

Stammt der Mensch von einem bayerischen Menschenaffen ab?

Michael Brandt



April 2020



INHALT

1. Einleitung	3
2. Fortbewegung von <i>Danuvius</i> als Ahnenmodell	4
3. Knochenüberreste und Fortbewegung nach BÖHME et al. (2019)	4
1 Knochenmerkmale und funktionelle Schlüsse bei <i>Danuvius guggenmosi</i> nach BÖHME et al (2019)	5
4. Kritische Beurteilung morphofunktionaler Schlüsse	7
Spekulative Schlüsse	7
Glossar	7
2 Midfoot-Beweglichkeit, Längsfußgewölbe und die Evolution der zweibeinigen Fortbewegung – ein paläanthropologisches Lehrstück	8
Keine Korrelation zwischen Knochenansatz und Belastung von Bändern	10
5. Bewertung von <i>Danuvius</i>	10
Literatur	11

Stammt der Mensch von einem bayerischen Menschenaffen ab?

Funktionsmorphologische und evolutionstheoretische Spekulationen

Michael Brandt

1. Einleitung

Bei der Erforschung des Ursprungs des Menschen stellt sich im Evolutionsmodell eine entscheidende Frage: Wann und wie hat sich der aufrechte Gang entwickelt? Die gewohnheitsmäßige Fortbewegung auf zwei Beinen wird als das Schlüsselmerkmal von Homininen angesehen. Homininen sind Wesen, die evolutionstheoretisch dem Menschen näherstehen als dem Schimpansen, der als nächster Verwandter des Menschen angesehen wird. Anders gesagt: Im Evolutionsmodell werden alle Wesen auf der phylogenetischen Linie zum Menschen

nach der Abspaltung des Schimpansen vom letzten hypothetischen gemeinsamen Vorfahren zusammen mit dem Menschen als Homininen bezeichnet.

Heute wird angenommen, dass der Beginn der gewohnheitsmäßigen zweibeinigen Fortbewegung und damit Evolution des frühesten Homininen am Ende des Miozäns vor 5–7 Millionen Isotopenjahren stattfand (KIVELL 2019).

Welche Art der Fortbewegung hatte der letzte gemeinsame Ahne von Mensch und Schimpanse?

Kompakt

Madelaine BÖHME und ihre Kollegen haben Ende 2019 mit *Danuvius guggenmosi* eine neue fossile miozäne Menschenaffenart beschrieben, die nach den Merkmalen der Zähne und der Knochenüberreste des Schädels aus dem Formenkreis der Dryopithecinen stammt. Der Affe aus dem bayerischen Allgäu wird auf 11,62 Millionen Jahre datiert. Die Körperproportionen von *Danuvius* sind ähnlich denen des Zwergschimpansen. Im Bereich des Körperstamm- und Extremitätenskeletts zeigt der neue Primat aber eine bisher unbekannt Kombination von Merkmalen, die auf eine unbekannt Fortbewegungsweise schließen lässt. BÖHME et al. (2019) vermuten, dass es sich dabei um eine Kombination von Hangeln in Bäumen und einer zweibeinigen Fortbewegung mit gestreckten unteren Gliedmaßen gehandelt hat. *Danuvius* könnte nach den Autoren ein mögliches Modell der Fortbewegung des letzten gemeinsamen Ahnen von Großaffe und Mensch repräsentieren.

Viele fossile Großaffen aus dem Miozän weisen einen Mix von Skelettanpassungen auf, der unähnlich dem der lebenden Großaffen ist. Es lässt sich kaum näher bestimmen, wie sich diese Großaffen fortbewegten und wie viel Zeit sie dabei in Bäumen oder auf dem Erdboden verbrachten. Diese Einschätzung

dürfte angesichts der einmaligen Merkmalskonstellation auch auf *Danuvius* zutreffen.

Falls *Danuvius* sich tatsächlich biped mit gestreckten unteren Extremitäten in Bäumen fortbewegt hat, wie BÖHME und ihre Kollegen vermuten, entstand gemäß Evolutionsmodell der zweibeinige Gang schon bei den Menschenaffen lange vor Abspaltung der Homininen vom gemeinsamen Großaffe-Mensch-Vorfahren, und dies geschah auch nicht in Afrika, wie bisher postuliert, sondern in Europa. Die Bipedie wäre damit nicht mehr das entscheidende Identifikationskriterium von Homininen. Die im Evolutionsmodell als frühe Homininen klassifizierten Primaten mit Kletteranpassungen könnten deshalb auch Großaffen mit einem heute nicht mehr zu beobachtenden Fortbewegungsmix gewesen sein.

Im Grundtypkonzept der Schöpfungslehre repräsentiert *Danuvius guggenmosi* eine ausgestorbene Art eines Menschenaffen-Grundtyps. Innerhalb von Grundtypen sind aufgrund angelegter (latenter) genetischer Programme zahlreiche Skelettmerkmalskombinationen zu erwarten. Menschenaffen, die sich in Bäumen hangelnd und mit gestreckten Beinen biped auf Baumzweigen abstützend fortbewegten, wie BÖHME et al. (2019) vermuten, sind in diesem Modell gut denkbar.

Evolvierte die regelmäßige zweibeinige Fortbewegung auf dem Erdboden ausgehend von einem Ahnen, der hauptsächlich in Bäumen lebte und dann herabstieg (top-down), oder ging dieser hypothetische Ahne auf allen Vieren auf dem Erdboden, stand auf und lief dann auf zwei Beinen (bottom-up)?

BÖHME et al. (2019) meinen der Beantwortung dieser Frage entscheidend näher gekommen zu sein. Die Autoren berichten in *Nature*

über den Fund eines bisher unbekanntes fossilen Menschenaffen aus dem bayerischen Allgäu, den sie *Danuvius guggenmosi* nennen. Die Fossilien wurden aus Ablagerungen mit einem datierten Alter von 11,62 Millionen Jahren geborgen.

Die Veröffentlichung von BÖHME et al. (2019) hat große mediale Aufmerksamkeit erfahren. Ob diese auch gerechtfertigt ist, möge der Leser nach dem Studium dieses Artikels selbst beurteilen.

2. Fortbewegung von *Danuvius* als Ahnenmodell

Nach BÖHME et al. (2019) bewegte sich *Danuvius guggenmosi* auf eine zuvor unbekannte Art fort, die sie als „extended limb clambering (ELC)“, also Klettern mit gestreckten Gliedmaßen, bezeichnen. Es ist eine Kombination von Suspension (hangelnder Fortbewegung durch Baumkronen) und bipeder (zweibeiniger) Fortbewegung. Diese Art der Lokomotion ist nach BÖHME et al. (2019) ein Modell der Fortbewegung des letzten gemeinsamen Ahnen von Schimpanse und Mensch und ein Vorläufer der obligaten (gewohnheitsmäßigen) zweibeinigen Fortbewegung.

Im Folgenden werden die von BÖHME et al. (2019) festgestellten Knochenmerkmale von *Danuvius* und ihre funktionelle Deutung im Rahmen der Fortbewegung dargestellt und einer kritischen Bewertung unterzogen. Außerdem wird der neue Primat im Rahmen bestehender Ursprungsvorstellungen diskutiert.

Die Fortbewegung von *Danuvius* repräsentiert nach BÖHME et al. (2019) ein Modell für den postulierten gemeinsamen Ahnen von Großaffe und Mensch.

3. Knochenüberreste und Fortbewegung nach BÖHME et al. (2019)

Abb. 1 Die 21 Knochen des Teilskeletts des am vollständigsten erhaltenen (männlichen) *Danuvius guggenmosi*. (Foto: Christoph Jäckle)

Die Fossilien von *Danuvius* umfassen Überreste von mindestens vier Individuen mit einem Teilskelett, das nach BÖHME et al. (2019)

für die Beschreibung der Extremitäten und der Wirbelsäule sowie Körperproportionen ausreichend ist.

Danuvius hatte ein Körpergewicht von ca. 17 bis 31 kg und liegt damit zwischen dem des Siamang (Primatenart aus der Familie der Gibbons) und dem des Zwergschimpansen (Bonobo).

Die craniodentalen* Überreste von *Danuvius* sind ähnlich denen der *Dryopithecinen*, einer fossilen Menschenaffengruppe aus dem mittleren bis späten Miozän in Europa. Manche Forscher betrachten die *Dryopithecinen* als Ahnen der Afrikanischen Großaffen.

Die craniodentalen Merkmale weisen *Danuvius* als *Dryopithecine* aus.

Das Körperstamm- und Extremitätenskelett von *Danuvius* ist jedoch einmalig im Vergleich mit bisher bekannten *Dryopithecinen* funden zum einen aufgrund von Funden zweier beinahe vollständig erhaltener Extremitätenknochen – einer Elle und eines Schienbeins –



1 | Knochenmerkmale und funktionelle Schlüsse bei *Danuvius guggenmosi* nach BÖHME et al. (2019)

Längenverhältnis Tibia (Schienbein) zu Ulna (Elle)

Danuvius besitzt eine relativ lange Ulna im Vergleich zur Tibia, vergleichbar dem Längenverhältnis bei *Pan paniscus* (Zwergschimpanse oder Bonobo).

Die Ulna ist bei *Pongo* relativ länger und bei den Cercopithecoïden (geschwänzten Altweltaffen) und frühen Homininen kürzer.

Bei den fossilen Menschenaffen *Oreopithecus* und *Hispanopithecus* ist das Längenverhältnis von Tibia zu Ulna vergleichbar dem von *Danuvius*.

Wirbelsäule und Körperhaltung

Querfortsätze, Wirbelgelenk, Brustkorbform und Körperhaltung

Von einer dorsalen Ausrichtung der Querfortsätze (Processus transversi) der beiden überlieferten Brustwirbel (erster Brustwirbel, Zwischwirbel) in Kombination mit einem niedrigen Winkel der Gelenkfläche für die Artikulation mit der Rippe am ersten Brustwirbel wird auf einen mediolateral breiten Brustkorb und eine aufrechte Körperhaltung geschlossen.

Dornfortsätze und Hals-Brustwirbelsäulenkrümmung

Von der Differenz der Neigung des Processus spinosus (Dornfortsatz) der beiden überlieferten Brustwirbel (erster Brustwirbel, Zwischwirbel) wird auf eine obere Wirbelsäule geschlossen, die substantiell gekrümmt war mit einer Lordose (Krümmung nach vorn) der Halswirbelsäule und einer Kyphose (Krümmung nach hinten) der Brustwirbelsäule.

Zwischwirbel, Lendenwirbelsäulenkrümmung und Masseschwerpunktlokalisation

Die gut entwickelte costotransversale Gelenkfläche (Gelenkfläche am Wirbel für das Rippenwirbelgelenk) des Wirbels GPIT/MA/10000-16 weist auf eine Position des Zwischwirbels oberhalb des untersten Brustwirbels hin. *Danuvius* besaß somit einen funktionell längeren unteren Rücken vergleichbar dem der frühen Homininen (Menschenähnliche), Stamm-Hominoiden (frühmiozäne Menschenartige) und Cercopithecoïden (Meerkatzenverwandte). Bei den lebenden Hominoiden (Menschenartige) einschließlich *Homo* ist das Zwischfell in Höhe des untersten Brustwirbels lokalisiert. Bei *Danuvius* ist das Zwischfell höher gelegen und damit ein ursprüngliches Merkmal. Die größere Zahl an funktionellen Lendenwirbeln erlaubte eine sagittale Flexibilität mit einer Lordose der Lendenwirbelsäule, welche durch diese Krümmung zu einer effektiven Lage des Masseschwerpunktes über die gestreckten Hüft- und Kniegelenke einschließlich

der plantigraden (auf Sohlen gehende) Füße beiträgt. Dies weist auf einen gewissen Grad einer gewohnheitsmäßigen bipeden Haltung hin.

Vorderextremitäten

Verschiedene Merkmale der Vorderextremitäten weisen auf eine suspensorische Fortbewegung hin. Die Merkmale sind eher denen von *Pan* als denen von *Pongo*, der sich sehr stark suspensorisch fortbewegt, ähnlich. Die suspensorische Fortbewegung war jedoch nicht der dominante Teil des Fortbewegungsrepertoires von *Danuvius*.

Ulna, proximale Handphalangen und Basis des Daumenmittelhandknochens

Die Ulna besitzt einen kleinen Processus olecranii, eine breite kielförmige Incisura trochlearis mit einer prominenten medialen und lateralen Fläche für die Artikulation mit der Trochlea humeri, eine große nach lateral ausgerichtete radiale Gelenkfläche für die Artikulation mit dem Radius, einen robusten proximalen Schaft und einen nichtartikulierenden kleinen Processus styloideus. Die proximalen Handphalangen sind gekrümmt und zeigen prominente Flexorscheidenkämme. Diese Merkmale weisen auf eine suspensorische Fortbewegung hin.

Die Basis des Daumenmittelhandknochens ist stark dorsopalmar und radioulnar gekrümmt. Dies lässt auf eine hohe Mobilität und ein kraftvolles Greifen des Daumens schließen.

Hinterextremitäten

Die Hinterextremitäten lassen auf eine Streckung der Hüft- und Kniegelenke, eine gleichmäßige Verteilung der Kräfte in einem stabilen oberen Sprunggelenk und eine kraftvoll greifende Großzehe schließen.

Femur

Das Femur besitzt einen niedrigen Trochanter major, einen mehr vertikal ausgerichteten Hals und eine posterosuperior große Gelenkfläche. Diese Merkmale lassen darauf schließen, dass der Femurkopf gewohnheitsmäßig gestreckt mit dem Hüftbein artikuliert, das nach außen gedreht war und eine Kippung der Beckenschaukel nach inferolateral verursacht hat. Diese Stellung des Hüftgelenkes und des Hüftknochens dürfte die Funktion der glutealen Muskeln als Hüftstabilisator (Abspreizer) bei einer zweibeinigen Körperhaltung wie bei den Homininen verbessert haben.

Patella

Die flache Patella mit einer flachen gerundeten Gelenkfläche lässt auf langsame bedächtige Bewegungen schließen.

Proximale Tibia

Die Tibia besitzt einen anteroposterior flachen Condylus tibiae lateralis wie die bei lebenden Menschen und Hylobatiden (Gibbons). Dieses Merkmal weist auf eine Streckung im Kniegelenk hin, da eine flache Kontur des Condylus den tibiofemorale Kontaktbereich maximiert und das Gelenk während der Streckung stabilisiert.

Eine Knochenstrebe im Bereich der tibialen Metaphyse widerspiegelt auch ein gewohnheitsmäßig gestrecktes Kniegelenk bei kompressiver Belastung. Die sehr stark ausgebildete Eminentia intercondylaris steht wahrscheinlich in Beziehung zu stark entwickelten Kreuzbändern. Die nahezu gleichgroßen Tibiacondylen weisen auf eine mehr gleiche Verteilung des Körpergewichtes auf die Kniegelenke.

Insgesamt lässt sich von der Morphologie der proximalen Tibia (flacher Condylus lateralis, nahezu gleiche Größe der Tibiacondylen, Metaphysenknochenstrebe, ausgeprägte Eminentia intercondylaris) auf ein gewohnheitsmäßig gestrecktes Knie schließen.

Distale Tibia

Die distale Tibia besitzt einen mediolateral kurzen vorderen trochlearen Rand und einen mediolateral schmalen Malleolus. Diese Merkmale weisen auf eine mehr gleichmäßige Verteilung der auf die Gelenkfläche wirkenden Kräfte mit einer geringeren Belastung des oberen Sprunggelenkes bei Dorsalflexion und Inversion im Vergleich mit den Großaffen. Die Kombination eines anteroposterior tiefen Malleolus, einer medial erweiterten Gelenkfläche, eines prominenten vorderen Randes mit einer stark entwickelten Zuspitzung und einer stark geneigten medialen und lateralen trochlearen Oberfläche produziert eine scharnierartige Morphologie des vorderen talocruralen Gelenkes. Dieses Gelenk ist am stabilsten, wenn der Fuß senkrecht zur langen Achse der Tibia ausgerichtet ist. Die nahezu senkrechte Ausrichtung der Tibia zur horizontalen Ebene des oberen Sprunggelenkes bestätigt dies.

Großzehe

Der robuste, elongierte, stark nach außen gedrehte Hallux mit gut entwickelten Muskelansätzen lässt auf ein kraftvolles Greifen der Großzehe mit einem herangezogenen oberen Sprunggelenk, das in einer neutralen Position in Relation zur langen Achse der Tibia stabilisiert ist, schließen. Eine plantare intercondyläre Vertiefung weist auf die Fähigkeit des Hallux zu einer Hyperflexion interphalangeal hin. Dies ermöglichte *Danuvius* einen Halt an Zweigen mit einem kleinen Durchmesser.

Mit Stern * ver-
sehene Begriffe
werden im Glos-
sar S. 7 erklärt.

und zum anderen in der Kombination der Knochenmerkmale. Zusätzlich zu den beiden Extremitätenknochen sind vom Skelett einige Wirbel, ein Teil des Oberschenkels sowie Hand- und Fußknochen erhalten. Im Folgenden werden einige grundlegende Aspekte der Knochenmorphologie und Fortbewegung von *Danuvius* dargestellt. In Kasten 1 sind die postcraniellen Merkmale und funktionellen Schlüsse im Rahmen der Fortbewegung von *Danuvius* im Detail nach BÖHME et al. (2019) aufgelistet.

Danuvius besitzt zum einen generalisierte Extremitätenproportionen ähnlich denen des Zwergschimpansen (Bonobo), zum anderen aber eine einmalige Kombination der Stellung von Knie, oberem Sprunggelenk, Ellenbogen und Handgelenk sowie stark greifende Extremitäten.

Das von BÖHME et al. (2019) für *Danuvius* postulierte „extended limb clambering (ELC)“ beinhaltet ein kraftvolles Greifen mit der Großzehe, einen plantigraden (auf Sohlen gehenden) Fuß, gestreckte Hüfte und Knie, Beugung und Streckung sowie Einwärts- und Auswärtsdrehung des Ellenbogens in großem Umfang, ein bewegliches Handgelenk, gekrümmte Fingergrundglieder und ein stark gekrümmtes Daumengrundgelenk („deep first metacarpal joint“).

Danuvius unterscheidet sich nach BÖHME et al. (2019) von bisher bekannten Affen in seiner

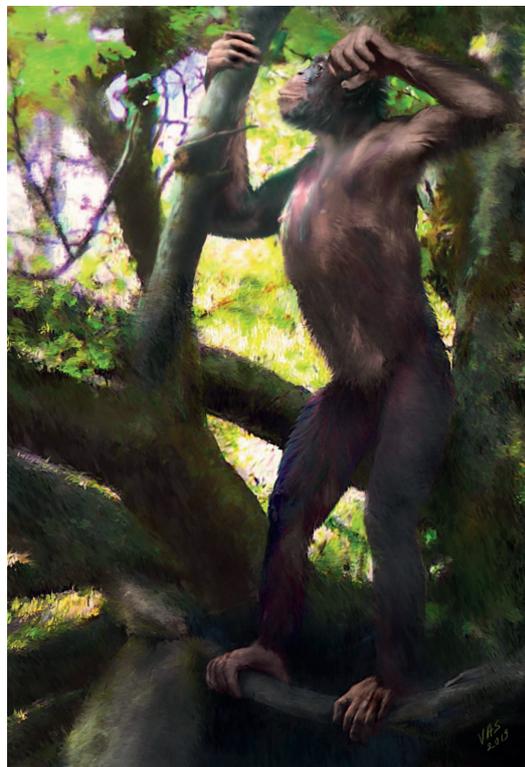


Abb. 2 Darstellung von *Danuvius guggenmosi* durch den Künstler Velizar SIMEONOVSKI im Auftrag von Madelaine BÖHME und ihren Kollegen. (Aus KIVELL 2019, Abb. 2)

Körperhaltung. Plantigraden und palmigraden quadrupeden¹ Primaten (Altweltaffen und miozäner Menschenaffe *Ekembo*) fehlen suspensorische (hangelnde) Merkmale der Vorderextremitäten und die Streckmerkmale der Knie. Knöchelgehern (Schimpansen, Zwergschimpansen, Gorillas) fehlen gestreckte Knie, und die Fähigkeit zum Greifen von Großzehe und Daumen ist weniger kraftvoll entwickelt als bei *Danuvius*.

Den Fingergliedern von *Danuvius* fehlt die Robustheit, die typisch für Knöchelgeher ist.

Den in Bäumen herumturnenden Orang-Utans (*Pongo*) fehlen die gewichttragenden Anpassungen am Knie- und oberem Sprunggelenk und ihre Vordergliedmaßen sind stärker an die suspensorische Fortbewegung angepasst als bei *Danuvius*.

Weiterhin unterscheidet sich der neu entdeckte Menschenaffe von allen bisher bekannten Altweltaffen in der Wirbelsäulenmorphologie. *Danuvius* besitzt eine funktionell elongierte (verlängerte) Lendenwirbelsäule kombiniert mit einer Lordose*, welche dazu führt, dass die Körpermasse über die vergrößerten oberen Schienbeingelenkflächen bewegt wird.

Die Einmaligkeit beim ELC von *Danuvius* besteht nach BÖHME et al. (2019) darin, dass nicht wie bei den meisten Primaten die Vorder- oder die Hinterextremität eine führende Rolle bei der Fortbewegung spielt, sondern dass beide in etwa gleichen Teilen daran beteiligt sind. Nach BÖHME et al. (2019) sind bei *Danuvius* Gelenkpositionen und Belastungsmuster einer homininen Bipedie mit Hinterextremitätenstreckung und Wirbelsäulenkrümmung und

Die Kombination der Merkmale des Körperstamm- und Extremitätenskeletts von *Danuvius* ist einmalig unter den lebenden und fossilen Primaten.

eine suspensorische großaffenähnliche Fortbewegung mit kraftvollen mobilen Vorderextremitäten kombiniert. ELC repräsentiert nach BÖHME et al. (2019) ein neues Modell der Körperhaltung des letzten gemeinsamen Ahnen der lebenden Großaffen und des Menschen (Abb. 2).

ELC, wie es *Danuvius* praktizierte, soll demnach ein Vorläufer der gewohnheitsmäßigen Bipedie gewesen sein.

Aus dieser Fortbewegung sollen sich dann die spezialisierteren Bewegungsformen entwickelt haben: Knöchelgang der Afrikanischen Großaffen (Gorilla, Schimpanse), das

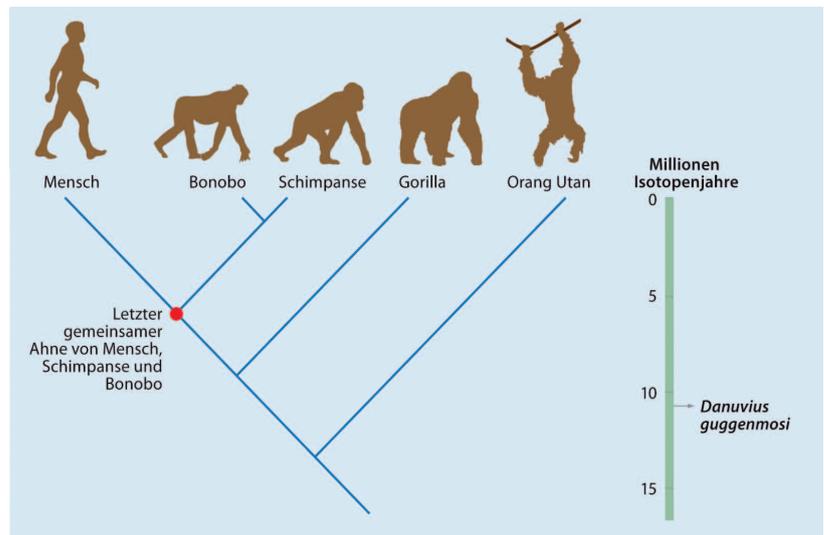
¹ Bei der plantigraden vierfüßigen Fortbewegung wird die gesamte Fußfläche und bei der palmigraden vier-

füßigen Fortbewegung die gesamte Handfläche auf die Unterlage aufgesetzt.

Abb. 3 Der evolutionäre Stammbaum von Mensch und Großaffen und die zeitliche Position des neuen Menschenaffen *Danuvius guggenmosi*. (Nach KIVELL 2019, Abb. 1)

reine Schwingen des Orang-Utans und das gewohnheitsmäßige zweibeinige Schreiten des Menschen. Abb. 3 zeigt den evolutionären Stammbaum von Mensch und Großaffen und die zeitliche Position des neuen Menschenaffen *Danuvius guggenmosi*.

Im Folgenden werden die Deutungen der Knochenmerkmale von *Danuvius* im Rahmen der Fortbewegungsweise von BÖHME et al. (2019) einer kritischen Betrachtung unterzogen.



4. Kritische Beurteilung morphofunktionaler Schlüsse

Spekulative Schlüsse

BÖHME et al. (2019) schließen von zahlreichen Merkmalen des Körperstamm- und Extremitätenskeletts von *Danuvius* auf die Fortbewegungsweise von *Danuvius*. Einige dieser Schlüsse sind aufgrund der bekannten Datenbasis berechtigt, andere müssen jedoch als hochspekulativ eingestuft werden.

Je ähnlicher Knochenmerkmale und insbesondere Knochenmerkmalskomplexe fossiler Formen denen bekannter lebender Wesen sind und je stringenter dabei morphofunktionelle* Zusammenhänge nachgewiesen sind, desto sicherer können funktionelle Schlüsse von Knochen bei fossilen Formen gezogen werden. Auf dieser Basis dürfte die Fortbewegung von *Danuvius* in Bäumen unstrittig sein. Darauf weist zum einen das Längenverhältnis der Elle zum Schienbein hin, welches ähnlich dem von Zwergschimpansen ist, und zum anderen die Morphologie der Elle, die einen großen Bewegungsumfang und die deutliche Krümmung

der Fingergrundglieder nahelegt. Bei vielen anderen Merkmalen, insbesondere die unteren Extremitäten betreffend, sind die Schlüsse von BÖHME et al. (2019) weit weniger sicher.

Zum einen sind die aufeinander aufbauenden knochenmorphologisch funktionellen Schlüsse von BÖHME et al. (2019) fraglich, da sie spekulativer Natur sind, insbesondere weil wir es mit heute unbekanntem Merkmalsmosaik zu tun haben. Als Beispiele für solche Schlussketten seien der obere Teil des Oberschenkelknochens, der untere Teil des Schienbeines und die Wirbelsäule aus der Arbeit von BÖHME et al. (2019) angeführt.

1. Proximaler Oberschenkelknochen: Von einem niedrigen Trochanter major, einem mehr vertikal ausgerichteten Hals und einer posterosuperioren* großen Kopfgelenkfläche des Femurs wird auf ein gewohnheitsmäßig gestrecktes Hüftgelenk, ein nach außen gedrehtes Hüftbein und eine Kippung der Beckenschaukel nach inferolateral* geschlossen. Von dieser Knochenkonfiguration leitet man dann Glutealmuskeln* ab, die als Abduktoren* die Hüfte

Glossar

Abduktor: Muskel, der vom Körper weg führt
Artikulation: Gelenkverbindung
Condylus: Gelenkkopf eines Knochens
costal: zur Rippe gehörend
craniodental: zu den Zähnen und dem Schädel gehörend
Dorsalflexion: Beugung eines Bewegungssegments nach dorsal, d.h. zum Rücken,

Handrücken oder Fußrücken hin.
Glutealmuskeln: Muskeln, die das Gesäß formen.
inferolateral: unten und seitlich
Inversion: Kombinationsbewegung aus Auswärtsdrehung, Heranführung an den Körper und Bewegung in Richtung der Sohlenrichtung des Fußes.
Kyphose: Krümmung nach hinten

Lordose: Krümmung nach vorn
Malleolus: hammerförmiger Knochenvorsprung an Schienbein und Wadenbein
medioateral: zur Mitte und Seite hin
posterosuperior: hinten und oben
Processus transversus: paariger Querfortsatz eines Wirbels
trochlear: rollenförmig

bei einer bipeden Haltung wie bei den Homininen stabilisiert haben sollen.

2. Distales Schienbein: Von einem mediolateral* kurzen vorderen trochlearen* Rand und einem mediolateral schmalen Malleolus* wird auf eine mehr gleichmäßige Verteilung der auf die Gelenkfläche wirkenden Kräfte und eine geringe Belastung des oberen Sprunggelenkes in Dorsalflexion* und Inversion* im Vergleich mit den lebenden Großaffen geschlossen.

3. Wirbelsäule: (1) Von einer gut entwickelten Gelenkfläche für die Artikulation* mit der Rippe eines Brustwirbels wird auf eine Position des Zwerchfells oberhalb des untersten Thorakalwirbels geschlossen. Von dieser Zwerchfellposition wird auf einen funktionell längeren unteren Rücken, von diesem wiederum auf eine Lordose* der Lendenwirbelsäule und von dieser schließlich auf eine (menschenähnlichere) effektive Position des Masseschwerpunktes über den gestreckten Hüften, Knien und den plantigraden Füßen geschlossen. (2) Von der dorsalen Ausrichtung des Processus transversi* der Brustwirbel in Verbindung mit einem niedrigen Winkel der costalen* Gelenkflächenwinkel am ersten Brustwirbel wird auf einen mediolateralen Brustkorb und eine aufrechte Körperhaltung geschlossen. (3) Von der unterschiedlichen Neigung des Processus spinosus zwischen dem ersten und dem untersten

Untersuchungen der Funktion des Fußes lebender Großaffen und Menschen haben bisherige von der Knochenstruktur abgeleitete funktionelle Vorstellungen grundlegend revidiert.

Brustwirbel werden eine Lordose der Halswirbelsäule und eine Kyphose* der Brustwirbelsäule abgeleitet.

Wie spekulativ Vermutungen über Knochen-Funktionsbeziehungen gerade im Bereich der unteren Extremitäten sind, haben empirische Untersuchungen an zweibeinig gehenden Großaffen und Menschen eindrucksvoll gezeigt.

Bisher ging man in der Forschung davon aus, dass der Mensch einen rigiden und die Großaffen einen mobilen Midfoot (vordere Fußwurzel) besitzen. Der rigide Midfoot wurde in Beziehung zu einem nur beim Menschen vorkommenden Längsfußgewölbe und als Voraussetzung für seinen einmaligen gewohnheitsmäßig schreitenden Gang auf zwei Beinen angesehen. Neuere Untersuchungen haben diese Vorstellungen völlig widerlegt.

Das Längsfußgewölbe ist nicht wie bisher angenommen eine anatomisch-statische, sondern eine temporäre Struktur, die auch bei Großaffen auftritt. Damit einhergehend wurde gezeigt, dass nicht nur der Großaffen-Midfoot, sondern auch der menschliche Midfoot mobil ist, obwohl die Gelenkstruktur des Midfoots bei beiden sehr verschieden ist. Von der Gelenkmorphologie des Midfoots kann somit nicht auf seine Mobilität und von der Midfoot-Mobilität nicht auf die spezifische Kinematik des Fußes beim zweibeinigen Gehen geschlossen werden. In Kap. 2 sind diese unerwarteten Untersuchungsergebnisse ausführlich dargestellt. Sie mahnen zu großer Vorsicht bei funktionellen Deutungen fossiler Knochenmerkmale, insbesondere

Abb. 4 Bipédie des Orang-Utans (*Pongo*) und des Schimpansen (*Pan*) beim Klettern. (A) Mit den Armen unterstützte Bipédie mit gestreckten Knien des Orang-Utans. (B) Mit den Armen unterstützte Bipédie mit gebeugten Knien des Schimpansen. (Nach THORPE et al. 2007, Abb. 1, A und D)



2 | Midfoot-Beweglichkeit, Längsfußgewölbe und die Evolution der zweibeinigen Fortbewegung – ein paläanthropologisches Lehrstück

Nach klassischer Vorstellung besitzt der Mensch im Gegensatz zu allen nicht-menschlichen Primaten ein anatomisch-statisches Längsfußgewölbe. Die Existenz des Längsfußgewölbes wird als die wichtigste Anpassung des menschlichen Fußes an das zweibeinige Gehen angesehen und soll in Beziehung zu bestimmten Merkmalen der an ihm beteiligten Knochen stehen. Weiterhin glaubte man, dass das Längsfußgewölbe des Menschen eine Verminderung der Bewegung, also

eine Versteifung der Gelenke des Midfoot (vordere Fußwurzel), bewirkt und so einen stabilen Hebel für das effektive Abstoßen des Fußes beim zweibeinigen Gehen liefert. Diese Vorstellung geht auf die beiden Autoren ELFTMAN & MANTER aus dem Jahr 1935(a) zurück, wurde später von BOISEN-MÖLLER (1979) bestätigt und bis heute häufig zitiert.

Beim Schimpansen dagegen – so die Vermutung – ermöglichen die mobilen Midfoot-Gelenke ein effektives Greifen

des Fußes bei der Fortbewegung in Bäumen. Auch diese Vorstellung geht auf die beiden Autoren ELFTMAN & MANTER ebenfalls aus dem Jahr 1935(b) zurück und wurde von anderen Autoren bestätigt (SUSMAN 1983, DESILVA 2010) bzw. übernommen. Nach klassischer Vorstellung gibt es also eine funktionelle Dichotomie zwischen Großaffe und Mensch – mobiler versus rigider Midfoot.

Die größte Bedeutung beim zweibeinigen Gehen wird der letzten Phase, der

Abstoßphase, zugemessen. Das Abstoßen des Fußes beginnt mit dem Abheben des Hackens vom Erdboden und endet, wenn die Zehen den Kontakt mit dem Erdboden verlieren. Während der menschliche Fuß nach dem Anheben des Hackens rigide (steif) bleibt, beugt sich der Fuß der Afrikanischen Großaffen leicht nach dorsal um die Midfoot-Gelenke (ELFTMAN & MANTER 1935b, D'AOUT et al. 2002, VEREECKE et al. 2003, DE SILVA 2010). Diese Bewegung um die Midfoot-Gelenke wird „midtarsaler Bruch“ genannt (SUSMAN 1983).

Man suchte nach knöchernen Gelenkstrukturen, die zur Einschränkung der Midfoot-Beweglichkeit beim Menschen beitragen, und fand sie auch. Dazu gehören ein Verschlussmechanismus zwischen dem Fersenbein und dem Würfelbein (BOISEN-MØLLER 1979) und ein flaches Gelenk zwischen dem Würfelbein und dem Mittelfußknochen IV (DE SILVA 2010, PROCTOR 2013).

Bei den Afrikanischen Großaffen fehlen dagegen diese knöchernen Strukturen.

Man identifizierte außerdem Skelettmerkmale, welche mit der Existenz eines Fußgewölbes korrelieren. Bezeichnenderweise besteht heute unter Paläanthropologen aber wenig Konsens darüber, welche Skelettmerkmale auf ein Längsfußgewölbe hinweisen (siehe BRANDT 2017).

Bei fossilen Homininen wird anhand von Knochenmerkmalen auf den Beweglichkeitsgrad des Midfoot und auf die Ausprägung eines Längsfußgewölbes und damit auf den Entwicklungsgrad der zweibeinigen Fortbewegung auf der Evolutionsleiter zum Menschen hin geschlossen, z.B. bei *Australopithecus afarensis* (WARD et al. 2011) und „*Homo habilis* (OH 8) (SUSMAN 1983).

Die jahrzehntelang angenommene Dichotomie in der Midfoot-Mobilität und damit einhergehende Existenz oder das Fehlen eines Längsfußgewölbes bei Mensch und Großaffe, die eine Schlüsselrolle in der Debatte bezüglich der Evolution der zweibeinigen Fortbewegung bei fossilen Homininen spielt, wurde aber durch neue empirische Studien widerlegt.

2008 stellten LUNDGREN et al. überraschend fest, dass beim Menschen beim zweibeinigen Gehen eine große Beweglichkeit im Bereich des äußeren Längsfußgewölbes besteht.

Die Ergebnisse einer Studie von BATES et al. (2013) lassen zudem erhebliche Zweifel an der Vorstellung aufkommen, dass die Midfoot-Mobilität und das äußere Längsfußgewölbe zu einem wesentlichen Teil knöchern bedingt und deshalb bei fossilen Homininen erkennbar seien.

BATES und seine Kollegen ließen Menschen, die gewohnheitsmäßig Schuhe tragen, auf einem Laufband gehen und maßen die Druckverteilung im Bereich der Fußsohle.

Entgegen bisheriger Vorstellungen war die Druckverteilung im Bereich des äußeren Midfoot beim Menschen sowohl wintrasubjektiv, also Schritt für Schritt

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

bei einem Individuum, als auch zwischen den Individuen hochvariabel. Dabei wurde mit der Sohle des Midfoot auch der Boden berührt. Es trat also auch beim Menschen ein midtarsaler Bruch auf, der bisher als ein ausschließlich nichtmenschliches Phänomen angesehen wurde. Auch DE SILVA & GILL (2013) haben dieses Phänomen beim Menschen nachgewiesen.

Aber auch zwei untersuchte Großaffen (Zwergschimpanse, Orang-Utan) zeigten wie der Mensch eine erhebliche Variation (Schritt-für-Schritt) des Druckes unter dem äußeren Midfoot.

Das äußere Längsfußgewölbe ist keine anatomisch-statische Struktur, sondern eine funktionell-temporäre Erscheinung.

Die Druckverteilungen bei Menschen und bei Großaffen waren so variabel, dass sich die Werte sogar deutlich überlappten. Allerdings war der Mittelwert des Fußsohlendruckes des Menschen geringer als der der Großaffen. Nur dieses Ergebnis entsprach den Erwartungen, während alle anderen Ergebnisse bisherigen Vorstellungen widersprachen.

Die Studie von BATES et al. (2013) hat entgegen allen Erwartungen gezeigt, dass die Stabilität des äußeren Fußgewölbes beim Menschen nicht obligat, sondern oft nur vorübergehend und ein äußeres Längsfußgewölbe auch bei Großaffen nachweisbar und variabel ausgebildet ist. Das bedeutet jedoch nicht zwangsläufig, dass die Knochenstruktur im Bereich des äußeren Längsfußgewölbes gar nichts mit dieser offensichtlich nur temporär funktionellen Struktur zu tun hat.

Ein äußeres Längsfußgewölbe in Verbindung mit gewohnheitsmäßig praktizierter zweibeinig terrestrischer Fortbewegung kann nicht von den Fußknochenstrukturen abgeleitet werden. Dies könnte auch erklären, warum unter Paläanthropologen, wie schon oben erwähnt, wenig Konsens darüber besteht, welche Skelettmerkmale auf ein Längsfußgewölbe hinweisen. BATES et al. (2013, 6) schreiben zu dieser Thematik: „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 ...“

GREINER & BALL (2014) haben an Leichen des Menschen und Kadavern des Schimpansen überraschend festgestellt, dass deren Midfoot-Gelenke einen ähnlichen

passiven Mobilitätsgrad besitzen. Allerdings ist dieser bei Makaken und Pavianen größer.

HOLOWKA et al. (2017) sind in ihrer Untersuchung noch einen wesentlichen Schritt über GREINER & BALL (2014) hinausgegangen. Die Autoren untersuchten die Bewegungen des Midfoot von Menschen und Schimpansen beim zweibeinigen Gehen während der Standphase in drei Ebenen. Die Forscher kamen zu dem Ergebnis, dass der Mensch nicht wie bisher vermutet einen geringeren, sondern sogar einen größeren Bewegungsbereich in den Gelenken des Midfoot beim zweibeinigen Gehen aufweist als der Schimpanse.

Nach HOLLOWKA et al. (2017) besitzt der Mensch nicht wie vermutet eine geringere, sondern sogar eine größere Beweglichkeit im Midfoot als der Schimpanse.

Allerdings weist der Schimpanse beim zweibeinigen Gehen während der Abstützphase in der sagittalen Ebene eine größere Mobilität als der Mensch auf. Der Mobilitätsunterschied zwischen Mensch und Schimpanse in dieser Ebene ist aber viel geringer, als man vorher vermutet hatte.

Nicht primär die Gelenkmorphologie, sondern die Weichteilstrukturen mit ihren spezifischen Innervationen sind wahrscheinlich für die Versteifung des menschlichen Midfoot, die mit dem Anheben der Ferse stattfindet, verantwortlich, vermuten HOLLOWKA et al. (2017).

Zusammenfassend ist festzustellen, dass der menschliche Fuß und der Großaffenfuß relativ mobil, aber auch zur Versteifung fähig sind. Die Kinematik des Fußes von Mensch und Großaffe beim bipeden Gehen unterscheidet sich. Die verschiedenen Weichteilstrukturen mit ihrer unterschiedlichen Innervation dürften zumindest teilweise für diese Unterschiede verantwortlich sein.

Entgegen jahrzehntelanger scheinbar gesicherter biomechanischer Vorstellungen mit dazu passenden knochenmorphologischen Befunden kann die Mobilität der Midfoot-Gelenke nicht von der Knochenstruktur erschlossen werden. Und auch wenn die Mobilität der Midfoot-Gelenke bekannt ist, kann von dieser nicht die spezifische Kinematik des Fußes beim zweibeinigen Gehen abgeleitet werden. Schon der Ausgangspunkt dieser Kette von nicht sicher möglichen Schlüssen, die tatsächliche Morphologie der Knochen, ist nicht selten Gegenstand kontroverser Diskussion.

Wenn eine Kette von Schlüssen mit der Knochenmorphologie als Ausgangspunkt und der spezifischen Kinematik der bipeden Fortbewegung am Ende selbst bei lebenden Primaten nicht möglich ist, dann gilt das umso mehr bei fossilen Primaten mit einem Knochenmerkmalsmosaik, für das es keine rezente Analogie gibt.

bei Merkmalsmosaik, für die es heute keine Analogie gibt.

Interessant in diesen Zusammenhängen und in Anbetracht der postulierten Bipedie mit gestreckten unteren Extremitäten von *Danuvius* ist die Tatsache, dass auch der Orang-Utan (*Pongo*) beim Stehen auf zwei Beinen in Bäumen in 90% der Fälle seine Kniegelenke streckt. Allerdings stützt *Pongo* diese Haltung in 75% der Fälle mit den Händen ab. Im Gegensatz zu *Pongo* sind beim Schimpanse in bipeder Haltung die Knie gebeugt (THORPE et al. 2007; Abb. 3). Beim Orang-Utan ist bemerkenswerterweise der äußere Condylus* des Schienbeins wie beim Schimpanse konvex geformt, bei *Danuvius* ist er dagegen flach ausgebildet (BÖHME et al. 2019). Von der Knochenstruktur kann man bei *Pongo* nicht auf die Fähigkeit zu einer bipeden aufrechten Körperhaltung mit gestreckten Knien schließen. Auch dies zeigt, dass spezifische Schlüsse von Knochenmerkmalen auf die Fortbewegung kaum möglich sind.

Keine Korrelation zwischen Knochenansatz und Belastung von Bändern

Eine weitere grundsätzliche Kritik an den knochenmorphologisch-funktionellen Schlüssen von BÖHME et al. (2019) betrifft Aussagen bezüglich der Bandstrukturen. Nach BÖHME et al. (2019) weist die außergewöhnlich stark ausgebildete Eminentia intercondylaris (Erhebung zwischen den beiden Condylen des Schienbeins) bei *Danuvius* auf stark entwickelte Kreuzbänder hin. Außerdem erwähnen die

Autoren kräftige Knochenkämme für den Ansatz der bindegewebigen Scheiden der Sehnen der Beugemuskulatur an den Fingergrundgliedern als Hinweis auf eine suspensorische Fortbewegung. Dies impliziert den Schluss von starken Knochenansätzen auf dort ansetzende stark ausgebildete bindegewebige Scheiden und von diesen wiederum auf starke Handbeugemuskeln. An der Großzehe schließen BÖHME et al. (2019) von gut entwickelten knöchernen Ansätzen auf gut entwickelte Muskeln.

Für diese Zusammenhänge gibt es keine Belege. Im Gegenteil, bisherige Untersuchungen konnten keinen Zusammenhang zwischen der Muskelstärke und der Größe und Struktur des Knochenansatzes der Muskelsehne (Enthese) nachweisen. Es existiert somit keine Korrelation zwischen der Belastung und der Ausbildung der Entese, wie BÖHME et al. (2019) in ihrer Argumentation voraussetzen (ZUMWALT 2006, RABEY et al. 2015, WILLIAMS-HATALA et al. 2016, WALLACE et al. 2017).

Entgegen BÖHME et al. (2019) gibt es bis heute keinen Nachweis für die Korrelation zwischen der Ausbildung des Knochenansatzes und der Belastung durch die ansetzende Sehne.

BÖHME et al. (2019) vermuten weiter, dass die stark entwickelten Kreuzbänder Drehmomenten entgegenwirken, die durch Rotation des Körpers über die Knie entstehen. Sowohl die funktionelle Rolle der Kreuzbänder als auch die postulierte Rotation des Körpers über die Knie sind Spekulationen ebenso wie die anderen oben angeführten knochenmorphologisch-funktionellen Kausalketten.

5. Bewertung von *Danuvius*

BÖHME und ihre Kollegen (2019) haben mit *Danuvius guggenmosi* eine neue fossile Menschenaffenart entdeckt, die nach den craniodentalen Merkmalen aus dem Formenkreis der Dryopithecinen stammt. Der Affe aus dem bayerischen Allgäu wird auf 11,62 Millionen Jahre datiert. Die Körperproportionen von *Danuvius* sind ähnlich denen des Zwergschimpansen. Im Bereich des Körperstamm- und Extremitätenskeletts zeigt der neue Primat eine bisher unbekannt Kombination von Merkmalen, die auch auf eine unbekannt Fortbewegungsweise schließen lässt. BÖHME et al. (2019) vermuten, dass sie eine Kombination von Suspension (Hangeln in Bäumen) und Bipedie mit gestreckten unteren Gliedmaßen war. *Danuvius*

könnte nach BÖHME et al. (2019) ein mögliches Modell der Fortbewegung des letzten gemeinsamen Ahnen von Großaffe und Mensch repräsentieren. Als realhistorisch letzter gemeinsamer Ahne von Schimpanse und Mensch ist *Danuvius* mit 11,6 Millionen Isotopenjahren zu alt, denn im heutigen Evolutionsmodell trennten sich Mensch und Schimpanse vor 5 bis 7 Millionen Isotopenjahren vom letzten gemeinsamen Ahnen.

Der Beginn der vermuteten Evolution des menschlichen zweibeinigen Gehens erfolgte nach BÖHME et al. (2019) fortbewegend in Bäumen. Nach heutigem Kenntnisstand weisen einige Merkmale von *Danuvius guggenmosi* eindeutig auf Fortbewegungsaktivitäten in Bäumen hin. Weitere Schlüsse zur Fortbewegung

des neuen Menschenaffen sind jedoch sehr unsicher, da die knochenmorphologisch-funktionellen Kettenschlüsse von BÖHME et al. (2019) spekulativ sind.

KIVELL (2019) weist in einem Begleitkommentar in *Nature* zu der Veröffentlichung von BÖHME et al. (2019) darauf hin, dass viele fossile Großaffen aus dem Miozän einen Mix von Skelettanpassungen aufweisen, der unähnlich denen der lebenden Großaffen ist. Oft könne man nur raten, wie sich diese Großaffen fortbewegten und wie viel Zeit sie dabei in Bäumen oder auf dem Erdboden verbrachten. Diese Einschätzung dürfte im Grundsatz auch auf *Danuvius* zutreffen, da dessen Gesamtfortbewegungsrepertoire aufgrund des einmaligen Merkmalsmixes ebenfalls nicht sicher zu bestimmen ist.

Falls *Danuvius* sich tatsächlich biped mit gestreckten unteren Extremitäten in Bäumen fortbewegt hat, wie BÖHME et al. (2019) vermuten, entstand gemäß Evolutionsmodell der

zweibeinige Gang schon bei den Menschenaffen lange vor Abspaltung der Homininen vom gemeinsamen Großaffe-Mensch-Vorfahren und dies geschah auch nicht in Afrika, wie bisher postuliert, sondern in Europa. Die Bipedie wäre damit nicht mehr das entscheidende Identifikationskriterium von Homininen. Die im Evolutionsmodell als frühe Homininen klassifizierten Primaten mit Kletteranpassungen könnten deshalb auch Großaffen mit einem heute nicht mehr zu beobachtenden Fortbewegungsmix gewesen sein.

Im Grundtypkonzept der Schöpfungslehre repräsentiert *Danuvius guggenmosi* eine ausgestorbene Art eines Menschenaffen-Grundtyps. Innerhalb von Grundtypen sind aufgrund angelegter (latenter) genetischer Programme zahlreiche Skelettmerkmalskombinationen zu erwarten. Menschenaffen, die sich in Bäumen hangelnd und mit gestreckten Beinen biped auf Baumzweigen abstützend fortbewegten, sind in diesem Modell gut denkbar.

Literatur

- BATES KT, COLLINS D, SAVAGE R, MCCLYMONT J, WEBSTER E, PATAKY TC, D'AOÛT K, SELLERS WI, BENNETT MR, CROMPTON RH (2013) The evolution of compliance in the human lateral mid-foot. *Proc. R. Soc. B* 280, 20131818.
- BÖHME M et al. (2019) A new Miocene ape and locomotion in the ancestor of great apes and humans. *Nature* 575, 489-493.
- BOJSEN-MÖLLER F (1979) Calcaneocuboid joint and stability of the longitudinal arch of the foot at high and low gear push off. *J. Anat.* 129, 165-176.
- BRANDT M (2017) 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. Special* 1, S. 7-48.
- D'AOÛT K, AERTS P, DE CLERCQ D, DE MEESTER K & VAN ELSACKER L (2002) Segment and joint angles of hind limb during bipedal and quadrupedal walking of the bonobo (*Pan paniscus*). *Am. J. Phys. Anthropol.* 119, 37-51.
- DESILVA JM (2010) Revisiting the "midtarsal break". *Am. J. Phys. Anthropol.* 141, 245-258.
- DESILVA JM & GILL SV (2013) Brief communication: a midtarsal (midfoot) break in the human foot. *Am. J. Phys. Anthropol.* 151, 495-499.
- 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 the human foot, with especial reference to the joints. *J. Anat.* 70, 56-67.
- GREINER TM & BALL K (2014) Kinematics of primate mid-foot flexibility. *Am. J. Phys. Anthropol.* 155, 610-620.
- HOLOWKA NB, O'NEILL MC, THOMPSON NE & DEMES B (2017) Chimpanzee and human midfoot motion during bipedal walking and the evolution of the longitudinal arch of the foot. *Journal of Human Evolution* 104, 23-31.
- KIVELL TL (2019) Fossil ape hints at how bipedal walking evolved. *Nature* 575, 445-456.
- 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.
- PROCTOR DJ (2013) Proximal metatarsal articular surface shape and the evolution of a rigid lateral foot in hominins. *J. Hum. Evol.* 65, 761-769.
- RABEY KN, GREEN DJ et al. (2015) Locomotor activity influences muscle architecture and bone growth but not muscle attachment site morphology. *J. Hum. Evol.* 78, 91-102.
- SUSMAN RL (1983) Evolution of the human foot: evidence from Plio-Pleistocene hominids. *Foot Ankle* 3, 365-376.
- THORPE SKS, HOLDER RL & CROMPTON RH (2007) Origin of human bipedalism as an adaptation for locomotion on flexible branches. *Science* 316, 1328-1331.
- VEREECKE E, D'AOÛT K, DE CLERCQ D, VAN ELSACKER L & AERTS P (2003). Dynamic plantar pressure distribution during terrestrial locomotion of bonobos (*Pan paniscus*). *Am. J. Phys. Anthropol.* 120, 373-383.
- WALLACE IJ, WINCHESTER JM, SU A, BOYER DM & KONOW N (2017) Physical activity alters limb bone structure but not enthesal morphology. *J. Hum. Evol.* 107, 14-18.
- WARD CV, KIMBEL WH & JOHANSON DC (2011) Complete fourth metatarsal and arches in the foot of *Australopithecus afarensis*. *Science* 331, 750-753.
- WILLIAMS-HATALA EM, HATALA KG, HILES S & RABEY KN (2016) Morphology of muscle attachment sites in the modern human hand does not reflect muscle architecture. *Sci. Rep.* 6:28353.
- ZUMWALT A (2006) The effect of endurance exercise on the morphology of muscle attachment sites. *J. Exp. Biol.* 209, 444-454.