i>	10
Gyrus frontalis inferior	10
Sulcus frontalis medius	11
4. Neue Studie ändert bisherige Interpretationen	12
4.1 Schimpansengehirn sehr variabel	12
4.2 Interpretation homininer Endocasts	12
<i>Australopithecus</i>	12
„ <i>Homo</i> “ <i>naledi</i>	13
5. Funde aus Olduvai und Koobi Fora	16
6. Zusammenfassung und Schlussfolgerung	17
Danksagung	18
7. Literatur	19

1. Einleitung

Das zentrale Forschungsziel der Paläanthropologie ist die Rekonstruktion der vermuteten stammesgeschichtlichen Entwicklung des Menschen. Nach heutiger evolutionstheoretischer Vorstellung haben Mensch und Schimpanse einen gemeinsamen großaffenähnlichen Vorfahren. Eine wichtige Rolle bei der Bewertung stammesgeschichtlicher Hypothesen spielen Kenntnisse über das Gehirn.

Den einzigen direkten Hinweis auf den Entwicklungsgrad des Gehirns fossiler Homininen* geben Ausgüsse ihrer Hirnschale (Endocasts). Schädelinnenausgüsse können Auskunft über die Größe und Form einschließlich Asymmetrien des Gehirns geben. Von Endocasts sind unter Umständen auch Schlüsse auf das Muster von Hirnfurchen möglich, denn diese können sich in die Hirnschale eindrücken und reproduzieren sich dann auf den Schädelinnenausgüssen. Hirnfurchen sind für Paläoneurologen, also Wissenschaftler, die sich mit Gehirnen fossiler Lebewesen beschäftigen, besonders interessant, weil sie mitunter eine Beziehung zur Zytoarchitektur* der Hirnrinde haben. Damit besteht die berechtigte Hoffnung, vom Hirnfurchenmuster Hinweise auf die Struktur und davon abgeleitet auf die Leistungsfähigkeit des Gehirns einst lebender Homininen zu erhalten.

Angesichts der deutlichen kognitiven Unterschiede zwischen Großaffe und Mensch ist es überraschend, dass sich ihr Hirnfurchenmuster kaum unterscheidet. Paläoneurologische Unter-

Das Hirnfurchenmuster von Großaffen und Menschen ist ähnlich. Deutliche Unterschiede existieren nur im Hinterhauptlappen und im unteren Frontallappen.

suchungen zum Hirnfurchenmuster konzentrieren sich auf zwei Gebiete des Gehirns: den unteren Stirnlappenbereich mit den zytoarchitektonischen Arealen nach Brodmann (BA) 44, 45 und 47 und den Hinterhauptlappenbereich mit BA 17 (Abb. 1). Mehr Möglichkeiten durch aussagekräftige Vergleiche zwischen Menschen und Großaffen stehen auf diesem Gebiet nicht zur Verfügung.

Bis vor kurzer Zeit gab es die begründete Hypothese, nach der der Frontallappen von *Australopithecus** in Teilen menschenähnlich umgebaut war. Diese Annahme basiert auf Merkmalen, in denen sich heutige Großaffen und der Mensch unterscheiden und die bei *Australopithecus* menschenähnlich ausgeprägt sind. Träfe dieser Befund zu, würde er die Deutung von *Australopithecus* als frühen Homininen oder „Vormenschen“ unterstützen. Eine neue Studie an lebenden Schimpansen zeigt jedoch eine Variabilität der Hirnfurchenmuster und auch der Hirnform, die erheblich größer ist als bisher bekannt. Vor diesem Hintergrund müssen die bis vor kurzem als menschlich interpretierten Merkmale des Gehirns von *Australopithecus* neu bewertet werden.

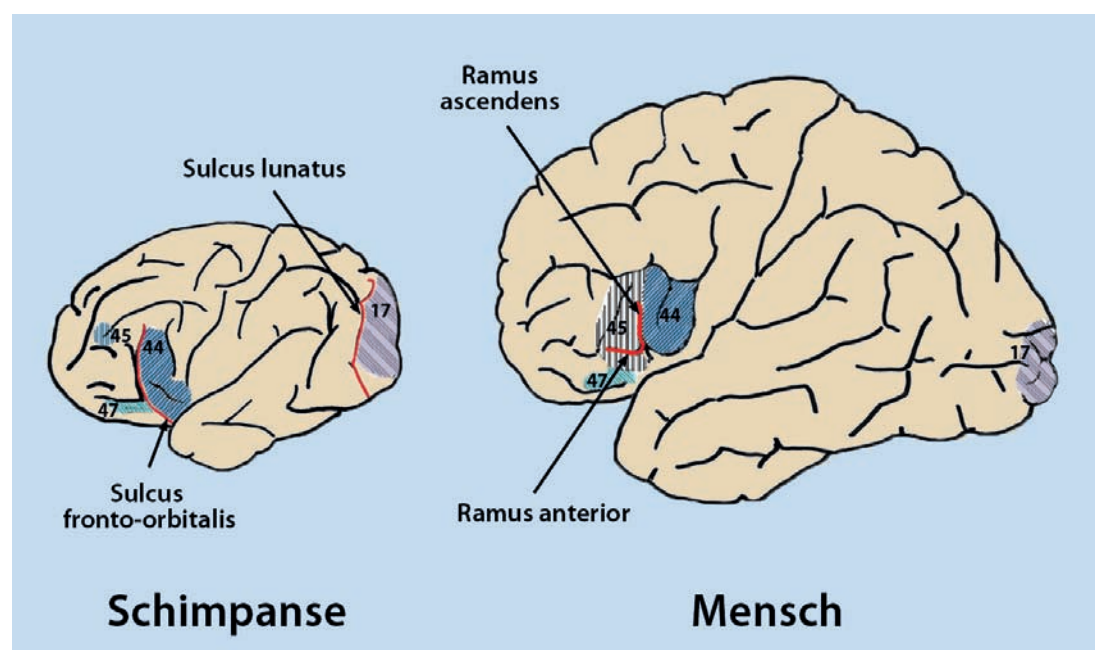


Abb. 1 Das Gehirn von Schimpanse und Mensch in der Ansicht von links seitlich. Paläoneurologische Untersuchungen konzentrieren sich auf den unteren Stirnlappen mit BA 44, 45 und 47, wo das Sprachgebiet nach Broca beim Menschen lokalisiert ist, und auf den Hinterhauptlappen mit der primären visuellen Hirnrinde mit BA 17. (Nach FALK et al. 2018)

In Kap. 3 wird der Stand der Diskussion über die Frontallappenmorphologie von Großaffen, Mensch und *Australopithecus*, wie er bis vor kurzer Zeit noch gültig war, dargestellt. In dem darauffolgenden Kapitel 4 werden dann die wichtigsten Ergebnisse der neuen Studie über die Variabilität der Schimpansengehirne dargelegt. Vor dem Hintergrund der neuen Ergebnisse erfolgt eine Neubewertung der Hirnmorphologie von *Australopithecus*. Die neuen Daten haben aber nicht nur Auswirkungen auf die Interpretation der Hirn-

morphologie von *Australopithecus*, sondern auch auf die des vor noch nicht langer Zeit entdeckten „Homo“ *naledi*. Deshalb werden Endocastanalysen dieses neuen Homininen und ältere Untersuchungen von Schädelinnenausgüssen weiterer früher Homininen ebenfalls dargestellt und bewertet.

Im folgenden Kapitel wird zunächst der Stand der Diskussion über die Struktur des hinteren Hirnbereiches von *Australopithecus* dargelegt, wobei die Lokalisation des Sulcus lunatus im Mittelpunkt steht.

2. Hinterer Assoziationscortex und Sulcus lunatus bei *Australopithecus*

Ein morphologischer Hauptunterschied zwischen dem Gehirn von Großaffen und Menschen betrifft die Größe des primären visuellen Cortex* (BA 17). Beim Menschen ist dieses Hirnrindengebiet in Relation zur Gehirngröße kleiner als bei den Großaffen (Abb. 1). Ein kleinerer primärer visueller Cortex geht mit einem größeren parieto-temporo-occipitalen Assoziationscortex* einher. Der primäre visuelle Cortex ist relativ unspezialisiert und übt nur eine visuelle Funktion aus. Dem parieto-temporo-occipitalen Assoziationscortex werden sensorisch-kognitive Funktionen zugeordnet, wie die Steuerung komplexer sensorischer Reizverarbeitung, visuelle Aufmerksamkeit und räumliche Funktionen.

Bei den Großaffen begrenzt eine Hirnfurche, der Sulcus lunatus, auch Affenspalte genannt, den primären visuellen Cortex. Es besteht deshalb zumindest potenziell die Möglichkeit, von der Lage des Sulcus lunatus auf Abgüssen der nur schimpansengroßen *Australopithecus*-Gehirne auf die Größe des primären visuellen Cortex und von dieser wiederum auf eine mögliche menschliche Gehirnorganisation in einem evolutionstheoretischen Kontext zu schließen (BRANDT 2000, 2017a).

Forscher wie DART (1925) und BROOM & SCHEPERS (1946) hatten am natürlichen Schädelinnenausguss des Taung-Kindes (*A. africanus*) aus Südafrika einen menschenähnlich weit hinten gelegenen Sulcus lunatus identifiziert (Abb. 2).

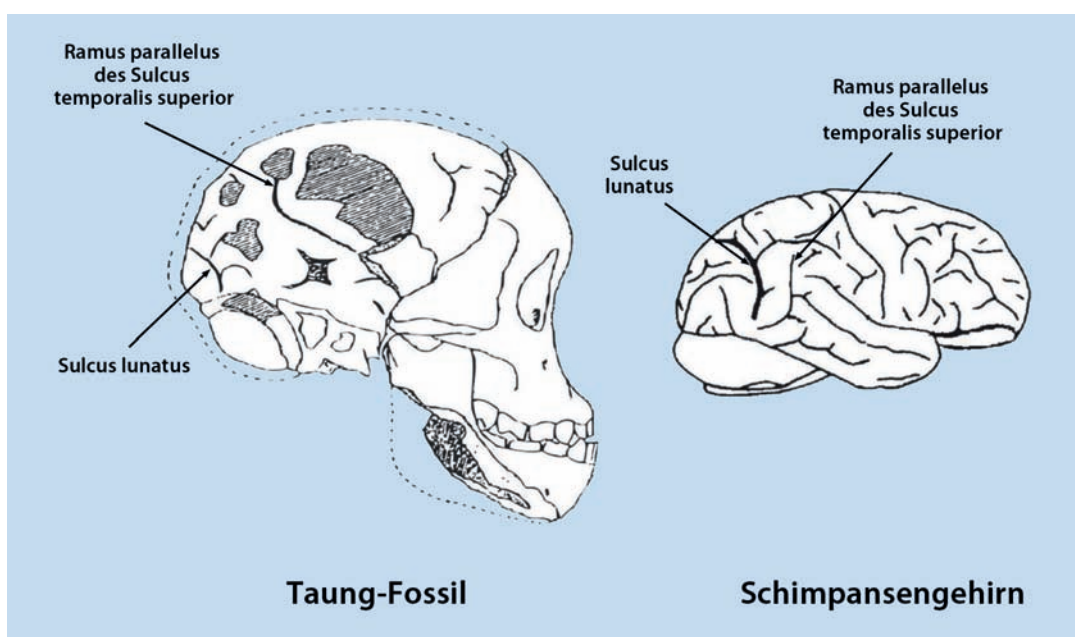


Abb. 2 Das Taung-Fossil mit natürlichem Schädelinnenausguss nach DART (1925) im Vergleich mit einem Schimpansengehirn in der Ansicht von rechts seitlich (nach FALK (2012)). DART identifizierte die Sutura lambdoidea beim Taung-Kind irrtümlicherweise als Sulcus lunatus. Der Sulcus lunatus beim Schimpansen ist gegenüber der von DART fehlgedeuteten Sutura lambdoidea deutlich weiter vorn gelegen. (Nach FALK 2012)

HOLLOWAY wertete in zahlreichen Publikationen (z.B. 1974) eine dorsale* Lage des Sulcus lunatus als Hinweis dafür, dass das Gehirn von *Australopithecus* in dieser Region bereits menschenähnlich umgebaut war.

1980 nahm FALK eine ganzheitliche Neuuntersuchung der natürlichen Schädelinnenausgüsse von *Australopithecus africanus* aus Südafrika vor und kam zu einem entgegengesetzten Ergebnis. Die von DART (1925) und SCHEPERS (BROOM & SCHEPERS 1946) am Taung-Endocast als Sulcus lunatus identifizierte Struktur ist nach FALKS Meinung eindeutig die Sutura lambdoidea, eine Knochennaht der Hinterhauptschuppe. FALK (1980) schlägt eine weiter vorn gelegene Hirnfurche als ein Teilstück des Sulcus lunatus vor. Damit nimmt der Sulcus lunatus auf dem Taung-Endocast eine schimpansenähnliche, vordere Lage ein (Abb. 3).

Zwischen Ralph HOLLOWAY und Dean FALK entspannte sich in der Folge eine kontroverse Diskussion um die Position des Sulcus lunatus auf dem Taung-Endocast. Im Ergebnis konnte FALK ihre Interpretation mit guten Argumenten

verteidigen (Übersicht BRANDT 2000, HOLLOWAY et al. 2004, FALK 2009).

Auf dem Taung-Endocast wurde die Sutura lambdoidea als Sulcus lunatus fehlinterpretiert.

Auch bei *Australopithecus afarensis* (AL 162-28) postulierte HOLLOWAY (1983) als Anzeichen eines beginnenden menschlichen Umbaus des hinteren Cortex eine hintere Lage des Sulcus lunatus und damit einen kleinen menschlichen visuellen Cortex (Abb. 4). FALK (1985) widerspricht auch bei diesem Fund HOLLOWAY. Nach FALK war diese Hirnfurche bei AL 162-28 großaffenähnlich lokalisiert (Abb. 5). Wie beim Taung-Kind wurde auch diese Kontroverse durch weitere Publikationen vertieft, ohne allerdings zu einem gesicherten Ergebnis zu kommen. Dieses Resultat ist nicht überraschend, weil die Interpretation von Schädelinnenausgüssen fossiler Homininen wegen oft schlechter Reproduktion der Hirnfurchen mit einem größeren subjektiven Unsicherheitsfaktor belastet ist.

Ungeachtet der bestehenden Differenzen zwischen HOLLOWAY und FALK stimmen die meisten Paläoneurologen heute darin überein, dass auf dem Taung-Endocast kein eindeutiger Sulcus lunatus identifiziert werden kann (FALK 2014) und dass „keiner der anderen publizierten australopithecinen Hirnendocasts einen klar erkennbaren SL [Sulcus lunatus] besitzt“ (HOLLOWAY et al. 2004, S. 290).

HOLLOWAY et al. beschrieben jedoch 2003 (a) erstmalig einen ihrer Meinung nach unzweifelhaft identifizierbaren Sulcus lunatus auf dem künstlichen Schädelinnenausguss eines *Australopithecus africanus* (Stw 505) mit einer ihrer Meinung nach schimpansenuntypisch hinteren

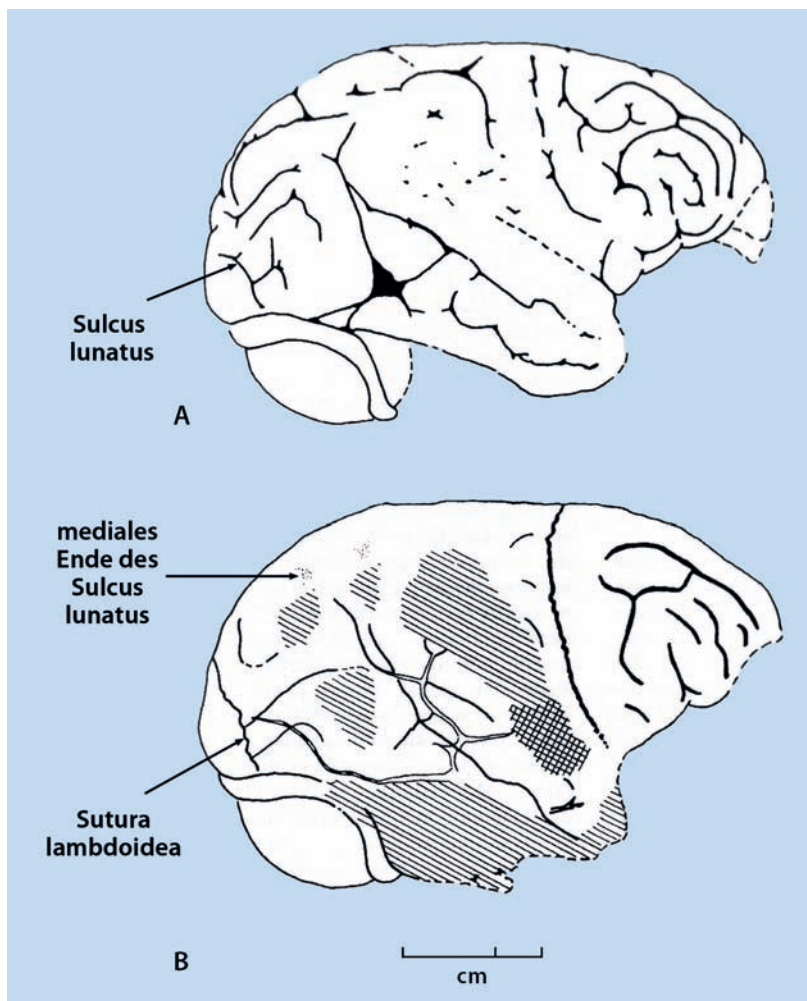


Abb. 3 Der natürliche Schädelinnenausguss des Taung-Kindes in der Ansicht von rechts lateral nach (A) SCHEPERS & BROOM (1946) und (B) nach FALK (1980). SCHEPERS et al. identifizierten wie DART (1925) die Sutura lambdoidea fälschlicherweise als weit dorsal gelegenen Sulcus lunatus. Eine von SCHEPERS et al. als Sulcus parietooccipitalis identifizierte Struktur deutet FALK als mediales Ende des Sulcus lunatus.

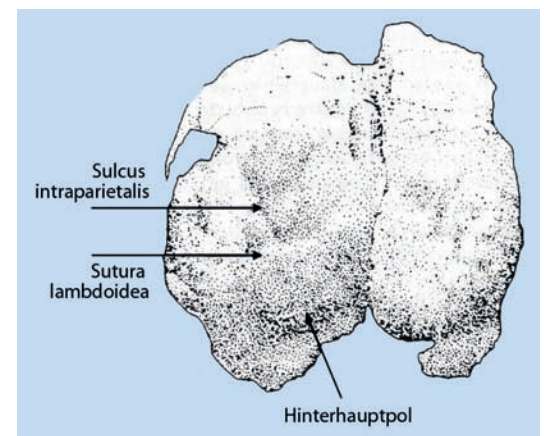


Abb. 4 Künstlicher Schädelinnenabguss von AL 162-28 (*A. afarensis*) in der Ansicht von dorsal. Nach HOLLOWAY weist die dorsale Lage des Sulcus intraparietalis auf einen dorsalen Sulcus lunatus hin, der aber durch die Sutura lambdoidea maskiert ist. (Nach HOLLOWAY 1983)

Position. Nach HOLLOWAY et al. (2003a, 2004) ist deshalb zumindest bei diesem *Australopithecus* ein menschlicher Umbau des hinteren Gehirns nachgewiesen.

FALK (2014) zweifelt jedoch auch diese Hirnfurchenidentifikation an. Ihrer Meinung nach könnte es sich statt um den Sulcus lunatus um den Sulcus calcarinus lateralis handeln. HOLLOWAY et al. (2016) konnten jedoch an 48 untersuchten Großaffenhemisphären keinen einzigen Sulcus calcarinus lateralis identifizieren, der dem tief gelegenen und halbmondförmig gekrümmten Sulcus lunatus ähnelt. Darüber hinaus stellt sich der Sulcus calcarinus lateralis auf Großaffen- und Menschenendocasts nur gelegentlich als Grübchen auf dem Occipitalpol dar.

Damit bleibt nach dem derzeitigen Stand der Diskussion festzuhalten, dass zumindest auf dem Endocast eines *Australopithecus* ein weit hinten gelegener Sulcus lunatus plausibel ist. Allerdings wurde vermutet, wie weiter unten näher ausgeführt wird, dass ein Sulcus lunatus selbst in der hinteren Lage wie bei Stw 505 noch im Variationsbereich der Schimpansen liegen könnte.

Die Identifikation eines sehr weit hinten lokalisierten Sulcus lunatus, der wie oben diskutiert zunächst bei Taung vermutet wurde, wäre aufgrund des folgenden Sachverhaltes aber unwahrscheinlich: Der Mensch verfügt zwar über einen nur relativ kleinen primären visuellen Hirncortex, aber entgegen jahrzehntelanger Annahme besitzt kaum ein Mensch eine Hirnfurche, die dem Sulcus lunatus (Affenspalte) der Großaffen entspricht und den primären visuellen Cortex (BA 17) wie bei den Großaffen von vorn begrenzt. Das Fehlen des Sulcus lunatus beim Menschen ist eine der wenigen Abweichungen vom Hirnfurchenmuster der Großaffen (siehe DE SOUSA et al. 2010). Dieser Sachverhalt führt zu folgendem naheliegendem Schluss: Wenn ein kortikaler Umbau mit Verkleinerung des primären visuellen Cortex und Vergrößerung des ventral* davon liegenden Assoziationscortex bei *Australopithecus* stattgefunden haben sollte, ist die Existenz eines Sulcus lunatus wie beim Menschen gar nicht mehr zu erwarten.

Menschen besitzen nur sehr selten einen Sulcus lunatus. Diese Hirnfurche wäre deshalb bei frühen Homininen menschlich weit hinten auf Endocasts nicht zu erwarten.

Der Schluss von der Lokalisation des Sulcus lunatus auf einen Gehirnumbau bei frühen fossilen Homininen ist aber mit weiteren Problemen behaftet. Der Sulcus lunatus begrenzt den

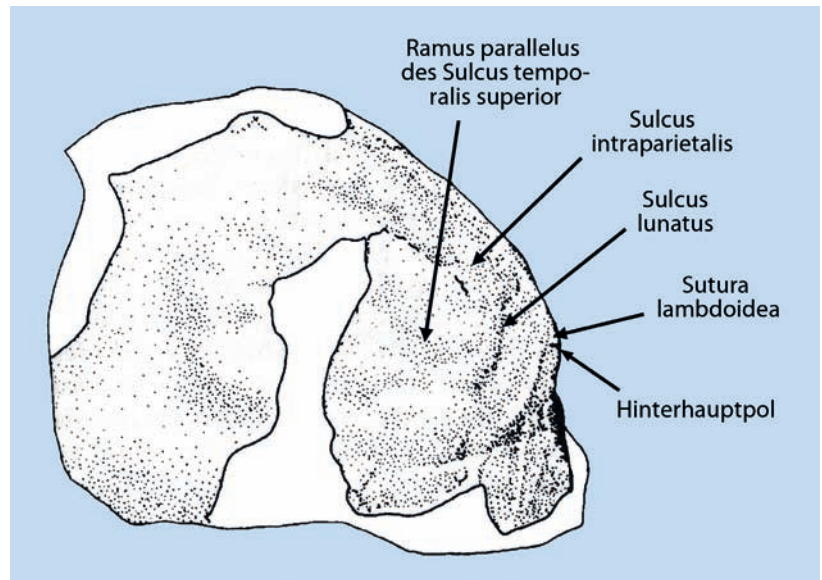


Abb. 5 Der künstliche Schädelinnenabguss von AL 162-28 (*A. afarensis*) in der Ansicht von links lateral nach FALK (1985). Der Sulcus lunatus nimmt nach FALK eine großaffenähnlich vordere Position ein. FALK hat zwei weitere hier auf dem Endocast nicht bezeichnete Hirnfurchen identifiziert. (Nach FALK 1985)

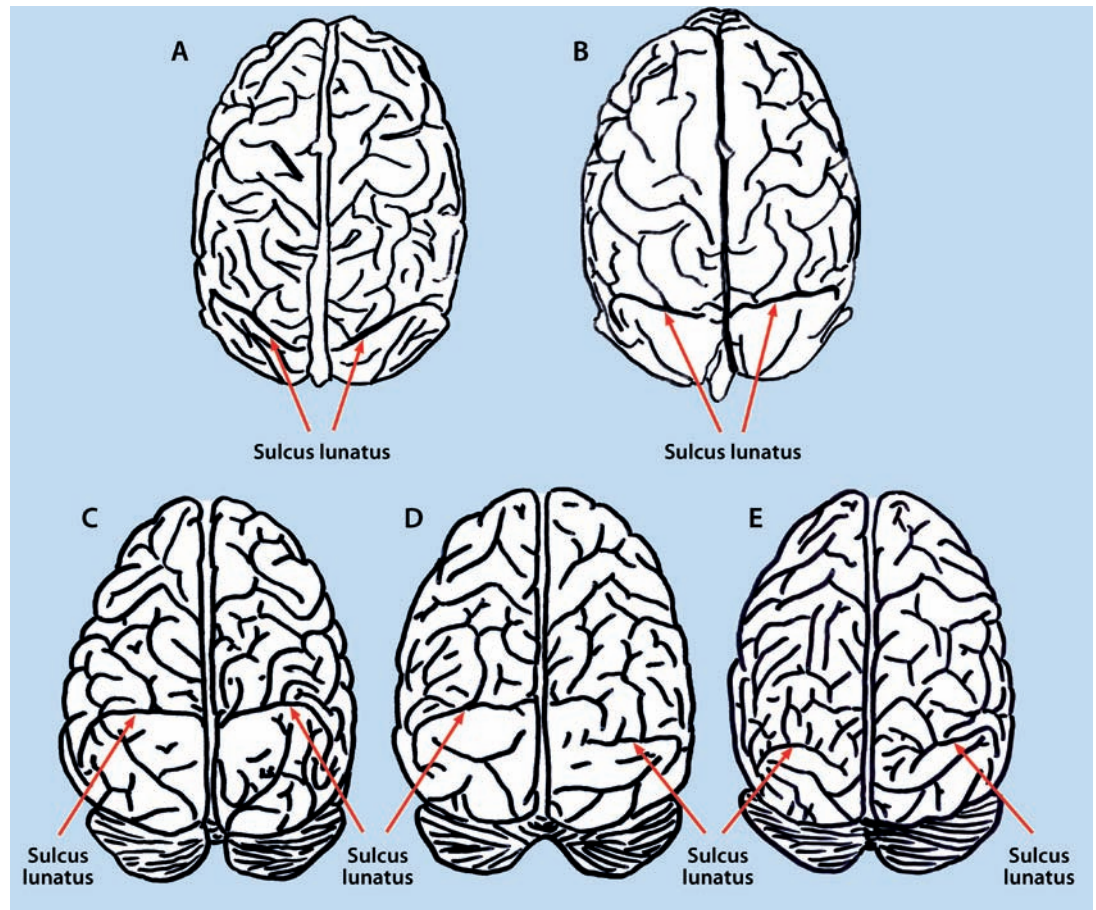
primären visuellen Cortex bei Schimpansen nur partiell, nämlich nur im antero-lateralen* Bereich. Eine Aussage über die gesamte Ausdehnung dieses Cortex ist anhand der Lokalisation des Sulcus lunatus deshalb nicht möglich (HOLLOWAY et al. 2003b). Beim Menschen korreliert der primäre visuelle Cortex am besten mit dem Sulcus calcarinus, der aber auf der medialen Gehirnoberfläche lokalisiert ist (DE SOUSA et al. 2010). Von der Position des Sulcus lunatus kann deshalb bei fossilen Homininen nur mit Einschränkung auf die Ausdehnung des primären visuellen Cortex geschlossen werden.

Weiterhin existiert eine große Variation des Volumens des primären visuellen Cortex beim Menschen in Abhängigkeit von Geschlecht, Alter und Population (DE SOUSA et al. 2010). Auch beim Schimpansen ist die intra- und interindividuelle Variabilität der Position des Sulcus lunatus und damit einhergehend des Volumens des primären visuellen Cortex groß. So wurde bei mehreren Schimpansen eine untypisch weit dorsale Position des Sulcus lunatus nachgewiesen (Abb. 6, YUAN et al. 2002, HOLLOWAY et al. 2003b, FALK et al. 2018).

Der Sulcus lunatus gibt keinen Hinweis auf einen beginnenden Umbau des Gehirns bei *Australopithecus*.

Die große Variation des relativen Volumens des primären visuellen Cortex hat bei Menschen und Schimpansen keinen Einfluss auf die Funktion des Gehirns (DE SOUSA et al. 2010). Nach diesen Befunden könnte selbst die weit dorsale Position des von HOLLOWAY et al.

Abb. 6 Die intra- und interindividuelle Variabilität der Position des Sulcus lunatus auf dem Gehirn von fünf Schimpansen. Der Sulcus lunatus nimmt eine vordere Lage auf der Hemisphäre B und C beidseits sowie D links und eine hintere Lage auf der Hemisphäre A und E beidseits sowie D rechts ein. A und B nach FALK et al. (2018) und C-E nach HOLLOWAY et al. (2003b).



(2003a, 2004) identifizierten Sulcus lunatus bei Stw 505 (*A. africanus*) wahrscheinlich noch im Variationsbereich der Schimpansen liegen (DE SOUSA et al. 2010).

BEAUDET et al. (2019) vermuten nicht nur bei Stw 505 (*A. africanus*), sondern auch bei dem neuen *Australopithecus*-Fund Stw 574 („Little Foot“), der auf 3,67 Millionen Jahre datiert wird, und bei SK 1585 (*A. robustus*) einen Eindruck des Sulcus lunatus auf der endocranialen Oberfläche. Bei Letzterem konnte HOLLOWAY (1972) keinen Sulcus lunatus identifizieren. Nach BEAUDET et al. (2019) ist der Sulcus lunatus bei Stw 574 mehr vorn und bei Stw 505 und SK 1585 mehr hinten positioniert.

Neben dem Volumen sind Dichte, Größe, Typ und Verbindungen der Neuronen wichtige Merkmale des primären visuellen Cortex, die bei der paläoneurologischen Diskussion nicht zwangsläufig in die Betrachtung einbezogen sind. Eine Reduktion des Volumens des primären visuellen Cortex korrespondiert nicht notwendigerweise mit einer Reduktion des Raumes, der von den neuronalen Zellkörpern eingenommen wird, oder mit der Zahl der Neuronen. Bei Hominoiden* und beim Tieraffen *Macaca fascicularis* konnte gezeigt werden, dass eine größere neuronale Volumendichte mit

einem kleineren primären visuellen Cortex, aber nicht mit der Gesamthirngröße korreliert (DE SOUSA et al. 2010).

Unterschiede zwischen Schimpansen und Bonobos (Zwergschimpansen) im absoluten Volumen des primären visuellen Cortex und der mikroanatomischen Organisation weisen auf eine Variabilität in der Gehirnorganisation unabhängig von der Gehirngröße hin, die auch bei den frühen Homininen existiert haben könnte (DE SOUSA et al. 2010).

Als Ergebnis ist festzustellen, dass von der Lokalisation des Sulcus lunatus nicht auf einen Umbau des Gehirns bei *Australopithecus* und anderen frühen Homininen geschlossen werden kann.

Außer im Hinterhauptlappen finden sich Unterschiede im Hirnfurchenmuster zwischen Großaffen und Menschen im Stirnlappen. Im folgenden Kapitel wird auf diese Unterschiede und ihre Anwendung auf die Interpretation der Endocasts von *Australopithecus* entsprechend dem Stand der Diskussion bis vor kurzer Zeit eingegangen. Im darauffolgenden Kapitel werden neue Daten präsentiert, in deren Lichte einige bisherige Schlüsse nicht mehr plausibel sind.

3. Hirnfurchenmuster des Frontallappens – bisheriger Stand

3.1 Großaffen und Menschen

Gyrus frontalis inferior und Sprachgebiet nach Broca

In der unteren frontalen* Hirnwindung der linken Hemisphäre befindet sich beim Menschen das sogenannte Sprachgebiet nach Broca. Dieses Hirnareal ist mit der Sprache und anderen Aktivitäten assoziiert.

Das Broca-Gebiet und sein homologes Gebiet auf der rechten Hemisphäre enthalten zytoarchitektonisch das BA 44 in der Pars opercularis und das BA 45 in der Pars triangularis. Hirnfurchen geben zwar die zytoarchitektonischen Grenzen dieser zwei Regionen nicht verlässlich wieder, aber die paläoneurologisch zugängliche und damit interpretierbare freie Oberfläche der Pars triangularis und Pars opercularis enthält mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit das BA 45 und 44. Die freie Oberfläche der Pars triangularis wird durch den Ramus anterior und den Ramus ascendens der Fissura lateralis begrenzt. Die Pars opercularis liegt hinter dem Ramus ascendens (siehe Abb. 1).

Obwohl Schimpansen im Frontallappen zytoarchitektonisch homologe Areale der menschlichen BA 44 und 45 besitzen, ist ihr Sulcuspatter in diesem Bereich völlig verschieden zu dem des Menschen.

In der unteren Stirnwindung unterscheiden sich die Hirnfurchen von Großaffe und Mensch deutlich.

Das Gehirn der Schimpansen (und auch der anderen Großaffen) weist im Gyrus frontalis inferior einen Sulcus fronto-orbitalis auf. Diese Furche bildet den vorderen Rand einer Wölbung, die als fronto-parietales Operculum* bezeichnet wird. Dieses Hirnareal enthält das BA 44. Dagegen besitzt der Mensch keinen Sulcus fronto-orbitalis, sondern einen Ramus ascendens der Fissura lateralis, der vom BA 44 ventral und vom BA 45 dorsal begrenzt wird (siehe Abb. 1).

Neuere zytoarchitektonische Studien zeigen jedoch, dass die präzisen Beziehungen zwischen den Hirnfurchen und den Grenzen zwischen dem BA 44 und 45 auf der Gehirnoberfläche der Schimpansen variabler sind als beim Men-

schen. Nichtsdestotrotz hat eine Analyse der Beziehung zwischen diesen beiden zytoarchitektonischen Arealen und den Hirnfurchen bei Schimpansen ergeben, dass das BA 45 am häufigsten vor dem Sulcus fronto-orbitalis und manchmal oberhalb des BA 44 liegt, während das BA 44 typischerweise vor dem des Sulcus praecentralis inferior liegt. Allerdings existiert eine erhebliche Variation in der Beziehung zwischen den exakten Grenzen dieser corticalen Areale und der Lage der Hirnfurchen.

Ungeachtet der Tatsache, dass beim Schimpansen die Hirnfurchen der unteren Stirnwindung nicht die genaue Grenze zwischen dem BA 44 und 45 markieren, ist der Vergleich des Frontallappens in dieser Region bei Mensch und Schimpanse sehr aufschlussreich, denn das Sulcuspatter unterscheidet sich grundlegend. Nur der Mensch weist einen Ramus anterior und Ramus ascendens der Fissura lateralis auf, die ein frontales Operculum (Pars triangularis) mit dem BA 45 einschließen.

Schimpansen besitzen zwar auch ein BA 45, aber kein Operculum, das den Insellappen* bedeckt. Schimpansen besitzen als einziges Operculum das fronto-parietale Operculum. Dieses Operculum ist dorsal des fronto-orbitalen Sulcus lokalisiert und enthält Anteile oder das gesamte BA 44 und manchmal auch Teile des BA 45.¹

Auf Endocasts reproduziert sich der menschliche Ramus anterior und Ramus ascendens schlecht, der großaffentypische Sulcus fronto-orbitalis dagegen häufig.

Für Paläoneurologen ist deshalb sehr interessant zu erforschen, wann ein menschliches Hirnfurchenmuster in der unteren Stirnwindung zum ersten Mal in der Fossilgeschichte aufgetreten ist. Leider reproduzieren sich der schmale menschliche Ramus anterior und Ramus ascendens der Fissura lateralis nicht gut auf Endocasts des Menschen. Dagegen reproduziert sich der Sulcus fronto-orbitalis oft auf Endocasts der Großaffen² (FALK 2014).

¹ Originalliteratur siehe FALK (2014).

² „Unfortunately, the small sulci that delimit two sides of BA 45 on the cortical surface of human brains do not reproduce well on endocasts. Fo, on the other

hand, reproduces well on ape brains and, often, on their endocasts. ... the fact that small sulci that border the pars triangularis are not, as a rule, reproduced on hominin endocasts ...“ (FALK 2014, S. 5).

Menschen und Schimpansen weisen eine orbitale* Wölbung nahe am hinteren Ende des Frontallappens in Höhe des Temporalpols auf. Diese Vorwölbung wird als orbitale Kappe, Broca-Kappe oder einfach nur Kappe bezeichnet. Schon seit längerer Zeit ist bekannt, dass diese Kappe bei Mensch und Großaffe zytoarchitektonisch verschieden ist. Beim Menschen enthält die Broca-Kappe das BA 47 (Pars orbitalis) und oberhalb davon das BA 45 (Pars triangularis), nicht aber das BA 44, welches weiter dorsal hinter dem Temporalpol gelegen ist (siehe Abb. 1, FALK 2014).

Die orbitale Kappe bei Großaffen, fossilen Homininen und heutigen Menschen ist wegen unterschiedlicher Zytoarchitektonik nicht als homolog anzusehen.

Dagegen sind beim Schimpansen im Bereich der orbitalen Kappe das BA 44 und manchmal Anteile des BA 45 gelegen. Die praktizierte Homologisierung der orbitalen Kappe bei Großaffen, fossilen Homininen und heutigen Menschen ist deshalb fragwürdig (FALK 2014).

Sulcus frontalis medius

Außer dem Hinterhauptlappen und dem unteren Bereich des Frontallappens war auch das Sulcuspatterne des hinteren äußeren Bereiches des Frontallappens für Paläoneurologen von Interesse. Im Mittelpunkt stand dabei der Sulcus frontalis medius, denn diese Hirnfurche ist – so die Lehrmeinung bis noch vor kurzer Zeit – bei Großaffen und Menschen verschieden konfiguriert.

Der Sulcus frontalis medius der Großaffen wurde in seiner Form sehr variabel von sehr

Der Sulcus frontalis medius unterscheidet sich in der Konfiguration bei Großaffen und Mensch – so der Kenntnisstand bis noch vor kurzer Zeit.

einfach bis sehr komplex beschrieben. Er tritt als ein oder (selten) mehrere separate Grübchen oder schmale Sulci auf und kann mit dem Sulcus rectus und dem horizontalen Ast des Sulcus praecentralis verbunden sein. Nur ein kleiner Anteil der Großaffen besitzt einen separaten Sulcus frontalis medius und dieser ist im Gegensatz zu dem des Menschen fragmentiert oder sehr klein.

Im Gegensatz zu den Großaffen repräsentiert der Sulcus frontalis medius beim Menschen eine bedeutsame Hirnfurche mit einem konstanten morphologischen Bild. Anders als bei den Großaffen verläuft der menschliche Sulcus frontalis medius in sagittaler* Richtung langstreckig lateral* und ungefähr parallel zum Sulcus frontalis superior. Mit dem hinteren Teil führt die Hirnfurche durch das Zentrum des Gyrus frontalis medius, wo sie vom dorso-lateralen* präfrontalen Assoziationscortex umschlossen wird. Der dorso-laterale präfrontale Cortex trägt am meisten zur Vergrößerung des Frontallappens beim Menschen im Vergleich zu den Großaffen bei. Dieser Cortex ist mit wichtigen Funktionen wie der Aufrechterhaltung der Aufmerksamkeit, Kontrolle des Arbeitsgedächtnisses und der Organisation zielgerichteten Verhaltens verbunden. Er stellt damit eine wesentliche neurobiologische Basis für die menschlichen Erkenntnisprozesse dar. Auch zytoarchitektonische Unterschiede zwischen Mensch und Großaffe stehen im Einklang mit der funktionellen Besonderheit des menschlichen dorso-lateralen präfrontalen Cortex (FALK 2014).

3.2 Australopithecus

Gyrus frontalis inferior

2008 wurden zwei Teilskelette in Südafrika entdeckt, die der neuen Art *Australopithecus sediba* zugeordnet wurden. Nach den Entdeckern ist der bemerkenswerteste Umstand an der neu entdeckten Art, dass sie von allen *Australopithecus*-Vertretern die größte Ähnlichkeit zum Menschen (*Homo*) aufweist (Übersicht bei BRANDT 2017a).

CARLSON et al. (2011) stellen nach FALK (2014) korrekt fest, dass die Hirnwindungen

des Frontallappens von MH1 (*A. sediba*) großaffenähnlich sind und denen von Sts 60 und No. 2, zu denen FALK auch Taung (alle *A. africanus*) hinzuzählt, ähneln. CARLSON et al. (2011) behaupten aber auch, dass sich die Form des Gyrus frontalis inferior von MH1 im vorderen Bereich deutlich von der bei den Großaffen und anderen südafrikanischen *Australopithecus*-Funden unterscheidet, wobei bei Sts 2 dieses Gebiet nicht erhalten ist (CARLSON et al. 2011).

Im Gegensatz zu CARLSON et al. (2011) stellt FALK (2014) jedoch fest, dass bei den anderen

Australopithecinen die orbitale Oberfläche des Frontallappens gar nicht erhalten ist, sodass ein Vergleich von MH1 mit diesen Australopithecinen in Bezug auf diese Frontallappenregion gar nicht möglich ist. Wenn man aber die rechte Seite des Endocasts von No. 2 mit dem Endocast von MH1 vergleicht, dann zeigen beide Australopithecinen die gleiche Frontallappenform und das gleiche Sulcuspuster wie die anderen Australopithecinen.

Zusammenfassend ist nach FALK (2014) festzustellen, dass der künstliche Schädelinnenausschnitt von MH1 (*A. sediba*) den natürlichen Schädelinnenausschnitten anderer Australopithecinen (*A. africanus*) in den vergleichbaren Regionen ganz ähnlich ist.

Es gibt aber – so der Kenntnisstand bis vor kurzer Zeit – Unterschiede in der Form des Frontallappens zwischen *Australopithecus* und den Großaffen. Der orbitale Rand des Frontallappens der Australopithecinen ist im Vergleich zu dem der Großaffen nach außen und unten vergrößert. Diese Vergrößerung führt zu einer Verbreiterung des Frontallappens, der dadurch im vorderen Bereich mehr eine quadratische Form aufweist (von dorsal gesehen). Bei den Großaffen und der Gattung *Paranthropus*, die von manchen Forschern aber auch zu *Australopithecus* gestellt wird, ist der Frontallappen dagegen vorn mehr zugespitzt und dadurch tränenförmig konfiguriert (FALK et al. 2000, FALK 2012). Diese Formänderung könnte auf einen beginnenden strukturellen Umbau des Gyrus frontalis inferior mit dem BA 44 (CARLSON et al. 2011) und dem BA 45 und 47 hinweisen. Bei *Australopithecus* könnte damit ein Übergangsstadium zu einem menschlichen Operculum frontale (Pars triangularis mit BA 45) vorliegen (FALK 2014).

Bei den Australopithecinen wurde von Hirnlappenvergrößerungen auf einen beginnenden menschlichen Hirnmbau geschlossen.

FALK et al. (2000) und FALK (2012) deuten noch weitere Hirnlappenformunterschiede zwischen *Australopithecus* und den Großaffen/*Paranthropus* als Hinweise auf einen beginnenden Hirnmbau in Richtung Mensch. Dazu gehören eine Vergrößerung des Frontallappens nach rostral unmittelbar seitlich der orbitalen Spitze, wo das BA 10 lokalisiert ist, und ein nach vorn und seitlich erweiterter Temporalpol (BA 38). BA 10 ist in abstraktes Denken, bei der Planung künftiger Tätigkeiten und beim Ergreifen von Initiativen einbezogen. BA 38 enthält einen umfangreichen Assoziationskomplex. Die antero-laterale Region des Temporalpols

ist bei der Erkennung und Benennung von Namen bekannter menschlicher Gesichter aktiv (FALK et al. 2000).

Schlüsse auf evolutionäre Hirnmbauten allein aus Vergrößerungen von Hirnlappenanteilen ohne Hinweise auf eine Änderung des Hirnfurchenmusters, von der allein mit einer gewissen Plausibilität eine Änderung der Zytoarchitektur abgeleitet werden können, sind jedoch rein spekulativer Natur.

Sulcus frontalis medius

Auf Endocasts von *Australopithecus* ist der Sulcus frontalis medius besser erkennbar als der Sulcus lunatus oder die Furchen der unteren Stirnwindung. Anders als bei den meisten Gehirnen der Großaffen zeigt sich auf den vier *Australopithecus*-Endocasts, bei denen ein relevantes Hirnfurchenmuster publiziert worden ist, ein separater Sulcus frontalis medius, der lateral und ungefähr parallel zum Sulcus frontalis superior auf dem Frontallappen verläuft.

Drei der vier Endocasts sind natürliche Schädelinnenausschnitte der *Australopithecus africanus*-Funde Taung, Sts 60 und No.2.

Bei *Australopithecus africanus* und *Australopithecus sediba* wurde von einem menschenähnlich konfigurierten Sulcus frontalis medius auf eine menschlich strukturierte mittlere frontale Stirnwindung geschlossen.

Das vierte *Australopithecus*-Endocast MH1 (*A. sediba*), welches ein künstlicher Abguss ist, reproduziert nach FALK (2014) auch einen Sulcus frontalis medius in dieser Weise. Er wurde aber in der Originalbeschreibung von CARLSON et al. (2011) nach FALK (2014) fälschlicherweise als Sulcus frontalis inferior identifiziert. FALK (2014) schließt von einem menschenähnlichen Sulcus frontalis medius auf einen menschlichen Umbau des Gyrus frontalis medius bei *Australopithecus*.

Als Fazit von Kapitel 3 kann festgestellt werden, dass nach dem Forschungsstand noch bis vor kurzer Zeit bestimmte Hirnfurchen in der unteren Stirnlappenwindung, die Morphologie des Sulcus frontalis medius und die Form des Stirn- und Schläfenlappens bei Großaffe und Mensch verschieden sind. Von diesem Erkenntnisstand ausgehend wurden einige Merkmale an Endocasts von *Australopithecus africanus* und *Australopithecus sediba* als menschenähnlich identifiziert und auf einen beginnenden menschlichen Hirnmbau geschlossen.

Im nächsten Kapitel werden die Ergebnisse einer bahnbrechenden neuen Studie zur Hirnvariabilität der Schimpansen vorgestellt. Diese Studie macht die Revision einiger bisheriger Annahmen zu Unterschieden in der Hirnfurchenmorphologie und der Form des

Gehirns von Großaffen und Mensch erforderlich. Als Folge der neuen Studienergebnisse erscheinen bisher als menschenähnlich interpretierte Endocastmerkmale von *Australopithecus* und „*Homo*“ *naledi* in einem neuen Licht.

4. Neue Studie widerlegt bisherige Interpretationen

4.1 Schimpansengehirn sehr variabel

Wie erwähnt, reproduzieren sich die Hirnfurchen auf Endocasts früher fossiler Homininen nur sporadisch und oft nur abschnittsweise. Ihre Interpretation basiert auf dem bekannten Hirnfurchenmuster von Menschen und Großaffen, insbesondere von Schimpansen.

Die bisherigen Beschreibungen der Hirnfurchenmuster von Schimpansen stützten sich auf wenige konservierte Gehirne nach dem Tod und deren Fotografien oder Strichzeichnungen aus einer eingeschränkten Perspektive (typischerweise von rechts oder links seitlich). Dabei wird eine Terminologie verwendet, die (heute) für einige Hirnfurchen veraltet ist. Der Mangel an adäquaten Beschreibungen des Sulcismusters des Schimpansen erklärt teilweise, warum die Bestimmung bestimmter Sulci auf *Australopithecus*-Endocasts (z.B. Sulcus frontalis medius und inferior) kontrovers ist (FALK et al. 2018). FALK et al. (2018) haben neuerdings mit einer Studie damit begonnen, diesen Mangel zu beheben.

In dieser Studie wurde die seitliche und hintere Oberfläche von 16 Hemisphären der Gehirne von vier weiblichen und vier männlichen lebenden Schimpansen mit der MRT* untersucht. Es wurden die äußerlich sichtbaren Hirnfurchen des Stirn-, Scheitel-, Schläfen- und Hinterhauptlappens und ihre Beziehungen zueinander identifiziert. Außerdem wurden Homologien* bestimmt, wie sie sich aus ver-

Mit der MRT wurde eine unerwartet große Variabilität der Hirnfurchen und Hirnform bei Schimpansen festgestellt.

gleichenden Studien der Zytoarchitektur bei den Primaten ableiten lassen.

Die von FALK et al. (2018) gewonnenen Hirnbilder und die Identifikation der Hirnfurchen gehen quantitativ und qualitativ über die bisher publizierten Illustrationen von Schimpansengehirnen mit bezeichneten Hirnfurchen hinaus. Sie ermöglichen eine bessere Identifizierung und Deutung von Hirnfurchen auf homininen Endocasts als bisher.

FALK et al. (2018) konnten frühere Untersuchungen dahingehend bestätigen, dass auf dem Frontal- und Occipitallappen halbmondförmige Hirnfurchen beim Schimpansen konstant nachweisbar sind, die beim Menschen jedoch nicht vorkommen. Es handelt sich dabei um den Sulcus fronto-orbitalis und den Sulcus lunatus.

Die Studie hat darüber hinaus eine Variabilität von Hirnfurchen und Hirnform bei Schimpansen aufgezeigt, die bisher nicht bekannt war. Diese nachgewiesene größere Variabilität hat Folgen für die Interpretation der Endocasts von *Australopithecus* und anderen frühen Homininen.

4.2 Interpretation homininer Endocasts

Australopithecus

CARLSON et al. (2011) stellten fest, dass das Gehirn von *Australopithecus sediba* im orbito-frontalen Bereich wegen einer hier nachweisbaren ventro-lateralen Vorwölbung (Abb. 7) menschenähnlich ist. Nach der neuen Studie

können Schimpansen diese Vorwölbung aber auch besitzen.

FALK, eine Mitautorin der neuen Studie, hatte, wie bereits dargestellt, von einem menschlich konfigurierten Sulcus frontalis medius auf einen menschlich umgebauten Gyrus frontalis medius bei *Australopithecus* geschlossen

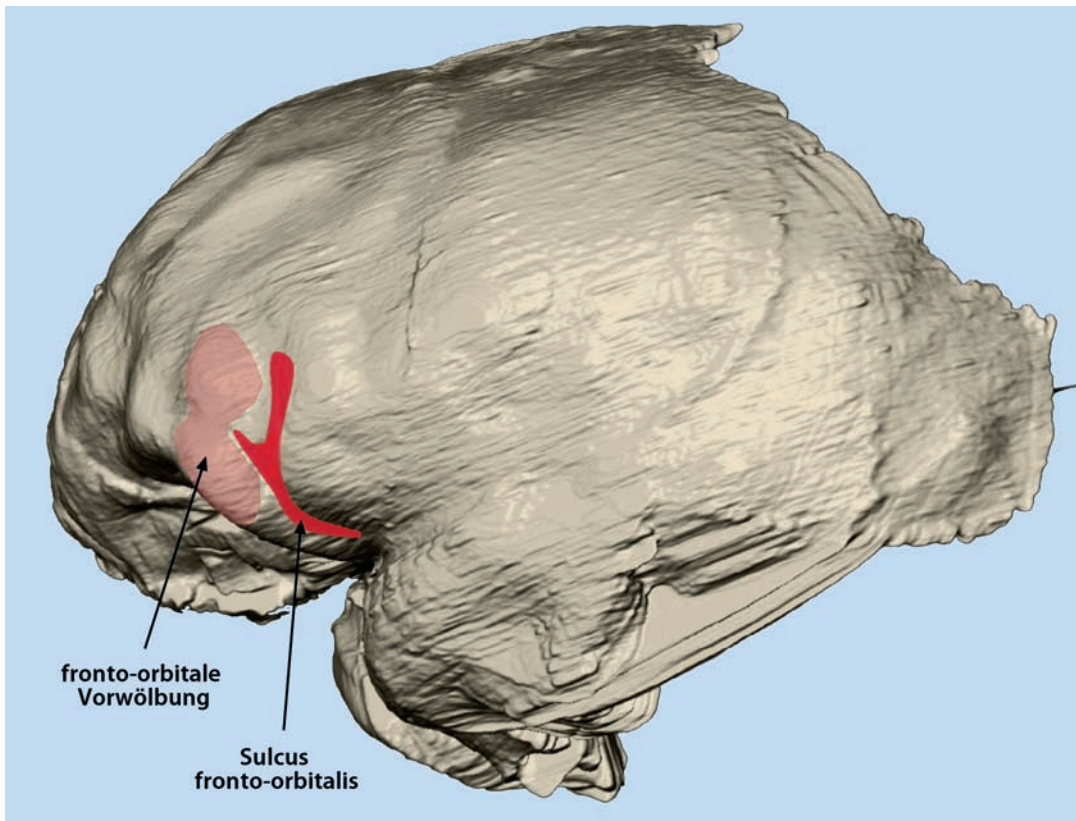


Abb. 7 Virtueller Schädelinnen-ausguss von *Australopithecus sediba* (MH1). Die fronto-orbitale Region ventral des Sulcus fronto-orbitalis ist vorgewölbt. CARLSON et al. (2011) schlossen von diesem Merkmal auf eine beginnende menschenähnliche Reorganisation in diesem Hirnbereich. Schimpansen können diese Vorwölbung aber auch besitzen. (Nach CARLSON et al. 2011).

(FALK 2014). Vor dem Hintergrund der neuen Studienergebnisse beurteilt FALK ihre eigene Hypothese als widerlegt, denn Schimpansen können auch einen menschenähnlich konfigurierten Sulcus frontalis medius aufweisen (FALK et al. 2018).^{3,4}

Alle *Australopithecinen* einschließlich des von BEAUDET et al. (2019) untersuchten neuen *Australopithecus*-Fundes Stw 574 („Little Foot“) weisen ein großaffenähnliches Hirnfurchenmuster im Frontallappen auf.

„*Homo*“ *naledi*

2013 wurden in Südafrika aus der Höhle Rising Star zahlreiche hominine Knochenüberreste geborgen und der neuen Menschenart *Homo naledi* zugeordnet (BERGER et al. 2015). Demgegenüber plädiert BRANDT (2017b) dafür, diese Knochenüberreste wegen zahlreicher großaffenähnlicher, australopitheciner und einmaliger Merkmale nicht *Homo*, sondern den

nichtmenschlichen Homininen, möglicherweise einer neuen Gattung, zuzuordnen.

Eine Endocaststudie der Schädelfragmente DH1 und DH3 von „*Homo*“ *naledi* scheint die ursprüngliche Zuordnung zum Menschen aber zu bestätigen (HOLLOWAY et al. 2017, 2018, HURST et al. 2017).

Bei „*Homo*“ *naledi* wurde ein Sulcus lunatus identifiziert, der im Vergleich mit dem der Schimpansen einerseits weniger ausgedehnt und dessen dorsaler Rest signifikant reduziert⁵, andererseits aber großaffenähnlich seitlich und vorn gelegen ist⁶ (HOLLOWAY et al. 2017).

Anders als im Hinterhauptbereich wird die Struktur des Frontallappens des nur kleinhirnigen „*Homo*“ *naledi* als durchgehend menschlich beurteilt. „*Homo*“ *naledi* zeigt den nur beim Menschen vorkommenden Ramus anterior und Ramus ascendens der Fissura lateralis, die das Operculum frontale (Pars triangularis mit BA 45) umschließen. HOLLOWAY et al. (2018)

³ Fünf der 16 Schimpansenhemisphären zeigen einen separaten Sulcus frontalis medius. Außerdem verläuft auf einer Schimpansenhemisphäre der Sulcus frontalis medius lateral und parallel zu einem langen Sulcus frontalis superior und auf einer anderen Schimpansenhemisphäre stellt sich ein langer Sulcus dar, der sich aus dem Sulcus frontalis medius und Sulcus frontalis superior zusammensetzt und unterhalb und parallel zu einem langen Sulcus frontalis superior und oberhalb eines relativ langen Sulcus frontalis medius verläuft, der sich vom Ramus horizontalis des Sulcus praenalis inferior erstreckt (FALK et al. 2018).

⁴ FALK (2014) und FALK et al. (2018) gehen nicht mehr auf die früher aufgestellte Hypothese ein, nach der ein vorn und seitlich erweiterter Temporalpol und eine Erweiterung des Frontallappens unmittelbar seitlich der Frontallappenspitze bei *Australopithecus* auf einen Hirnumbau schließen lasse (FALK et al. 2000, FALK 2012).

⁵ „... was considerably smaller in extent than in chimpanzees, and that the dorsal remnant of the lunate was significantly reduced comparatively“ (HOLLOWAY et al. 2017).

⁶ „... some primitive retention of the pongid pattern of a lateral and anteriorly placed lunate sulcus ...“ (HOLLOWAY et al. 2017).

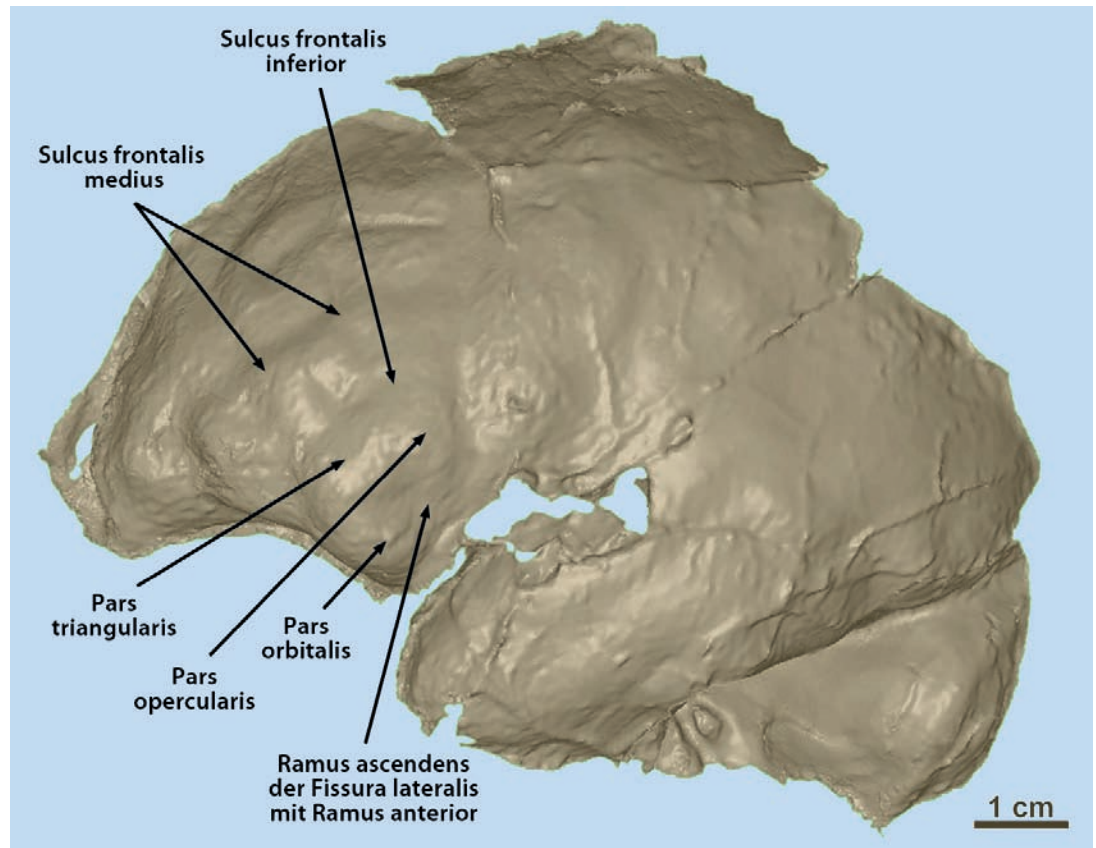


Abb. 8 Virtueller Schädelinnenausguss von „*Homo*“ *naledi* (DH3). Zusätzlich zu den bezeichneten Sulci und Gyri haben HOLLOWAY et al. (2018) zahlreiche weitere Hirnfurchen und Hirnwindungen identifiziert. Die Struktur des Frontallappens von „*Homo*“ *naledi* wird insbesondere mit dem Nachweis eines Ramus anterior und Ramus ascendens der Fissura lateralis, die die Pars triangularis umschließen, von den Autoren als menschlich eingeschätzt. HOLLOWAY et al. (2018) geben in ihrer Publikation aber unverständlichlicherweise nicht die jeweilige Lokalisation der beiden Hirnfurchen auf dem Endocast an, sondern bezeichnen sie gemeinsam auf dem Endocast. (Nach HOLLOWAY et al. 2018)

markieren in ihrer Publikation aber unverständlichlicherweise nicht einzeln die Lokalisation der beiden Hirnfurchenäste auf dem Schädelinnenausguss. Stattdessen wird die Lage des Ramus anterior und Ramus ascendens nur durch eine Zahl (12)⁷ auf dem Endocast angegeben.

„*Homo*“ *naledi* besitzt nach HOLLOWAY et al. (2017) außerdem ein menschenähnliches prominentes Operculum orbitale (Pars orbitalis), einen Sulcus frontalis medius und inferior, die parallel zueinander verlaufen, und der Frontallappen biegt sich in Richtung nach vorn-unten zur ventralen Kante und nicht nach vorn zum frontalen Pol hin (Abb. 8).

Wie sind die Identifikationen und Deutungen der Hirnfurchen und Hirnwindungen auf dem Endocast von „*Homo*“ *naledi* zu bewerten?

Zunächst erstaunt die Identifikation unüblich vieler Details der Sulcus- und Gyrusmorphologie bei „*Homo*“ *naledi*⁸. Diese Beobach-

tung steht im allgemeinen Widerspruch zu der Tatsache, dass sich auf Endocasts von Großaffen und Menschen die Hirnoberfläche im Allgemeinen nur schlecht reproduziert. HOLLOWAY (1974) vermutet, dass diese schlechte Wiedergabe auf das Hirnwasser (Liquor) und die Hirnhäute zurückzuführen ist, die sich zwischen dem Gehirn und dem Schädelknochen befinden und Abdrücke auf die Tabula interna* der Kalotte verhindern.⁹ Die Bestimmung der Sulcus- und Gyrusmorphologie auf den Endocasts der Schädelfragmente DH1 und DH3 von „*Homo*“ *naledi* dürfte wie auch bei anderen Endocasts früher Homininen einem unvermeidbar subjektiven Einflussfaktor der Wissenschaftler unterliegen. Darauf wird weiter unten noch ausführlicher eingegangen. Über diesen allgemeinen Unsicherheitsfaktor hinaus verwundert im Speziellen, dass die Forscher den Ramus anterior und Ramus ascendens der Fissura lateralis

⁷ „12, vertical ramus of the lateral fissure, with horizontal branch“ (HOLLOWAY et al. 2018, S. 5739).

⁸ „... provides an endocast with an unusual degree of detailed cortical morphology ...“ (HURST et al. 2017).

⁹ Im Gegensatz zu den meisten künstlich hergestellten Schädelinnenausgüssen früher Homininen reproduzieren die natürlichen Endocranialausgüsse der südafrikanischen

Australopithecinen eine Menge Einzelheiten der äußeren Gehirnmorphologie. Die natürlichen Endocasts haben sich wahrscheinlich nicht durch Ausfüllung völlig leerer Schädel mit natürlichem Sediment gebildet, sondern sind eher das Ergebnis des Ersatzes des Hirngewebes und der Pia mater/Arachnoidea vor dem Zerfall der Dura mater durch einen feinen kalkimprägnierten Staub (FALK 1980).

eindeutig identifizieren konnten – ohne sie jedoch wie bereits ausgeführt separat zu bezeichnen –, denn insbesondere diese beiden zarten Hirnfurchenäste reproduzieren sich kaum auf Endocasts (FALK 2014). Außerdem müssen die Ergebnisse der Endocastanalysen von „*Homo*“ *naledi* vor dem Hintergrund des großen Variationsbereiches des Gyrus frontalis medius und Gyrus frontalis der Schimpansen hinterfragt werden.

Das menschenähnlich identifizierte Hirnfurchenmuster von „*Homo*“ *naledi* ist mit guten Gründen in Frage zu stellen.

Schimpansenhirne können einen bisher als menschlich identifizierten Sulcus frontalis medius aufweisen und im Bereich des Gyrus frontalis inferior kann eine Großaffensulcuspomorphologie als menschenähnlich fehlinterpretiert werden. So weist die linke Hemisphäre eines von FALK et al. (2018) untersuchten Schimpansen ein dreieckiges Rindenareal mit einem vorn und hinten begrenzenden kleinen Sulcus

am oberen Ende des Sulcus fronto-orbitalis auf. Diese Verhältnisse imitieren die menschentypische Pars triangularis mit Ramus anterior und Ramus ascendens der Fissura lateralis (FALK et al. 2018).¹⁰

In Kapitel 4 wurden neue Befunde zur Variabilität des Schimpansenhirns und ihre Auswirkungen für die Interpretation von Endocastmerkmalen von *Australopithecus* und „*Homo*“ *naledi* behandelt. Dabei hat sich gezeigt, dass als menschenähnlich interpretierte Muster auf den Endocasts von *Australopithecus* und „*Homo*“ *naledi* in den Variationsbereich von Schimpansen fallen und somit nicht als Hinweise auf einen menschlichen Umbau des Gehirns interpretiert werden können.

Im folgenden Kapitel werden Endocastanalysen weiterer früher Homininen aus Olduvai und Koobi Fora diskutiert und gefragt, ob sie Zeichen eines menschlichen Hirnumbaus aufweisen. Diese Funde werden zwar üblicherweise der Gattung *Homo* zugeordnet, sind aber nicht unzweifelhaft Menschen im Gegensatz zu *Homo erectus* und späteren *Homo*-Funden.

¹⁰ „... the assertions that the orbital cap region on the frontal lobe of the DH3 (*H. naledi*) endocast ‘indicates a modern *Homo*-like frontal brain organization despite its small size’ and that, ‘a clear vertical ramus of the lateral fissure and its horizontal branch permits easy identification of a modern configuration of the frontal

opercula’ [HURST et al., 2017, p. 225] need reassessment in light of the range of variation in the inferior frontal gyrus of chimpanzees documented here. (See, e.g., the triangular patch delimited rostrally and caudally by two small sulci at the superior end of *fo* in the left hemisphere of Callie [Fig. 3].)“ (FALK et al. 2018, S. 56).

Glossar

antero-lateral: vorne-seitlich

Australopithecus: Für *Australopithecus* gibt es keinen eingebürgerten deutschen Namen. Übersetzt bedeutet er ganz einfach „Südaffe“. Zu der vielgestaltigen Gattung *Australopithecus* gehören mindestens 7 Arten. Die Arten von *Australopithecus* werden üblicherweise in das Tier-Mensch-Übergangsfeld gestellt und deshalb häufig auch als „Vormenschen“ bezeichnet.

Cortex: Hirnrinde

dorsal: auf dem Rücken gelegen, zum Rücken gehörig

dorso-lateral: zum Rücken hin gelegen und seitlich

frontal: stirnwärts, zur Stirn gehörig

Hominine: Alle Arten der Gattung *Homo* einschließlich des heute lebenden Menschen (*Homo sapiens*) und die vermuteten ausgestorbenen Vorfahren des Menschen nach der Abspaltung vom gemeinsamen Vorfahren, zu denen auch *Australopithecus* gehört, werden als Hominine bezeichnet. Die nicht zu *Homo* gestellten Homininen

werden auch als „Vormenschen“ bezeichnet.

Hominoiden: Menschenartige oder Menschenaffen im weiteren Sinn. Zu ihnen gehören die Kleinen Menschenaffen (Gibbons), die Großen Menschenaffen (Orang-Utan, Schimpanse und Gorilla) und der Mensch.

Homologie: grundsätzliche Übereinstimmung von Organen, Organsystemen, Körperstrukturen, physiologischen Prozessen oder Verhaltensweisen zweier Taxa (systematischer Gruppen) aufgrund ihres angenommenen gemeinsamen evolutionären Ursprungs.

Insellappen: Eingesenkter Teil der Großhirnrinde, der von den Opercula des Stirn-, Scheitel- und Schläfenlappens bedeckt wird.

lateral: seitlich

MRT: Die Magnetresonanztomographie, abgekürzt MRT, ist ein bildgebendes Verfahren, das vor allem in der medizinischen Diagnostik zur Darstellung von Struktur und Funktion der Gewebe und Organe im Körper eingesetzt wird. Es basiert physikalisch auf den Prinzipien der Kernspinresonanz.

Operculum: Deckel; Rindengebiete des Frontal-, Schläfen- und Scheitellappens des Großhirns, die dem Sulcus lateralis anliegen und die sog. Insel bedecken.

orbital: die Augenhöhle (Orbita) betreffend, zur Augenhöhle gehörend

parieto-temporo-occipitaler Assoziations-cortex: enthält Rindenanteile des Scheitel-, Schläfen- und Hinterhauptlappens mit den zytoarchitektonischen Arealen nach Brodmann 5, 7, 37 (?), 39, 40. Der Assoziations-cortex ist der Teil des Großhirns, der nicht den primären und sekundären sensorischen (sinnesaufnehmenden) Rindenfeldern zugeordnet wird.

sagittal: von vorn nach hinten.

Tabula interna: durchgehende Knochenschicht an der Innenseite der Schädelkalotte

ventral: zur Vorderseite des Organs

Zytoarchitektur: Zusammensetzung eines Gewebes im Hinblick auf die Größe, Anordnung, Dichte und Form der vorhandenen Zellen.

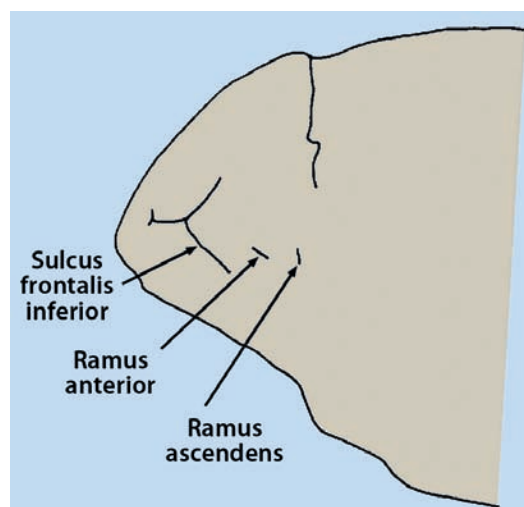
5. Funde von Olduvai und Koobi Fora

Weitere Endocastanalysen früher Homininen liegen für OH 7, OH 13, OH 16 und OH 24 aus Olduvai (Tansania) sowie KNM-ER 1805 und KNM-ER 1470 aus Koobi Fora (Kenia) vor. In der paläanthropologischen Literatur wird üblicherweise KNM-ER 1470 *Homo rudolfensis* und die übrigen Funde *Homo habilis* zugeschrieben. Es gibt aber viele gute Indizien dafür, dass diese Homininen keine Menschen waren und ihre Zuordnung zu *Australopithecus habilis* (Olduvai-Funde, KNM-ER 1805) bzw. *Kenyanthropus rudolfensis* (KNM-ER 1470) eher gerechtfertigt ist (Übersicht BRANDT 2017c).

„Homo“ habilis und „Homo“ rudolfensis waren wahrscheinlich keine Menschen.

FALK (1983) hat Hirnfurchen auf den Endocasts von KNM-ER 1805 und KNM-ER 1470 identifiziert. Der orbitale Rand des linken Frontallappens von KNM-ER 1470 (Abb. 9) zeigt nach FALK einen Ast des Sulcus frontalis inferior. Er verläuft parallel zum orbitalen Rand des Frontallappens, welcher zum Teil von einem Gyrus gebildet wird, der medial an diesen Zweig grenzt. Zwei Furchen, die als Ramus anterior und Ramus ascendens der Fissura lateralis von FALK identifiziert wurden, bilden die vordere und hintere Grenze der Pars triangularis mit BA 45. Diese Hirnfurchenkonfiguration ist typisch für den Menschen (Abb. 1). Der auf 1,9 Millionen Jahre datierte Schädel KNM-ER 1470 (FEIBEL et al. 1989) würde nach diesem Befund das älteste menschenähnlichen Hirnsulcuspatter in der Fossilgeschichte repräsentieren.

Abb. 9 Künstlicher endocranialer Ausguss des linken Frontallappens von KNM-ER 1470 in der seitlichen Ansicht (nach FALK 1983). Im Gegensatz zu FALK kann HOLLOWAY (1983) zunächst keine einzige Hirnfurche und Hirnwindung auf dem Endocast bestimmen, später konnte HOLLOWAY (1983) eine Pars triangularis identifizieren.



Im Gegensatz zu KNM-ER 1470 zeigt der künstliche Schädelinnenausguss von KNM-ER 1805 nach FALK auf beiden Hemisphären fronto-orbitale Sulci (Abb. 10). Auf der rechten Seite verläuft dieser Sulcus noch über eine lange Strecke auf der ventralen Oberfläche des Frontallappens. Ein fronto-orbitaler Sulcus charakterisiert die Gehirne der Großaffen und Australopithecinen.

Untersuchungen an künstlichen endocranialen Ausgüssen der Schädel OH 7, OH 13, OH 16 und OH 24 haben TOBIAS (1987, 1991) zum Ergebnis geführt, dass diese Individuen gegenüber *Australopithecus* eine neue, menschenähnliche Organisation der Hirnwindungen erreicht haben. OH 7, OH 16 und OH 24 sollen zahlreiche und OH 13 einige Details der Hirnoberflächenstruktur reproduzieren.

Bei OH 16 und OH 24 würden sich im Stirnlappenbereich der Gyrus frontalis superior, Gyrus frontalis medius und (bei OH 16) Gyrus frontalis inferior, getrennt durch den Sulcus frontalis superior und inferior, deutlich abheben. Im stark entwickelten hinteren Drittel des Gyrus frontalis inferior auf der linken Seite von OH 16 sei der Ramus anterior der Fissura lateralis identifizierbar. Ein anderer Eindruck, unmittelbar hinter dieser Furche, ist vertikal ausgerichtet und könnte nach TOBIAS der Ramus ascendens der Fissura lateralis sein.

Auf den endocranialen Abdrücken der vier Olduvai-Schädel lässt sich nach TOBIAS ein weiteres, nur dem Menschen eigenes Merkmal nachweisen – ein prominenter Lobulus parietalis inferior.¹¹ Der Entwicklungsgrad des Lobulus parietalis inferior geht nach TOBIAS bei den Olduvai-Schädeln deutlich über den von *Australopithecus* hinaus. Dieses Hirnareal sowie die Region im unteren hinteren Frontallappenbereich besitzen für die Sprache eine wichtige Bedeutung.

Im Gegensatz zu FALK (1983) und TOBIAS (1987, 1991) kann HOLLOWAY (1983) keine einzige Hirnfurche und zunächst auch keine einzige Hirnwindung auf den Endocasts von Koobi Fora und Olduvai identifizieren. Später gibt HOLLOWAY (1995) bekannt, die Pars triangularis im Gyrus frontalis inferior auf dem Schädelinnenausguss von KNM-ER 1470 identifiziert zu haben. Die Möglichkeit der Identifikation dieses Hirnareals ohne angrenzende Hirnfurchen ist aber sehr infrage zu stellen.

Es bleibt festzuhalten, dass die Schädelinnenausgüsse von Koobi Fora und Olduvai in

¹¹ In der neueren paläoneurologischen Literatur (z.B. FALK 2014) wird der Entwicklungsgrad der unteren

Parietalregion nicht als Unterscheidungsmerkmal zwischen Großaffe und Mensch aufgeführt.

zweifacher Hinsicht kontrovers beurteilt werden. Zum einen wird das Taxon „*Homo*“ *habilis* (Olduvai-Funde) von TOBIAS als menschenähnlich, von FALK dagegen (Koobi Fora-Fund) als großaffenähnlich eingeschätzt. Zum anderen identifizieren TOBIAS und FALK zahlreiche Hirnoberflächenstrukturen auf den untersuchten Endocasts, während HOLLOWAY mit Ausnahme der Pars triangularis bei KNM-ER 1470 überhaupt keine oberflächlichen Hirnstrukturen erkennen kann.

Die von FALK (1983) und TOBIAS (1987, 1991) an den Koobi Fora- bzw. Olduvai-Funden erhobenen Befunde müssen auch aus weiteren, nachfolgend diskutierten Gründen sehr kritisch beurteilt werden.

Die Endocasts von „*Homo*“ *habilis* und „*Homo*“ *rudolfensis* reproduzieren nicht sicher Hirnoberflächenstrukturen.

Die Reproduktion von zahlreichen Einzelheiten der Hirnoberfläche auf den Olduvai-Funden, wie TOBIAS behauptet, ist allein angesichts der Tatsache, dass sich auf natürlichen Schädelinnenausgüssen von Großaffen und Menschen kaum Einzelheiten der Hirnoberfläche reproduzieren, unwahrscheinlich. Im Besonderen stellt die Beschreibung eines Ramus anterior und Ramus ascendens der Fissura lateralis auf Schädelinnenausgüssen wie beim Material von Olduvai und Koobi Fora immer einen potenziellen Gegenstand kontroverser Diskussion dar, weil speziell diese beiden zarten Rami sich kaum auf Endocasts reproduzieren.

Noch gravierender ist jedoch der Umstand, dass das fossile Homininenmaterial von Olduvai und Koobi Fora nahezu ausnahmslos zerbrochen und die Tabula interna des Schädel-

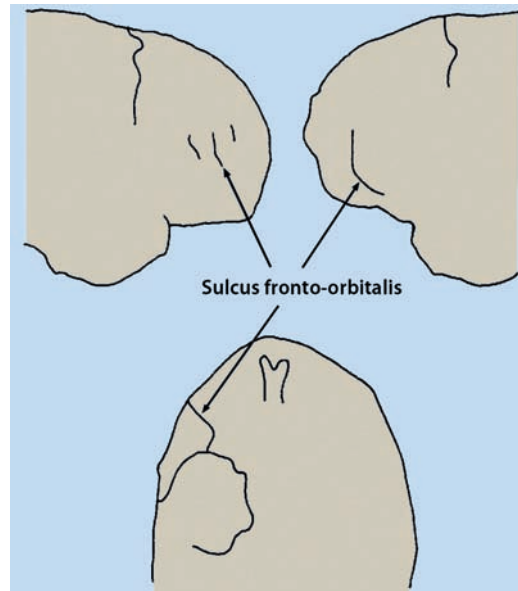


Abb. 10 Künstliche Schädelinnenausgüsse der Frontallappen von KNM-ER 1805 in der Ansicht von (oben rechts) rechts seitlich, (oben links) links seitlich und (unten) basal (nach FALK 1983). Im Gegensatz zu FALK (1983) kann HOLLOWAY (1983) keine einzige Hirnfurche und keine Hirnwindung auf dem Endocast identifizieren.

knochens schlecht erhalten ist (HOLLOWAY 1983). Beispielsweise besteht der Schädel KNM-ER 1470 aus 150 Einzelfragmenten (JOHANSON & EDGAR 1998). Unter diesen Umständen ist es kaum möglich, auf den Endocasts der Schädelüberreste Einzelheiten der Hirnoberfläche, die sich zu Lebzeiten vielleicht in die Tabula interna eingedrückt haben, sicher reproduziert zu finden.

Zusammenfassend ist festzuhalten, dass einige Forscher auf Endocasts früher Homininen aus Olduvai und Koobi Fora zahlreiche Hirnwindungen und Hirnfurchen identifiziert haben. Diese Homininen werden zwar üblicherweise in das Taxon *Homo* gestellt, sind aber taxonomisch umstritten und eher nicht-menschlichen Homininen zuzuordnen. Aus guten Gründen ist zu bezweifeln, dass sich auf den Endocasts dieser frühen Homininen auch nur eine einzige Hirnwindung oder Hirnfurche reproduziert.

6. Zusammenfassung und Schlussfolgerung

In der Paläoneurologie wird nach Unterschieden in der Hirnfurchenmorphologie von Schimpansen und Menschen gesucht, die in Beziehung zu zytoarchitektonischen Merkmalen und Gehirnleistungen stehen. Evolutionstheoretisch motiviert wird entsprechend auf Endocasts von vermuteten Vormenschen nach menschlichen Hirnfurchen geforscht, von denen auf einen beginnenden zytoarchitektonischen Umbau und daraus abgeleitet auf beginnende menschlich-kognitive Leistungen geschlossen werden kann.

Das Hirnfurchenmuster der Großaffen und Menschen ähnelt sich stark. Lediglich im Hinterhauptlappen und unteren Stirnlappenbereich gibt es eindeutige Unterschiede. Diese stehen im Zusammenhang mit einer unterschiedlichen Zytoarchitektur und Hirnleistung.

Die Australopithecinen besitzen ein großaffenähnliches Hirnfurchenmuster, wobei der Nachweis eines Sulcus fronto-orbitalis im unteren Frontallappen hervorzuheben ist. Diese Hirnfurche ist typisch für Großaffen, kommt aber nie beim Menschen vor und

sie reproduziert sich im Gegensatz zu anderen Sulci auf Endocasts vergleichsweise oft.

Als Ergebnis jahrzehntelanger kontroverser Diskussion um den Sulcus lunatus gibt es aufgrund dieses Merkmals bis heute keinen überzeugenden Hinweis auf eine menschliche Umstrukturierung des Gehirns der Australopithecinen im parieto-temporo-occipitalen Bereich.

Bestimmte Frontallappenmerkmale der Australopithecinen, die in der Vergangenheit als Hinweise auf eine beginnende menschliche Reorganisation des Gehirns gewertet wurden, wurden neuerdings auch bei Schimpansen nachgewiesen. Deren Vorkommen kann daher nicht mehr als Argument für eine Evolution der Australopithecinen über das Großaffenniveau hinaus gewertet werden.

Auch bei anderen frühen Homininen, die nicht *Homo erectus* zugerechnet werden, gibt es bis heute keine stichhaltigen Hinweise auf einen menschlichen Gehirnumbau.

Die behauptete sichere Identifizierung eines typisch menschlichen Ramus anterior und Ramus ascendens des Sulcus lateralis bei „*Homo*“ *naledi* muss in Frage gestellt werden, denn einerseits reproduzieren sich diese zarten Sulci

kaum auf Endocasts und andererseits können sie durch eine Aufzweigung des nur bei Großaffen auftretenden Sulcus fronto-orbitalis imitiert werden.

Auch die Identifikation von menschenähnlichen Hirnfurchen und Hirnwindungen auf Endocasts von Olduvai und Koobi Fora, die zumeist „*Homo*“ *habilis* und „*Homo*“ *rudolfensis* zugeordnet werden, ist mit guten Gründen zu bezweifeln. Das Fossilmaterial ist ausnahmslos fragmentiert und die Tabula interna des Schädelsknochens schlecht erhalten. Eine sichere Reproduktion von Gehirnoberflächendetails auf Endocasts ist damit nicht gegeben.

Es gibt bis heute keine positive Evidenz dafür, dass die Gehirnstruktur von *Australopithecus*, „*Homo*“ *habilis*, „*Homo*“ *rudolfensis* und „*Homo*“ *naledi* über dem Niveau der Großaffen evolviert war. Dieser Befund steht im Einklang mit der schöpfungstheoretisch motivierten Grundtypenbiologie, nach der die Australopithecinen, „*Homo*“ *habilis*, „*Homo*“ *rudolfensis* und „*Homo*“ *naledi* einem oder mehreren nichtmenschlichen Grundtypen ohne historisch-verwandtschaftliche Beziehung zu echten Menschen wie *Homo erectus* zugeordnet werden können.

Danksagung

Dr. Reinhard Junker danke ich für hilfreiche Verbesserungsvorschläge.

Mein Dank gilt Frau Marlies Hanna, meiner Frau Gisela und meiner Tochter Friederike Danker für Korrekturarbeiten und Frank Meyer für die Erstellung des Layouts und der Bearbeitung der Abbildungen.

7. Literatur

- BEAUDET A, CLARKE RJ et al. (2019) The endocast of StW 573 („Little Foot“) and hominin brain evolution. *J. Hum. Evol.* 126, 112-123.
- BERGER LR, HAWKS J et al. (2015) *Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *eLife* 4:e09560.
- BRANDT M (2000) Gehirn – Sprache – Artefakte. Fossile und archäologische Zeugnisse zum Ursprung des Menschen. Holzgerlingen.
- BRANDT M (2017a) Wie sicher sind Deutungen in der Paläanthropologie? *Australopithecus sediba* und sein merkwürdiges Merkmalsmosaik. In: BRANDT M: Frühe Homininen. Eine Bestandsaufnahme anhand fossiler und archäologischer Zeugnisse. Stud. Integr. Spec. Paper 1, S. 7-48.
- BRANDT M (2017b) *Homo naledi* – neuer Hominine mit vielen Fragezeichen. In: BRANDT M: Frühe Homininen. Eine Bestandsaufnahme anhand fossiler und archäologischer Zeugnisse. Stud. Integr. Spec. Paper 1, S. 49-77.
- BRANDT M (2017c) „*Homo*“ *habilis* war kein Mensch. In: BRANDT M: Frühe Homininen. Eine Bestandsaufnahme anhand fossiler und archäologischer Zeugnisse. Stud. Integr. Spec. Paper 1, S. 81-90.
- BROOM R & SCHEPERS GWH (1946) The South African fossil ape-men: The australopithecinae. Pretoria.
- CARLSON KJ, STOUT D et al. (2011) The endocast of MH1, *Australopithecus sediba*. *Science* 333, 1402-1407.
- DART R (1925) *Australopithecus africanus*: The man-ape of South Africa. *Nature* 115, 195-199.
- DE SOUSA AA, SHERWOOD CC et al. (2010) Hominoid visual brain structure volumes and the position of the lunate sulcus. *J. Hum. Evol.* 58, 281-292.
- FALK D (1980) A reanalysis of the South African australopithecine natural endocasts. *Am. J. Phys. Anthropol.* 53, 525-539.
- FALK D (1983) Cerebral cortices of East African early hominids. *Science* 221, 1072-1074.
- FALK D (1985) Hadar AL 162-28 endocast as evidence that brain enlargement preceded cortical reorganization in hominid evolution. *Nature* 313, 45-47.
- FALK D, REDMOND JC JR. et al. (2000) Early hominid brain evolution: A new look at old endocasts. *J. Hum. Evol.* 38, 695-717.
- FALK D (2009). The natural endocast of Taung (*Australopithecus africanus*): Insights from the unpublished papers of Raymond Arthur DART. *Am. J. Phys. Anthropol.* 52, 49-65.
- FALK D. (2012) Hominin paleoneurology: Where are we now? In: HOFMAN MA & FALK D (eds) Evolution of the primate brain from neuron to behavior. Amsterdam.
- FALK D (2014) Interpreting sulci on hominin endocasts: old hypotheses and new findings. *Front. Hum. Neurosci* 8, 134.
- FALK D, ZOLLIFKOFER CPE et al. (2018) Identification of in vivo sulci on the external surface of eight adult chimpanzee brains: Implications for Interpreting early hominin endocasts. *Brain Behav. Evol.* 91, 45-58.
- FEIBEL CS, BROWN FH & MCDUGALL I (1989) Stratigraphic context of the fossil hominids from the Omo group deposits: Northern Turkana Basin, Kenya and Ethiopia. *Am. J. Phys. Anthropol.* 78, 595-622.
- HOLLOWAY RL (1972) New australopithecine endocast, SK 1585, from Swartkrans, South Africa. *Am. J. Phys. Anthropol.* 37, 173-186.
- HOLLOWAY RL (1974) The casts of fossil hominid brains. *Sci. Am.* 231, 106-115.
- HOLLOWAY RL (1983) Human paleontological evidence relevant to language behavior. *Hum. Neurobiol.* 2, 105-114.
- HOLLOWAY RL (1995) Evidence for POT expansion in early *Homo*: A pretty theory with ugly (or no) paleoneurological facts. *Behav. Brain Sci.* 18, 191-193.
- HOLLOWAY RL, BROADFIELD DC, YUAN MS & TOBIAS MV (2003a) The lunate sulcus and early hominid brain evolution: Toward the end of a controversy. *Am. J. Phys. Anthropol.* 120, Suppl. 36, 117.
- HOLLOWAY RL, BROADFIELD DC & YUAN MS (2003b) Morphology and histology of chimpanzee primary visual striate cortex indicate that brain reorganization predated brain expansion in early hominid evolution. *Anat. Rec.* 273A, 594-602.
- HOLLOWAY RL, CLARKE RJ & TOBIAS PV (2004). Posterior lunate sulcus in *Australopithecus africanus*: Was Dart right? *C. R. Palevol* 3, 287-293.
- HOLLOWAY RL, SCHOENEMANN PT & BROADFIELD DC (2016) Why paleoneurology needs the lunate sulcus. *Am. J. Phys. Anthropol.* 159, Suppl. 62, 175-176.
- HOLLOWAY RL, HURST S et al. (2017) *Homo naledi* posterior endocasts and their significance for understanding brain reorganisation. *Am. J. Phys. Anthropol.* 162, 220.
- HOLLOWAY RL, HURST SD et al. (2018) Endocast morphology of *Homo naledi* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *PNAS* 115, 5738-5743.
- HURST SD, HOLLOWAY RL et al. (2017) *Homo naledi*'s frontal lobe: Modern in form, ancestral in size. *Am. J. Phys. Anthropol.* 162, 225.
- JOHANSON D & EDGAR B (1998) Lucy und ihre Kinder. Heidelberg.
- TOBIAS PV (1987) The brain of *Homo habilis*: A new level of organization in cerebral evolution. *J. Hum. Evol.* 16, 741-761.
- TOBIAS PV (1991) Olduvai Gorge. Vol. 4. The skulls, endocasts and teeth of *Homo habilis*. Cambridge.
- YUAN M, BROADFIELD D & HOLLOWAY RL (2002) Brain reorganization in hominid evolution: Histological confirmation in chimpanzee. *Am. J. Phys. Anthropol.* 117, Suppl. 34, 169-170.