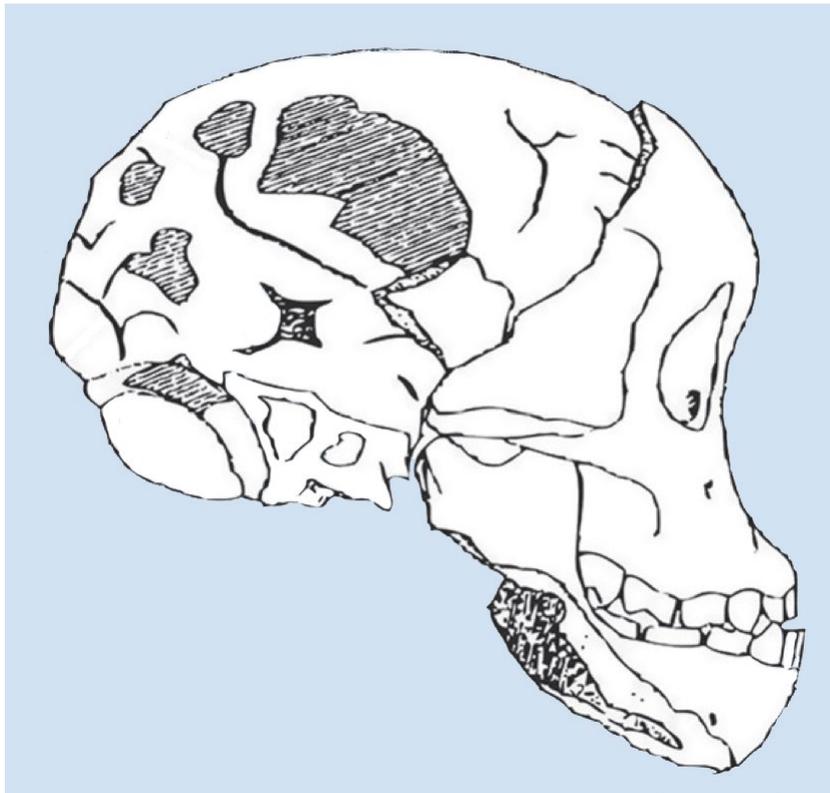


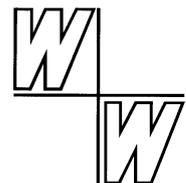
Gab es Vormenschen?

Irrungen und Wirrungen in der Paläoneurologie

Michael Brandt



September 2021



https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-21-4_palaeoneurologie.pdf

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

Inhalt

1. Einleitung	3
2. Hinterer Assoziationscortex und Sulcus lunatus bei <i>Australopithecus</i>	4
3. Hirnfurchenmuster des Frontallappens – bisheriger Stand	8
3.1 Großaffen und Menschen	8
3.1.1 Gyrus frontalis inferior und Sprachgebiet nach Broca	8
3.1.2 Sulcus frontalis medius	10
3.2 <i>Australopithecus</i>	10
3.2.1 Gyrus frontalis inferior	10
3.2.2 Sulcus frontalis medius	11
4. Neue Studie widerlegt bisherige Interpretationen	11
4.1 Schimpansengehirn sehr variabel	11
4.2 Interpretation homininer Endocasts	12
4.2.1 <i>Australopithecus</i>	12
4.2.2 „ <i>Homo</i> “ <i>naledi</i>	12
5. Funde aus Olduvai und Koobi Fora	16
6. Verwirrung um <i>Homo erectus</i>	18
6.1 <i>Homo erectus</i> mit verschiedener Hirnstruktur?	18
6.1.1 Cranio-cerebrale Topografie und Hirnstruktur	18
6.1.2 Endocraniale Form und Hirnstruktur	19
6.1.3 Irritierende Ergebnisse für <i>Homo erectus</i>	19
6.1.4 Kritische Bewertung	20
Pongide Hirnstruktur bei menschlichem Bauplan?	20
Methodischer Ansatz verfehlt	20
Probleme der Hirnfurchenidentifikation auf Endocasts	21
<i>Latexschädelinnenausgüsse versus virtuelle Endocasts</i>	21
<i>Hirnfurchen auf virtuellen Endocasts bei Knochenschäden?</i>	22
6.2 Olduvai Hominid 12	23
6.3 Fazit	23
7. Zusammenfassung und Schlussfolgerung	24
Danksagung	25
8. Literatur	25

Gab es Vormenschen?

Irrungen und Wirrungen in der Paläoneurologie

Michael Brandt

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

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

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 Untersuchungen 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

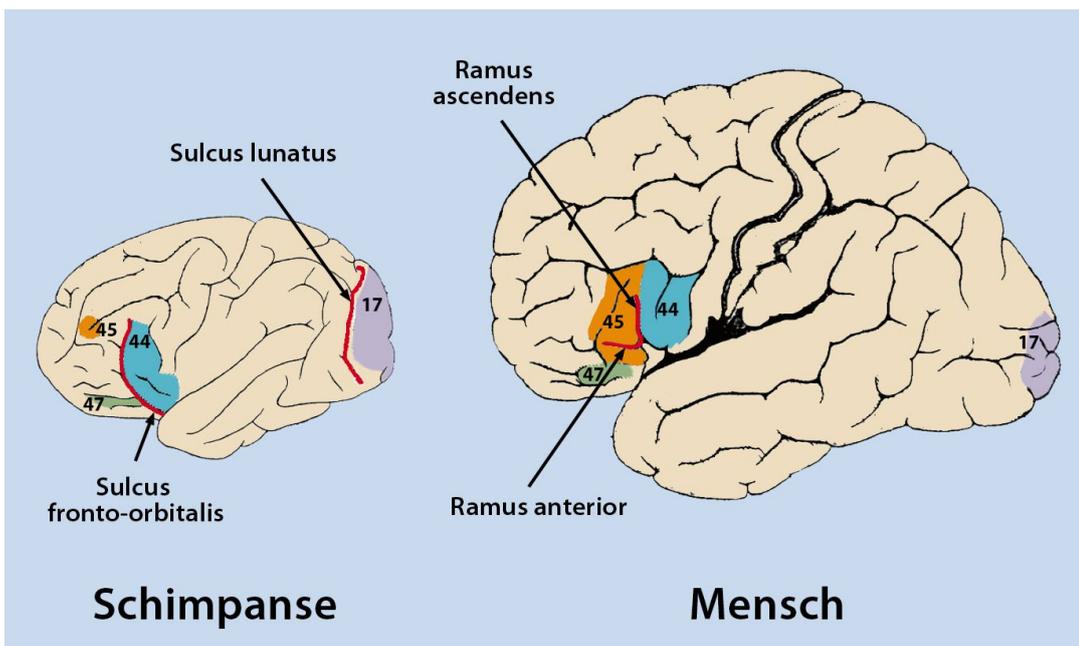


Abb. 1 Das Gehirn von Schimpanse und Mensch in der Ansicht von links seitlich. Paläoneurologische Untersuchungen konzentrieren sich auf den unteren Stirnlappen mit BA 44, 45 und 47, wo das Sprachgebiet nach Broca beim Menschen lokalisiert ist, und auf den Hinterhauptlappen mit der primären visuellen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

Merkmale, 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.

In Kap. 3 wird der Stand der Diskussion über die Frontallappenmorphologie von Großaffe, 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 Hirnmorphologie von *Australopithecus*, sondern auch auf die des vor noch nicht langer Zeit entdeckten „*Homo*“ *naledi*. In Kap. 5 werden Endocastanalysen dieses neuen Homininen und Untersuchungen von Schädelinnenausgüssen weiterer früher Homininen dargestellt und bewertet.

Neue Erkenntnisse über die Variabilität der Hirnfurchen im Bereich der unteren Stirnwindung bei Mensch und Schimpanse erschweren ihre Zuordnung zu einem homininen Endocast. In einer neuen Studie wurde deshalb der Versuch unternommen, allein auf der Grundlage der topografischen Beziehung zwischen einer Frontalhirnfurche und der benachbarten Schädelnaht auf die Struktur des unteren Frontallappens zu schließen. Diese Methodik führt zu merkwürdigen Ergebnissen bei *Homo erectus*. In Kap. 6 wird darauf kritisch eingegangen.

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 wer-

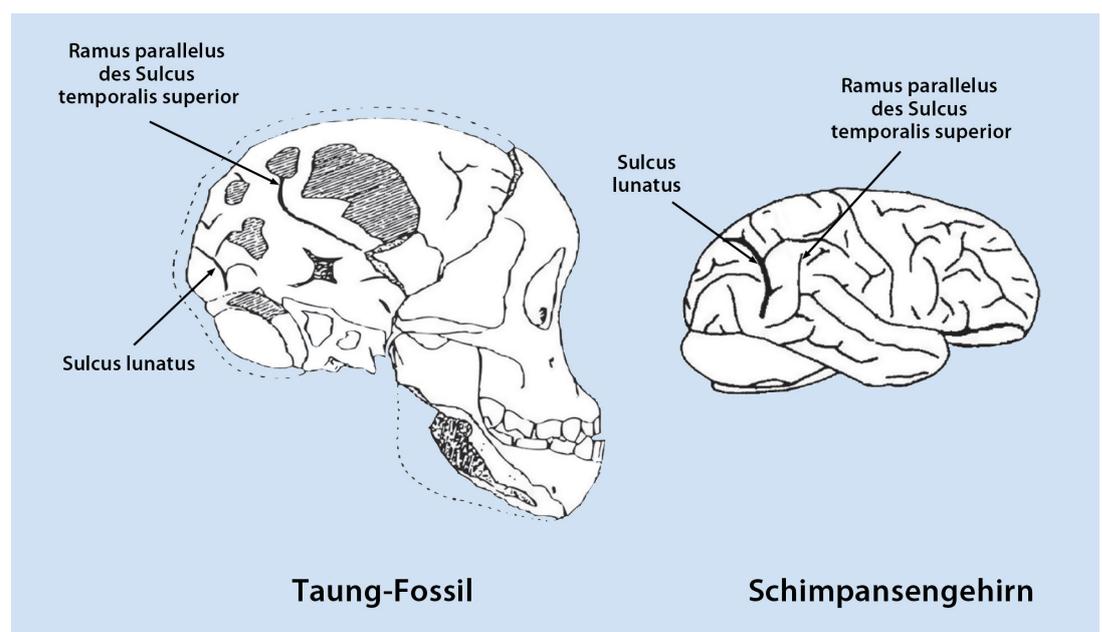


Abb. 2 Das Taung-Fossil mit natürlichem Schädelinnenausguss nach DART (1925) im Vergleich mit einem Schimpansengehirn in der Ansicht von rechts seitlich (nach FALK (2012)). DART identifizierte die Sutura lambdoidea beim Taung-Kind irrtümlicherweise als Sulcus lunatus. Der Sulcus lunatus beim Schimpansen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

den 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 schimpansen großen *Australopithecus*-Gehirne auf die Größe des primären visuellen Cortex und von dieser wiederum auf eine mögliche menschliche Gehirnorganisation in einem evolutionstheoretischen Kontext zu schließen.

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). 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. 2004a, FALK 2009).

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 HOLLOWAY auch bei diesem Fund. 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. Dabei stand die Ausrichtung des Endocasts im Mittelpunkt der Diskussion. Ein gesichertes Ergebnis konnte nicht erzielt werden (siehe BRANDT 2000).

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

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 [bis dahin] publizierten australopithecinen Hirnendocasts einen klar erkennbaren SL [Sulcus lunatus] besitzt“ (HOLLOWAY et al. 2004a, S. 290).

2020 publizierten GUNZ et al. Untersuchungen über Endocasts von *Australopithecus afarensis*,

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.

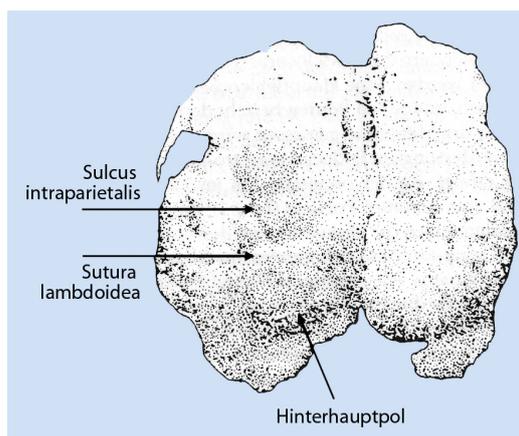
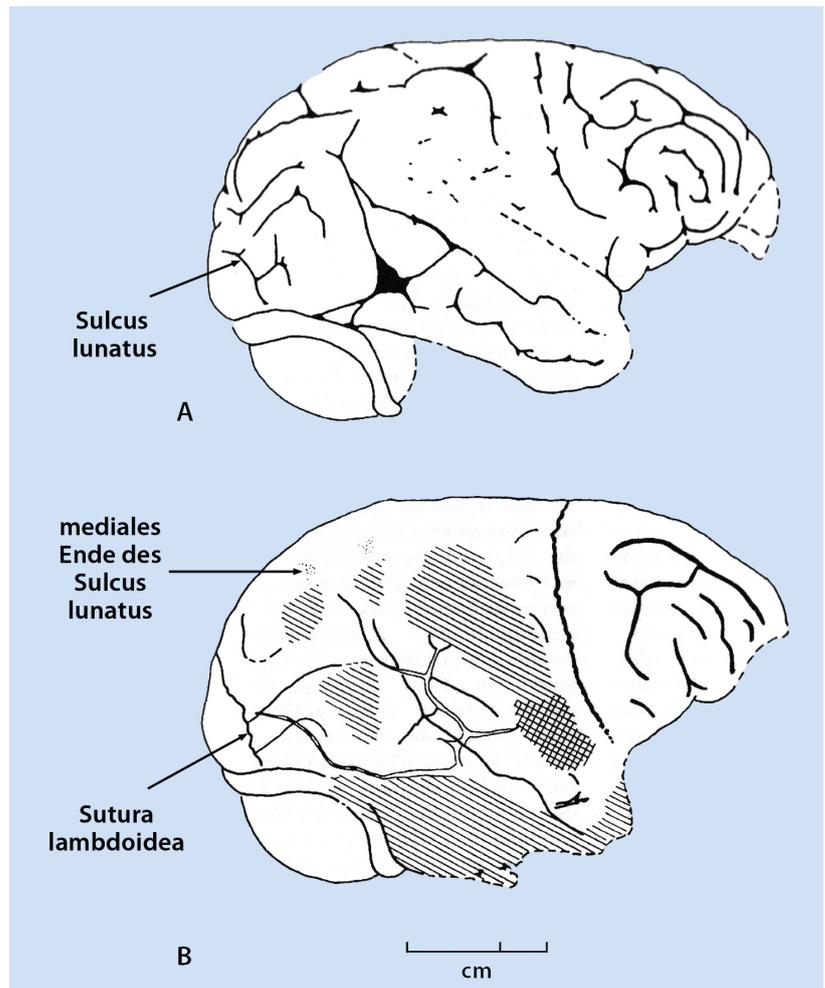


Abb. 4 Künstlicher Schädelinnenausguss von AL 162-28 (*A. afarensis*) in der Ansicht von dorsal. Nach HOLLOWAY weist die dorsale Lage des Sulcus intraparietalis auf einen dorsalen Sulcus lunatus hin, der aber durch die Sutura lambdoidea maskiert ist. (Nach HOLLOWAY 1983)

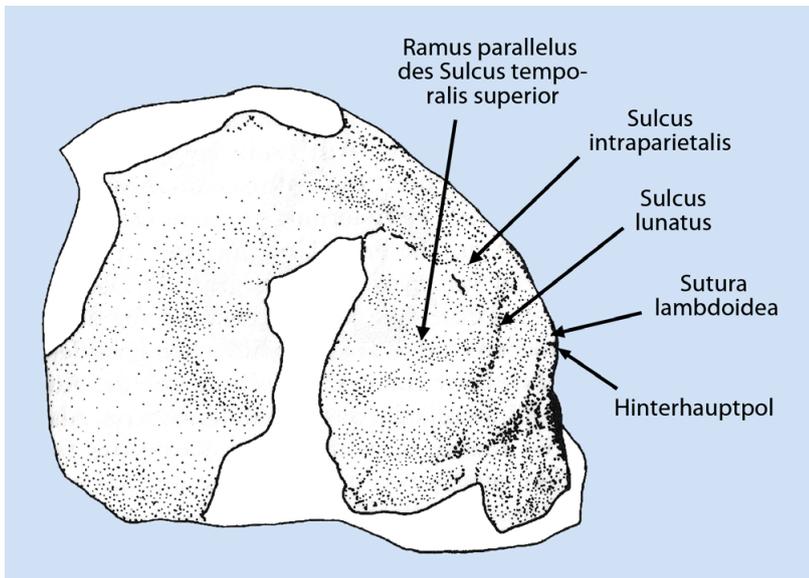


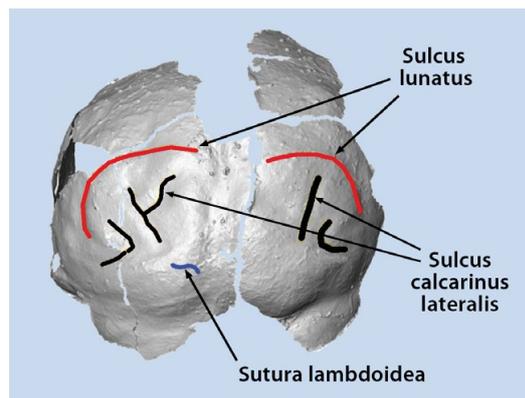
Abb. 5 Der künstliche Schädelinnenabguss von AL 162-28 (*A. afarensis*) in der Ansicht von links lateral nach FALK (1985). Der Sulcus lunatus nimmt nach FALK eine großaffenähnlich vordere Position ein. FALK hat zwei weitere hier auf dem Endocast nicht bezeichnete Hirnfurchen identifiziert. (Nach FALK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

die nicht wie üblich physisch, sondern durch computertomografische Verfahren virtuell hergestellt worden waren. Dabei unterzogen die Forscher auch AL 162-28 einer erneuten Analyse.

In der Debatte zwischen FALK und HOLLOWAY waren die Identifikation des Sulcus intraparietalis, seine Lage in Beziehung zu anderen Furchenimpressionen sowie die Ausrichtung des Endocasts zentrale Streitpunkte. Ein Vergleich des Teilschädels AL 162-28 mit erst kürzlich entdeckten vollständigeren fossilen Schädeln des gleichen Fundplatzes bestätigen nach GUNZ et al. (2020), dass HOLLOWAYS ursprüngliche Ausrichtung des Endocasts korrekt war im Gegensatz zu der von FALK vorgeschlagenen Ausrichtung.

GUNZ et al. (2020) konnten auf der rechten und linken Seite des Endocasts den zuvor von HOLLOWAY und FALK nicht entdeckten Sulcus lunatus in einer großaffenähnlich vorderen Lage identifizieren (Abb. 6). Damit ist nach GUNZ et al. (2020) die jahrzehntelange Debatte um die Position des Sulcus lunatus bei AL 162-28 beendet.

Abb. 6 Virtueller Schädelinnenabguss von AL 162-28 (*A. afarensis*). Der dargestellte Sulcus lunatus nimmt eine großaffenähnliche vordere Position ein. (Nach Gunz et al. 2020).



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

Den von FALK und HOLLOWAY als Sulcus intraparietalis identifizierten Eindruck auf dem Endocast von AL 162-28 ordnen GUNZ et al. (2020) dem Sulcus calcarinus lateralis auf dem Occipitallappen zu. Ein von FALK als mögliche Impression des Sulcus lunatus interpretierter Eindruck ist nach GUNZ et al. (2020) durch die Sutura lambdoidea hervorgerufen.

GUNZ et al. (2020) konnten auch bei dem *Australopithecus afarensis*-Fund DIK-1-1 paläoneurologisch relevante Hirnfurchen identifizieren. Die Hirnschale des Fundes ist mit einer feinkörnigen Sandsteinmatrix ausgefüllt. Damit liegt ein natürlicher Endocast vor. DIK-1-1 zeigt nach GUNZ et al. (2020) zahlreiche Hirnfurchen, darunter die Impression des Sulcus lunatus auf der rechten und linken Seite (Abb. 7). Nach Aussage der Forscher ist dieser Befund eindeutig. Die Furche befindet sich auf beiden Seiten in einer vorderen großaffenähnlichen Position, wobei sie diese Position auf der linken Seite weiterhin auch nach Behebung einer Distorsion einnimmt. Diese Identifikation des Sulcus lunatus auf beiden Seiten wird nach GUNZ et al. (2020) durch Hirnfurchen in der Umgebung des Sulcus lunatus auf dem Parietal- und Occipitallappen untermauert.

2003 (a) beschrieben HOLLOWAY et al. jedoch erstmalig einen ihrer Meinung nach unzweifelhaft identifizierbaren Sulcus lunatus auf dem künstlichen Schädelinnenausguss eines *Australopithecus africanus* (Stw 505) in einer schimpanseuntypisch hinteren Position. Nach HOLLOWAY et al. (2003a, 2004a) 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. Nach dem derzeitigen Stand der Diskussion ist 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 strukturell entspricht und die 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 auch beim Menschen gar nicht mehr zu erwarten.

Aus paläoneurologischer Sicht gibt es keinen Hinweis auf einen beginnenden Umbau des Gehirns bei *Australopithecus*.

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 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

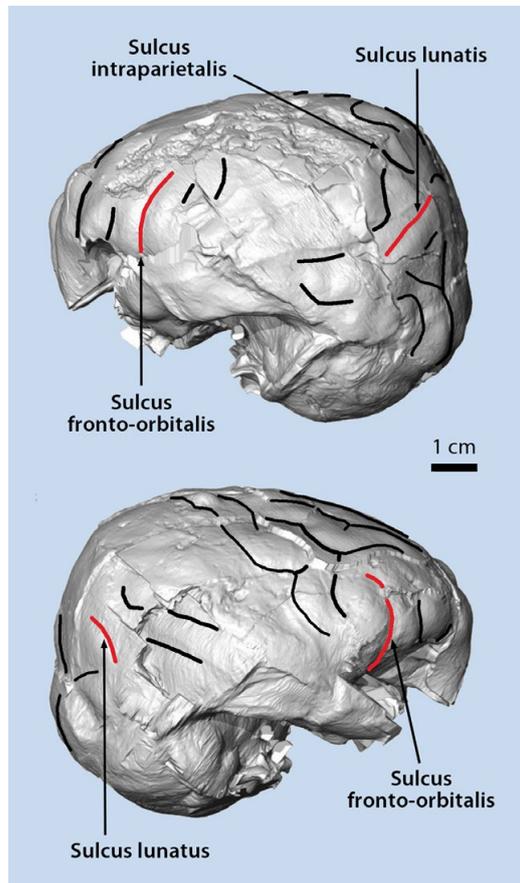


Abb. 7 Virtueller nicht rekonstruierter Schädelinnen-ausguss von DIK-1-1 in der seitlichen Ansicht von (links) rechts und (rechts) links. Es sind der Sulcus lunatus in einer großaffenähnlichen vorderen Position und der großaffentypische Sulcus fronto-orbitalis auf beiden Seiten dargestellt. Maßstabsbalken = 1 cm. (Nach GUNZ et al. 2020)

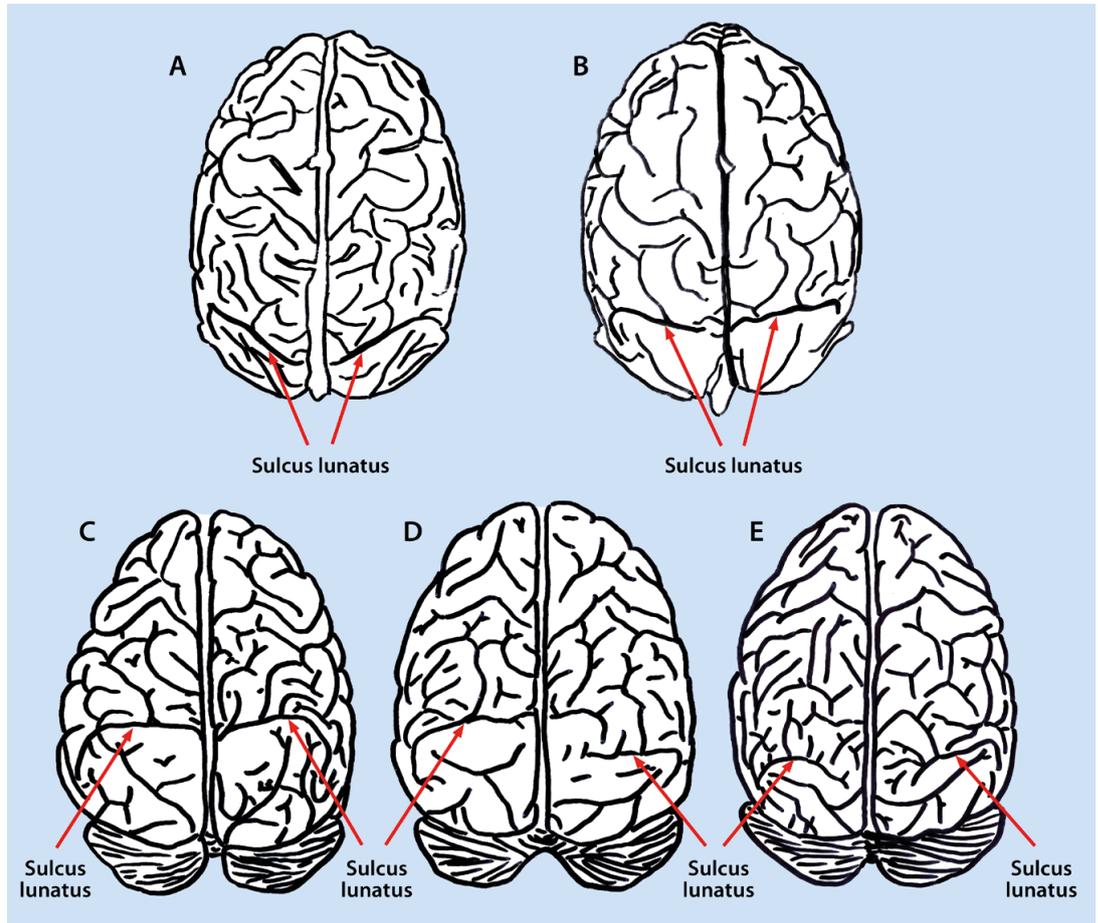
bei mehreren Schimpansen eine untypisch weit dorsale Position des Sulcus lunatus nachgewiesen (Abb. 8, YUAN et al. 2002, HOLLOWAY et al. 2003b, FALK et al. 2018).

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. (2003a, 2004a) 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

Abb. 8 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).



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

3.1.1 Gyrus frontalis inferior und Sprachgebiet nach Broca

In der unteren frontalen* Hirnwindung der linken Hemisphäre befindet sich beim Men-

schen 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 Menschen. 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).

Menschen und Schimpansen weisen eine orbitale* Wölbung nahe am hinteren Ende des Frontallappens in Höhe des Temporalpoles 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).

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

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

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).

Großaffen, fossilen Homininen und heutigen Menschen ist deshalb fragwürdig (FALK 2014).

3.1.2 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 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 kleinerer Anteil der Großaffen besitzt einen separaten Sulcus frontalis medius und dieser ist im Gegensatz zu dem des Menschen fragmentiert oder sehr klein.

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

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

3.2.1 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 Sulcuspatterne wie die anderen *Australopithecinen*.

Zusammenfassend ist nach FALK (2014) festzustellen, dass der künstliche Schädelinnenausguss von MH1 (*A. sediba*) den natürlichen Schädelinnenausgüssen 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).

FALK et al. (2000) und FALK (2012) deuten noch weitere Hirnlappenformunterschiede

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

zwischen *Australopithecus* und den Großaffen/*Paranthropus* als Hinweise auf einen beginnenden Hirnubau 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 Erreifen von Initiativen einbezogen. BA 38 enthält einen umfangreichen Assoziationskomplex. Die antero-laterale Region des Temporalpoles ist bei der Erkennung und Benennung von Namen bekannter menschlicher Gesichter aktiv (FALK et al. 2000).

Schlüsse auf evolutionäre Hirnubauten 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.

3.2.2 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

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

parallel zum Sulcus frontalis superior auf dem Frontallappen verläuft.

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

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 Hirnubau 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.

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

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 vergleichenden 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 Schim-

pansen 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

4.2.1 *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. 9) 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 (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.

4.2.2 „*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

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 lassen (FALK et al. 2000, FALK 2012).

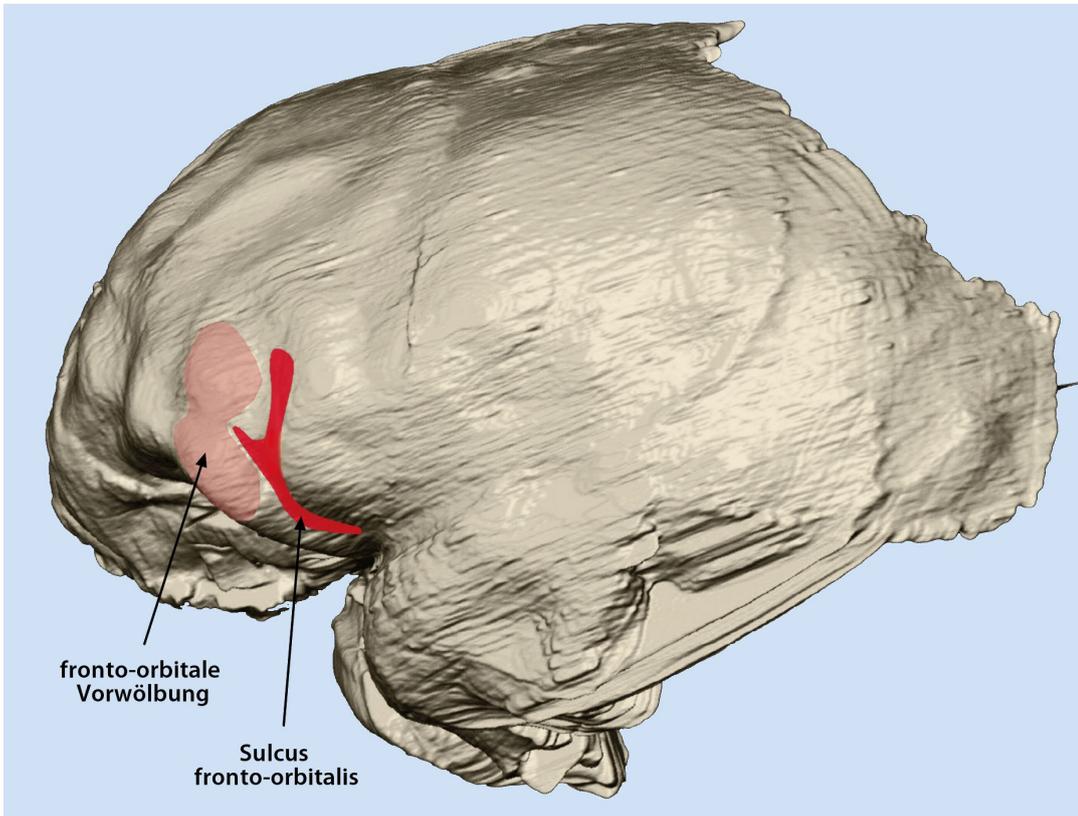


Abb. 9 Virtueller Schädelinnenausschnitt von *Australopithecus sediba* (MH1). Die fronto-orbitale Region ventral des Sulcus fronto-orbitalis ist vorgewölbt. CARLSON et al. (2011) schlossen von diesem Merkmal auf eine beginnende menschenähnliche Reorganisation in diesem Hirnbereich. Schimpansen können diese Vorwölbung aber auch besitzen. (Nach CARLSON et al. 2011)

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) markieren in ihrer Publikation aber unverständlicherweise nicht einzeln die Lokalisation der beiden Hirnfurchenäste auf dem Schädelinnenausschnitt. 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. 10).

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 Gyrummorphologie bei „*Homo*“ *naledi*⁸. Diese Beobachtung 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 Gyrummorphologie 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 allge-

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).

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 Schädelinnenausschnitten früher Homininen reproduzieren

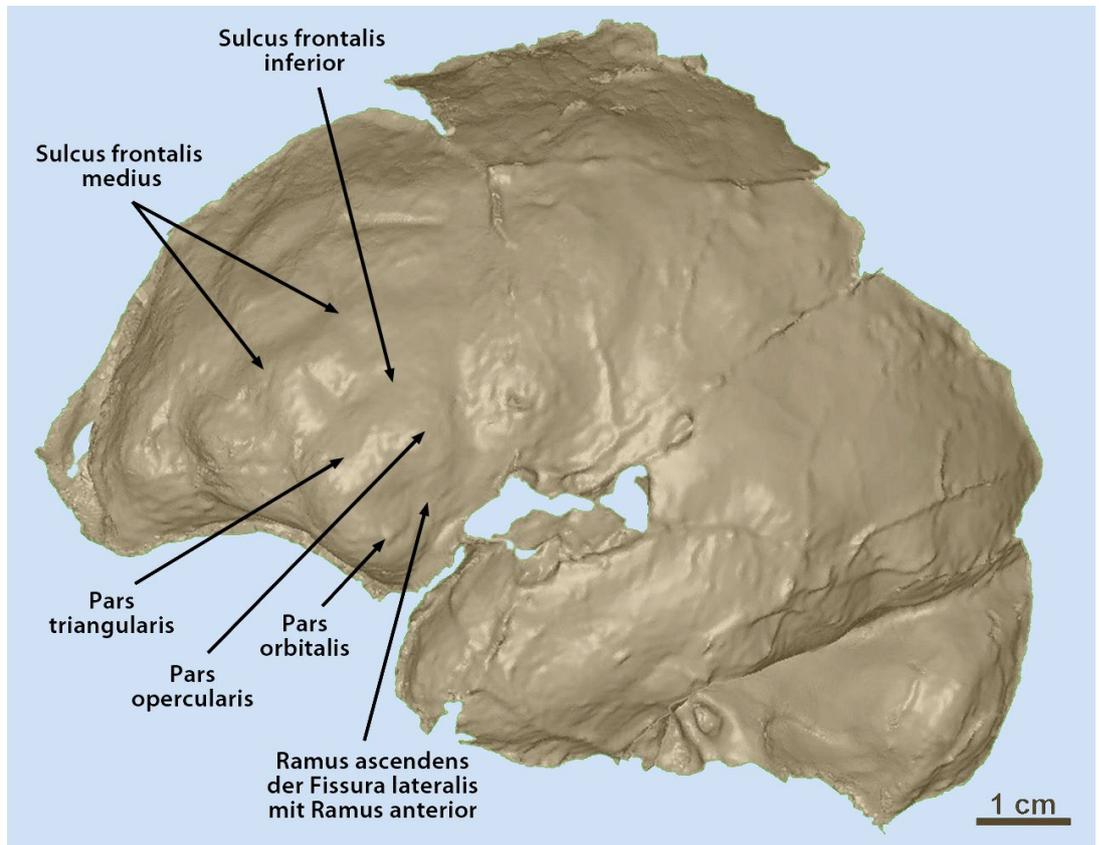


Abb. 10 Virtueller Schädelinnenausguss von „*Homo*“ *naledi* (DH3). Zusätzlich zu den bezeichneten Sulci und Gyri haben HOLLOWAY et al. (2018) zahlreiche weitere Hirnfurchen und Hirnwindungen identifiziert. Die Struktur des Frontallappens von „*Homo*“ *naledi* wird insbesondere mit dem Nachweis eines 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 unverständlicherweise nicht die jeweilige Lokalisation der beiden Hirnfurchen auf dem Endocast an, sondern bezeichnen sie gemeinsam auf dem Endocast. (Nach HOLLOWAY et al. 2018)

meinen Unsicherheitsfaktor hinaus verwundert im Speziellen, dass die Forscher den Ramus anterior und Ramus ascendens der Fissura lateralis 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 der Hirnfurchen des Stirnlappens der Schimpansen hinterfragt werden.

Schimpansenhirne können einen bisher als menschlich identifizierten Sulcus frontalis medius aufweisen und im Bereich des Gyrus frontalis inferior kann eine Großaffensulcusmorphologie als menschenähnlich fehlinterpretiert werden. So weist die linke Hemisphäre eines von FALK et al. (2018) untersuchten Schim-

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).

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

pansen 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

Auf eine weitere Verwechslungsmöglichkeit von Hirnfurchen des Menschen und der Großaffen in diesem wichtigen Hirnareal haben WARREN et al. (2019) hingewiesen. Der untere Anteil des Sulcus praecentralis der Schimpansen kann den Ramus ascendens der Fissura la-

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

Auf homininen Endocasts ist die Zuordnung von Impressionen zu Hirnfurchen in der Broca-Region unsicher.

teralis, der die Pars triangularis des Menschen von hinten begrenzt, imitieren.

Außerdem können nach PONCE DE LEÓN et al. (2021) auf Endocasts Eindrücke von Hirnfurchen der Broca-Kappe durch Impressionen nicht cerebraler Strukturen gestört sein. So überlagern sich der Ramus ascendens der Fissura lateralis weitgehend mit dem untersten Abschnitt der Sutura coronalis und/oder der Basis des Ramus anterior der mittleren Meningealarterie.

PONCE DE LEÓN et al. (2021) sehen auch Probleme bei der Differenzierung zwischen dem pongiden Sulcus fronto-orbitalis und dem menschlichen Sulcus orbitalis lateralis auf Endocasts¹¹ (siehe Abb. 13).

Auf Schädelinnenausgüssen fossiler Homininen ist somit die Zuordnung von Impressionen in der Broca-Region zu Hirnfurchen wegen der Furchenvariabilität und Überlagerungen mit nicht cerebralen Strukturen immer mit einer größeren Unsicherheit behaftet.

In Kapitel 4 wurden neue Befunde zur Variabilität des Schimpansenhirns und ihre Auswirkungen auf die Interpretation von Endocastmerkmalen von *Australopithecus* und „*Homo naledi*“ behandelt. Dabei hat sich gezeigt, dass als menschenähnlich interpretierte Hirnfurchenmuster auf den Endocasts dieser Homininen 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. Im Mittelpunkt der folgenden Endocastanalysen steht die Broca-Region. Die Unsicherheit der Zuordnung von Eindrücken auf Endocasts zu Hirnfurchen dieser Region muss in den Diskussionen im folgenden Kapitel immer mitbedacht werden.

gyrus of chimpanzees documented here. (See, e.g., the triangular patch delimited rostrally and caudally by two small sulci at the superior end of *f*₀ in the left hemisphere of Callie [Fig. 3].)“ (FALK et al. 2018, S. 56).

¹¹ „Both great apes and humans exhibit wide inter-

individual variation in the depth of the endocranial imprints that delimit BC inferiorly. Based on imprint depth alone, it is not possible to clearly discriminate between the presence of *f*₀ versus *l*₀ in fossil endocasts“ (PONCE DE LEÓN et al. 2021, Suppl., S. 3).

Glossar

antero-lateral: vorne-seitlich

Australopithecus: Für *Australopithecus* gibt es keinen eingebürgerten deutschen Namen. Übersetzt bedeutet er ganz einfach „Südafrikaner“. 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 Assoziationscortex: enthält Rindenteile des Scheitel-, Schläfen- und Hinterhauptlappens mit den zytoarchitektonischen Arealen nach Brodmann 5, 7, 37 (?), 39, 40. Der Assoziationscortex ist der Teil des Großhirns, der nicht den primären und sekundären sensorischen (sinnesaufnehmenden) Rindenfeldern zugeordnet wird.

sagittal: von vorn nach hinten.

Tabula interna: durchgehende Knochen-schicht 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

Im Folgenden werden die wichtigen Endocastanalysen der frühen Homininen OH 7, OH 13, OH 16 und OH 24 aus Olduvai (Tansania) sowie KNM-ER 1805, KNM-ER 1813 und KNM-ER 1470 aus Koobi Fora (Kenia) behandelt. In der paläanthropologischen Literatur wird üblicherweise KNM-ER 1470 *Homo rudolfensis* zugeschrieben und die übrigen Funde werden zu *Homo habilis* gestellt. Es gibt aber viele gute Indizien dafür, dass diese Homininen keine Menschen waren und ihre Zuordnung zu *Australopithecus habilis* (Olduvai-Funde, KNM-ER 1805, KNM-ER 1813) 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. 11) 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 (siehe Abb. 1 und 13). Der auf 1,9 Millionen Jahre datierte Schädel KNM-ER 1470 (FEIBEL et al. 1989) würde nach diesem Befund das älteste menschenähnliche Hirnsulcuspumuster in der Fossilgeschichte repräsentieren.

Im Gegensatz zu KNM-ER 1470 zeigt der künstliche Schädellinnenausguss von KNM-

ER 1805 nach FALK auf beiden Hemisphären fronto-orbitale Sulci (Abb. 12). 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.

PONCE DE LEÓN et al. (2021) können auf dem Endocast von KNM-ER 1805 ebenfalls einen Sulcus fronto-orbitalis auf beiden Seiten identifizieren. Zusätzlich zeigt sich auf beiden Seiten der Sulcus praecentralis sowie rechts der Sulcus frontalis inferior.

Auch auf dem Endocast von KNM-ER 1813 erkennen PONCE DE LEÓN et al. (2021) Hirnfurchen. Auf beiden Seiten finden sich der Sulcus praecentralis und Sulcus centralis sowie rechts der Sulcus frontalis inferior.

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.

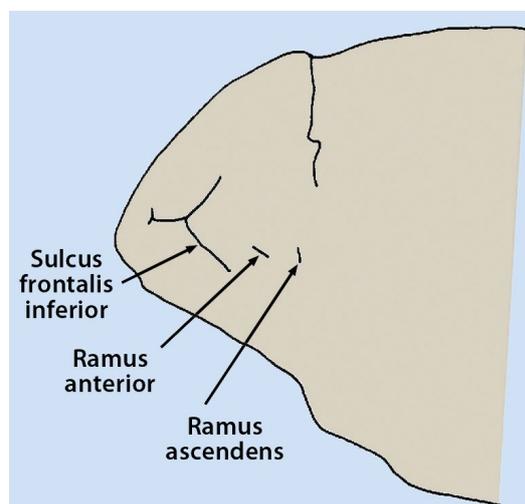
Bei OH 16 und OH 24 würden sich im Stirnlappenbereich der Gyrus frontalis superior, Gyrus frontalis medius und (bei OH 16) Gyrus frontalis inferior, getrennt durch den Sulcus frontalis superior und inferior, deutlich abheben. Im stark entwickelten hinteren Drittel des Gyrus frontalis inferior auf der 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.¹ 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), TOBIAS (1987, 1991) und PONCE DE LEÓN et al. (2021) kann

¹² In der neueren paläoneurologischen Literatur (z. B. FALK 2014) wird der Entwicklungsgrad der unteren Parietalregion nicht als ein Unterscheidungsmerkmal zwischen Großaffe und Mensch aufgeführt.

Abb. 11 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.



HOLLOWAY (1983) zunächst keine einzige Hirnfurche und auch keine Hirnwindung auf den Endocasts von Koobi Fora und Olduvai erkennen. Später identifizieren HOLLOWAY et al. (2004b) bei KNM-ER 1805 auf der linken Seite den vorderen Teil des Sulcus temporalis inferior und bei KNM-ER 1813 auf der rechten Seite den vorderen Teil des Sulcus lateralis. Außerdem gibt HOLLOWAY 1995 bekannt, die Pars triangularis im Gyrus frontalis inferior bei KNM-ER 1470 identifiziert zu haben. PONCE DE LEÓN et al. (2021) können wie HOLLOWAY keine Hirnfurchen bei KNM-ER 1470 ausmachen.

Es bleibt festzuhalten, dass die Schädelinnenausgüsse von Koobi Fora und Olduvai in zweifacher Hinsicht kontrovers beurteilt werden. Zum einen wird das Taxon „*Homo*“ *habilis* (Olduvai-Funde) von TOBIAS als menschenähnlich, von FALK und PONCE DE LEÓN et al. dagegen (Koobi Fora-Funde) als großaffenähnlich eingeschätzt. Zum anderen identifizieren TOBIAS, FALK und PONCE DE LEÓN et al. zahlreiche Hirnoberflächenstrukturen auf den untersuchten Endocasts, während HOLLOWAY nur wenige oberflächliche Hirnstrukturen erkennen kann.

Die von FALK (1983), TOBIAS (1987, 1991) und PONCE DE LEÓN et al. (2021) an den Koobi Fora- bzw. Olduvai-Funden erhobenen Befunde müssen auch aus weiteren, nachfolgend diskutierten Gründen sehr kritisch beurteilt werden.

Die Reproduktion von zahlreichen Einzelheiten auf der Hirnoberfläche der Olduvai-Funde, 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. Hinzu kommt – wie bereits dargestellt – das Problem der sicheren Zuordnung von Eindrücken auf Endocasts fossiler Homininen zu den Hirnfurchen in der Broca-Region.

Noch gravierender ist jedoch der Umstand, dass das fossile Homininenmaterial von Olduvai und

Nach dem Paläoneurologen Ralph HOLLOWAY ist das fossile Homininenmaterial von Olduvai und Koobi Fora nahezu ausnahmslos zerbrochen und die Tabula interna der Schädelknochen schlecht erhalten.

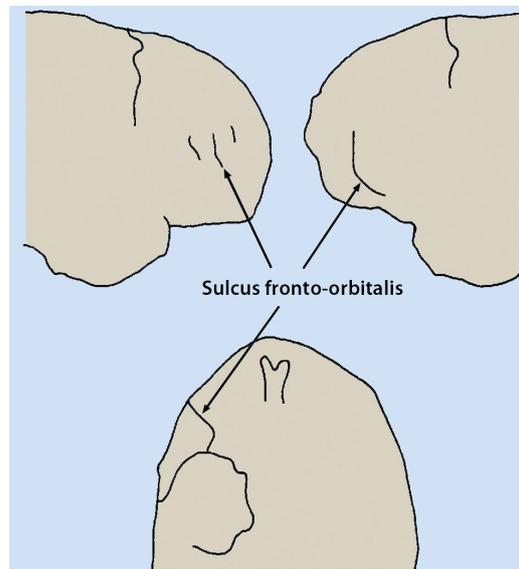


Abb. 12 Künstlicher Schädelinnenausguss der Frontallappen von KNM-ER 1805 in der Ansicht von (oben rechts) rechts seitlich, (oben links) links seitlich und (unten) basal (nach FALK 1983). Im Gegensatz zu FALK (1983) kann HOLLOWAY (1983) keine einzige Hirnfurche und keine Hirnwindung auf dem Endocast identifizieren.

Koobi Fora nahezu ausnahmslos zerbrochen und die Tabula interna der Schädelknochen 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.

Eine sichere Reproduktion von Hirnoberflächenstrukturen auf den Endocasts von „*Homo*“ *habilis* und „*Homo*“ *rudolfensis* ist fraglich.

Zusammenfassend ist festzuhalten, dass einige Forscher auf Endocasts früher Homininen aus Olduvai und Koobi Fora, die üblicherweise in das Taxon *Homo* gestellt werden, eine Anzahl Hirnfurchen und Hirnwindungen identifiziert haben. Diese Funde sind aber taxonomisch umstritten und eher nichtmenschlichen Homininen zuzuordnen. Aus guten Gründen ist zu bezweifeln, dass sich in die Innenschicht des Knochens der Schädel dieser frühen Homininen eindeutig identifizierbare Hirnwindungen oder Hirnfurchen eingedrückt haben.

In Kapitel 5 wurden Endocastanalysen vorgestellt, die bei „*Homo*“ *habilis* zu Ergebnissen führten, die für dieses Taxon unvereinbar sind: Einige Individuen besitzen ein großaffenähnliches Gehirn, während andere Vertreter derselben Art ein menschliches Gehirn aufweisen.

Im folgenden Kapitel werden ähnliche nicht zu vereinbarende Ergebnisse bei *Homo erectus* dargestellt. Diese Befunde sind noch verwirrender als bei „*Homo*“ *habilis*, da sie nicht das Ergebnis verschiedener Studien unterschiedlicher Autoren, sondern das Ergebnis einer einzigen Untersuchung sind.

6. Verwirrung um *Homo erectus*

6.1 *Homo erectus* mit verschiedener Hirnstruktur?

Verschiedene Studien haben gezeigt, dass aufgrund der Variabilität der Hirnfurchen im Bereich der Broca-Region auf Endocasts fossiler Homininen die Unterscheidung zwischen pongiden und menschlichen Hirnfurchen unsicher ist (siehe Kap. 4). Aufgrund dieses Sachverhaltes wählten PONCE DE LEÓN et al. (2021) einen neuen methodischen Ansatz zur Beurteilung der Struktur des Broca-Gebietes. Nach diesen Forschern weist die topografische Beziehung zwischen einer Hirnfurche, dem Sulcus praecentralis, und einer Schädelnaht, der Sutura coronalis, auf die Struktur dieses wichtigen cerebralen Areals hin. Außerdem ziehen PONCE DE LEÓN et al. (2021) noch die endocraniale Form als Beurteilungskriterium für den Gehirnorganisationsgrad heran.

Im Folgenden werden zunächst Methodik und Ergebnisse der Studie von PONCE DE LEÓN et al. (2021) dargestellt und anschließend einer Kritik unterzogen.

6.1.1 Cranio-cerebrale Topografie und Hirnstruktur

Nach PONCE DE LEÓN et al. (2021) weist die topografische Beziehung zwischen dem unteren Anteil des Sulcus praecentralis und der Sutura coronalis auf die Größe des unteren präfrontalen Cortex und damit auch auf die Struktur des fronto-orbitalen Cortex mit der Broca-Kappe hin. Auf die Broca-Kappe bei Mensch und Schimpanse wurde in Abschnitt 3.1.1 näher eingegangen.

Beim Menschen ist der gesamte Sulcus praecentralis hinter der Sutura coronalis gelegen.

Dagegen kreuzt bei den Großaffen der Sulcus praecentralis die Sutura coronalis, so dass der obere Teil hinter und der untere Teil vor der Schädelnaht gelegen ist (Abb. 13).

PONCE DE LEÓN et al. (2021) unterscheiden bei ihren Endocastanalysen drei Zustände der topografischen Beziehung zwischen dem unteren Anteil des Sulcus praecentralis und der Sutura coronalis: (1) Der untere Anteil des Sulcus praecentralis liegt *vor* der Sutura coronalis. (2) Der untere Anteil des Sulcus praecentralis verläuft *hinter* der Sutura coronalis. (3) Der untere Anteil des Sulcus praecentralis *überdeckt* die Sutura coronalis.

Auf vielen Endocasts ist ein Eindruck des unteren Anteiles des Sulcus praecentralis nicht nachweisbar. PONCE DE LEÓN et al. (2021) schlossen in diesen Fällen auf der Basis der üblichen topografischen Beziehung zwischen dem Sulcus praecentralis, dem Sulcus frontalis superior, medius und inferior und der Sutura coronalis *indirekt* auf die Lokalisation des nicht dargestellten unteren Anteiles des Sulcus praecentralis.

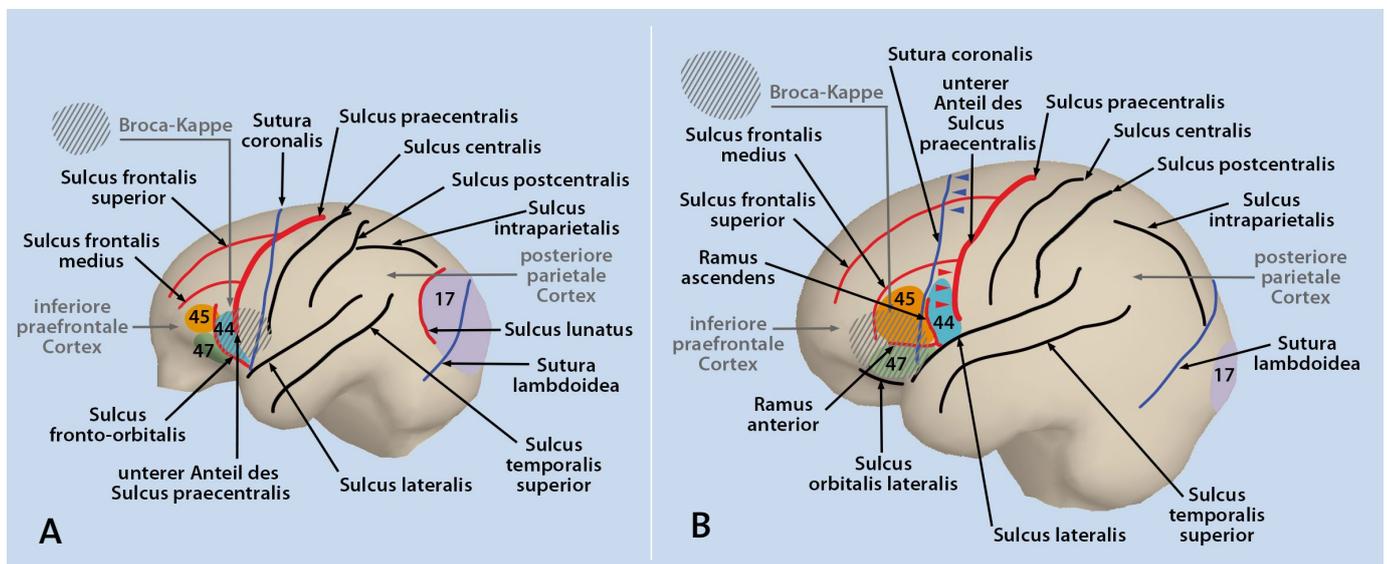
Nach PONCE DE LEÓN et al. (2021) erreichen bei Großaffe und Mensch die frontalen Hirnfurchen typischerweise den Sulcus praecentralis, überschreiten diesen aber nie. Infolgedessen bestimmt die hintere Grenze der frontalen Hirnfurchen die vorderste Lokalisation des Sulcus praecentralis. Die frontalen Hirnfurchen können somit auf die Lokalisation des unteren Teiles des Sulcus praecentralis hinweisen.

Wenn Eindrücke der frontalen Hirnfurchen die Sutura coronalis berühren oder überqueren, dann kann auf eine Lokalisation des nicht als Eindruck identifizierbaren unteren Anteiles des Sulcus praecentralis hinter der Sutura coronalis und damit auf eine fortschrittliche („derived“)

Abb. 13 Die topografische Beziehung zwischen Strukturen des Schädels und des Gehirns von Großaffe und Mensch. (Nach PONCE DE LEÓN et al. 2021)

(A) Bei den Großaffen kreuzt der Sulcus praecentralis die Sutura coronalis, so dass der untere Anteil des Sulcus vor der Sutura coronalis verläuft. Der Sulcus lunatus begrenzt den primären visuellen Cortex (BA 17) von ventral.

(B) Beim Menschen ist der inferiore präfrontale Cortex deutlich größer als bei den Großaffen. Der Sulcus praecentralis ist gegenüber den Großaffen auch mit seinem unteren Anteil hinter der Sutura coronalis gelegen und verläuft mit seiner ganzen Länge deutlich weiter dorsal der Sutura coronalis als bei den Großaffen. Beim Menschen ist der hintere parietale Cortex größer als bei den Großaffen.



menschenähnliche Organisation der fronto-orbitalen Hirnregion geschlossen werden.

Wenn Eindrücke der frontalen Hirnfurchen vor dem Erreichen der Sutura coronalis verblasen, dann weist diese Situation nach PONCE DE LEÓN et al. (2021) wahrscheinlich auf einen Verlauf des unteren Anteiles des Sulcus praecentralis in Deckung mit der Sutura coronalis hin. Diese Verhältnisse sprechen für eine intermediäre Morphologie der fronto-orbitalen Hirnregion. PONCE DE LEÓN et al. (2021) schließen auch in diesen Fällen auf eine fortschrittliche („derived“) Organisation der fronto-orbitalen Hirnregion, denn dieser Zustand ist von dem der Großaffen verschieden und ein Stück weit den menschlichen Verhältnissen angenähert.

Eine großaffenähnliche Lokalisation des unteren Anteils des Sulcus praecentralis vor der Sutura coronalis auf den Endocasts konnte in allen Fällen direkt bestimmt werden.

6.1.2 Endocraniale Form und Hirnstruktur

PONCE DE LEÓN et al. (2021) schließen nicht nur von den cranio-cerebralen topografischen Verhältnissen im Frontalbereich, sondern auch von der Expansion lokaler Hirnregionen detektiert in Form von Oberflächenwölbungen und lokalen Oberflächenvergrößerungen auf den Hirnorganisationsgrad. Die Forscher kommen zu dem Ergebnis, dass eine fortschrittliche Frontallappenorganisation mit spezifischen Veränderungen der endocranialen Form einher geht. Mit der Verlagerung des unteren Anteiles des Sulcus praecentralis nach hinten ist nicht nur eine Expansion des inferioren praefrontalen Cortex, sondern auch des hinteren parietalen Cortex und des occipitalen Cortex verbunden. Die Form und Größe des Temporallappens durchlief in der angenommenen evolutionären Entwicklung vom pongiden zum menschlichen Gehirn – anders als von Forschern früher diskutiert – nach PONCE DE LEÓN et al. (2021) keine relevante Veränderung.

6.1.3 Irritierende Ergebnisse für *Homo erectus*

PONCE DE LEÓN et al. (2021) kommen zu dem Ergebnis, dass die auf 1,77 Mill. Jahre datierten ältesten fünf *Homo erectus*-Funde von Dmanisi einen großaffenähnlichen Frontallappen besaßen. Zahlreiche *Homo erectus*-Funde mit einem

Nach einer Studie von PONCE DE LEÓN et al. (2021) hat es innerhalb einer Menschenart Individuen mit phylogenetisch unterschiedlicher Hirnorganisation gegeben.

Alter von 108–117 Tsd. bis 1,55 Mill. Isotopenjahren weisen dagegen eine menschliche Frontallappenmorphologie auf. Bei einigen *Homo erectus*-Funden zeigt sich aber auch eine intermediäre Morphologie des Frontallappens. Zu diesen gehören Bukuran, Sangiran 17, Solo 4 und Ngawi. Die Funde weisen ein Alter von 108–117 Tsd bis < 1,49 Mill. Isotopenjahre auf, wobei Ngawi nicht sicher datiert ist.

Nach PONCE DE LEÓN et al. (2021) zeigen die drei untersuchten *Homo ergaster*-Funde, für die ein Alter von 1,65 bis 1,60–1,50 Mill. Isotopenjahre angegeben wird, wie die Individuen von *Homo erectus* keinen einheitlichen Organisationsgrad des Frontallappens. Bei KNM-ER 3733 und KNM-WT 15000 ist der Frontallappen großaffenähnlich strukturiert. Dagegen weist KNM-ER 3883 eine intermediäre Frontallappenmorphologie auf.

Bei der endocranialen Form unterscheiden PONCE DE LEÓN et al. (2021) nur die beiden Organisationsstufen primitiv und fortschrittlich ohne Berücksichtigung eines intermediären Zustandes wie bei der Beurteilung der Frontallappenmorphologie.

Eine primitive Organisation zeigen KNM-ER 3733 (*H. ergaster*), KNM-WT 15000 (*H. ergaster*) und die *Homo erectus*-Funde von Dmanisi D2280, 2700, 3444 und D4500. Eine fortschrittliche Organisation weisen dagegen die *Homo erectus*-Funde Solo 1, 5, 6, 9, 10, 11, Zhoukoudian XII, Sambungmacan 3, 4, Sangiran 17, Bukuran und KNM-ER 3883 (*H. ergaster*) auf, wobei der Frontallappen der drei letzten Funde – wie schon erwähnt – intermediär zwischen Großaffe und Mensch strukturiert ist.

Die Ergebnisse der Studie von PONCE DE LEÓN et al. (2021) irritieren, denn danach hätte es echte Menschen mit einer verschiedenen Höhe der Hirnorganisation gegeben; darüber hinaus träfe dies mit *Homo erectus* und *Homo ergaster* sogar auf einzelne Arten zu. Einige dieser Individuen mit unterschiedlicher Hirnstruktur haben sogar in einem ähnlichen Zeithorizont gelebt, z. B. *Homo erectus* von Dmanisi (1,77 Mill. Isotopenjahre) mit pongider, *Homo erectus* Bukaran (<1,49 Mill. Isotopenjahre) mit intermediärer und *Homo erectus* KNM-ER 42700 (1,55 Mill.

wie sie *Homo erectus* aus Asien zeigt, fehlt. Andere Forscher anerkennen diese Unterschiede, sehen aber in *Homo ergaster* nur eine regionale Variante einer Art *Homo erectus* (WOOD 2011).

¹³ Bernard WOOD stellte 1994 Fossilmaterial aus Ostafrika zu *Homo ergaster*. Diese Fossilien werden allgemein als „primitiver“ eingeschätzt, weil ihnen die stärkere Ausprägung von einigen „fortschrittlichen“ Merkmalen (z. B. dicke Tabula interna und externa, sagittaler Kiel),

Isotopenjahre) mit menschlicher Stirnlappenmorphologie. Und bei *Homo ergaster*¹³ existierten nach PONCE DE LEÓN et al. (2021) zwei Individuen mit unterschiedlicher Hirnstruktur, die fast gleichzeitig gelebt haben: KNM-ER 3733 (1,65 Mill. Isotopenjahre) mit pongider und KNM-ER 3883 (1,65–1,50 Mill. Isotopenjahre) mit intermediärer Stirnlappenmorphologie.

Die Ergebnisse der Studie von PONCE DE LEÓN et al. (2021) sind aus mehreren Gründen unplausibel. Darauf kommen wir im Folgenden zu sprechen.

6.1.4 Kritische Bewertung

Pongide Hirnstruktur bei menschlichem Bauplan?

Alle Menschen einschließlich *Homo erectus* und *Homo ergaster* besitzen einen menschenähnlichen Bauplan des Körperstamm- und Extremitätenskeletts. Dieser Bauplan ist deutlich verschieden vom Körperstamm- und Extremitätenskelett nichtmenschlicher Homininen wie *Australopithecus afarensis*, *Australopithecus sediba* und *Australopithecus („Homo“) habilis*, das weder dem der Menschenaffen noch des Menschen gleicht. Das einmalige postcraniale Skelett der Australopithecinen weist aber in unterschiedlich starker Ausprägung zahlreiche großaffenähnliche Merkmale auf (WALKER & LEAKEY 1993, BRAMBLE & LIEBERMAN 2004, COLLARD & WOOD 2015, BRANDT 1995, 2017a,c,d,e).

Nach den Ergebnissen bisheriger Endocastanalysen einschließlich der neuesten Studie von PONCE DE LEÓN et al. (2021) gibt es keinen Hinweis auf eine Gehirnstruktur bei nichtmenschlichen Homininen, die über das Niveau von Großaffen hinausgeht.

Die Ergebnisse von PONCE DE LEÓN et al. (2021) widersprechen unserem biologischen Wissen. Es gibt keine empirische Evidenz dafür, dass Individuen mit einem gleichen Bauplan des Körperstamm- und Extremitätenskeletts und noch dazu von ein und derselben Art ein grundsätzlich unterschiedliches Niveau der Gehirnorganisation von großaffenähnlich bis menschlich besessen haben könnten. Die Ergebnisse von PONCE DE LEÓN et al. (2021) erscheinen auch sehr unplausibel in Anbetracht der Tatsache, dass einige Individuen von *Homo erectus* eine pongidenähnliche Hirnstruktur gemeinsam mit *Australopithecus* hatten, der aber ein menschenunähnliches Körperstamm- und Extremitätenskelett mit vielen pongiden Merkmalen besitzt.

¹⁴ Es bleibt auch abzuwarten, ob die von PONCE DE LEÓN et al. (2021) postulierte verschiedene topografische Beziehung zwischen dem unteren Anteil des Sulcus

Die Ergebnisse der Endocastanalysen von PONCE DE LEÓN et al. (2021) sind aber nicht nur angesichts dieser Widersprüche, sondern auch bei näherer Betrachtung der Studie selbst in Zweifel zu ziehen. Dabei gibt es zwei Hauptkritikpunkte. Der eine betrifft den methodischen Ansatz und der andere die Plausibilität des Nachweises der Hirnfurchen auf den untersuchten Endocasts.

Methodischer Ansatz verfehlt

In der paläoneurologischen Forschung versuchte man bisher bestimmte Hirnfurchen im frontalen und occipitalen Bereich auf homininen Endocasts zu identifizieren, die bei Großaffe und Mensch verschieden sind. Diese Herangehensweise hatte eine grundsätzliche Berechtigung, da insbesondere im Frontallappen bei Großaffe und Mensch unterschiedliche Hirnfurchen vorliegen, die in Beziehung zu funktionell bedeutsamen zytoarchitektonischen Arealen stehen, die bei Großaffe und Mensch verschieden sind. Allerdings stellte sich im Verlaufe der Forschung eine unerwartet große Variabilität der frontalen Hirnfurchen bei den Großaffen heraus, die eine sichere Unterscheidung zwischen pongiden und menschlichen Hirnfurchen auf Endocasts fossiler Homininen in Frage stellt.

Deshalb entschlossen sich PONCE DE LEÓN et al. (2021) zu einem „einfacheren“ methodischen Ansatz, indem sie von der topografischen Beziehung einer Hirnfurche zu einer Schädelnaht auf die Größe des inferioren praefrontalen Cortex und von dieser auf die frontale Hirnstruktur schlossen. Außerdem schlossen PONCE DE LEÓN et al. (2021) auf der Grundlage endocranialer Formunterschiede auf Vergrößerungen lokaler Hirnregionen und von diesen auf den Grad der Gehirnorganisation dieser Hirnareale.

PONCE DE LEÓN et al. (2021) setzen mit ihrer Methodik voraus, dass von der relativen Größe eines Hirnareals unmittelbar auf seine Struktur geschlossen werden kann.¹⁴ Für diesen Schluss gibt es aber keine empirische Evidenz. Die Forscher hätten in umfangreichen Studien an rezenten Formen solche Zusammenhänge nachweisen müssen.

Schlüsse auf evolutionäre Hirnumbauten allein aus Vergrößerungen von Hirnlappenanteilen ohne Hinweise auf eine Änderung des Hirnfurchenmusters, von der allein mit einer gewissen Plausibilität eine Änderung der Zy-

praecentralis und der Sutura coronalis bei Großaffen und Menschen ausnahmslos gilt.

Entgegen PONCE DE LEÓN et al. (2021) kann von Größenunterschieden nicht auf Strukturunterschiede von Hirnrealen geschlossen werden.

toarchitektur abgeleitet werden kann, sind rein spekulativer Natur.

Der Ansatz bei PONCE DE LEÓN et al. (2021) ist ein Schritt zurück in der paläoneurologischen Forschung, die diese Herangehensweise bei der Beurteilung des Temporallappens wieder verlassen hat.

Probleme der Hirnfurchenidentifikation auf Endocasts

Latexschädelinnenausgüsse versus virtuelle Endocasts

Aus der langjährigen paläoneurologischen Forschung ist bekannt, dass Hirnfurchen fossiler Homininen und rezenter Hominoiden auf künstlichen Endocasts nur selten abgebildet sind. Als Ursache der schlechten Reproduktion der Hirnoberfläche von Pongiden- und Menschenendocasts werden die relativ dicken Hirnhäute vermutet, die sich zwischen dem Gehirn und den Schädelknochen befinden und Abdrücke der Hirnfurchen in die Tabula interna der Kalotte verhindern¹⁵ (HOLLOWAY et al. 2004b). Diese ungünstige Gegebenheit für die Hirnfurchenreproduktion auf Endocasts ist aber nicht unbedingt auf andere Primaten übertragbar (kurze Übersicht BRANDT 2000).

In dem vierbändigen Werk *The human fossil record* ist der dritte Band von HOLLOWAY, BROADFIELD & YAN (2004) den Endocasts fossiler Homininen gewidmet. Die Schädelinnenabdrücke sind ausschließlich physisch hergestellt. HOLLOWAY et al. (2004b) stellen in der Einleitung ihres Werkes fest, dass nur gelegentlich Hirnfurchen auf Endocasts nachweisbar sind.

Jedoch wurden in neueren Untersuchungen auf der Basis virtuell hergestellter Homininenendocasts eine Menge Hirnfurchen identifiziert (HOLLOWAY et al. 2017, GUNZ et al. 2020, PONCE DE LEÓN et al. 2021).

Die Unterschiede in der Häufigkeit identifizierter Hirnfurchen bei virtuell und physisch hergestellten Endocasts des gleichen Schädels zeigen eindrucksvoll Untersuchungsergebnisse

von PONCE DE LEÓN et al. (2021) im Vergleich mit früheren Untersuchungen von HOLLOWAY et al. (2004b). Im Folgenden seien dazu eine Reihe von Beispielen angeführt.

Die Ergebnisse von PONCE DE LEÓN et al. (2021) und HOLLOWAY et al. (2004b) stimmen nur im Fall von KNM-ER 1470, der *Kenyanthropus* („Homo“) *rudolfensis* zugeordnet werden kann, überein. Beide Forschergruppen können auf ihrem Endocast keine einzige Hirnfurche identifizieren. Bei allen anderen untersuchten Homininen weichen die Ergebnisse erheblich voneinander ab.

HOLLOWAY et al. (2004b) identifizieren bei KNM-ER 1805 auf der linken Seite den vorderen Teil des Sulcus temporalis inferior und bei KNM-ER 1813 auf der rechten Seite den vorderen Teil des Sulcus lateralis. Beide Funde werden *Australopithecus* („Homo“) *habilis* zugeordnet. PONCE DE LEÓN et al. (2021) identifizieren dagegen bei KNM-ER 1805 auf beiden Seiten den Sulcus praecentralis und Sulcus fronto-orbitalis sowie auf der rechten Seite den Sulcus frontalis inferior. KNM-ER 1813 zeigt auf beiden Seiten den Sulcus praecentralis und Sulcus centralis sowie auf der rechten Seite den Sulcus frontalis inferior.

Auf dem Endocast des *Homo erectus*-Schädels UA-31 (Buia) können BRUNER et al. (2016) keine Sulci erkennen. PONCE DE LEÓN et al. (2021) identifizieren bei diesem Fund dagegen auf der linken Seite den Sulcus frontalis medius und Sulcus frontalis inferior.

HOLLOWAY et al. (2004b) können auch auf zahlreichen weiteren Endocasts von *Homo erectus* keine einzige Hirnfurche nachweisen. Dazu gehören die auch von PONCE DE LEÓN et al. (2021) untersuchten Funde Sambungmacan 3, Solo 5, 6 und 10. Dagegen erkennen PONCE DE LEÓN et al. (2021) auf diesen *Homo erectus*-Endocasts Hirnfurchen. Sambungmacan 3 zeigt auf der rechten und linken Seite den Sulcus frontalis inferior und Sulcus praecentralis. Solo 5 reproduziert auf beiden Seiten den Sulcus frontalis inferior, auf der rechten Seite den Sulcus intraparietalis und auf der linken Seite den Sulcus frontalis medius. Solo 6 zeigt auf der linken Seite ähnliche topografische Beziehungen von Hirnfurchen wie Solo 5. Solo 10 weist verschiedene kleine Hirnfurchen im Frontallappen auf, die für die Beurteilung der topografischen Beziehung des unteren Anteils des Sulcus praecentralis zur Sutura coronalis relevant sind.

¹⁵ Im Gegensatz zu den meisten künstlich hergestellten Schädelinnenausgüssen von Hominoiden reproduzieren die natürlichen Endocranialausgüsse der südafrikanischen *Australopithecinen* bekanntermaßen eine Menge Einzelheiten der äußeren Gehirnmorphologie. Diese Details auf den natürlichen Endocasts haben sich

wahrscheinlich nicht durch Ausfüllung völlig leerer Schädel mit natürlichem Sediment gebildet. Sie sind eher das Ergebnis des Ersatzes des Hirngewebes und der weichen Hirnhaut (Pia mater, Arachnoidea) vor dem Zerfall der harten Hirnhaut (Dura mater) durch einen feinen kalkimprimierten Staub (FALK 1980).

Die Beurteilung von Sangiran 17 ist am meisten diskrepant. Während HOLLOWAY et al. (2004) lediglich rechts einen möglichen Sulcus lunatus erkennen, identifizieren PONCE DE LEÓN et al. (2021) zwar keinen Sulcus lunatus, dafür aber zahlreiche andere Hirnfurchen: auf der rechten Seite den Sulcus frontalis inferior und Sulcus intraparietalis sowie auf der linken Seite den Sulcus frontalis inferior, Sulcus frontalis medius, Sulcus frontalis superior, Sulcus praecentralis, Sulcus postcentralis und Sulcus lateralis.

Wie können diese unterschiedlichen Forschungsergebnisse erklärt werden? Schädelinnenausgüsse werden erst seit wenigen Jahren virtuell mit Hilfe computertomografischer Verfahren produziert. Vorher wurden Endocasts ausschließlich physisch hergestellt. Dabei wurde der Schädelinnenraum zum Beispiel mit einer dünnen Schicht aus viskosem Latex ausgegossen. Die Latexschicht wurde dann getrocknet und gehärtet. Anschließend wurde die Latexhülle aus dem Schädel extrahiert und durch Ausfüllung mit Gips stabilisiert (kurze Übersicht BRANDT 2000).

Die erhebliche Diskrepanz zwischen virtuellen und natürlichen Endocasts bei der Identifikation von Hirnfurchen muss abgeklärt werden.

Hirnfurchen können auf künstlichen Endocasts nur sichtbar sein, wenn sie sich zu Lebzeiten in die Tabula interna der Schädelkalotte eingedrückt haben. Warum sollen eindeutige Tabula interna-Eindrücke häufig auf virtuell hergestellten Endocasts, aber nur selten auf qualitativ hochwertigen Latexausgüssen des Schädelinneren nachweisbar sein? In den Untersuchungen über Endocasts fossiler Homininen, die virtuell erzeugt wurden, gehen die Autoren auf diese Unterschiede nicht ein. An dieser Stelle muss ganz allgemein ein Zweifel an der Richtigkeit der Identifikation so zahlreicher Hirnfurchen auf virtuellen Endocasts geäußert werden.

Die erhebliche Diskrepanz zwischen den alten und den neuen Studien in der Häufigkeit der Identifikation von Hirnfurchen muss in zukünftigen Studien anhand von virtuell und physisch hergestellten Endocasts homininer Schädeln möglichst im Blindverfahren weiter abgeklärt werden.

Abgesehen von den allgemein diskrepanten Befunden bei der Identifikation von Hirnfurchen zwischen virtuell und physisch hergestellten Endocasts führt eine Betrachtung des Erhaltungszustandes einiger Schädel zu berechtigten Zweifeln an den Untersuchungsergebnissen

von PONCE DE LEÓN et al. (2021). Darauf wird im Folgenden näher eingegangen.

Hirnfurchen auf virtuellen Endocasts bei Knochenschäden?

Nach PONCE DE LEÓN et al. (2021) zeigt der Schädel KNM-ER 3733 (*H. ergaster*) eine ausgedehnte Fragmentation und lokale postmortale Distorsion. Teile der vorderen Schädelgrube sind noch mit Matrix gefüllt. Verschiedene endocraniale Eindrücke sind mit Brüchen verbunden. Bei diesen endocranialen Eindrücken könne deshalb nicht sicher zwischen Gehirnstrukturen und postmortalen Schäden unterschieden werden. Trotzdem meinen PONCE DE LEÓN et al. (2021) auf beiden Seiten den unteren Anteil des Sulcus praecentralis und Sulcus fronto-orbitalis und auf der linken Seite den Sulcus frontalis medius erkennen zu können. HOLLOWAY et al. (2004b) können dagegen bei KNM-ER 3733 aufgrund schwerer Erosion der Tabula interna keine Hirnfurchen identifizieren.

Der Schädel KNM-ER 3883 (*Homo ergaster*) zeigt nach PONCE DE LEÓN et al. (2021) postmortale Schäden, so dass endocraniale Eindrücke nur zum Teil Hirnfurchen repräsentieren, während insbesondere auf der linken Seite endocraniale Eindrücke durch Fragmentverlagerung und Einkerbung hervorgerufen werden. Trotzdem erkennen PONCE DE LEÓN et al. (2021) auch bei KNM-ER 3883 einige wichtige Hirnfurchen: auf beiden Seiten den Sulcus frontalis inferior und zusätzlich auf der rechten Seite den Sulcus frontalis medius und Sulcus praecentralis. HOLLOWAY et al. (2004b) können dagegen bei diesem Fund wegen der beschädigten Tabula interna keine Hirnfurchen auf dem Endocast identifizieren.

KNM-WT 15000 (*Homo ergaster*) wurde nach PONCE DE LEÓN et al. (2021) aus verschiedenen Fragmenten rekonstruiert. Teilweise Nichtübereinstimmungen zwischen den Fragmenten ist wahrscheinlich auf lokale postmortale Distorsion zurückzuführen. Die Autoren können trotzdem auf der linken Seite den unteren Anteil des Sulcus praecentralis, den Sulcus centralis und den Sulcus fronto-orbitalis ausmachen. Auch nach BEGUN & WALKER (1993) reproduzieren sich auf dem Endocast von KNM-WT 15000 einige Hirnfurchen. Auf der linken Seite kann eine Impression dem Sulcus centralis oder Sulcus praecentralis entsprechen. Eine weitere Impression könnte der Sulcus praecentralis oder der vertikalen Ast des Sulcus arcuatus hinterlassen haben. Auf der rechten Seite identifizieren BEGUN & WALKER (1993) mehrere Sulci, ohne sie näher zu bezeichnen. HOLLOWAY et al. (2004b) können dagegen bei KNM-WT 15000 keine einzige Hirnfurche bestimmen.

Die Identifikation insbesondere von mehreren Hirnfurchen auf Endocasts von Schädeln mit erheblicher Fragmentierung, postmortaler Distorsion und beschädigter Tabula interna muss angezweifelt werden.

PONCE DE LEÓN et al. (2021) haben auf den Endocasts der *Homo erectus*-Schädel von Dmanisi auffällig viele Hirnfurchen identifiziert. So zeigt D2282 auf beiden Seiten den Sulcus praecentralis, Sulcus centralis, Sulcus postcentralis und Sulcus lateralis, zusätzlich auf der rechten Seite den Sulcus frontalis medius und auf der linken Seite den Sulcus fronto-orbitalis, Sulcus frontalis inferior, inferioren Anteil des Sulcus praecentralis, Sulcus temporalis superior und fraglich Sulcus lunatus. Nach PONCE DE LEÓN et al. (2021) ist D2282 fragmentiert und zeigt eine substantielle postmortale Distorsion, welche eine digitale Rückverformung und Rekonstruktion erforderlich machte.

Die Reproduktion von Hirnfurchen, insbesondere in größerer Zahl, durch PONCE DE LEÓN et al. (2021) auf Endocasts von Schädeln mit erheblicher Fragmentierung, postmortaler Distorsion und insbesondere beschädigter Tabula interna ist wenig wahrscheinlich bis unmöglich.

6.2 Olduvai Hominid 12

FALK (1986) beschrieb den endocranialen Ausguss einer Teilkalotte aus Olduvai mit wenigen, aber bedeutungsvollen Hirnfurchen. Der Fund OH 12 wird *Homo erectus* zugeordnet.

Auf der rechten occipitalen Seite des Endocasts sind der Sulcus calcarinus lateralis und der Sulcus lunatus zu erkennen. Der Sulcus lunatus ist dorsal der Sutura lambdoidea lokalisiert und nimmt damit eine menschliche Position ein (Abb. 14).

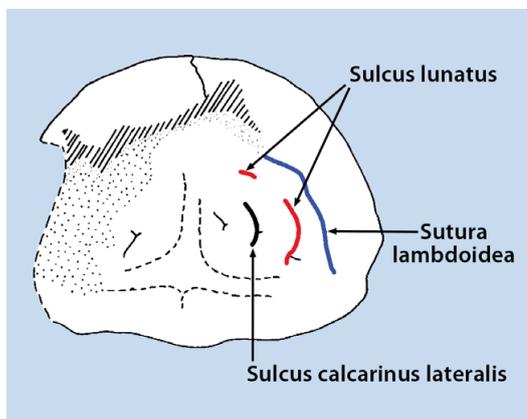


Abb. 14 Der künstliche Schädelinnenausguss von OH 12. Der Sulcus lunatus ist dorsal der Sutura lambdoidea lokalisiert und nimmt damit eine menschliche Lage ein. (Nach FALK 1986)

HOLLOWAY et al. (2004b) erkennen auf dem Endocast von OH 12 rechts einen Sulcus, von dem nicht klar ist, ob es sich um den Sulcus lunatus oder den Sulcus occipitalis inferior handelt. Die Forscher bevorzugen aber die Deutung der Furche als Sulcus lunatus wegen des deutlich konkaven seitlichen Teils. Der seitliche und untere Teil des Sulcus ist nach HOLLOWAY et al. (2004b) sehr ähnlich dem auf dem Endocast des *Australopithecus africanus*-Schädels Stw 505.

6.3 Fazit

PONCE DE LEÓN et al. (2021) schließen von der topografischen Beziehung des unteren Anteils des Sulcus praecentralis zur Sutura coronalis und der endocranialen Form auf den Grad der Hirnorganisation bei fossilen Homininen. Danach hätten Menschen mit einem menschenähnlichen Bauplan des Körperstamm- und Extremitätenskeletts ein unterschiedliches Niveau der Hirnorganisation von großaffenähnlich bis menschenähnlich besessen. Diese Ergebnisse widersprechen unserem biologischen Wissen.

Es gibt keine empirische Evidenz dafür, dass Individuen mit einem gleichen Bauplan des Körperstamm- und Extremitätenskeletts und noch dazu von ein und derselben Art ein grundsätzlich unterschiedliches Niveau der Gehirnanorganisation besessen haben könnten.

Ähnlich unplausibel ist das Ergebnis von PONCE DE LEÓN et al. (2021), nach dem einige Individuen von *Homo erectus* und *Homo ergaster* mit einem menschlichen Körperstamm- und Extremitätenskelett eine pongidenähnliche Hirnstruktur gemeinsam mit *Australopithecus* besaßen, wobei *Australopithecus* aber ein menschenunähnliches Körperstamm- und Extremitätenskelett hatte.

Nicht nur diese biologischen Unwahrscheinlichkeiten, sondern auch der methodische Ansatz und die Plausibilität des Nachweises der Hirnfurchen auf den untersuchten Endocasts nähren Zweifel an den Studienergebnissen von PONCE DE LEÓN et al. (2021).

PONCE DE LEÓN et al. (2021) setzen voraus, dass von der relativen Größe eines Hirnareals unmittelbar auf seine Struktur geschlossen werden kann. Für diesen Schluss gibt es aber keine empirische Evidenz.

Auf virtuellen Endocasts fossiler Homininen, die mit computertomografischen Verfahren hergestellt wurden, haben PONCE DE LEÓN et al. (2021) und andere Forscher zahlreiche Hirnfurchen identifizieren können. Dies steht im Widerspruch zu langjährigen Forschungsergebnissen, nach denen sich auf physisch hergestellten Endocasts fossiler Homininen und rezenter

Hominoiden nur selten Hirnfurchen abbilden. Diese Befunddiskrepanz muss durch zukünftige Forschung abgeklärt werden. Unabhängig davon müssen die insbesondere in größerer Zahl von PONCE DE LEON et al. (2021) identifizierten Hirnfurchen auf Endocasts von Schädeln mit erheblicher Fragmentierung, postmortaler Distorsion und insbesondere beschädigter Tabula interna stark bezweifelt werden.

FALK (1986) und HOLLOWAY et al. (2004b) identifizieren beim *Homo erectus*-Teilschädel OH 12 einen menschlich lokalisierten Sulcus lunatus.

Es gibt keine überzeugenden Hinweise auf eine nichtmenschliche Hirnstruktur bei den Frühmenschen.

7. 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.

Es gibt keine fundierten Hinweise auf die Existenz von Homininen mit einer Gehirnstruktur intermediär zwischen Großaffe und Mensch.

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/ergaster* 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 Schädelknochens schlecht erhalten. Eine sichere Reproduktion von Gehirnoberflächendetails auf Endocasts ist damit nicht gegeben.

Nach neuen Erkenntnissen stellen die große Variabilität der frontalen Hirnfurchen der Großaffen und mögliche Überlagerungen mit Schädel- und Gefäßstrukturen eine sichere Identifikation von pongiden und menschlichen Hirnfurchen auf Endocasts fossiler Homininen in Frage. Deshalb wurde in einer neuen Studie der Versuch unternommen, von der topografischen Beziehung einer Hirnfurche zu einer Schädelnaht und von Formunterschieden der Endocasts auf den Grad der Gehirnorganisation zu schließen. Im Ergebnis hätte es *Homo erectus*-Individuen mit großaffenähnlicher, intermediärer und menschlicher Hirnstruktur gegeben. Gewichtige Kritikpunkte am methodischen Ansatz und der Identifikation der

Hirnfurchen auf den untersuchten Endocasts sowie die resultierenden befremdlichen biologischen Konsequenzen machen das Ergebnis unglaublich. Der echte Mensch *Homo erectus/ergaster* hat nach all unserem Wissen mit großer Wahrscheinlichkeit eine menschliche Hirnstruktur besessen.

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 diese frühen Homininen 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 sowie Johannes WEISS für die Erstellung des Layouts und der Bearbeitung der Abbildungen.

8. 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.
- BEGUN A & WALKER A (1993) The endocast. In: Walker A & Leakey RE (eds) *The Nariokotome Homo erectus skeleton*. Cambridge, 326-358.
- 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.
- BRAMBLE DM & LIEBERMAN DE (2004) Endurance running and the evolution of *Homo*. *Nature* 432, 345-352.
- BRANDT M (1995) Der Ursprung des aufrechten Ganges. Zur Fortbewegung der plio-pleistozänen Hominiden. Neuhausen-Stuttgart.
- 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, 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, 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, 81-90.
- BRANDT M (2017d) Frühmensch ein „Missing link“? Die Schulter von *Homo erectus*. In: Brandt M: Frühe Homininen. Eine Bestandsaufnahme anhand fossiler und archäologischer Zeugnisse. Stud. Integr. Spec. Paper 1, 93-103.
- BRANDT M (2017e) Frühmensch *Homo erectus* konnte doch sprechen. In: Brandt M: Frühe Homininen. Eine Bestandsaufnahme anhand fossiler und archäologischer Zeugnisse. Stud. Integr. Spec. Paper 1, 105-108.
- BROOM R & SCHEPERS GWH (1946) The South African fossil ape-men: The australopithecinae. Pretoria.
- BRUNER E, BONDIOLI L et al. (2016) The Endocast of the one-million-year-old human cranium from Buia (UA 31), Danakil Eritrea. *Am. J. Phys. Anthropol.* 160, 458-468.
- CARLSON KJ, STOUT D et al. (2011) The endocast of MH1, *Australopithecus sediba*. *Science* 333, 1402-1407.
- COLLARD M & WOOD B (2015) Defining the genus *Homo*. In: HENKE W & TATTERSALL I (eds) *Handbook of paleo-anthropology*. Berlin, Heidelberg, 2107-2144.
- 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 (1986) Endocranial casts and their significance for primate brain evolution. In: SWINDLER DR & ERWIN I (eds) *Comparative primate biology*. Vol. 1, New York, 477-490.
- 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, 255-272.
- 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.
- GUNZ P, NEUBAUER S et al. (2020) *Australopithecus afarensis* endocast suggest ape-like brain organization and prolonged brain growth. *Sci. Adv.* 6: eaaz4729.
- 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, 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 (2004a). Posterior lunate sulcus in *Australopithecus africanus*: Was Dart right? *C. R. Palevol* 3, 287-293.
- HOLLOWAY RL, BROADFIELD DC & YUAN MS (2004b) Brain Endocasts. In: Schwartz JH & Tattersall I (eds) *The human fossil record*. Vol. 3, Hoboken, New Jersey.
- 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 reorganization. *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.
- PONCE DE LEÓN MS, BIENVENU T et al. (2021) The primitive brain of early *Homo*. *Science* 372, 165-171.
- 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.
- WALKER A & LEAKEY RE (1993) (eds, 1993) *The Nariokotome Homo erectus skeleton*. Cambridge.
- WARREN JLA, PONCE DE LEÓN MS, HOPKINS WD & ZOLLIKOFER CPE (2019) Evidence for independent brain and neurocranial reorganization during hominin evolution. *PNAS* 116, 22115-22121.
- WOOD B (ed, 2011) *Wiley-Blackwell encyclopedia of human evolution*. Vol. 1.
- 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.