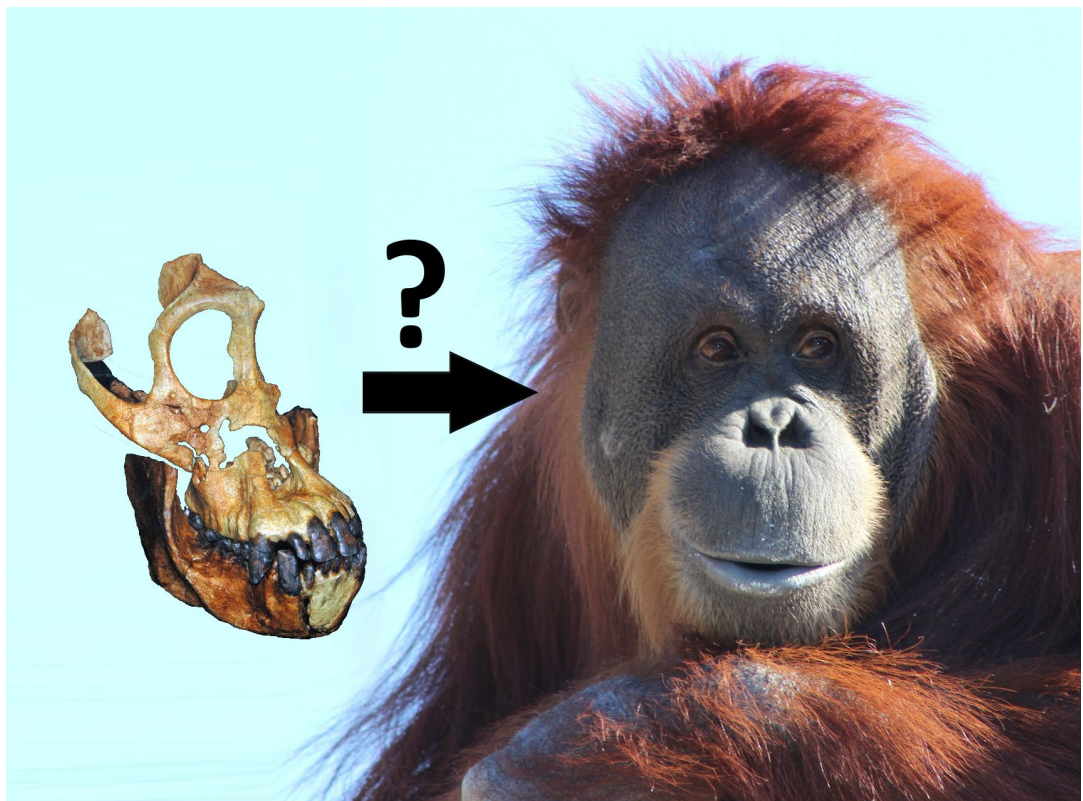


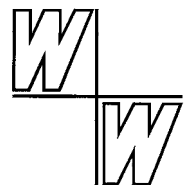
„Totales Chaos“

Unklare Abstammungsverhältnisse bei Menschenaffen und Menschen

Benjamin Scholl



November 2022



https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-22-2_menschenaffen.pdf

Bild: Die Rekonstruktion eines einigermaßen widerspruchsfreien evolutionären Stammbaums der Menschenaffen und des Menschen ist aufgrund vieler Unklarheiten eine bis heute nicht lösbare Aufgabe. Die Position des ausgestorbenen *Sivapithecus indicus*, hier als Schädel fund dargestellt, wurde sehr kontrovers diskutiert. Heute wird er mehrheitlich in die Verwandtschaft des Orang-Utans gestellt. (Eigene Darstellung nach: Wikimedia: James St., CC BY 2.0)

Inhalt

1. Einleitung: Die miozänen Menschenaffen in „Evolution. Ein kritisches Lehrbuch“	3
2. Unterschiedliche Ansätze der Paläoanthropologie	4
2.1 Zwei gegensätzliche Denkschulen der Paläoanthropologie	4
2.2 Sind Schimpansen näher mit Gorillas oder mit Menschen verwandt?	6
3. Die fossilen miozänen Menschenaffen	7
3.1 Die Einordnung der miozänen Menschenaffen	7
3.2 <i>Oreopithecus</i> mit völlig unklarer Einordnung	8
3.3 Die Sivapithecinen	11
3.4 Affen aus dem frühen und mittleren Miozän Afrikas	12
3.5 Die kontrovers diskutierten Dryopithecinen aus Europa	13
3.5.1 Die Dryopithecinen	13
3.5.2 Danuvius als Menschenvorfahr?	14
3.5.3 Homininenzähne aus dem Miozän in Deutschland?	15
3.5.4 <i>Ouranopithecus</i> und <i>Graecopithecus</i>	16
3.6 Die umstrittenen Kenyapithecinen aus Afrika	18
3.7 Spätmiozäne Affen aus Afrika	18
4. Die Deutung der fossilen Daten aus evolutionärer Sicht	19
4.1 Abstammungshypothesen über den Ursprung der Großen Menschenaffen	19
4.2 Die subjektiven Komponenten in der Stammbaumrekonstruktion	21
4.3 „Storytelling“: Wenn ausgedachte Evolutionsgeschichten die Datenlücken überspielen	23
5. Fazit	25
Glossar	27
6. Anmerkungen – Literatur	28
7. Anhang – Tabellen	34

„Totales Chaos“

Unklare Abstammungsverhältnisse bei Menschenaffen und Menschen

Neue Überblicksstudien über die mutmaßlichen fossilen Vorfahren der Menschenaffen und des Menschen erhärten die Zweifel an einer evolutionär gut belegten Evolutionsgeschichte von Menschenaffen und Menschen.

Benjamin Scholl (2022)

1. Einleitung: Die miozänen Menschenaffen in „Evolution. Ein kritisches Lehrbuch“

Zu den miozänen Menschenaffen wie *Sivapithecus* (Titel-Abb.) gehören fossilen Funde von Großaffen aus dem Miozän, das man auf 23 bis 5 MrJ (Millionen radiometrische Jahre) datiert. Häufig werden sie als Vorfahren der heutigen Menschenaffen (Gibbons, Orang-Utans, Gorillas, Schimpansen) und des Menschen diskutiert. Doch welche Standpunkte zu diesen fossilen Funden vertreten eigentlich die Autoren des evolutionskritischen Werkes „*Evolution. Ein kritisches Lehrbuch*“ aus Sicht einer biblischen Schöpfungslehre?

Im Jahr 2013 stellten HARTWIG-SCHERER und BRANDT im Grundlagenwerk *Evolution: Ein kritisches Lehrbuch* die evolutionäre Herkunft der Menschenaffen und des Menschen in der Forschungsgemeinschaft als äußerst umstrittenen und sich ständig wandelnden Wissenschaftszweig mit kaum gesicherten Erkenntnissen dar (ebd., 277, 279). Die spannende Frage etwa ein Jahrzehnt später lautet, ob dieser Stand der Forschung auch generell noch seine Gültigkeit behalten hat.

Sergio ALMÉCJA und Kollegen vom *American Museum of Natural History* haben es sich 2021 in einer neuen Studie in der Fachzeitschrift *Science* zur Aufgabe gesetzt, den aktuellen Forschungsstand zur Evolution von Menschen und Menschenaffen zusammenzustellen. Ihre Ergebnisse sowie weitere Studien zeigen, wie es – entgegen den gängigen Darstellungen in Schulbüchern und populären Medien – tatsächlich um den Forschungsstand der vermeintlichen menschenaffenartigen Vorfahren des Menschen bestellt ist.

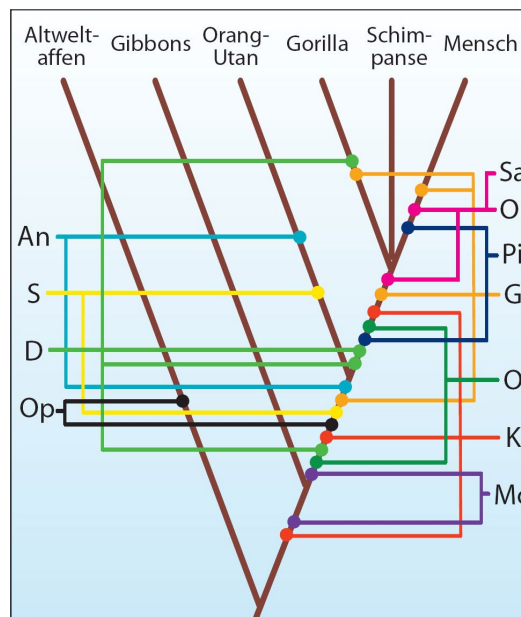
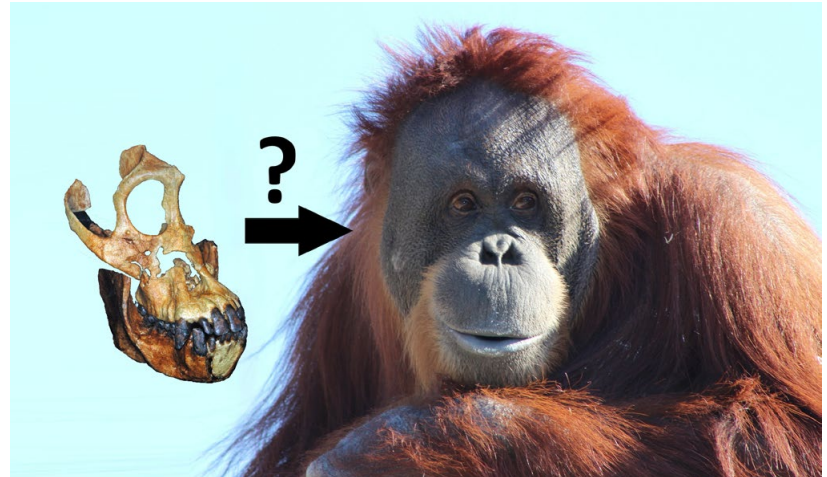


Abb. 2 Kontrovers diskutierte phylogenetische* Positionen der miozänen Menschenaffen im Stammbaum. Die Punkte zeigen an, welche phylogenetischen Positionen für die einzelnen Gattungen diskutiert werden (teilweise bis zu vier verschiedene Positionen). Abkürzungen: **An** Ankarapithecus, **D** Dryopithecus, **G** Graecopithecus („Ouranopithecus“); **K** Kenyapithecus, **Mo** Morotopithecus, **Pi** Pierolapithecus, **O** Otavipithecus, **Op** Oreopithecus, **Or** Orrorin, **S** Sivapitheciden, **Sa** Sahelanthropus. (HARTWIG-SCHERER & BRANDT 2013, 277, 280)

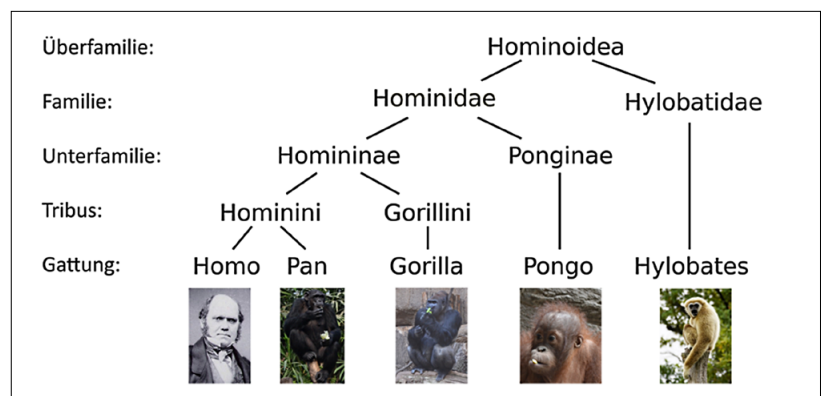


Abb. 1 Eine Darstellung der systematischen Beziehungen der heutigen Menschenaffenartigen (**Hominoidea**). Die **Hominidae** (Menschenaffen) werden auch als Große Menschenaffen in der Abgrenzung zu den verschiedenen Gattungen der **Hylobatidae**, d. h. den Gibbons bzw. Kleinen Menschenaffen, bezeichnet. Der Begriff **Hominini*** wird im englischsprachigen Raum zum Teil anders verwendet als im deutschen Sprachraum. Im vorliegenden Artikel wird er als die gemeinsame Gruppe von Mensch (**Homo**, hier Charles DARWIN) und Schimpanse (**Pan**) gebraucht. Sind explizit nur die Vorfahren des Menschen ohne die des Schimpansen gemeint, wird in dieser Arbeit der mehr informelle Begriff **Homininen*** verwendet.¹ (Eigene Darstellung nach: Wikimedia: Fred the Oyster, CC BY-SA 4.0)

kompakt

Eine Überblicksstudie von ALMÉCJA und Kollegen aus dem Jahr 2021 in der Wissenschaftszeitschrift *Science* fasst den Forschungsstand der evolutionären Einordnung der fossilen Menschenaffen zusammen.

Dabei zeigt sich, dass die Herkunft der Menschenaffen und des Menschen nach wie vor ungeklärt bleibt und durch neue Fossilfunde noch unübersichtlicher geworden ist. Über die Einordnung der miozänen Menschenaffen gibt es bisher keinen Konsens, weil viele kontroverse Sichtweisen und auch entgegengesetzte Denkschulen in der Paläoanthropologie existieren. Aber auch die bloße Datengrundlage erschwert die Deutungen: Es gibt oft nur sehr fragmentarische Fossilfunde mit evolutionär nicht widerspruchsfrei aufzulösenden Merkmalsmosaiken, die zur Annahme häufiger paralleler Evolutionsereignisse (Konvergenzen) zwingen. Des Weiteren erschweren empirisch unklare funktionsmorphologische* Zusammenhänge sowie das Fehlen lebender Analogien begründete Schlussfolgerungen über die Lebensweise ausgestor-

bener Großaffen und Menschen. Obwohl man die aktuellen Daten alternativ gut aus der Perspektive getrennt geschaffener Grundtypen* deuten kann, wird medial oft das Bild einer in sich stimmigen und wissenschaftlich anerkannten Evolutionsgeschichte von Menschenaffen und Menschen vermittelt. Nach den Autoren um ALMÉCJA (2021) stellt das „Erzählen“ hypothetischer „Geschichten“ im Rahmen der evolutionären Menschwerdung (anstelle des klaren Benennens unklarer Daten) ein Grundproblem in der Paläoanthropologie dar.

In Wirklichkeit besteht also gar kein wissenschaftlicher Konsens über die Reihenfolge der Merkmalsänderungen, die in einer postulierten Evolutionsgeschichte von fossilen Menschenaffen zu heutigen Menschenaffen und Menschen stattgefunden haben müssten. Ebenso besteht Unklarheit über die Ursachen der Veränderungen. Die Arbeit von ALMÉCJA et al. (2021) und andere neuere Studien zeigen deutlich: Bis heute besteht ein „totales Chaos“ bei der vermuteten evolutionären Entstehungsgeschichte von Menschenaffen und Menschen.

Mit einem Stern* versehene Begriffe werden im Glossar (Seite 27) erklärt.

2. Unterschiedliche Ansätze der Paläoanthropologie

2.1 Zwei gegensätzliche Denkschulen der Paläoanthropologie

Bereits Charles DARWIN schlug vor, dass der evolutive Übergang zur Zweibeinigkeit mit Änderungen bei anderen Merkmalen einherging: Die Hände wären frei geworden zur Herstellung von Werkzeugen sowie deren Benutzung. Daher wurden nun keine großen Eckzähne mehr benötigt, was schließlich zur Menschwerdung führte (ALMÉCJA et al. 2021). Allerdings sind die Reihenfolge und damit auch die Kausalzusammenhänge der jeweils postulierten Entwicklungsschritte bis heute heiß umstritten (vgl. HARTWIG-SCHERER 2011, SOM).

Es gibt in der Paläoanthropologie bis heute ganz verschiedene Erklärungsmodelle und Denksätze, wie die vorliegenden Fossilien im Rahmen einer Evolutionsgeschichte zu interpretieren sind. Auch über die Vorstellungen des letzten gemeinsamen Vorfahren (LCA = Last Common Ancestor) von Menschen und Schimpansen² konkurrieren zwei inkompatible Denkschulen miteinander (ALMÉCJA et al. 2021).

Die erste Sichtweise ist ein „**Top-down-Ansatz**“, weil man von den heute lebenden Afrikanischen Menschenaffen und vor allem den Schimpansen³ als „lebenden Fossilien“ ausgeht.

Daher will man ausgehend von deren heutigen Körperbauplänen den letzten gemeinsamen Vorfahren (LCA) in der Zurückschau rekonstruieren (ebd.). Das würde dann heißen, dass sich die Zweibeinigkeit des Menschen aus dem Knöchelgang schimpansenähnlicher Vorfahren entwickelt hätte. Allerdings ist der Top-Down-Ansatz doch ziemlich spekulativ, da man nicht sicher weiß, welche der heutigen Merkmale bei Schimpansen ursprünglich und welche modern (abgeleitet) sind. Außerdem könnte es auch bei Gorillas und Schimpansen parallele Entwicklungen gegeben haben. ALMÉCJA et al. (2021; vgl. auch WOOD & HARRISON 2011) stehen dem Top-Down-Ansatz daher kritisch gegenüber: „Die derzeitigen Erkenntnisse deuten darauf hin, dass die Homininen* in Afrika aus miozänen Affenvorfahren entstanden sind, die mit keiner anderen lebenden Art vergleichbar sind.“ Auch Peter ANDREWS (2020) meint: „Es ist jedoch ein Fehler, sich vorzustellen, dass der LCA einem Schimpansen ähnelte“. Wenn diese Aussagen wirklich stimmen, dann sollte man aus der Ähnlichkeit von Schimpansen und Menschen besser überhaupt keine gemeinsame Evolutionsgeschichte ableiten, weil man nie weiß, welche Gemeinsamkeiten eine gemeinsame Entwicklungsgeschichte widerspiegeln und welche nicht.

Wenn die Homininen aus Affenvorfahren entstanden sein sollen, die keiner heute lebenden Art gleichen, weckt dies Zweifel am DARWIN'schen Ähnlichkeitsargument.

Nach der zweiten Sichtweise, dem „Bottom-up-Ansatz“, versucht man weiter unten im vermuteten evolutionären Stammbaum – also auf der Ebene alter Fossilien –, den LCA zu rekonstruieren. Trotz ihrer Bevorzugung dieses Modells beklagen ALMÉCJA et al. (2021) die Schwierigkeiten des „äußerst unvollständigen“ sowie „fragmentarischen“ Fossilberichtes. Ein weiteres Problem dieses Ansatzes ist, dass immer weltanschauliche Vorannahmen einfließen, zu welcher Zeit und an welchem Ort sich welches Fossil hinsichtlich welcher konkreten Merkmale als Modell für den LCA eignen könnte. So stellt ANDREWS (2020) beim Bottom-up-Ansatz außerdem die Frage, ob man die früheren miozänen Menschenaffen oder späteren Homininen als Ausgangspunkt der LCA-Rekonstruktionen nehmen sollte. Die Interpretation basierend auf den Homininen (wie z.B. *Ardipithecus*) hat nach ANDREWS (2020) aber „keinen klaren Konsens über die Merkmale des LCAs ergeben“. Daher bevorzugt er die Analyse der 36 bekannten Arten der miozänen Menschenaffen als Modelle des LCAs. Dennoch konstatiert ANDREWS (2020): „Es gibt keine Beweise dafür, dass eine dieser 36 Spezies der Vorfahr der lebenden Affen oder Menschen war“.

„Es gibt keine Beweise dafür, dass eine dieser 36 Arten [von miozänen Affen] der Vorfahr der lebenden Affen oder Menschen war.“

Weitere Meinungsverschiedenheiten über die Fossilien resultieren ALMÉCJA et al. (2021) zufolge daraus, dass die Fossilien häufig „ein Mosaik aus primitiven und abgeleiteten Merkmalen darstellen, was wahrscheinlich an einer parallelen Evolution (d. h. Homoplasi) liegt.“ Mit Homoplasi* meinen die Autoren eine unabhängige Evolution, die zum falschen Eindruck von Homologie* führt, also sehr ähnliche Merkmale, die eine gemeinsame evolutionäre Abstammung nur vortäuschen.⁴ Dies bezeichnet man auch als Homoplasi-Problem der Evolutionsmodelle. Homoplasien bzw. Konvergenzen erschweren die Rekonstruktion einer postulierten Evolutionsgeschichte, weil sie dem eigentlichen Hauptargument der DARWIN'schen Evolutionstheorie – dass Ähnlichkeit für gemeinsame Abstammung spricht – diametral entgegenlaufen. Sie treten aber nicht nur in evolutionären Rekonstruktionen der Geschichte des Menschen, sondern generell sehr häufig in Stammbaumrekonstruktionen auf (vgl. JUNKER 2014; 2016; SCHOLL 2022c).

Bei WOOD & HARRISON (2011) zeigt sich das Ringen mit diesen beiden Ansätzen deutlich. Einerseits halten sie den LCA für mehr schimpansenähnlich; andererseits vermuten sie aber, dass die heutigen Menschenaffen und Menschen hochspezialisierte Produkte eines reichhaltigen Aufspaltungsprozesses (Radiation*) gewesen seien. Angebliche Merkmale menschlicher Zweibeinigkeit wie Beckenanatomie, körpernahe Lage des Oberschenkelknochens, Lage des Hinterhauptlochs, Kopfhaltung und Gesichtslänge könnten WOOD & HARRISON (2011) zufolge auch als ursprüngliche Merkmale von Affen betrachtet werden. Dies liegt daran, dass diese auch bei vierfüßigen Gibbons und sogar Tieraffen auftreten. Außerdem gibt es in diesen Merkmalen auch Überschneidungen

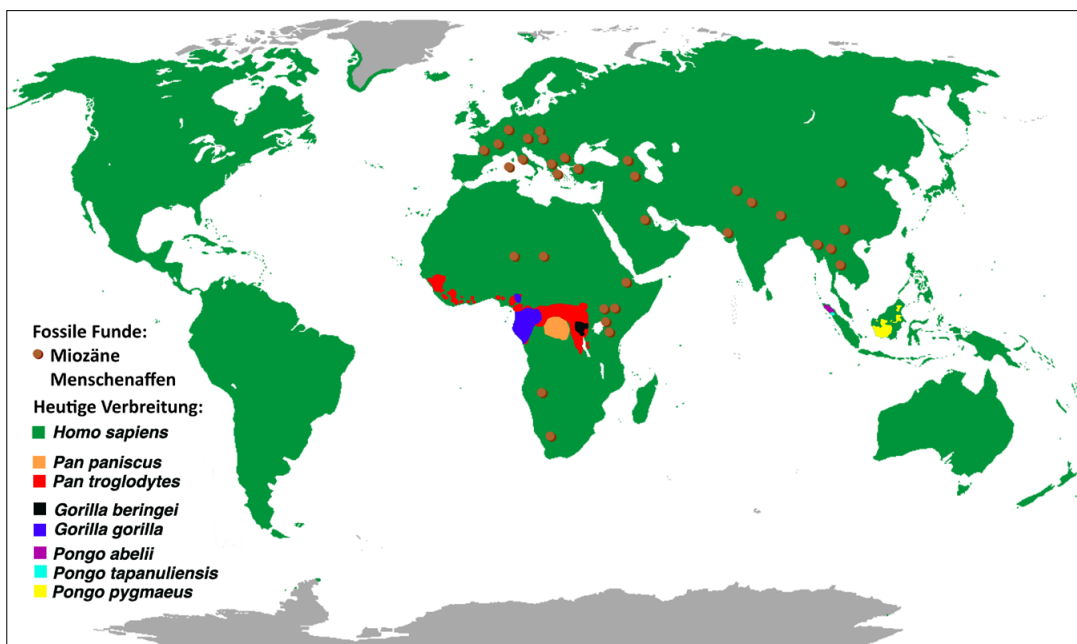


Abb. 3 Fundorte miozäner Menschenaffen vor ca. 23 bis 5,3 MrJ (z. T. werden mehrere nahe Fundorte zusammenfasst) und heutige Verbreitung des Menschen (*Homo sapiens*) und der Großen Menschenaffen Schimpanse (*Pan*), Gorilla und Orang-Utan (*Pongo*). Über Stammbaumrekonstruktionen der vielen miozänen Menschenaffen besteht kein Konsens. (Eigene Darstellung nach: Wikimedia: Jordan Engel, CC BY-SA 4.0; ALMÉCJA et al. 2021, Fig. 1 – wobei sich die heutige Verbreitung beider Quellen v. a. in Südostasien unterscheidet)

bei Zwergschimpansen und den (umstrittenen) Homininen *Sahelanthropus* und *Ardipithecus*. Daher unterscheide sich der LCA laut WOOD & HARRISON (2011) anatomisch und vermutlich auch im Verhalten deutlich von heute lebenden Menschenaffen (und Menschen). Da sich die beiden Autoren aber auch der Problematik vielfältiger Homoplasien* bei Fossilien sehr bewusst sind, ergibt sich die logische Schlussfolgerung, dass die Rekonstruktion des LCAs letztlich im spekulativen Bereich verbleiben muss (s. o.).

Im Grunde müsste ALMÉCIJA und Kollegen (2021) zufolge ein solide begründetes Evolutionsmodell der Menschenaffen und des Menschen sowohl heutige Merkmale (Top-down) als auch die jeweiligen Fossilien (Bottom-up) miteinander vereinen – also beide Modelle in Übereinstimmung miteinander bringen. Dies ist aber nach ALMÉCIJA et al. (2021) bisher nicht gelungen und „bleibt der Kern des Problems der menschlichen Ursprünge.“ Daher ist es auch logisch, dass es nicht nur zwischen den beiden Ansätzen, sondern auch innerhalb derselben viele widersprüchliche Evolutionshypothesen gibt, wie die Autoren schreiben: „Es besteht kein Konsens über die phylogenetische* Stellung der vielfältigen und weit verbreiteten miozänen Menschenaffen“.

„Es besteht kein Konsens über die phylogenetische Stellung der vielfältigen und weit verbreiteten miozänen Menschenaffen“.

Abb. 4 Vergleichende Anatomen von Weltruhm wie Georges CUVIER (1769–1832), Sir Richard OWEN (1804–1892) und Thomas HUXLEY (1825–1895) erkannten die morphologische Unterschiedlichkeit von Menschenaffen und Menschen an. Sie kamen nicht auf die Idee, Schimpanse und Mensch derselben Familie zuzuordnen – wie es aktueller Konsens ist, oder gar zur gleichen Gattung, wie manche Wissenschaftler oder Tierschutzaktivisten diskutieren (vgl. COLLARD & WOOD 2015; NAKOT 2020).

2.2 Sind Schimpansen näher mit Gorillas oder mit Menschen verwandt?

Als ein konkretes Beispiel für die Herausforderung einer widerspruchsfreien Evolutionsgeschichte der Menschenaffen und des Menschen stellt sich die Frage, mit wem denn Schimpansen eigentlich näher verwandt sind: mit Gorillas oder mit Menschen? Hier zeigt sich wie in vielen anderen Fällen, dass Morphologie* und Molekulargenetik in verschiedene Richtungen weisen, und daher evolutionär das Postulieren unterschiedlicher Homoplasien notwendig machen.⁵

ALMÉCIJA et al. (2021) weisen darauf hin, dass bis in die 1980er-Jahre die Beziehungen zwischen Schimpansen, Gorillas und Menschen noch kontrovers diskutiert wurden. Aus Sicht der Morphologie (Körperbau) war man ursprünglich der Meinung gewesen, dass Gorillas und Schimpansen eine gemeinsame Gruppe bilden, die sich vom Menschen abgrenzen lässt (s. u.; vgl. Anhang Tab. 2).⁶ DARWIN und sein Gefolgsmann Thomas HUXLEY (1863) kamen aufgrund der morphologischen Unterschiedlichkeit zwischen Menschenaffen und Menschen jedenfalls zu dem Schluss, den Menschen als von den Menschenaffen unabhängige Familie zu betrachten (nach ALMÉCIJA et al. 2021).⁷ Andere Koryphäen der Vergleichenden Anatomie und Paläoontologie wie zum Beispiel Georges CUVIER oder Richard OWEN im 19. Jahrhundert gingen sogar davon aus, „dass die ‚Einzigartigkeit‘ des Menschen seine Einordnung in eine eigene Ordnung rechtfertigt“ (nach ALMÉCIJA et al. 2021).⁸ Auch heutigen Paläoanthropologen sind die körperlichen Unterschiede zwischen Menschen und Menschenaffen durchaus bewusst: „Es gibt eine beeindruckende Anzahl von Unterschieden zwischen der Morphologie von Schimpansen/Bonobos und modernen Menschen“ (WOOD & HARRISON 2011 und genauso MACCHIARELLI et al. 2020). Auch ALMÉCIJA et al. (2021) nennen folgende einzigartige Kriterien des Menschen⁹: „Der moderne Mensch ist jedoch ein extremer Ausreißer, was die verzögerte Reifung, die Enzephalisierung [relative Gehirngröße], die fortgeschrittene Kognition und die manuelle Geschicklichkeit angeht, die schließlich zu symbolischer Sprache und Technologie führten“ (vgl. auch SCHOLL [2018] zu verhaltensbiologischen Unterschieden). ANDREWS (2020) formuliert sehr pointiert: „[...] es gibt so gut wie keine morphologischen Merkmale, die ausschließlich Schimpansen und Menschen [und keine anderen fossilen Menschenaffen] gemeinsam haben. Die Beweise für eine gemeinsame Abstammung beruhen ausschließlich auf DNA-Beweisen mit Divergenzdaten [Trennungszeitpunkt] von 9–5 Mio. Jahren [...], aber mit einer möglichen Spanne von bis zu 4 Millionen Jahren aufgrund von Variationen in der Divergenz in verschiedenen Teilen des Genoms“.¹⁰ Nach ANDREWS (2020) sind also ausschließlich DNA-Vergleiche als Verwandtschaftsbelege entscheidend; diese weisen jedoch je nach Bereich auf eine ganz unterschiedliche Trennungsdauer hin. Dies gilt insbesondere für das Y-Chromosom. HUGHES et al. (2010) schreiben in *Nature* sogar, dass beim Y-Chromosom über 30 % Unterschied zwischen Mensch und Schimpanse besteht, was man mit einem Trennungszeitraum von über 300 Mio. j statt nur ca. 6 Mrj vergleichen kann (vgl. BINDER 2010).¹¹

Im zwanzigsten Jahrhundert argumentierte man dann wie bereits angeführt vor allem



aufgrund von molekulargenetischen Verfahren¹² für eine gemeinsame Gruppe von Schimpansen und Menschen. Man spricht also der Molekulargenetik und nicht Morphologie oder Verhaltensbiologie die stärkste Aussagekraft zu und hält daher den Menschen und nicht den Gorilla für den nächsten lebenden Verwandten des Schimpansen. Dabei geht man meist von einer prozentual hohen genetischen Übereinstimmung von ca. 98,5 % zwischen Schimpanse und Mensch aus (siehe aber unten). Dabei gibt es aber drei Probleme, die zwar molekulargenetisch nicht hinreichend für eine engere Verwandtschaft von Gorilla und Schimpanse sind, aber doch Fragen aufwerfen: Erstens ist diese Einteilung nach SCALLY et al. (2012) vom Standpunkt des Schimpansen (anders als vom Standpunkt des Menschen) aus nicht ganz so eindeutig: Der Schimpanse teilt 1,81 % der untersuchten genetischen Übereinstimmungen mit dem Menschen – exakt genau so viel wie auch der Gorilla mit dem Schimpansen teilt

(vgl. Anhang Tab. 1). Zweitens haben Schimpanse, Gorilla und Orang-Utan alle 48 Chromosomen und der Mensch besitzt nur 46. Dies ist an sich kein Ausschlusskriterium einer gemeinsamen Abstammung und wird evolutionär mittels Fusionsereignissen erklärt. Doch TERBORG (2017) kritisierte diese Deutung unter anderem aufgrund eines mehrfach funktionalen Gens an der angeblichen Fusionsstelle im menschlichen Chromosom Nr. 2. Und drittens existiert nach TERBORG (2019) ein deutlich größerer genetischer Unterschied zwischen Schimpanse und Mensch als gemeinhin publiziert wird: Nämlich 5 bis 16 %, wenn man auch sogenannte Indels¹³ sowie Duplikationen (nicht eins zu eins vergleichbare Sequenzbereiche) miteinbezieht. Würde man solch detaillierte Vergleiche auch beim Gorilla im Vergleich zu Schimpanse und Mensch durchführen, ließe sich eindeutiger klären, wo tatsächlich die größten genetischen Verwandtschaften bestehen. Hier besteht offensichtlich noch Forschungsbedarf.¹⁴

3. Die fossilen miozänen Menschenaffen

3.1 Die Einordnung der miozänen Menschenaffen

Gegenüber den drei heutigen Gattungen von Großen Menschenaffen ist fossil eine viel größere Anzahl an Menschenaffen bekannt. ANDREWS (2020, Tab. 1) zählt ca. 30 ausgestorbene Gattungen aus dem Miozän auf. Diese liegen aber häufig nur fragmentarisch vor, wie in Anhang Tab. 3 ersichtlich wird.

„Trotz intensiver Studien sind viele Aspekte der Evolutionsgeschichte von Menschenaffen und Menschen (*Hominidae*) noch nicht gut verstanden.“

Kelsey D. PUGH (2022), die sich nach ihrer Dissertation nun auch in einem Überblicksartikel mit der Vielfalt der miozänen Menschenaffen beschäftigt hat, schreibt über die Probleme aus der evolutionären Perspektive: „Trotz intensiver Studien sind viele Aspekte der Evolutionsgeschichte von Menschenaffen und Menschen (*Hominidae*) noch nicht gut verstanden. Insbesondere die phylogenetischen Beziehungen vieler fossiler Taxa sind nach wie vor unzureichend geklärt.“

Besonders gravierend treten die Probleme der Stammbaumrekonstruktionen zutage, wenn man die Merkmale des Körperskeletts und des Schädels sowie des Gebisses¹⁵ getrennt

untersucht (vgl. auch HARTWIG-SCHERER 2011, SOM). Dieses Phänomen wird auch in der umfassenden cladistischen Analyse der miozänen Menschenaffen von PUGH (2022, Suppl. Tab. 7) sichtbar. Die genannte Analyse enthält 358 quantifizierte Merkmale (179 pro Geschlecht) und füllt damit eine große Lücke in quantitativen phylogenetischen Analysen in Bezug auf die miozänen Affen. Die Ergebnisse der Analyse nach PUGH (2022, Fig. 5) sind in Abbildung 5 dargestellt. In der Gruppe der miozänen Menschenaffen widersprechen sich die aus Körperskelett- bzw. Schädelmerkmalen resultierenden Stammbaumrekonstruktionen massiv.

Es fällt außerdem auf, dass bis auf *Oreopithecus bambolii* (Abb. 5, rote Linie) und *Sivapithecus sivalensis* (Abb. 5, orange Linie) kein anderer untersuchter miozäner Affe hinsichtlich der Merkmale des Körperskeletts überhaupt zu den Großen Menschenaffen gerechnet werden würde. Solche Probleme treten sogar innerhalb mehrerer Gattungen der miozänen Menschenaffen auf (vgl. Anhang Tab. 4). Diese Befunde stellen die Vorstellung massiv in Frage, dass die Evolutionsgeschichte der Menschenaffen rekonstruierbar oder gar gut belegt sei. Auch ALMÉCJA et al. (2021) stellen fest, dass „phylogenetische Signale“ von Körperskelett und Schädel in verschiedene Richtungen weisen können, und dass beide Körperbereiche bei miozänen Menschenaffen davon betroffen sind: „In der Tat haben mehrere Studien ergeben, dass Homoplasie beide anatomische Bereiche in ähnlicher Weise betrifft“.

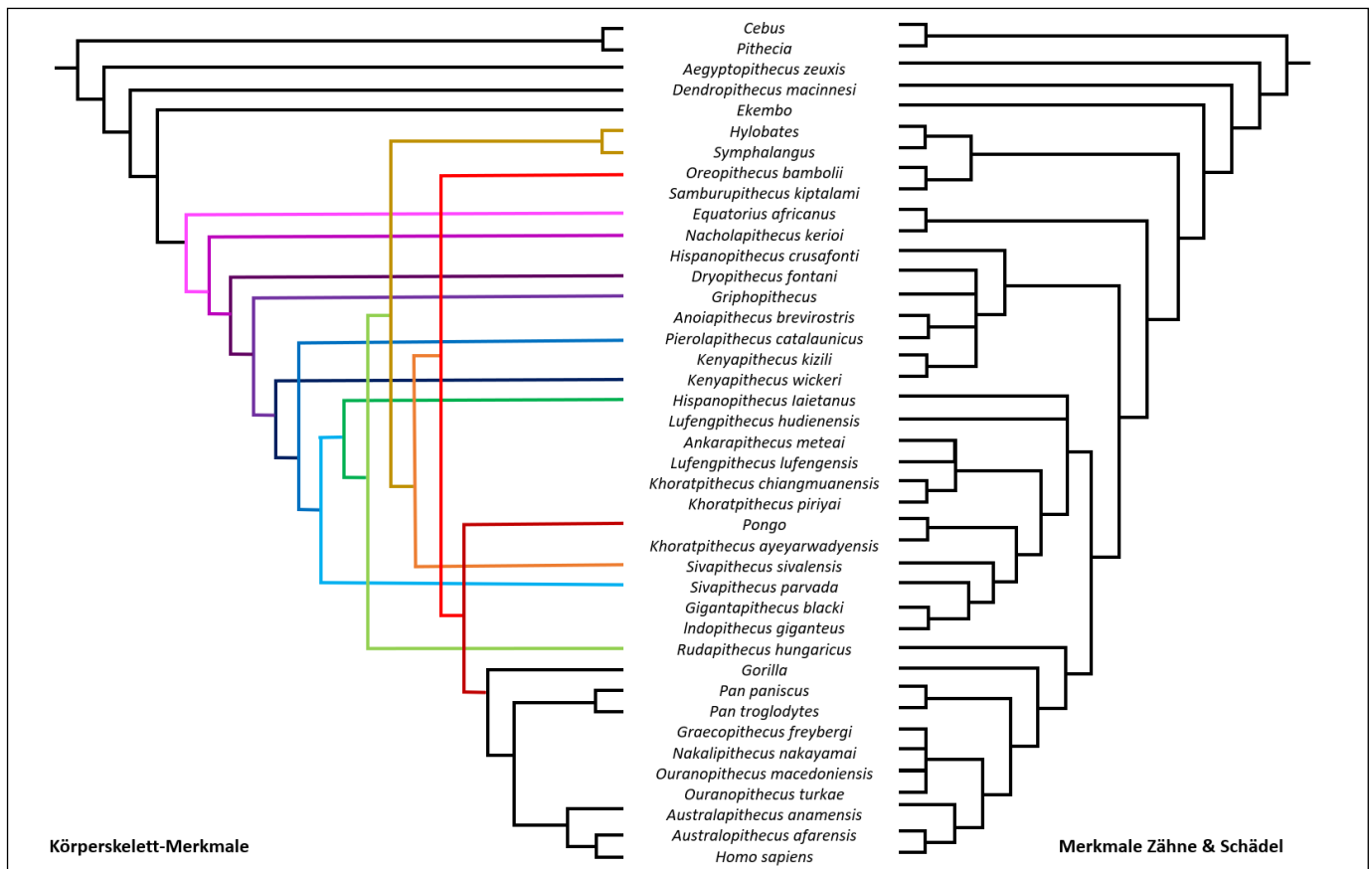


Abb. 5 PUGH (2022, Fig. 5) hat hunderte Merkmale untersucht, um damit die Verwandtschaftsverhältnisse der miozänen Affen zu erhellen. Allerdings unterscheiden sich die Cladogramme deutlich, wenn man einerseits die Merkmale des Körperskeletts (links) und andererseits die Merkmale der Zähne und des Schädels zugrunde legt (rechts). Die farbigen Linien auf der linken Seite zeigen Abweichungen des Körperskeletts von den Zahn- und Schädelmerkmalen. (Eigene Darstellung basierend auf PUGH 2022, Fig. 5)

Die Körperskelettmerkmale schließen alle untersuchten miozänen Affen außer *Oreopithecus* und *Sivapithecus sivalensis* von den Großen Menschenaffen aus.

Noch chaotischer wird dieses Bild, wenn man 13 verschiedene cladistische Analysen von PUGH (2022) hinsichtlich der Frage vergleicht, wo in Bezug auf die heutigen Menschenaffen die miozänen Fossilfunde einzuordnen sind (s. u. Tab. 1). Von 27 miozänen Menschenaffen-Arten sind nur zwei in ihrer evolutionären Einordnung völlig eindeutig: *Hispanopithecus crusafonti*, *Anoiapithecus brevirostris* und *Lufengpithecus huidienensis* lassen sich klar vor der Abspaltung der Orang-Utans einordnen. Dennoch beschreibt PUGH (2022) im Fließtext *Anoiapithecus*, *Pierolapithecus*, *Dryopithecus*, *Hispanopithecus* und *Rudapithecus* als typische Stammarten der Großen Menschenaffen – was aber den meisten bisherigen cladistischen Analysen ihrer Kollegen widerspricht, wie sie selbst angibt.

Auch ALMÉCJA et al. (2021, Fig. 3) haben eine Abbildung erstellt, die ihrer Meinung nach die Verwandtschaftsbeziehungen der miozänen Menschenaffen angibt, die aber auf keinen quantitativen Analysen basiert. In Abbildung 6 (s. u.) wird deutlich, dass die Autoren lediglich grobe Gruppenzugehörigkeiten verwendet haben, ohne die konkreten Beziehungen innerhalb dieser Gruppen anzugeben. Auch sonst haben sie sich mit Verwandtschaftsverhältnissen zu

heutigen Menschenaffen sehr zurückgehalten und lediglich *Nakalipithecus* als Verwandten der Gorillas angegeben (vgl. PUGH 2022), sowie die fossile Gruppe der Ponginae als Verwandte der Orang-Utans einsortiert.

In Abbildung 6 fällt auf, dass es auch bei ALMÉCJA et al. (2021) eine Reihe von Gattungen gibt, deren Einordnung umstritten ist (hellblaue, graue und rote Gattungen). Bei den braun markierten Gattungen ist die Zuordnung sogar völlig unklar – nämlich bei *Oreopithecus*, *Otaviapithecus* und *Chororapithecus*.

3.2. *Oreopithecus* mit völlig unklarer Einordnung

Oreopithecus hat aufgrund vieler mutmaßlich menschenähnlicher Merkmale eine große mediale Aufmerksamkeit erfahren. ALMÉCJA et al. (2021) schreiben über *Oreopithecus*, der ca. 7 MrJ alt ist und aus Italien stammt, dass er ein „Beispiel für widersprüchliche phylogenetische [stammesgeschichtliche] und funktionale Signale“ darstellt. Er wird als zugehörig zu den Homininen, der Stammgruppe* der Großen Menschenaffen, den Menschenaffenartigen oder sogar den Meerkatzenverwandten bzw. den *Nyanzapithecinen* aus der Gruppe der Proconsulidae diskutiert (ALMÉCJA et al. 2021; vgl. BRANDT 1999; PUGH 2022). ALMÉCJA et al. (2021) sprechen sich aufgrund neuerer Studien für eine Zuordnung von *Oreopithecus* zu den ursprünglichen Großen Menschenaffen aus. Sie

sehen am Körperskelett eine alternative (also konvergente) Form der Orthograde (einer aufgerichteten Körperhaltung). Dazu gehören Dominanz der Fortbewegung mittels Armen sowie terrestrische* Zweibeinigkeit. Allerdings sind laut ALMÉCJA und Kollegen weitere Untersuchungen notwendig, um den damit einhergehenden Selektionsdruck¹⁷ zu verstehen, der diese gegebenenfalls unabhängige Evolution der Zweibeinigkeit begünstigt haben könnte.

HAMMOND et al. (2020) haben das zertrümmerte Becken (IGF 11778) von *Oreopithecus bambolii* neu rekonstruiert und bewertet (Abb. 7). Sie sind interessanterweise der Meinung, dass er weder in gleicher Art und Weise klet-

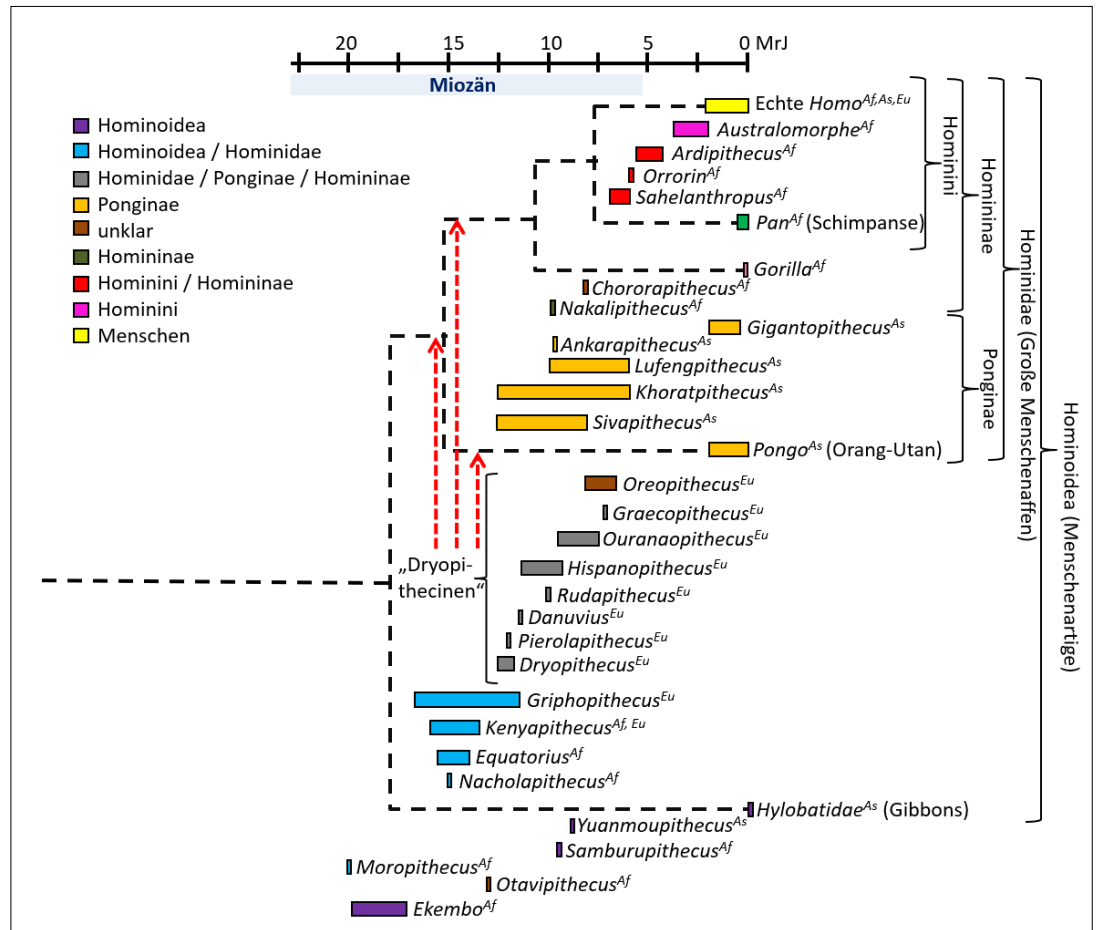
terte wie Menschenaffen, noch so zweibeinig aufrecht ging wie Menschen. Auch BRANDT (1999) schreibt, dass der Bau des Fußes und die kurzen Beine kaum ein schnelles Gehen (wie beim Menschen) ermöglicht haben.

HAMMOND et al. (2020) kommen zu dem Schluss, dass *Oreopithecus* eine Reihe von Merkmalen besaß, die gibbonähnlich und menschenunähnlich waren.¹⁸ Damit unterscheidet sich die Becken- und Lendenanatomie von allen bisher bekannten Arten von miozänen Menschenaffen und Homininen; aber auch von vorherigen Interpretationen (Überblick bei BRANDT 1999), die wohl aufgrund der Quetschung und Verdrehung der Fossilfragmente

Tab. 1 Eine vom Verfasser durchgeführte Einordnung der miozänen Menschenaffen in 13 cladistischen Analysen nach PUGH 2022 (Fig. 2+3+5) hinsichtlich ihrer evolutionären Position. Die Abkürzung „v. A.“ heißt: „vor der Abspaltung von ...“. Die Zahlen wie z. B. „13“ geben an, in wie vielen Cladogrammen diese Einordnung zutrifft. Wenn eine gemeinsame Clade mit einer heutigen Menschenaffen-Gattung besteht, wird es als „...-Clade“ bezeichnet. (Eigene Darstellung basierend auf den Daten von Pugh 2022 Fig. 2+3+5 sowie Fig. S1+S2)

Gruppe	Eigene Einordnung in 13 Cladogrammen:
<i>Cebus</i> (heutige Kapuzineraffen)	13 * v. A. Gibbons (vordefiniert als Outgroup)
<i>Pithecia</i> (heutige Sakis)	13 * v. A. Gibbons (vordefiniert als Outgroup)
<i>Aegyptopithecus zeuxis</i>	13 * v. A. Gibbons (vordefiniert als Outgroup)
<i>Dendropithecus macinnesi</i>	13 * v. A. Gibbons (vordefiniert als Outgroup)
<i>Ekembo</i>	13 * v. A. Gibbons (vordefiniert als Outgroup)
<i>Oreopithecus bambolii</i>	1 * v. A. Gibbons, 6 * Gibbon-Clade, 3 * v. A. Orang-Utans
<i>Samburupithecus kiptalami</i>	4 * Gibbon-Clade, 1 * v. A. Gorillas
<i>Equatorius africanus</i>	7 * v. A. Gibbons, 1 * Gibbon-Clade, 2 * v. A. Orang-Utans
<i>Nacholapithecus kerioi</i>	7 * v. A. Gibbons, 1 * Gibbon-Clade, 2 * v. A. Orang-Utans
<i>Hispanopithecus crusafonti</i>	8 * v. A. Orang-Utans
<i>Dryopithecus fontani</i>	6 * v. A. Gibbons, 1 * Gibbon-Clade, 5 * v. A. Orang-Utans
<i>Griphopithecus</i>	3 * v. A. Gibbons, 1 * Gibbon-Clade, 6 * v. A. Orang-Utans
<i>Anoiapithecus brevirostris</i>	11 * v. A. Orang-Utans
<i>Pierolapithecus catalaunicus</i>	1 * v. A. Gibbons, 1 * Gibbon-Clade, 11 * v. A. Orang-Utans
<i>Kenyapithecus kizili</i>	2 * v. A. Gibbons, 6 * v. A. Orang-Utans
<i>Kenyapithecus wickeri</i>	3 * v. A. Gibbons, 1 * Gibbon-Clade, 6 * v. A. Orang-Utans
<i>Hispanopithecus laietanus</i>	1 * v. A. Gibbons, 12 * v. A. Orang-Utans
<i>Ankarapithecus metei</i>	4 * v. A. Orang-Utans, 6 * Orang-Utan-Clade, 1 * v. A. Gorillas
<i>Lufengpithecus huiensis</i>	8 * v. A. Orang-Utans
<i>Lufengpithecus lufengensis</i>	4 * v. A. Orang-Utans, 3 * Orang-Utan-Clade, 1 * v. A. Gorillas
<i>Khoratpithecus chiangmuanensis</i>	2 * v. A. Orang-Utans, 5 * Orang-Utan-Clade, 1 * v. A. Gorillas
<i>Khoratpithecus piriyai</i>	2 * v. A. Orang-Utans, 5 * Orang-Utan-Clade, 1 * v. A. Gorillas
<i>Khoratpithecus ayeayawadyensis</i>	1 * v. A. Orang-Utans, 6 * Orang-Utan-Clade, 1 * v. A. Gorillas
<i>Sivapithecus sivalensis</i>	1 * Gibbon-Clade, 2 * v. A. Orang-Utans, 9 * Orang-Utan-Clade, 1 * v. A. Gorillas
<i>Sivapithecus parvada</i>	1 * v. A. Gibbons, 1 * Gibbon-Clade, 5 * v. A. Orang-Utans, 1 * Orang-Utan-Clade, 1 * v. A. Gorillas
<i>Gigantopithecus blacki</i>	3 * v. A. Orang-Utans, 2 * Orang-Utan-Clade, 1 * v. A. Gorillas, 2 * v. A. Menschen
<i>Indopithecus giganteus</i>	3 * v. A. Orang-Utans, 1 * v. A. Gorillas, 2 * Orang-Utan-Clade, 2 * v. A. Menschen
<i>Rudapithecus hungaricus</i>	1 * v. A. Gibbons, 11 * v. A. Orang-Utans, 1 * v. A. Gorillas
<i>Graecopithecus freybergi</i>	1 * v. A. Orang-Utans, 1 * v. A. Gorillas, 1 * Gorilla-Clade, 4 * v. A. Schimpansen, 1 * v. A. Menschen
<i>Nakalipithecus nakayamai</i>	1 * v. A. Orang-Utans, 1 * v. A. Gorillas, 1 * Gorilla-Clade, 4 * v. A. Schimpansen, 1 * v. A. Menschen
<i>Ouranopithecus macedoniensis</i>	1 * v. A. Orang-Utans, 2 * v. A. Gorillas, 1 * Gorilla-Clade, 5 * v. A. Schimpansen, 2 * v. A. Menschen
<i>Ouranopithecus turkae</i>	1 * v. A. Orang-Utans, 1 * v. A. Gorillas, 1 * Gorilla-Clade, 4 * v. A. Schimpansen, 1 * v. A. Menschen
<i>Australopithecus anamensis</i>	13 * v. A. Menschen
<i>Australopithecus afarensis</i>	13 * v. A. Menschen

Abb. 6 Phylogenetische Beziehungen von lebenden und fossilen Menschenaffen und Menschen nach ALMÉCIA et al. (2021). Der phylogenetische Baum von heute lebenden Hominoidea ist mit gestrichelten Linien zeitlich anhand sogenannter molekularer Uhren kalibriert. Hochgestellt werden die Kontinente der Funde angegeben: Af = Afrika, As = Asien, Eu = Europa. Viele Einordnungen sind umstritten. (Eigene Darstellung mit systematischen deutschen Bezeichnungen, basierend auf ALMÉCIA et al. 2021, Fig. 3)



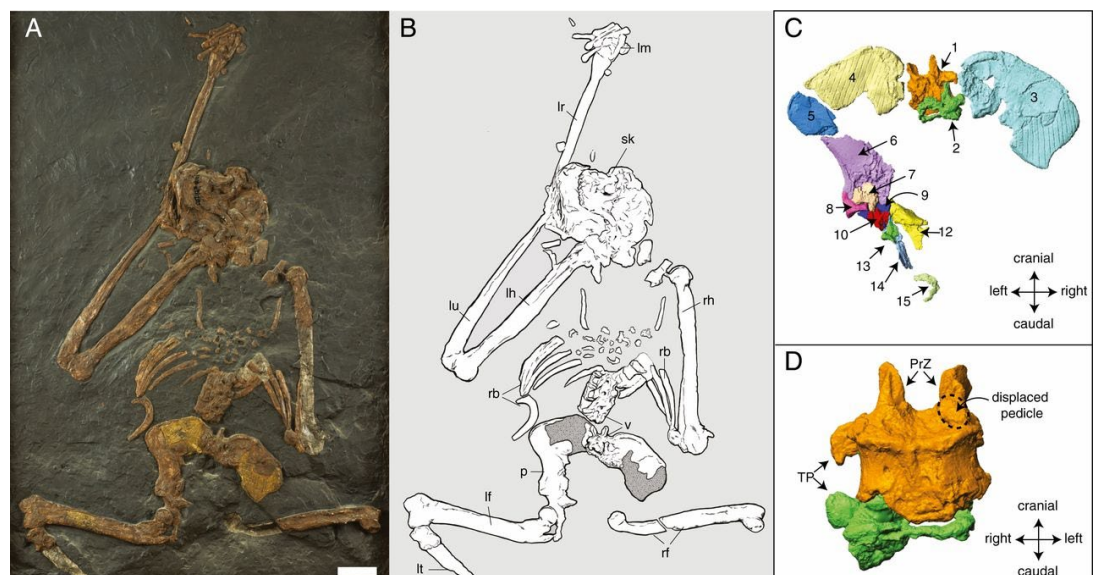
fehlgeleitet wurden. Daher vermutet das Autorenteam um HAMMOND (2020) bei *Oreopithecus* eine andere Form des Kletterns¹⁹ und eine andere „bizarre“ Form des zeitweilig aufrechten Ganges, als dies bei heute lebenden Menschenaffen bzw. Menschen der Fall ist.

In beiden multimetrischen Vergleichen des Beckens von HAMMOND et al. (2020, Fig. 2) hinsichtlich Höhen- und Breitenverhältnis des Darmbeins zu den Hüftgelenkspfannen stellen weder *Australopithecus* noch miozäne Menschenaffen wie *Oreopithecus* (Fossil IGF 11778) passende Übergangsformen von den Großen

Menschenaffen (orange, rot & grün) zum Menschen (grau) dar (s. u. Abb. 8).²⁰

HAMMOND et al. (2020, Fig. 4) diskutieren für *Oreopithecus* drei ganz verschiedene Stammbaumpositionen: Eine an der Basis zu allen Menschenaffen, eine als zugehörig zu den Kleinen Menschenaffen²¹, und eine an der Basis der Großen Menschenaffen.²² PUGH (2022) wiederum schreibt, dass laut Fachliteratur die Position von *Oreopithecus* „unsicher bleibt“ und auch nach ihrer Analyse noch nicht abschließend geklärt sei – obwohl sie diesen als Stammart der Kleinen Menschenaffen vorschlägt.²³

Abb. 7 Das von HAMMOND et al. (2020) neu rekonstruierte Becken von *Oreopithecus bambolii*. (HAMMOND et al. 2020, Fig. 1, CC BY-NC-ND 4.0)



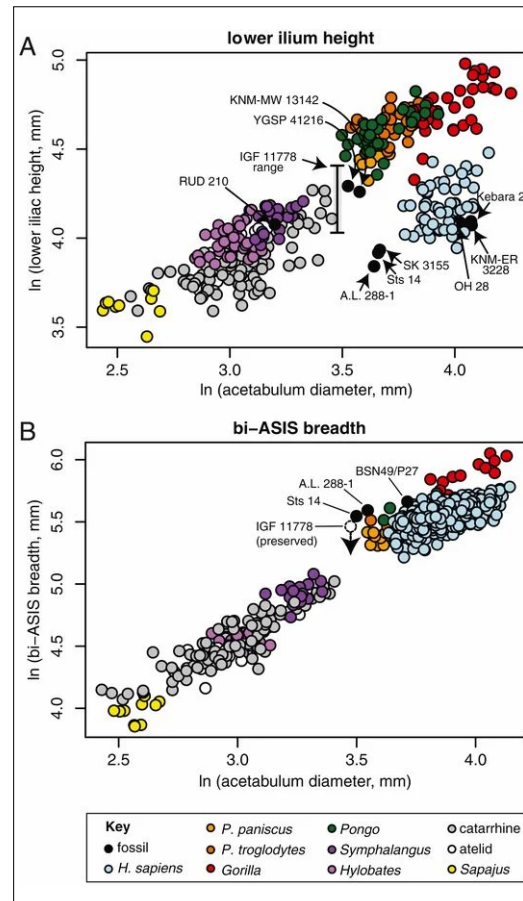
Insgesamt bringt OSBORNE (2019) auf *newsweek.com* die Erkenntnisse über *Oreopithecus* wohl am besten auf den Punkt: „Aufgrund seiner ungewöhnlichen körperlichen Merkmale ist jedoch nicht bekannt, wo er im evolutionären Stammbaum einzuordnen ist. Er scheint mit keiner lebenden Affenart eng verwandt zu sein.“

3.3 Die Sivapithecinen

Bei *Sivapithecus* und anderen miozänen Menschenaffen aus Asien wie z. B. *Khoratpithecus* und *Ankarapithecus* scheint die Zugehörigkeit zur Gruppe der Orang-Utans (Ponginae) nach ALMÉCJA et al. (2021) aufgrund der craniodentalen* Merkmale relativ eindeutig. Diesen Autoren zufolge ist diese Zuordnung der miozänen Menschenaffen aus Asien zu der Orang-Utan-Verwandtschaft nur bei *Lufengpithecus* sowie bei *Sivapithecus* aufgrund einiger ursprünglicher Merkmale des Oberarms nicht ganz klar. ANDREWS (2020) sieht zwar bei *Sivapithecus* und *Ankarapithecus* einen Orang-Utan-ähnlichen Schädel, betont aber auch bei beiden Arten Skelettanpassungen, die sich sowohl von heutigen Tieraffen als auch Menschenaffen unterscheiden.²⁴

PUGH (2022) gibt an, dass die Kombination primitiver und abgeleiteter Merkmale „zu einer anhaltenden Unsicherheit“ über die phylogenetische Position von *Ankarapithecus* und *Lufengpithecus* geführt hat. Sie schlussfolgert aufgrund ihrer cladistischen Analysen, dass alle großen miozänen Affen aus Asien zu der Orang-Utan-Gruppe der Ponginae gehörten – mit Ausnahme von *Lufengpithecus hudienensis*, weil dieser zwar im Gebiss, aber nicht im Schädelbereich passende Merkmale besitzt. Die internen Beziehungen der Ponginae beinhalten aber „erhebliche Unsicherheiten“, welche zum Teil durch die schlechte Fundsituation und die schwer (z. T. nur über Fotos) zugänglichen Fossilien bedingt sind (ebd.). Insbesondere *Gigantopithecus*, *Indopithecus* und *Khoratpithecus* sind nur „durch isolierte Zähne und/oder partielle Unterkiefer repräsentiert [...]“ und auch von *Sivapithecus parvada* fehlen aussagekräftige Schädelossilien, obwohl einige isolierte Körperskelett-Fossilien vorliegen (ebd.). *Ankarapithecus* besitzt hingegen eine schwer zu deutende Mischung aus Merkmalen, die einerseits mit der Linie der Orang-Utans und andererseits mit der der Dryopithecinen (insbesondere *Ouranopithecus*) in Verbindung gebracht werden (ebd.).

Bei *Gigantopithecus* spricht die Analyse fossiler Proteinreste des Zahnschmelzes für eine Zuordnung zu den Ponginae (ALMÉCJA et al. 2021; vgl. PUGH 2022). Allerdings fehlen *Gigantopithecus* sonst „robuste morphologische Synapomorphien“ – also sichere gemeinsame abgeleitete Merkmale der Ponginae (PUGH 2022).



A

B

Abb. 8 Multimetrische Analysen des neu rekonstruierten Beckens von *Oreopithecus bambolii* (IGF 11778) zeigen, dass dieses nicht im Bereich der Großen Menschenaffen oder des Menschen lag. (HAMMOND et al. 2020, Fig. 2, CC BY-NC-ND 4.0)

HARTWIG-SCHERER (1989) hatte die paläoanthropologischen Interpretationen des miozänen Affen namens *Ramapithecus* aus Asien im Überblick diskutiert. Heutzutage wird *Ramapithecus* in die Gattung *Sivapithecus* eingeschlossen (ALMÉCJA et al. 2021). Allerdings schlugen BHANDARI et al. (2018) sogar vor, den ehemaligen *Ramapithecus punjabicus* aufgrund der Zahnvariabilität* statt als eine eigene Art *Sivapithecus punjabicus* komplett in die *Sivapithecus indicus* zu integrieren.²⁵

Viele Jahre lang wurde *Ramapithecus* in Fachliteratur und populären Medien als potenzieller Hominine und Menschenvorfahre behandelt. HARTWIG-SCHERER (1989, 26) führt zwanzig Merkmale an, die über viele Jahre als Argumente verwendet worden sind, um *Ramapithecus* als Menschenvorfahren (Homininen) zu deklarieren. Diese zwanzig Merkmale wurden allerdings in der Kritik der 1970er-Jahre völlig neu bewertet. Bei manchen Merkmalen wurde die ursprüngliche Rekonstruktion bzw. Deutung kritisiert.²⁶ Andere angeblich hominine Merkmale wurden als „nichtspezifisch“ für Homininen erkannt, weil sie auch bei anderen heutigen Menschenaffen oder Fossilien auftreten.²⁷ Das bedeutet: Rekonstruktionen von *Ramapithecus* wurden vom Wunschdenken geprägt, einen Homininen nachweisen zu können, was zu einer Unterbetonung von ebenfalls bei Menschenaffen auftretenden Merkmalen führte (HARTWIG-SCHERER 1989). Dieses Muster scheint sich bis heute bei miozänen Men-



Abb. 9 Miozäne Menschenaffen Asiens, die als Verwandte der Großen Menschenaffen und des Orang-Utans diskutiert werden, auch wenn längst nicht alle Details geklärt sind. Oben: Schädel von *Sivapithecus sivalensis*, Unterkiefer von *Lufengpithecus* und Schädelfragment von *Ankarapithecus meteai*. Unten: Unterkiefer von *Gigantopithecus*, *Indopithecus* und *Khoratpithecus ayeyarwadyensis*. (Wikimedia: Kippelboy, CC BY-SA 4.0; Jean-Jacques Jaeger et al., CC BY 2.5; Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0; Wilson44691, CC BY-SA 3.0; 瑞丽江的河水, CC BY-SA 4.0)

schenaffen und Homininen öfter zu wiederholen (vgl. WOOD & HARRISON 2011; ALMÉCJA et al. 2021; SCHOLL 2021; 2022a).

3.4 Affen aus dem frühen und mittleren Miozän Afrikas

Die phylogenetische Stellung der Affen aus dem frühen Miozän (z. B. *Ekembo*, *Morotopithecus*) und mittleren Miozän (*Kenyapithecus*, *Nacholapithecus*, *Equatorius*) in Afrika ist „nach wie vor sehr umstritten“ (ALMÉCJA et al. 2021). Einige Wissenschaftler halten diese mosaikartigen Funde sogar hinsichtlich der Rekonstruktion des letzten gemeinsamen Vorfahren (LCA) von Schimpanse und Mensch komplett für „irrelevant“ – eine Sicht, die ALMÉCJA et al. (2021) ebenfalls als wahrscheinlich einstufen.

Einige Wissenschaftler sprechen sich für *Ekembo* als Stammart der Großen Menschenaffen aus; aber es gibt auch mehrere Forscher, die alternative Hypothesen vertreten (PUGH 2022). Bei ALMÉCJA et al. (2021, Review Summary) wird *Ekembo* mit unsicherer Kennzeichnung ganz am Ursprung der Menschenaffenartigen positioniert. ANDREWS (2020) ordnet *Ekembo* den Proconsuliden zu (wie auch *Proconsul*, *Rangwapithecus* und *Nyanzapithecus*) und schreibt: „Tatsächlich gibt es nur wenig, was eine der proconsuliden Arten allein aufgrund des Schädels und des Gebisses als Menschenaffen ausweist.“ Er kommt nach der Diskussion einiger Gemeinsamkeiten (möglicherweise

Gehirngröße ähnlich kleinhirniger Gibbons) und Unterschiede von Proconsuliden mit den Menschenaffen zu dem Schluss, dass der Status dieser Gruppe als Menschenaffen „immer noch fraglich ist“.

Der Status der Proconsuliden als Menschenaffen ist „immer noch fraglich“.

PUGH (2022) zufolge sind die Paläoanthropologen unsicher, ob *Nacholapithecus* und *Equatorius* Teil dieser Gruppe sind. ANDREWS (2020) zählt sie zu den Afropitheciden wie auch *Afropithecus* und *Heliopithecus* und beschreibt vor allem ihre Ähnlichkeit zu den Proconsuliden sowie zu *Griphopithecus* (von welchem nur Finger-/Zehenglieder vom Körperskelett vorliegen) und auch *Kenyapithecus* (wobei Letzterer ein einzigartiges Vordergebiss besitzt; und postcranial ist nur ein Oberarmknochen fossil bekannt).

Morotopithecus (vor ca. 20 oder 17 MrJ) könnte seinen Wirbeln zufolge im Gegensatz zu anderen ursprünglichen Hominoidea eine aufrechte (orthograde) Körperhaltung gehabt haben – so wie die heutigen Menschenaffen (ALMÉCJA et al. 2021). Dies stellt ihn entweder in „engere Verwandtschaft“ mit modernen heutigen Hominoidea, „oder weist auf eine unabhängige Entwicklung der Orthograde [Aufrichtung der Körperhaltung] hin“ (ebd.). Aufgrund potenzieller Konvergenzen ist *Morotopithecus* somit nicht klar einzuordnen.



Nach ALMÉCJA et al. (2021) werden *Kenyanthropus* und *Nacholapithecus* „gemeinhin als Vorläufer“ der heutigen Großen Menschenaffen vor der Abspaltung der Orang-Utan-Linie angesehen, obwohl ihnen viele Merkmale der heutigen Großen Menschenaffen fehlen. In diesem Fall würden viele empirische Merkmale einer postulierten Evolutiongeschichte entgegenstehen. Außerdem sind sich ALMÉCJA et al. (2021, Review Summary) bei *Nacholapithecus* unsicher, ob dieser der Vorfahre der Menschenaffenartigen oder der Großen Menschenaffen sein könnte.

3.5 Die kontrovers diskutierten Dryopithecinen aus Europa

3.5.1 Die Dryopithecinen

Die großwüchsigen Affen aus dem mittleren Miozän in Europa werden informell Dryopithecinen genannt. ALMÉCJA et al. (2021) rechnen folgende Gattungen zu den Dryopithecinen: *Graecopithecus*, *Ouranopithecus*, *Hispanopithecus*, *Rudapithecus*, *Danuvius*, *Pierolapithecus* und *Dryopithecus*. ANDREWS (2020) hingegen sieht *Ouranopithecus* und *Graecopithecus* als Arten unbekannter Zuordnung an, und zählt anstelle

von *Danuvius* die Gattung *Anoiapithecus* zu den Dryopithecinen.

ANDREWS (2020) sieht *Ouranopithecus* und *Graecopithecus* als Arten unbekannter Zuordnung an.

Die Dryopithecinen „stehen im Mittelpunkt der Diskussion über die Evolution“ der Menschenaffen, weil sie aufgrund des vermuteten Zeitraums der Abspaltung der Orang-Utan-Linie im mittleren Miozän eine Schlüsselrolle in der Stammbaumdeutung haben (ALMÉCJA et al. 2021). Einige Wissenschaftler sehen die Dryopithecinen als ursprüngliche Formen der Großen Menschenaffen an. Manche halten sie für nach Afrika eingewanderte Vorfahren der Homininae, also der Afrikanischen Menschenaffen und des Menschen. Und wieder andere sehen in den Dryopithecinen Angehörige der der Orang-Utan-Verwandtschaft (vgl. PUGH 2022 und ANDREWS 2020²⁸) oder gar eine „evolutionäre Sackgasse“ (ALMÉCJA et al. 2021)²⁹.

Es ist nicht einmal klar, ob die Dryopithecinen überhaupt „eine monophyletische* Gruppe oder eine paraphyletische* Ansammlung von Stamm- und Kronen*-Hominoiden

Abb. 10 Die evolutionäre Einordnung der Affen des frühen und mittleren Miozäns in Afrika ist umstritten: Skelett von *Ekembo nyanzae* und Kiefer von *Morotopithecus bishopi* aus dem frühen Miozän. (Wikimedia: Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0)

Abb. 11 Diese beiden miozänen Affen gelten als Vorfahren der Großen Menschenaffen, obwohl sie viele von deren Merkmalen nicht teilen; sie haben ein primitiveres Körperskelett. Links das Kieferfragment von *Kenyanthropus wickeri* und rechts das Skelett von *Nacholapithecus kerioi*. (Wikimedia: Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0; Daderot, CC0)

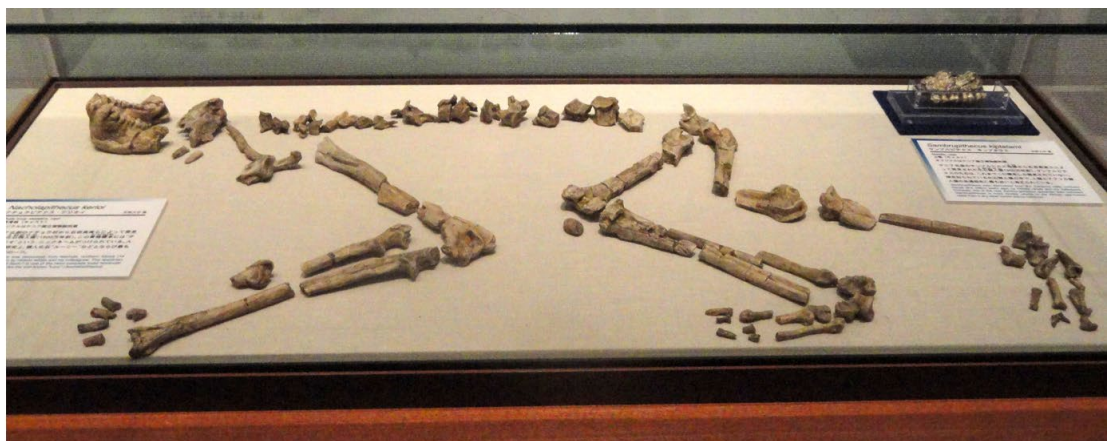
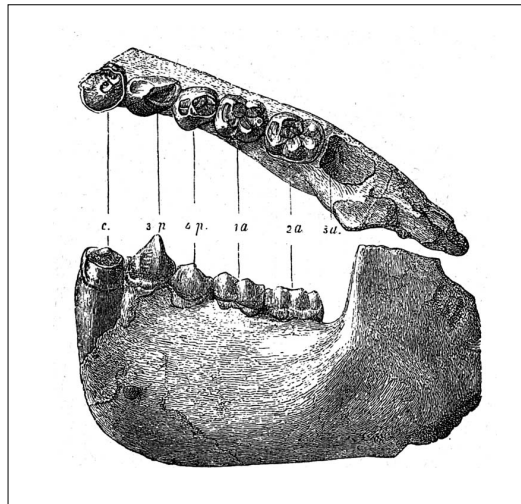


Abb. 12 Die kontrovers diskutierte Gruppe der Dryopithecinen: Kiefer von *Dryopithecus fontani* und Schädel von *Pierolapithecus catalaunicus*. (Wikimedia: CCo)



[Menschenaffenartigen] darstellen“ (ALMÉCJA et al. 2021). Dementsprechend unterscheiden sich auch die Zuordnungen vieler Autoren, welche Arten zu den Dryopithecinen gehören und welche nicht (s. o.). Dies liegt auch daran, dass jede Gattung einen innerhalb der Dryopithecinen einzigartigen Bau des Schädels und des Körperskeletts aufweist und nur die Zahnmerkmale als konservativ gelten.

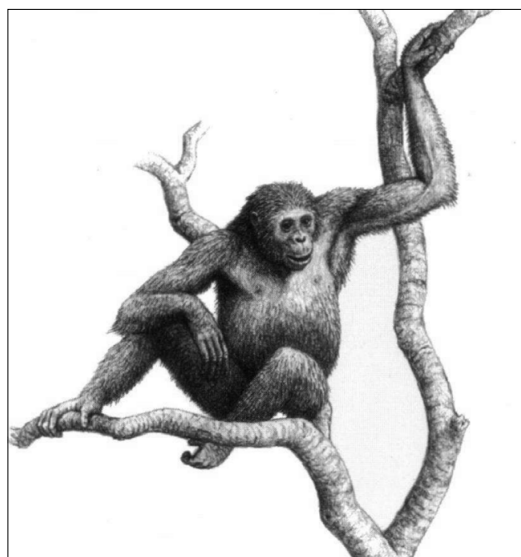
PUGH (2022) zufolge ist eher davon auszugehen, dass die Dryopithecinen paraphyletisch sind, da *Hispanopithecus*, *Rudapithecus*, *Dryopithecus* und *Pierolapithecus* Stamm-Arten der Großen Menschenaffen gewesen seien, die aber mit keiner der heutigen Arten näher verwandt waren.³⁰ Sie gibt allerdings zu bedenken, dass sich ihre Einordnung der meisten Dryopithecinen als Stamm-Arten der Großen Menschenaffen von den meisten bisherigen cladistischen Analysen unterscheidet.³¹ Aufgrund ihrer cladistischen Analysen kommt PUGH (2022) außerdem zu dem Schluss, dass eine enge Beziehung zwischen Dryopithecinen und Orang-Utan-Verwandtschaft bzw. Afrikanischen Menschenaffen „nicht unterstützt wird“. Wenn die späteren Dryopithecinen *Hispanopithecus laietanus* und *Rudapithecus* in die engere Verwandtschaft des

Orang-Utans gehören sollten, müsste man auch die Frage beantworten, warum ihre Merkmalsmischung ähnlich wie beim „rätselhaften“ *Oreopithecus* auf eine Fortbewegungsweise hinweist, „die sich von allen lebenden Primaten unterscheidet“ (ANDREWS 2020).

Für den Namensgeber dieses Taxons* *Dryopithecus* (ca. 12 bis 11 MrJ) gilt nach ALMÉCJA et al. (2021), dass seine Fossilfunde „zu spärlich sind, um seine Gesamtanatomie zu rekonstruieren“. *Pierolapithecus* (ca. 12 MrJ) ist fossil besser vertreten und besitzt klare Belege für eine menschenaffenartig orthograde Aufrichtung der Körperhaltung (Schlüsselbein, Rippen, Lendenwirbelsäule und Handgelenk). Allerdings fehlen *Pierolapithecus* und dem Gorilla die Anpassungen ans Hangeln von Orang-Utan und Schimpansen, was die Einordnung als Vorfahre der heutigen Großen Menschenaffen erschwert.

Hispanopithecus aus Spanien, *Rudapithecus* aus Ungarn und *Danuvius* aus Deutschland besitzen mit 9 bis 12 MrJ Alter die ältesten Belege für spezialisierte Anpassungen ans Hangeln. Dazu zählen beispielsweise lange und stark gebogene Fingerglieder (Phalangen). *Hispanopithecus* und *Rudapithecus*, deren Funde früher *Dryopithecus* zugeordnet worden waren (PUGH 2022), waren wohl noch stärker an das Hangeln angepasst als heutige Afrikanische Menschenaffen (ALMÉCJA et al. 2021). Somit stellt sich die immer noch offene Frage, ob die starke Anpassung der Afrikanischen Menschenaffen an das Bodenleben evolutionär als abgeleitet oder ursprünglich zu betrachten ist.

Abb. 13 Noch ein Dryopithecine: Eine Rekonstruktion von *Hispanopithecus laietanus*, der stark an das Hangeln in Bäumen angepasst war. (Wikimedia: Mauricio Antón, CC BY 3.0)



3.5.2 *Danuvius* als Menschenvorfahr?

Der Dryopithecine *Danuvius* wurde erst im Jahr 2019 in Deutschland in der Hammerschmiede im Ostallgäu entdeckt und auf 11,6 MrJ datiert. Von BÖHME et al. (2019) wurde er mit gewissen Anpassungen an den „gewohnheitsmäßigen zweibeinigen Gang“ beschrieben. Sie werteten ihn als „Vorfahren für den gewohnheitsmäßigen

zweibeinigen Gang“ und als Modell des letzten gemeinsamen Vorfahren von Großen Menschenaffen und Menschen.

BRANDT (2020) hatte aber Widerspruch erhoben und viele funktionsmorphologische Schlüsse hinsichtlich der Fortbewegung aufgrund mangelnder empirischer Belege oder fehlender lebender Analogien als Spekulationen zurückgewiesen. So stellt beispielsweise ein potenziell gestrecktes Knie bei *Danuvius* noch keinen Beleg für einen gewohnheitsmäßig aufrechten Gang dar, weil auch heutige Orang-Utans beim zweibeinigen Stehen auf Ästen in 90 % der Fälle die Knie durchstrecken (wenn auch meist mit abgestützten Händen).

ALMÉCJA et al. (2021) betonen, dass *Danuvius* mit seinen mosaikartigen Merkmalen eine besondere Herausforderung für die Rekonstruktion der Funktionsmorphologie darstellt. Dass die Erstbeschreiber einige Merkmale (lange flexible Wirbelsäule, Bau der Hüft- und Kniegelenke und Knöchelausrichtung) im Zusammenhang mit Zweibeinigkeit in Kombination mit Hangeln deuten, stößt laut ALMÉCJA und Kollegen aber auch auf Kritik: Angebliche Anpassungen an Zweibeinigkeit bei *Danuvius*³² hängen nämlich bei heutigen Großaffen oder gar Meerkatzenartigen mit deren vierbeinigen statt zweibeinigen Fortbewegungsweisen zusammen. Die gewohnheitsmäßigen Kletteranpassungen bei *Danuvius* (lange, gekrümmte Finger) sind hingegen unbestritten.

3.5.3 Homininenzähne aus dem Miozän in Deutschland?

Lange Zeit vor *Danuvius* wurden in Deutschland weitere Fragmente und Zähne von miozänen Affen gefunden, welche ganz verschiedenen Gattungen zugeordnet waren, und von denen die meisten im Zweiten Weltkrieg leider verloren gegangen sind.

Allerdings wurden zwei neu entdeckte Zähne aus Eppelsheim in Rheinland-Pfalz im Jahr 2017 von LUTZ und Kollegen mit „über-raschender Ähnlichkeit“ zu Homininen aus

Afrika beschrieben. Es handelt sich um einen oberen linken Eckzahn (C1, Epp. 30.16) und einen oberen rechten ersten Backenzahn (M1, Epp. 13.16). Die beiden Zähne werden auf 9,7 MrJ datiert und stammen aller Wahrscheinlichkeit nach von demselben Individuum. Die Argumente für eine Homininenähnlichkeit beziehen sich lediglich auf den oberen Eckzahn, da der Backenzahn sowohl miozänen Menschenaffen als auch frühmiozänen Affen, aber eben keinen Homininen gleicht.³³ Die Form des Eckzahns soll den Autoren zufolge wie bei den Homininen sein und die Abwesenheit eines Affenlückenkomplexes zur Folge haben (obwohl kein Unterkiefer vorliegt).

An dieser Behauptung lässt sich vielfältige Kritik üben. Erstens fehlt die Affenlücke nicht bei allen vermeintlichen Homininen (wie bei *Ardipithecus kadabba*) und außerdem besitzen auch heutige Menschenaffenweibchen manchmal keine Affenlücke (SAYWER & DEAK 2008, 13, 19).³⁴ Zweitens halten andere Paläoanthropologen wie BEGUN, VIOLA, MCCROSSIN und ALMÉCJA die Zähne aus verschiedenen Gründen für nicht hominin und bezweifeln sogar eine Verwandtschaft mit den Menschenaffen generell, weil sie eine Zugehörigkeit zu den Pliopithecoiden vermuten (ebd.; vgl. DOCKRILL 2017; GRESHKO 2017; HECHT 2017).³⁵ Und drittens hatten die Autoren um LUTZ (2017) in Bezug auf eine Überblicksstudie von PICKFORD (2012) über miozäne Affenfunde in Deutschland selbst festgestellt, dass diese Studie zeigt, „wie schwierig oder sogar unmöglich es ist, isolierte Zähne und Schädelknochen zu analysieren. [...] die kleine Stichprobe von Homininoidenfossilien der Schwäbischen Alb wurde einer verwirrenden Vielfalt von Arten zugeordnet“. Das gilt leider auch für die Zähne aus Eppelsheim und Wissingberg.“

Zwei einzelne Zähne, deren Zugehörigkeit sowohl widersprüchlich als auch kontrovers ist, können also den Medienrummel um eine „verblüffende Homininen-Ähnlichkeit“ angeblich „beider“ [sic!] Zähne (LUTZ et al. 2017)³⁶ oder gar ein „Umschreiben“ der Menschheitsge-



Abb. 14 Skizze des rekonstruierten Schädels von *Danuvius guggenmosi* mit braunen Bereichen als originalen Fundstücken. In welcher Art und Weise *Danuvius* aufrecht gehen konnte, ist unter den Wissenschaftlern umstritten. (Eigene Darstellung)

Abb. 15 Bei dem fossilen *Danuvius* wurde aufgrund von Knochenmerkmalen auf ein durchgestrecktes Bein und damit auf eine aufrechte zweibeinige Fortbewegung geschlossen. Doch auch Orang-Utans strecken ihr Bein beim Klettern häufig durch. (Wikimedia: shankar S., CC BY 2.0; Pixabay)



schichte (vgl. BECHLY 2017; GRESHKO 2017; HECHT 2017; GILLIAN 2017) nicht im Ansatz rechtfertigen. Stattdessen wäre es besser, das zu beherzigen, was Herbert LUTZ selbst in einem Interview gesagt hatte: „Wir wollen uns mit Spekulationen zurückhalten. Was uns diese Funde auf jeden Fall zeigen, ist, dass die Lücken in unserem Wissen und im Fossilbericht viel größer sind als bisher angenommen“ (nach GRESHKO 2017).

3.5.4 *Ouranopithecus* und *Graecopithecus*

Nahezu jede beliebige Position der Dryopithecinen wurde im evolutionären Stammbaum der Menschenaffenartigen in der Vergangenheit vorgeschlagen (ALMÉCJA et al. 2021).³⁷ Gegebenenfalls kann man sie nach neueren phylogenetischen Analysen als ursprüngliche Große Menschenaffen betrachten – obwohl ALMÉCJA et al. (2021) sich bei *Ouranopithecus* (ca. 9 bis 8 MrJ) sowie *Graecopithecus* (ca. 7 MrJ) da nicht sicher sind. Die Autoren schreiben, dass *Ouranopithecus* schon an drei verschiedene Stammbaumpositionen eingeordnet wurde: als Stammart der Afrikanischen Menschenaffen, als Kronen-Art näher zur Gorilla-Linie oder als Mitglied der Menschen-Linie (Homininen). Aber auch diese Zuordnungen sind nach GIERLINSKI et al. (2017) umstritten.

BÖHME hatte *Graecopithecus* in der FAZ (2017) gar als „Vormensch“ (d. h. Hominine) tituliert, doch ist diese Aussage aufgrund der folgenden Argumente als spekulativ zu bezeichnen. Im entsprechenden Fachartikel von BÖHME et al. (2017; vgl. FUSS et al. 2017) war auch nur von einem potenziellen Homininen („possible hominin“) die Rede.

Von dem ca. 7,2 MrJ alten *Graecopithecus freybergi* wurden ein beschädigter und teilweise verformter Unterkiefer in Griechenland bei Athen sowie ein ebenso alter Zahn aus Bulgarien gefunden, der möglicherweise ebenso zu dieser

Art gehört. Es liegt also insgesamt nur wenig Fossilmaterial vor; und es fehlt das Körperskelett (vgl. FUSS et al. 2017). Die Funde wurden von FUSS et al. (2017) aufgrund von Mikro-CT-Analysen neben anderen phylogenetischen Positionen bevorzugt als mögliche Homininenfossilien diskutiert, weil 1) eine partielle P4-Wurzelfusion beim zweiten Vorbackenzahn vorliegt und weil 2) eine mögliche Reduktion der Eckzahnwurzel als Gemeinsamkeit zu den Homininen besteht (vgl. BOEHME et al. 2017; vgl. KIRSCHER et al. 2021).

1) Eine partielle P4-Wurzelfusion ist laut FUSS et al. (2017) ein Merkmal, das fossil nur für die Homininen vorkommt, obwohl die Autoren einräumen, dass das fossile Vergleichsmaterial zu gering für definitive Aussagen ist. Außerdem kommt es auch heute bei wenigen Schimpansen (2–5 %) vor und tritt bei Australomorphen auch nicht häufig auf, weil es sehr variabel ist.³⁸ *Graecopithecus freybergi* hat im Gegensatz zu *Ouranopithecus turkae*³⁹ beim zweiten Backenzahn (M2) eine dickere Schmelzschicht, wie sie auch bei Menschen vorkommt (vgl. ebd., Fig. 5). Dieses Merkmal tritt auch beim ca. 12 MrJ alten *Griphopithecus darwini*, aber nicht beim Gattungsgenossen *Griphopithecus alpani* auf – was Fragen in der Zuordnung aufwirft.

2) Die Eckzahnwurzellänge ist gar kein gutes Argument: Die absolute Zahnwurzellänge überlappt von *Graecopithecus* bei allen sechs untersuchten Zähnen sowohl mit Menschen als auch mit den Großen Menschenaffen; ist aber bei zwei Backenzähnen (M2 und M3) länger als bei Schimpansen (vgl. ebd., Fig. 6).⁴⁰

Andere Merkmale sprechen eher für eine Zugehörigkeit zu den Menschenaffen als zu den Homininen: Der Unterkiefer-Körper (Corpus mandibulae) von *Graecopithecus* ist graziler als bei anderen Homininen (inkl. der Australopithecinen und des „frühen *Homo*“); die Anzahl der Wurzeln und Wurzelhöhlen (Pulpa) entspricht der Situation bei den Menschenaffen, und zwei Wurzelmerkmale passen zu den Afri-

Abb. 16 Weitere kontroverse Dryopithecinen: Unterkiefer und linker Prämolare von *Graecopithecus freybergi*; Schädelfragment von *Ouranopithecus macedoniensis*. (Wikimedia: Fuss J, Spassov N, Begun DR & Böhme M, CC-BY 4.0; 120, CC BY 2.5)



kanischen Menschenaffen.⁴¹ Daher geben Fuss et al. (2017) aktuell vier verschiedene denkbare phylogenetische Positionen für *Graecopithecus* an, auch wenn sie die letztere bevorzugen: Stammart der Hominiinae (Afrikanische Menschenaffen), Gorillini, Panini oder Hominine.

Es herrscht bei *Ouranopithecus* und *Graecopithecus* keine Einigkeit bezüglich des Homininen-Status.

Fuss et al. (2017) verweisen darauf, dass es bei *Ouranopithecus* eine ähnliche Debatte wie bei der *Graecopithecus*-Debatte gibt: Einige Wissenschaftler sehen bei *Ouranopithecus* bzw. *Graecopithecus* Ähnlichkeiten zu Homininen, andere Forscher nur Homoplasien. Kurz gesagt: Es herrscht bei *Ouranopithecus* und *Graecopithecus* keine Einigkeit bezüglich des Homininen-Status.

Eine ähnliche Diskussion findet sich bei PUGH (2022). Sie erwähnt unter den Dryopithecinen nur *Ouranopithecus* und *Graecopithecus* (neben dem asiatischen *Indopithecus*) als Gattungen, bei denen von Wissenschaftlern Ähnlichkeiten zu den Homininen diskutiert wurden.⁴⁵ Der Einordnung als Homininen schließt sich PUGH (2022, Fig. 1, 5) aber nicht an, sondern sie ordnet *Ouranopithecus* und *Graecopithecus* (sowie *Indopithecus*) als Große Menschenaffen („Great apes“) vor der Abspaltung der heutigen Afrikanischen Menschenaffen ein.⁴⁶ Im Fließtext schreibt PUGH (2022), dass ihre cladistische Analyse zu einer Einordnung von *Ouranopithecus* und *Graecopithecus* als Stammarten der Afrikanischen Menschenaffen passen würde. Allerdings hält sie die meisten gemeinsam abgeleiteten Merkmale (Synapomorphien) zwischen diesen beiden Gattungen und den Afrikanischen Menschenaffen für „nicht eindeutig“, da sie auch mit anderen miozänen Affen außerhalb dieser Gruppe geteilt werden. Bei *Ouranopithecus macedoniensis* würde die Position als Verwandter der Gorillas bzw. Homininen nach PUGH (2022) außerdem die Annahme von Konvergenzen bei anderen Merkmalen der Afrikanischen Menschenaffen erfordern (wie z. B. in der supraorbitalen Region).⁴⁷ Des Weiteren fehlen *Ouranopithecus macedoniensis* typische Zahnanpassungen von Schimpanse und Mensch.

Es muss an dieser Stelle betont werden, dass die umfassenden cladistischen Daten von PUGH (2022), wie sie in Anhang Tab. 2 zusammengestellt wurden, eine Stellung von *Graecopithecus* bzw. *Ouranopithecus* als Homininen nicht unterstützen. *Graecopithecus* weist 75,0 % Übereinstimmung mit dem Gorilla auf (der höchste Wert aller miozänen Menschenaffen) und nur 37,5 % mit dem Menschen (etwas mehr als die Hälfte des Schimpansen mit 63,3 %). Bei *Oura-*

Fußspuren von *Graecopithecus*?

Auf Kreta wurden bei Trachilos ca. 6,05 MrJ alte⁴² zweibeinige Fußspuren mit einer anliegenden Großzehe⁴³, mit Fußballen sowie kontinuierlich kürzeren Seitenzehen gefunden. Diese Fußspuren haben populär relativ viel Bekanntheit als Fußspuren potenzieller Homininen oder als Fußspuren von *Graecopithecus* erfahren. Der Sohlenabdruck und die Fußgröße waren aber nicht sehr homininenähnlich

(GIERLINSKI et al. 2017). Außerdem bleibt die Zuordnung der Fußspuren ohne Körperskelettfunde und in einer geografischen Entfernung von 250 km und einem geologisch-zeitlichen Abstand von 1 MrJ zu *Graecopithecus freybergi* (KIRSCHER et al. 2021; vgl. Uni Tübingen 2021) bisher pure Spekulation und ist somit ungeklärt (vgl. GIERLINSKI et al. 2017).⁴⁴

nopithecus macedoniensis sind es 66,4 % Übereinstimmung mit dem Gorilla und nur 46,5 % mit dem Menschen.

PUGH (2022) konstatiert: „Eine ausschließliche Verwandtschaft mit Homininen wird nicht unterstützt; Ähnlichkeiten mit *Australopithecus* in der dentognathen Morphologie [Zahn-Kiefer-Merkmale] sind besser als unabhängig abgeleitet in Reaktion auf die Ernährung zu interpretieren [...]“. Auch bei *Ouranopithecus turkae* werden Zahnähnlichkeiten zu *Australopithecus* als „Konvergenzen aufgrund von starkem Kauen“ interpretiert (ebd.; vgl. WOOD & HARRISON 2011⁴⁸). Obwohl von Fuss und Kollegen (2017; s. o.) sowie BÖHME und Kollegen (2017; s. o.) einige Ähnlichkeiten an Unterkiefer und Zahnwurzeln von *Graecopithecus* und den Homininen beschrieben wurden, hält PUGH (2022) dessen phylogenetische Position aufgrund der Beschädigung des Typusunterkiefers auch in Zukunft für „wahrscheinlich schwierig“ bestimmbar (vgl. ALMÉCJA et al. 2021).

Dieser Sichtweise schließt sich auch ANDREWS (2020) an. Er ist der Meinung, dass *Ouranopithecus* und *Graecopithecus* insgesamt eine „ungewisse“ taxonomische Zuordnung haben und dass bei den Merkmalen, die Fuss und Kollegen (2017) vorgeschlagen haben, „derzeit nicht klar ist, welche Merkmale Homoplasien und welche Homologien sind.“⁴⁹

Insgesamt ist somit auch die Einordnung von *Ouranopithecus* und *Graecopithecus* als potenzielle Homininen nicht mehrheitsfähig. Ganz allgemein kann daher mit ALMÉCJA et al. (2021) festgehalten werden: „Diese gegensätzlichen Ansichten über Dryopithecinen resultieren aus der unvollständigen und fragmentarischen Fossilüberlieferung in Verbindung mit der weit verbreiteten Homoplasie.“

Die gegensätzlichen Ansichten über Dryopithecinen resultieren aus der unvollständigen Fossilüberlieferung sowie der weit verbreiteten Homoplasie.

Abb. 17 Bei den Kenyapithecinen (hier *Kenyapithecus wickeri*) gibt es keinen Konsens über die Verwandtschaft. (Wikimedia: Ghedoghedo, CC BY-SA 4.0)



3.6 Die umstrittenen Kenyapithecinen aus Afrika

Die Gattungen *Kenyapithecus* und *Griphopithecus* aus der Türkei bzw. aus Mitteleuropa sind mit ca. 16,5 bis 14 MrJ die ältesten miozänen Affen außerhalb von Afrika. *Griphopithecus* wird häufig in eine Gruppe mit *Kenyapithecus* gestellt (ALMÉCJA et al. 2021). Dies gilt teilweise auch für *Nacholapithecus* und *Equatorius* – was aber den dann als abgeleitet zu betrachtenden Merkmalen bei *Kenyapithecus* widersprechen würde (PUGH 2022). ALMÉCJA et al. (2021) bezeichnen diese Gruppe daher informell als Kenyapithecinen, „weil es keinen Konsens über ihre Verwandtschaft gibt“.

Bei den Kenyapithecinen gibt es keinen Konsens über die Verwandtschaft.

Leider wurden die genannten vier potenziellen Kenyapithecinen bisher selten in phylogenetische Analysen einbezogen (PUGH 2022). Deren Ergebnisse variieren, zeigen aber allgemein *Kenyapithecus* als Großen Menschenaffen und *Griphopithecus* und *Equatorius* als Stamm-Arten. Angesichts der unterschiedlichen Positionen in den Analysen von PUGH (2022; vgl. Tab. 1) „ist es nicht möglich, mit Gewissheit zu sagen, welches fossile Taxon den frühesten verzweigten Stamm-Hominiden (Große Menschenaffen) darstellt“ (ebd.). Die Autorin hält *Kenyapithecus* und *Griphopithecus* trotzdem noch für gute Kandidaten als frühe Stamm-Hominiden. Bei *Nacholapithecus* und *Equatorius* besteht aber in der Fachwelt „insgesamt wenig Konsens“ für diese Position (ebd.). Außerdem gibt PUGH (2022, Fig. 1) auch an, dass unklar ist, in welcher Beziehung zu den heutigen Großaffen *Kenyapithecus* und der sehr fragmentarische *Griphopithecus* (sowie *Oreopithecus*, *Chororapithecus* und *Samburupithecus*) überhaupt stehen.

Einige konkurrierende Modelle stimmen nach ALMÉCJA et al. (2021) zwar darin überein, dass die Kenyapithecinen die Vorfahren der europäischen Dryopithecinen waren. Dennoch bleibt der Ursprung der Afrikanischen Menschenaffen „umstritten“ (ebd.). Außerdem

müssen die genannten Modelle von einem mehrfachen und bisher nicht nachgewiesenen Hin- und Herwandern zwischen den Kontinenten ausgehen (ebd.).

Letztlich hängt die Einordnung der Kenyapithecinen davon ab, wie man die Stamm-Formen der Kleinen und der Großen Menschenaffen genau rekonstruieren müsste; doch dies ist generell sehr kompliziert (vgl. PUGH 2022). Der letzte Vorfahr der Großen Menschenaffen ist „nicht bekannt“ und es ist „derzeit unklar“, ob der letzte gemeinsame Vorfahr der Menschenaffenartigen den Gibbons, den Großen Menschenaffen oder keinem von beiden ähnelte (PUGH 2022). Auch ALMÉCJA et al. (2021) hoffen, dass zukünftige Fossilien von Kleinen Menschenaffen helfen, zu klären „was die Familie der Großaffen und Menschen wirklich definiert“. Insbesondere die Frühzeit der Menschenaffen und sogar ihre eigentliche Definition sind somit nicht wirklich bekannt.

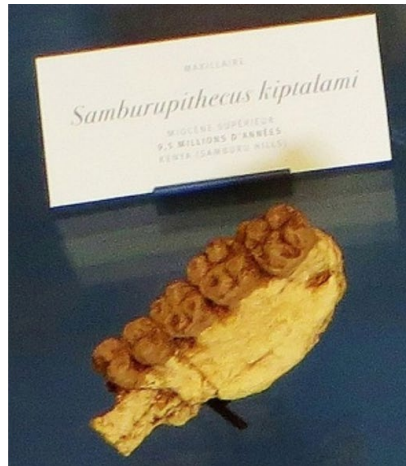
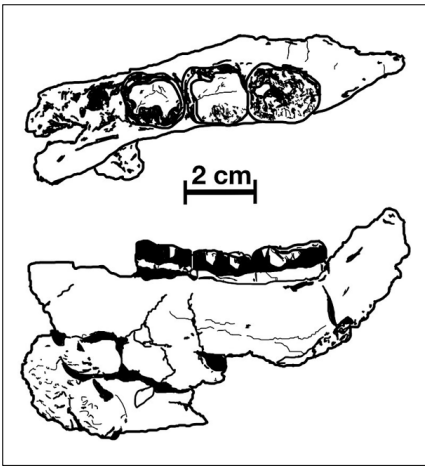
Der letzte Vorfahr der Großen Menschenaffen ist „nicht bekannt“ und es ist „derzeit unklar“, welchen Affen der letzte gemeinsame Vorfahr der Menschenaffenartigen ähnelte.

3.7 Spätmiozäne Affen aus Afrika

In Afrika fand man Menschenaffen aus endmiozänen Ablagerungen, die auch schon als Vorfahren der Afrikanischen Menschenaffen (Hominae) diskutiert wurden. Dies sind *Chororapithecus*, *Nakalipithecus* und *Samburupithecus*; „aber die verfügbaren fragmentarischen Überreste lassen keine eindeutige Bewertung zu“ (ALMÉCJA et al. 2021; vgl. PUGH 2022).⁵⁰ Auch PUGH (2022) diskutiert *Nakalipithecus* (neben *Oreopithecus* und *Gracopithecus*) als Mitglieder der Afrikanischen Menschenaffen. In ihrer Figure 1 hatte sie aber angeführt, dass *Nakalipithecus* sowie *Chororapithecus* und *Samburupithecus* eine „unsichere Position“ im Verhältnis zu den Großaffen besitzen.

Bei *Chororapithecus*, *Nakalipithecus* und *Samburupithecus* lassen die verfügbaren fragmentarischen Überreste „keine eindeutige Bewertung zu“.

Samburupithecus wurde schon an verschiedenen evolutionären Positionen diskutiert, nämlich als Stammart von Großen Menschenaffen, Hominae oder Gorillas oder sogar eine Ähnlichkeit zu den Proconsuliden (PUGH 2022). *Samburupithecus* bleibt in der Fachwelt hinsichtlich seiner Zugehörigkeit somit „ungewiss“; außerdem ist von ihm nur ein einziges Oberkie-



ferfragment vorhanden (ebd.). In PUGHS (2022) cladistischer Analyse bekommt er eine „ungewöhnliche“ Position: Er ist demnach nicht einmal ein Großer Menschenaffe und könnte gemeinsam mit *Oreopithecus* zur Stammgruppe der Kleinen Menschenaffen gehören.

Die Zuordnung von *Nakalipithecus* zu den Hominae hält PUGH (2022) für konsistent.

Allerdings gibt sie zu bedenken, dass der geringe Fossilbefund (ein fragmentarischer Unterkiefer und isolierte Zähne) es „schwierig macht, alternative Möglichkeiten auszuschließen“, und dass daher neue Funde für eine Bestätigung ihrer Hypothese notwendig wären (ebd.).

Abb. 18 Das wenige Fossilmaterial – die Unterkiefer von *Nakalipithecus nakayamai*, *Samburupithecus kiptalami* und *Otaviapithecus namibiensis* – erlaubt keine eindeutige Bewertung. (Wikimedia: Nikhil lyengar, CC BY-SA 4.0; Ghedoghedo, CC BY 3.0)

4. Die Deutung der fossilen Daten aus evolutionärer Sicht

4.1 Abstammungshypothesen über den Ursprung der Großen Menschenaffen

Es gibt im Wesentlichen nach ALMÉCJA et al. (2021) die drei nachfolgend genannten konkurrierenden Modelle über die Herkunft der Großen Menschenaffen.

Das erste Evolutionsmodell setzt die Dryopithecinen als Vorfahren der heutigen Großen Menschenaffen (Hominae) voraus. PUGH (2022) konstatiert hingegen: „Das Taxon, das das früheste bekannte Mitglied der Hominaengruppe [der Großen Menschenaffen] darstellt, ist derzeit unklar.“

Ein **zweites Szenario** nimmt als Vorfahre der Großen Menschenaffen die Kenyapithecinen in Afrika an und postuliert dann in Europa ein Aufspaltungsereignis zwischen Dryopithecinen und Ponginae, also der Orang-Utan-Verwandtschaft (ALMÉCJA et al. 2021). Das Problem daran ist aber, dass dann die Dryopithecinen keine „derzeit anerkannten“ gemeinsamen abgeleiteten Merkmale mit den Ponginae aufweisen würden, nachdem sich diese Gruppe abgespalten hätte (ebd.). Dieses Szenario ist nicht nur „schwer zu testen“, es würde auch noch „ein noch höheres Maß an Homoplasie [Parallelentwicklungen] implizieren“, als ohnehin evolutionär schon notwendig ist (ebd.). Dazu würde auch gehören, dass die Kenyapithecinen die aufrechte (orthograde) Körperhaltung



Abb. 19 Die pronograde (waagrechte) Körperhaltung der sonstigen Altweltaffen („Tieraffen“) am Beispiel von Schopfmakake unten und die orthograde (aufgerichtete) Körperhaltung der Großen Menschenaffen und Menschen oben. (Wikimedia: Bóí Miguel Mendez, CC BY 2.0; DeFacto, CC BY-SA 4.0)

konvergent („unabhängig“) entwickelt hätten. Je mehr Konvergenzen aber angenommen werden müssen, desto unplausibler wird ein evolutionäres Szenario.

Eine **dritte Möglichkeit** ist, „dass keines der oben genannten [miozänen] Taxa eng mit der afrikanischen Affen- und Menschenclade verwandt ist“ (ALMÉCJA et al. 2021). Die Autoren gehen in diesem Fall davon aus, dass man fossile Vorfahren der nichthomininen Afrikanischen Menschenaffen noch in den mehrheitlich unerforschten Regionen Afrikas finden könnte. Ihre Begründung offenbart, dass sie diese Vorfahren lediglich aufgrund des evolutionären Paradigmas vermuten: „Die größte Herausforderung besteht darin, Hominoidea-Fundstellen aus dem Mio-Pliozän außerhalb Ost- und Südafrikas zu finden, obwohl wir wissen, dass sie existieren“ (ebd., Hervorh. d. Verf.). Wenn man stattdessen nur von den empirischen Belegen ausgeht, wäre die alternative Annahme genauso legitim, dass es diese postulierten gemeinsamen Vorfahren der Afrikanischen Menschenaffen und des Menschen nie gegeben hat. Dies gilt insbesondere, da bereits ca. 40 fossile und lebende Gattungen potenzieller Menschenaffen bekannt sind, die sich eben nicht widerspruchsfrei in einen Stammbaum einfügen lassen.

Folgende Zitate untermauern diese Problematik: ANDREWS (2020) weist beispielsweise auf das „Fehlen von Anpassungen an den Knöchelgang im Fossilbericht“ hin – dabei ist der Knöchelgang ein markantes Merkmal von Afrikanischen Menschenaffen. Und doch wird eine konvergente Entstehung eines so markanten Merkmals diskutiert und seine Herkunft bleibt laut ALMÉCJA et al. (2021) letztlich unklar: „Warum, wann und wie oft sich der Knöchelgang entwickelt hat, ist schwieriger zu erklären als der Ursprung des Homininen-Bipedalismus.“ Die FAZ (2017) zitiert den berühmten Paläoanthropologen Jean-Jacques HUBLIN, Direktor der Abteilung *Human Evolution* am Max-Planck-Institut für Evolutionäre Anthropologie in Leipzig, folgendermaßen: „Die Aufspaltung der Hominiden-Vorfahren des Menschen und der Menschenaffen ist schlecht dokumentiert“. Und BÖHME et al. (2017) konstatieren: „Das späte Miozän war eine Zeit der großen Hominiden-Radiation (Afrikanische Affen und Menschen), aber wann, wo und warum sich die Linien aufspalteten, wird heftig diskutiert.“

Vielleicht bietet ja die neue umfangreiche Analyse von PUGH (2022, Suppl. Tab. 7) neue Anhaltspunkte für eine vermeintliche Evolutionsgeschichte der Großen Menschenaffen? Die folgende Abb. 20 gibt eine Analyse des Verfassers hinsichtlich der quantifizierten Merkmale wieder, die bei PUGH (ebd.) exakt den menschlichen Merkmalen entsprechen.

Es fällt beim Betrachten der Daten von PUGH (2022) in Abb. 20 auf, dass es lediglich für die Linie des Orang-Utans eine größere Zahl von möglichen Vorfahren bzw. Verwandten

gibt. Für eine plausible Evolution hin zu den Afrikanischen Menschenaffen leisten sie aber kaum einen Beitrag, da genau diese Arten keine höhere prozentuale Ähnlichkeit hin zu den Gorillas oder Schimpansen aufweisen (vgl. Anhang Tab. 2). Außerdem besitzen unter *allen* Arten von miozänen Menschenaffen lediglich *Indopithecus giganteus* und *Ouranopithecus turkae* einen relativen Anteil an menschenähnlichen Merkmalen, der mindestens so hoch ist wie der von Schimpansen bzw. Gorillas. Und selbst *Australopithecus*, der als der Vormensch schlechthin gehandelt wird, ist dem modernen Menschen nur ein paar Prozentpunkte näher als der Schimpanse und überbrückt damit nur wenig mehr als ein Viertel der evolutionär notwendigen Merkmalsänderungen hin zum modernen Menschen. Ansonsten herrscht eine gähnende Leere zwischen dem Auftreten der Gorillas und der Schimpansen sowie der modernen Menschen. Außerdem liegt von *Indopithecus giganteus* und *Ouranopithecus turkae* nur sehr wenig fossiles Material vor (jeweils unter 11 bzw. 15 % der Vergleichsmerkmale; vgl. Anhang Tab. 2); und somit ist auch deren verwandtschaftliche Einordnung nicht sehr aussagekräftig. Noch gravierender ist, dass *Ouranopithecus turkae* den Altweltaffen noch deutlich ähnlicher ist als den Menschen bzw. Menschenaffen, und dass *Indopithecus giganteus* den Kleinen Menschenaffen – nicht aber den Afrikanischen Menschenaffen – beinahe genauso stark ähnelt wie den Menschen (vgl. Anhang Tab. 2). Alle anderen Funde haben noch weniger relative menschliche Anteile und zeigen damit keinen evolutionären „Fortschritt“ innerhalb der Afrikanischen Menschenaffen.

„Noch schlimmer ist, dass relativ vollständige fossile Affen, die unbestritten frühen Mitgliedern der Gorilla- und Schimpansen-Linien zugeordnet werden können, noch nicht gefunden wurden.“

Diese Ergebnisse bestätigen letztlich, wie groß unser Nichtwissen über die Verwandtschaft und Herkunft der Afrikanischen Menschenaffen eigentlich ist. Auch ALMÉCJA et al. (2021) sind skeptisch hinsichtlich der Herkunft der Afrikanischen Menschenaffen im Fossilbericht: „Noch schlimmer ist, dass relativ vollständige fossile Affen, die unbestritten frühen Mitgliedern der Gorilla- und Schimpansen-Linien zugeordnet werden können, noch nicht gefunden wurden.“

**Die exakte Übereinstimmung mit den 338 quantifizierten Merkmalen
von *Homo sapiens* in absoluten Zahlen
(in Klammern ist die anteilige Übereinstimmung angegeben)**

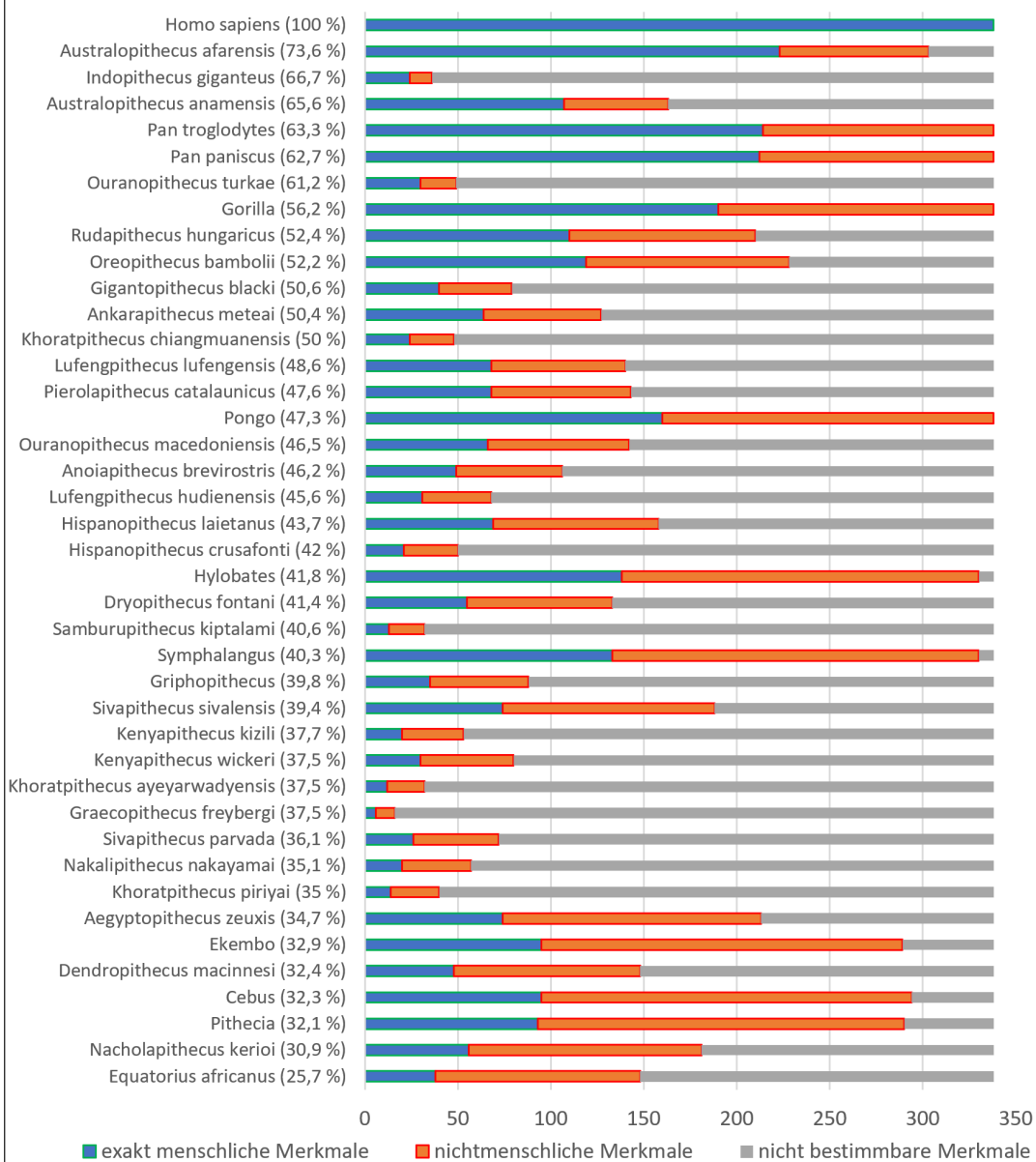


Abb. 20 Übersicht über 338 Vergleichsmerkmale, entnommen aus den Analysen von PUGH (2022), die exakt den bei *Homo sapiens* quantifizierten Merkmalen entsprechen. In Klammern sind die Prozentzahlen angegeben, die anteilig von den vorhandenen Daten den menschlichen Kriterien entsprechen. Die grau gekennzeichneten Merkmale sind nicht bestimmbar und zeigen, wie groß unser Nichtwissen bei den meisten Fossilien ist. (Eigene Darstellung basierend auf den Daten von PUGH 2022, Suppl. Tab. 7)

4.2 Die subjektiven Komponenten in der Stammbaumrekonstruktion

Wie beschrieben, liegt ein wesentliches Problem bei der Bewertung der miozänen Menschenaffen beim geringen fossilen Datenmaterial. Dieses Material besteht bei manchen Arten sogar nur aus einem einzigen fossilen Zahn, aus dem dann aber eine ganze neue Art abgeleitet wurde: „Viele miozäne Affentaxa sind nur durch fragmentarische dentognathische [Zahn-Unterkiefer-] Fossilien vertreten, und die Nützlichkeit von Mandibeln [Unterkiefern] und Molaren [Backenzähnen] für Rückschlüsse auf die Stammesgeschichte der Affen wurde in Frage gestellt“ (ALMÉCİJA et al. 2021; vgl. PUGH 2022).

Die widersprüchlichen Stammbaumrekonstruktionen beruhen auf Unterschieden in den Analysen und subjektiven Interpretationen.

ALMÉCİJA et al. (2021) sehen als weitere Ursachen für ganz widersprüchliche Stammbaummodelle der Menschenaffen in der Paläanthropologie auch analytische Unterschiede in der Vorgehensweise der Wissenschaftler wie zum Beispiel „bemerkenswerte Unterschiede der subjektiven Definition und Bewertung komplexer Morphologien (z. B. ‚beginnender supraorbitaler Torus‘)“. Auch PUGH (2022) schließt sich der Kritik an, dass die Bewertung bzw. Quantifizierung von Merkmalen, der Einbezug bzw. der Ausschluss gewisser Taxa oder Merk-

male sowie die Wahl des cladistischen Verfahrens einen entscheidenden Einfluss auf unterschiedliche Stammbaumrekonstruktionen haben.⁵¹

Entscheidend ist also die Interpretation der Merkmale von fossilen Menschenaffen und Homininen durch die Wissenschaftler in ihrem von vornherein an die Daten herangetragenen Denkraum.

Dieser Streit spielt sich nicht nur bei den beiden Schulen bezüglich der Rekonstruktion des letzten gemeinsamen Vorfahren ab (Top-down vs. Bottom-up, vgl. Abschnitt 2.1), sondern auch in der Deutung möglicher Funktionen aufgrund des fossilen Datenmaterials. In der Paläoanthropologie gibt es nämlich zwei widerstrebende funktionsmorphologische Denkschulen: die „totalistische“ und die „direktionalistische“ Sichtweise. Diese unterscheiden sich darin, welche Bedeutung sie den ursprünglichen (primitiven) Merkmalen bei der Rekonstruktion von Verhalten und Bewegung beimessen.

Die „**Totalisten**“ konzentrieren sich auf „das gesamte morphologische Muster“ einer Art zur Rekonstruktion ihrer Fortbewegungsweise. Sie leiten zum Beispiel von gekrümmten Fingern eine andauernde Klettertätigkeit in den Bäumen ab. Finden sie bei einem Fossil Kletteranpassungen gemeinsam mit potenziellen Anpassungen an einen zweibeinigen Gang, dann vermuten sie, dass bestimmte nicht menschenähnliche Merkmale (z. B. die Hüfte) auf eine andere Art der Zweibeinigkeit hindeuten als beim Menschen (ALMÉCJA et al. 2021).

„**Direktionalisten**“ hingegen fokussieren sich auf die abgeleiteten (modernen) Merkmale, denen sie die eine bestimmte Funktion zuweisen und konzentrieren sich dann „ausschließlich auf zweibeinige Anpassungen“ (ebd.). Dies ist aber zwangsläufig sehr spekulativ, wenn man alle Merkmale ignoriert, die nicht in die Richtung des gewünschten evolutionären Trends hin zur menschlichen Zweibeinigkeit weisen.

Die Folgen der unterschiedlichen Denkvoraussetzungen zeigen ALMÉCJA et al. (2021) am Beispiel von *Danuvius* (vgl. Abschnitt 3.5.2; 4.3) auf. Aus „totalistischer“ Perspektive würde man argumentieren, dass es bei *Danuvius* ein „hohes Maß“ an vierfüßiger Fortbewegung in Kombination mit hangelnden Verhaltensweisen gab (ebd.). Für „Direktionalisten“ hingegen gilt, dass sie „die primitiven Merkmale zugunsten der neu abgeleiteten adaptiven [angepassten] Merkmale (d. h. das Hangeln) *herunterspielen*“ würden (ebd., Hervorh. d. Verf.). Die zitierte Beschreibung spricht nicht gerade für ein evidenzbasiertes Argumentieren der „Direktionalisten“, sondern mehr für ein „Sehen wollen“ von passenden evolutionären Deutungen – das dann dem uneingeweihten Betrachter als „Faktum“ verkauft wird.

Auch die Paläoanthropologen WOOD & HARRISON (2011; vgl. ANDREWS 2020) warnen davor,

von gemeinsamen Merkmalen sofort auf eine gemeinsame Evolution zu schließen, wie es die Direktionalisten tun. Insbesondere aufgrund der vielfältigen Homoplasien sollte man bei neuen Funden erst eine Verwandtschaft mit heute lebenden Formen *belegen*, statt sie einfach als gegeben *vorauszusetzen*. Es spricht Bände, dass solche Selbstverständlichkeiten wissenschaftlichen Arbeitens überhaupt betont werden müssen. WOOD & HARRISON (2011) argumentieren nämlich, dass viele Konvergenzen auch bei anderen afrikanischen Säugergruppen als bei den Homininen auftreten – wie bei Hornträgern (Bovidae), Einhufern (Equidae), Rüsseltieren (Proboscidea), Fleischfressern (Carnivora) und Altweltaffen. Ein Ignorieren dieser Problematik bei den Homininen bzw. Menschenaffen kann daher nur weltanschaulich bedingt sein und nicht empirisch begründet sein.

Angesichts dieser massiven Unklarheiten bei der Einordnung und der evolutionären Bedeutung der miozänen Menschenaffen ist es nicht verwunderlich, wenn diese selten in phylogenetischen Studien über die evolutionäre Abstammung der Homininen, also der mutmaßlichen Vorfahren des Menschen seit Abspaltung der Schimpansen-Linie, herangezogen werden. Trotzdem plädiert das Autorenteam um ALMÉCJA (2021) für eine viel stärkere Betrachtung der miozänen Menschenaffen bei Merkmalsvergleichen, um ursprüngliche (primitive) von abgeleiteten (modernen) Merkmalen bei Homininen besser unterscheiden zu können. Dieser Wunsch ist absolut berechtigt. Viel zu selten werden phylogenetische Vergleiche auf breiter Datenbasis verschiedener Arten aufgestellt. Selbst ein Einbezug verschiedener lebender Menschenaffen und Altweltaffen ist in phylogenetischen Studien selten – ein Einbezug miozäner Menschenaffen aber noch viel seltener. Dies trifft, wie Anhang Tab. 5 zeigt, leider auf einen Großteil der phylogenetischen Studien unserer Zeit zu, was sicher auch am enormen Aufwand der Datenbeschaffung liegt. Solange aber phylogenetische Studien nicht breiter aufgestellt werden, muss festgehalten werden, dass unsere heutigen phylogenetischen quantitativen Merkmalsvergleiche häufig leider auf Vergleiche außerhalb der postulierten engen evolutionären Verwandtschaft verzichten. Dies führt dazu, dass man schwer erkennen kann, ob gemeinsame Merkmale eines Homininen zu Schimpanse oder Mensch tatsächlich von evolutionärer Aussagekraft sind, oder ob nur Konvergenzen vorliegen.

Heutige phylogenetische quantitative Merkmalsvergleiche verzichten leider häufig auf Vergleiche außerhalb der postulierten engen evolutionären Verwandtschaft.

Allgemeine Probleme bei der Verhaltensrekonstruktion von Fossilien

(basierend auf ALMÉCJA et al. 2021 und BRANDT 2017, 30, 38–44)

Es gibt eine ganze Reihe von Problemen bei der Verhaltensrekonstruktion aufgrund funktionsmorphologischer Schlussfolgerungen bei Fossilien:

1. Es wird häufig bei den Verhaltensweisen der Homininen nur über das spekuliert, was entsprechend den evolutionären Paradigmen gut passen könnte. Wissenschaftliche Hypothesen brauchen aber empirisch überprüfbare Daten, um verifizierbar bzw. falsifizierbar zu sein.

2. Es gibt oft keine lebenden Analogien, sodass wir nicht sicher wissen, wie Australopithecinen und andere frühe Homininen mit heute unbekanntem Merkmalsmix sich wirklich verhalten und bewegt haben.

3. Es gibt auch von heutigen Affen und Menschen bei einigen Merkmalen nur wenige Messdaten, sodass viele funktionsmorphologische Zusammenhänge von Bau und Funktion immer noch nicht eindeutig belegt sind. In diesen Fällen werden den Lesern

dann häufig nur funktionsmorphologische Spekulationen angeboten.

4. Da viele paläoanthropologische Untersuchungen zu funktionsmorphologischen Zusammenhängen in der Vergangenheit oft nur auf kleinen Stichproben beruhten, ergeben neue Untersuchungen immer wieder, dass angeblich „affenartige“ Merkmale auch bei gesunden Menschen auftreten und dass „menschenartige“ Merkmale auch bei heutigen Menschenaffen vorkommen. Damit können in diesen Fällen kaum valide Zuordnungen zu einer eher affenartigen oder menschenartigen Funktionsmorphologie vorgenommen werden. Dennoch werden solche überlappenden Merkmale in der Fachliteratur und vor allem in populären Medien oft als klar „menschentypisch“ bzw. „affenartig“ gedeutet (z. B. DUNMORE et al. 2020; WILLIAMS et al. 2021; vgl. SCHOLL 2022a).

5. Verschiedene Verhaltensweisen in der Fortbewegung können „ähnliche mechani-

sche Anforderungen“ besitzen (ALMÉCJA et al. 2021). Dies bedeutet, dass mechanische Belastungsmuster bei ganz verschiedenen Tätigkeiten ähnlich aussehen können und die Rückschlüsse zum Beispiel auf Fortbewegungsweisen dann nicht eindeutig sind. „So können beispielsweise Merkmale, die funktionell mit Vierbeinigkeit oder Orthogradie [aufrechter Körperhaltung] zusammenhängen, als zweibeinige Anpassungen fehlinterpretiert werden.“ (ebd.)

6. Außerdem hat die Knochenbildung eine stark individuelle Komponente und vieles „deutet darauf hin, dass unregelmäßige Belastungen [wie bei einer Verletzung], selbst wenn sie gering sind, osteogener [Knochen beeinflussender] sein können als stereotype Belastungen“ (ebd.). Somit gilt: „Die Zuverlässigkeit, mit der interne Knochenstrukturen für Rückschlüsse auf das Verhalten fossiler Spezies herangezogen werden können, ist noch ausbaufähig.“ (ebd.)

4.3 „Storytelling“: Wenn ausgedachte Evolutionsgeschichten die Datenlücken überspielen

Angesichts von mehr als 40 fossilen Gattungen der Menschenaffen und frühen Homininen in „einer weiten geografischen Verbreitung“ ist es kein Wunder, dass ALMÉCJA et al. (2021) die folgende Überschrift als Zusammenfassung vieler Ergebnisse gewählt haben: „Die verworrenen Äste der Evolution der Menschenaffen“.

ALMÉCJA et al. (2021) machen, wie beschrieben, neben dem fragmentarischen Fossilbefund auch das Fehlen heutiger funktionsmorphologischer Vorbilder für diese „verworrenen“ Stammbaumrekonstruktionen verantwortlich. Ein weiteres relevantes Problem ist „das phylogenetische Rauschen, das die Homoplasie in phylogenetische Schlussfolgerungen einbringt“ und widersprüchliche Stammbäume je nach Merkmalen von Körperskelett bzw. Schädel ergibt (ebd.; vgl. die Abschnitte 2.1 und 3.1). Das in der Literatur stets wiederkehrende Argument, „dass scheinbare Ähnlichkeiten unabhängig voneinander entwickelte biomechanische Lösungen für ähnlichen Selektionsdruck bei der Fortbewegung darstellen könnten“ (ALMÉCJA et al. 2021), ist auch nicht wirklich hilfreich, solange nicht konkrete Schritte hinsichtlich Selektionsdruck, Genveränderungen und Ontogenese der Merkmale aufgezeigt werden können. Zudem sind Selektionsdrücke allenfalls notwendige Voraussetzungen für evolutive Änderungen, erklären aber nicht den Formenwandel. Streng genommen verschleiern die Begrif-

fe „Rauschen“ bzw. „Homoplasie“ sprachlich nur, dass widerspruchsfreie Stammbaumrekonstruktionen schlichtweg scheitern. Würde man intellektuell ergebnisoffen arbeiten, sollte dies als Indiz dafür ernst genommen und diskutiert werden, dass es einen solchen evolutionären Stammbaum gar nicht gegeben haben könnte.

Streng genommen verschleiern die Begriffe „Rauschen“ bzw. „Homoplasie“ sprachlich nur, dass widerspruchsfreie Stammbaumrekonstruktionen schlichtweg scheitern.

Doch woher kommen trotz aller Unsicherheiten der Paläoanthropologie dann die medial präsenten Sichtweisen, die eine fertige und gut belegte Evolutionsgeschichte des Menschen vermitteln?

Solange die Datenbasis zu gering und die Schlussfolgerungen daraus so umstritten sind, ist man natürlich bestrebt, die Beweislücken im Evolutionsmodell anderweitig auszufüllen. Auch dazu haben ALMÉCJA et al. (2021) etwas zu sagen: „Der Mensch ist ein Geschichtenerzähler: Theorien über die menschliche Evolution ähneln oft ‚anthropogenen Erzählungen‘, die die Struktur einer Heldenreise aufgreifen, um wesentliche Aspekte wie die Ursprünge der aufrechten Körperhaltung, die Befreiung der Hände oder die Vergrößerung des Gehirns zu erklären. Interessanterweise haben sich solche Erzählungen seit Darwin nicht grundlegend geändert.“

Dort, wo die empirischen Fakten fehlen, wird also die evolutionäre Methode des „storytellings“ eingesetzt, um eine Geschichte zu erzählen, wie es hätte gewesen sein können – unter Voraussetzung einer DARWIN’schen Evolution natürlich. Leider landen viele dieser „storys“ dann als wissenschaftliche Fakten in populären Medien sowie in Klassenzimmern und werden ungefiltert als gut belegter Stand der Wissenschaft dargestellt.

Das Autorenteam um ALMÉCIJA (2021) hat eine interessante psychologische Erklärung für dieses „storytelling“ anzubieten: „Evolutionsszenarien sind verlockend, weil sie plausible Erklärungen auf der Grundlage des aktuellen Wissens liefern, aber solange sie nicht auf überprüfbaren Hypothesen beruhen, sind sie nicht mehr als ‚Geschichten, die man sich eben so erzählt‘“. Auch der private Forscherehrgeiz kann eine Rolle spielen: „Wir müssen uns über Bestätigungsfehler und Ad-hoc-Interpretationen von Forschern im Klaren sein, die darauf abzielen, ihrem neuen Fossil die Hauptrolle in einer bereits bestehenden Erzählung zu geben.“ (ebd.)

Viele Interpretationen von Forschern zielen nur darauf ab, ihrem neuen Fossil die Hauptrolle in einer evolutionären Erzählung zu geben.

ALMÉCIJA et al. (2021) haben einen deutlichen Aufruf an ihre Kollegen, der ganz im Sinne exakten wissenschaftlichen Arbeitens ist: „Wir müssen auch damit aufhören, jeder neuen fossilen Entdeckung eine Hauptrolle zuzuweisen, damit sie in evolutionäre Szenarien passt, die nicht auf überprüfbaren Hypothesen beruhen.“ Treffender hätte man das Problem in der Paläanthropologie kaum zusammenfassen können, in der ständig neue Funde als „Revolution der Menschheitsgeschichte“ oder „unser neuer Vorfahre“ vorgestellt werden (z. B. „*Homo luzonensis*“ bei SCHOLL 2021; 2022b).

Die wissenschaftliche Realität ist aber eine ganz andere: „Bei fossilen Menschenaffen bestehen nach wie vor viele Unklarheiten, und der Tag, an dem die Paläobiologie ausgestor-

bener Arten zweifelsfrei rekonstruiert werden kann, ist noch weit entfernt.“ (ALMÉCIJA et al. 2021) Diese Problematik bestätigt die These von Sigrid HARTWIG-SCHERER (2011), dass es deswegen mehr potenzielle Menschen- als Menschenaffenvorfahren gibt, weil „jeder Forscher gerne den ältesten und vollständigsten“ Homininen entdecken möchte.

Ein Beispiel für dieses „storytelling“ in den Medien ist der Umgang mit dem Fund des miozänen Menschenaffen *Danuvius* (vgl. Abschnitt 3.5.2). Die Erstbeschreiberin Madelaine BÖHME war daran nicht ganz unschuldig, sagte sie doch wörtlich in einem Video-Interview: „*Danuvius* ist ein Vertreter der Afrikanischen Menschenaffen und des Menschen. Das heißt, [...] er wäre der letzte gemeinsame Vorfahre von Gorilla, Schimpanse und Mensch. Oder er ist ein direkter Vorfahre und der letzte gemeinsame Vorfahre von Schimpanse und Mensch. Ja, ich möchte sogar nicht ausschließen, dass *Danuvius* auch ein Vormensch war.“⁵²

Allerdings regte sich auch Widerspruch zu diesem Hype um *Danuvius*. So schrieb ILLINGER (2019), Physiker und Wissenschaftsjournalist der Süddeutschen Zeitung, einen Artikel über das *Danuvius*-Fossil namens Udo mit dem Titel „Menschenaffe Udo ist nicht Ur-Opa“. In diesem Artikel heißt es: „Einzelne Knochenfunde, wie jüngst im Allgäu, reichen nicht, um die Geschichte der Menschheit neu zu schreiben. Das Getrommel des Paläo-Pop nervt.“ (vgl. auch HARTWIG-SCHERER 2011, SOM) Weiter schreibt ILLINGER (2019) ziemlich treffend über den paläoanthropologischen Stand generell: „Doch der genaue Weg dorthin [vom Affen zum Menschen], so ehrlich sollten Paläontologen sein, ist noch längst nicht geklärt. Das liegt auch an der insgesamt spärlichen Menge an Fundstücken, aus denen man das riesige Puzzle zusammensetzen könnte. Ein großer Paläontologe hat die Herausforderung seines Fachs mit einer wunderbaren Metapher beschrieben: Es sei wie der Versuch, aus einem Schuh Karls des Großen und einer Coladose den Übergang vom Mittelalter zur Neuzeit zu erklären.“

Auch Tracy KIVELL (2019), Anthropologin an der University of Kent, charakterisiert in der Fachzeitschrift *Nature* die Probleme des „Bottom-up-Ansatzes“, bei dem man versucht, aus den Fossilien der miozänen Affen den letzten gemeinsamen Vorfahren zu rekonstruieren: „Diese [ca. 30 Gattungen von miozänen] Menschenaffen zeigen jedoch ein Sammelsurium von Skelettanpassungen, wobei Merkmale in Kombinationen vorkommen, die wir bei lebenden Primaten nicht kennen, und die uns oft rätseln lassen, wie diese Tiere sich fortbewegt haben, und wie viel Zeit sie in Bäumen oder auf dem Boden verbrachten.“ Es bleiben also nach wie vor viele „Rätsel“ im evolutionären Modell des Menschen offen.

Abb. 21 Ein Paläoanthropologe verglich die Deutungen von Fossilien folgendermaßen: „Es sei wie der Versuch, aus einem Schuh Karls des Großen und einer Coladose den Übergang vom Mittelalter zur Neuzeit zu erklären“. (Symbolbild: eigene Darstellung nach Pixabay)



„Die Frage nach den Ursprüngen des Menschen ist bei weitem noch nicht geklärt“.

Günter BECHLY, ehemaliger Prokurator für fossile Insekten am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart, veröffentlichte auf *evolutionsnews.org* eine Reaktion zu der hier diskutierten Studie von ALMÉCJA et al. (2021). BECHLY (2021) ist mittlerweile zu der Überzeugung gekommen, dass „sich die Forschung über den Ursprung des Menschen in einem lächerlichen Zustand ständiger größerer ‚Umschreibungen‘ und Widerlegungen vermeintlich unbestreitbarer Lehrbuchweisheiten befindet“. Er führt diese ständigen Umschreibungen auch auf die häufigen Neuentdeckungen von Fossilien zurück. Dennoch ist er der Meinung: „Die Situation geht weit über den gesunden, normalen Fortschritt der Wissenschaft hinaus. Vielmehr deutet sie darauf hin, dass etwas mit dem allgemeinen Narrativ nicht stimmt [...]. Somit zeigt diese Vielzahl alternativer Interpretationen, dass sie [die Evolutionsbiologen] in Wahrheit keine Ahnung vom evolutionären Weg zur menschlichen Fortbewegung haben“ (BECHLY 2021). Auch BECHLY (2021) folgt der Sichtweise, dass spekulatives „storytelling“ ein Problem darstellt: „Phantasievolles Geschichtenerzählen [...] ist in der Tat ein Markenzeichen der Soft Science der modernen Evolutionsbiologie im Allgemeinen und der Paläoanthropologie im Besonderen.“ Wer trotzdem auf der Grundlage solcher „Geschichten“ Evolutionskritik mit „grandiosen Behauptungen von angeblich geklärter Wissenschaft“ wegwischen will, der übertreibe nicht nur „gewaltig“, sondern kenne vielleicht nicht einmal den aktuellen Stand der wissenschaftlichen Debatten (ebd.). Somit gilt nach BECHLY (2021): „Die Frage nach den Ursprüngen des Menschen ist bei weitem noch nicht geklärt“.

Studienautor Sergio ALMÉCJA konstatierte selbst in einer Pressemitteilung des *American Museum of Natural History*: „Wenn man sich die Entstehungsgeschichte der Homininen anschaut, ist das ein **totales Chaos** – es gibt keinerlei Konsens“⁵³ (nach *American Museum of Natural History* 2021; Hervorh. d. Verf.). Dort heißt es außerdem, dass sich seit DARWIN nicht nur „die Zahl der Arten im Stammbaum des Menschen explosionsartig vergrößert hat, sondern auch die Zahl der Streitigkeiten über die frühe menschliche Evolution.“ ALMÉCJA erklärt dieses Problem mit den ganz „unterschiedlichen Paradigmen“, die so in anderen Wissensbereichen nicht zu sehen seien (ebd.). Die Mitautorin der Studie, Ashley HAMMOND, gibt in der Pressemitteilung auch zu bedenken, dass „eine menschliche Evolutionsgeschichte, die sich auf die wenigen derzeit lebenden Affenarten stützt, einen Großteil des Gesamtbildes außer Acht lässt“ (ebd.). Dies gilt, wie in Ab-

schnitt 4.2 aufgezeigt, leider für einen Großteil der heutigen Homininen-Studien.

„Wenn man sich die Entstehungsgeschichte der Homininen anschaut, ist das ein totales Chaos – es gibt keinerlei Konsens.“

5. Fazit

Der Ausgangspunkt dieses Special Papers war die Einschätzung von HARTWIG-SCHERER & BRANDT (2013), dass die Evolution der Menschenaffen ohne Konsens und widerspruchsfreie Stammbaumrekonstruktionen sei. Die hier vorgestellten Daten bestätigen diesen Befund; er scheint sich durch eine Vielzahl neuer Fossilfunde und Analysen sogar noch verschärft zu haben.

ALMÉCJA et al. (2021) bringen den aktuellen Forschungsstand auf den Punkt: „[...] die phylogenetische und geographische Herkunft der Homininae [Afrikanischen Menschenaffen] bleibt umstritten“. Dies liegt nicht nur am sehr fragmentarischen Fossilbefund, der hinsichtlich der Herkunft von Schimpanse und Gorilla sogar beinahe komplett fehlt. Auch die Deutungen der Fossilien werden „durch das Fehlen aktueller Analogien erheblich erschwert.“ (ebd.) ALMÉCJA et al. (2021) gehen sogar davon aus, dass unter den vielfältigen miozänen Affenarten „keine die gesamte Palette von Bewegungsanpassungen aufweist, die bei den heutigen Verwandten vorhanden sind“ (vgl. ANDREWS 2020). Analogien sind also schwer bis unmöglich zu rekonstruieren, wenn nicht eine einzige fossile Art ein noch lebendes Vorbild in der gleichen Art und Weise der Fortbewegung besitzt (vgl. Abschnitt 4.2). „Es ist nicht möglich, die Vergangenheit ins Labor zu bringen. Keiner kann einen gehenden *Australopithecus* ansehen“ (WASHBURN nach ALMÉCJA et al. 2021). Um diese Lücke wenigstens etwas zu schließen, sind noch mehr experimentelle Daten aus der Biomechanik heutiger Menschenaffen erforderlich. Auch auf neu zu entdeckende Fossilien von Menschenaffen dürfen wir weiterhin gespannt sein. Dann wird sich zeigen, ob diese stetig weitere evolutionär nicht einzuordnende Merkmalsmosaike zutage fördern – und damit die Lücken einer angeblich gut belegten Evolutionsgeschichte nur noch weiter aufreißen.

Aber auch die Reihenfolge und die Kausalzusammenhänge verschiedener Anpassungen in der menschlichen Evolution wie aufrechter Gang, Werkzeuggebrauch und Gehirnwachstum sind bis heute umstritten. Zudem sind die

unterschiedlichen Paradigmen in der Paläoanthropologie zur Rekonstruktion des vermuteten letzten gemeinsamen Vorfahren (LCA) von Schimpanse und Mensch nicht miteinander vereinbar. Der „Top-down-Ansatz“ (ausgehend von heutigen Menschenaffen) und der „Bottom-up-Ansatz“ (ausgehend von fossilen Homininen) sind bisher noch nicht zufriedenstellend in einem evolutionären Modell miteinander vereint worden. Beide Sichtweisen haben mit Problemen zu kämpfen und bringen widersprüchliche evolutionäre Stammbäume hervor. Letztlich erscheint die Auswahl der zugrunde gelegten Paradigmen in der Paläoanthropologie im Vergleich zu anderen Forschungsbereichen erstaunlich subjektiv – insbesondere, wenn es um die eigenen Funde der Paläoanthropologen geht.

Aufgrund all der genannten Umstände gibt es bis heute keinen wissenschaftlichen Konsens über die evolutionäre Stellung der miozänen Menschenaffen. Die meisten Arten und Gruppen sind in ihrer evolutionären Einteilung entweder unklar oder werden unter mehreren Alternativen kontrovers diskutiert, ohne dass eine Einigung der Wissenschaftler in Sicht wäre. Somit sind die fossilen Formen, die den letzten gemeinsamen Vorfahren (LCA) nicht nur des Menschen, sondern auch der einzelnen Gruppen der Menschenaffenartigen – insbesondere der Kleinen und der Afrikanischen Menschenaffen – darstellen könnten, immer noch umstritten bzw. unbekannt.

Die fossilen Vorfahren der Gruppen heutiger Menschenaffen sind immer noch umstritten bzw. unbekannt.

Sowohl Überblicksstudien wie die von ANDREWS (2020) oder ALMÉCJA et al. (2021) als auch umfassende cladistische Analysen wie die von PUGH (2022) brachten bisher bei den meisten Arten der miozänen Menschenaffen vor allem widersprüchliche Einordnungen hervor. Insbesondere Körperskelett und Schädelmerkmale sind eigentlich nicht in einen gemeinsamen Stammbaum zu bringen und zeigen unterschiedliche „evolutionäre Signale“ bzw. „Rauschen aufgrund von Homoplasie“, wie ALMÉCJA et al. (2021) es verharmlosend ausdrücken.

ALMÉCJA et al. (2021) gehen jedenfalls von einer Reihe von Homoplasien in der menschlichen Stammesgeschichte aus (vgl. WOOD & HARRISON 2011; ANDREWS 2020) und bestreiten sogar, dass man generell aus den Merkmalen heutiger Menschenaffen auf eine gemeinsame Abstammung dieser Merkmale mit dem Menschen schließen kann. Auch PUGH (2022) spricht von einem „offensichtlich hohen Maß an Homoplasie“ bei den Menschenaffen⁵⁴ und

vermutet zum Beispiel, dass die Kleinen Menschenaffen ihre Hangelanpassungen konvergent zu den Großen Menschenaffen entwickelt haben. ALMÉCJA et al. (2021) und PRANG et al. (2021) legen bei der Fortbewegungsweise noch viele weitere Parallelenwicklungen nahe, während ANDREWS (2020) von einem LCA von Schimpanse und Mensch ausgeht, der keinem heutigen Menschenaffen in der Fortbewegungsweise ähnelte. Ein weiteres Konvergenz-Beispiel nach HAMMOND et al. (2020) lautet: „Mehrere Belege deuten darauf hin, dass sich das verlängerte untere Darmbein der heutigen Schimpansen und Orang-Utans unabhängig voneinander entwickelt hat“.

Allerdings ist PUGH (2022) der Meinung, dass Merkmale, die bei miozänen Menschenaffen als Konvergenzen identifiziert werden, dennoch eine „sehr diagnostische“ Funktion haben können, wenn diese Merkmale bei systematisch nahe verwandten Gruppen von Menschenaffen auftreten. Eine solche Aussage ist aber ein Zirkelschluss, da ja diese diagnostischen Kriterien überhaupt erst eine engere Verwandtschaft belegen müssten, die hier schlichtweg als gegeben postuliert wird. Auch HARTWIG-SCHERER (2002) wies schon vor zwanzig Jahren auf dieses Problem hin: „Typisch menschliche Schlüsselmerkmale wie aufrechter Gang, großes Gehirn, Rechtshändigkeit etc [sic] könnten mehrfach entstanden sein. Damit verlieren viele, wenn nicht alle sogenannten ‚hominiden‘ [heute homininen] Merkmale ihren evolutionär bedeutsamen diagnostischen Wert. Konvergenzen und Parallelevolution als normale Phänomene werfen die Frage auf, welche der Merkmale überhaupt noch diagnostisch nutzbar zu machen sind, wenn alles möglich, aber nichts notwendig ist und nirgendwo hinweist.“

Zugespitzt gesagt, sind ALMÉCJA et al. (2021) sich letztlich nicht einmal sicher, was genau die Menschenaffenartigen bzw. Menschenaffen eigentlich definiert, solange nicht weitere Fossilfunde gemacht werden. Dementsprechend sind auch Merkmale, die als gemeinsames evolutionäres Erbe (Homologien) interpretiert werden, bisher nicht klar von Konvergenzen zu unterscheiden.

Die Merkmalsmosaik und die daraus abgeleiteten Konvergenzen durch vermutete parallele Evolution stellen an sich ein viel grundlegenderes Problem der DARWIN'schen Evolution generell dar. Sie sind nämlich in vielen Bereichen der Evolutionsgeschichte häufig und nicht immer klar als solche erkennbar. Damit stellen die häufigen Konvergenzen das DARWIN'sche Hauptargument in Frage, dass Ähnlichkeit auf Abstammungsverwandtschaft schließen lässt. Ein Beispiel dafür ist, dass man bis in die 1970er-Jahre aufgrund der Morphologie (des Körperbaus) die Gorillas als nächste Verwand-

Cladogramm: Dichotomes (gabeliges) Verzweigungsmuster, das die stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen verschiedenen Gruppen (Taxa) von Lebewesen darstellen soll. Es wird auf der Basis gemeinsamer als „abgeleitet“ interpretierter Merkmale erstellt; jede Abzweigung ist mithilfe mindestens eines abgeleiteten (autapomorphen) Merkmals, also einer evolutionären Neuheit, zu begründen.

Craniodental: Merkmale des Schädels und des Gebisses

Grundtyp: Alle Individuen, die direkt oder indirekt durch Kreuzung verbunden sind, werden zu einem Grundtyp gerechnet; dabei spielt die Fruchtbarkeit der Hybriden keine Rolle, ebenso wenig, ob die Hybriden unter natürlichen Bedingungen oder in Gefangenschaft (Züchtung) entstanden sind (JUNKER & SCHERER 2013, 44). Grundtypen werden im biblischen Grundtypmodell als Entsprechung für die geschaffenen „Arten“ im Schöpfungsbericht (Genesis 1) betrachtet.

Homininen: Vermutete Vorfahren des Menschen im Rahmen des Evolutionsmodells seit Aufspaltung von den Schimpansen vor ca. 5 bis 7 MrJ bzw. 9 MrJ (vgl. ANDREWS 2020)

Hominini: Der Begriff Hominini wird im englischsprachigen Raum zum Teil anders verwendet als im deutschen Sprachraum. Hier wird er verwendet zur Bezeichnung der gemeinsamen Gruppe von Mensch und

Schimpanse. Sind explizit nur die Vorfahren des Menschen ohne die des Schimpansen gemeint, wird in dieser Arbeit der mehr informelle Begriff Homininen verwendet.

Homologie: Gemeinsames Merkmal verschiedener Taxa, die durch gemeinsame Abstammung bedingt sind.

Homoplasie: Der Begriff Homoplasie wird hier im Sinne einer unabhängigen Evolution verwendet, die zum falschen Eindruck von Homologie führt, also sehr ähnliche Merkmale, die eine gemeinsame evolutionäre Abstammung nur vortäuschen. Manche Autoren verwenden diesen Begriff nur für evolutionär nahe verwandte Arten im Sinne von Konvergenz, andere benutzen Homoplasie hingegen als Überbegriff für Konvergenzen, Parallelentwicklungen und Reversionen.

Kronengruppe: Ist im Gegensatz zur Stammgruppe eine monophyletische Gruppe, die aus dem letzten gemeinsamen Vorfahren aller lebenden Formen und aller seiner Nachkommen besteht (ZHURAVLEV & WOOD 2018).

Makroevolution: Entstehung neuer, bisher nicht vorhandener Organe, Strukturen und Bauplantypen, damit verbunden auch die Entstehung qualitativ neuen genetischen Materials (JUNKER & SCHERER 2013, 44).

Mikroevolution: Evolution innerhalb vorgegebener Organisationsmerkmale; quantitative Veränderung bereits vorhandener Organe, Strukturen oder Baupläne (JUNKER

& SCHERER 2013, 44).

Monophyletische Gruppe: Eine Gruppe mit gemeinsamer Abstammung und mit gemeinsamen abgeleiteten Merkmalen (Apomorphien)

Morphologie: den Körperbau betreffend

Paraphyletische Gruppe: Eine Gruppe ohne gemeinsame Abstammung und ohne gemeinsame abgeleitete Merkmale (Apomorphien).

Phylogenie: Evolutionäre Stammesgeschichte

Postcranium: Körperskelett (mit Ausnahme des Schädels)

Radiation: Ein Prozess schneller Art-Aufspaltung

Stammgruppe: Eine paraphyletische Gruppe, der die definierenden morphologischen Merkmale der Kronengruppe fehlen und deren Mitglieder alle ausgestorben sind. Der letzte gemeinsame Vorfahre gehört dementsprechend nicht zur Stammgruppe (ZHURAVLEV & WOOD 2018).

Taxon: Gruppe von Lebewesen (z. B. Art oder Gattung), die eine Einheit in der biologischen Systematik bildet.

Taxonomie: Der Bereich der Systematik, welcher Lebewesen in systematische Kategorien einordnet.

Terrestrisch: Am Boden lebend

Variabilität: Vielfalt

te des Schimpansen sah, bis man molekulargenetisch eine größere Ähnlichkeit von Schimpansen mit Menschen vermutete und man den molekularen Daten den Vorzug zur Stammbaumrekonstruktion gab. Doch auch hier ist molekulargenetisch das letzte Wort noch nicht gesprochen, und neue Forschungsergebnisse mit detaillierteren Vergleichen von Menschenaffen und Menschen könnten überraschende Wendungen ergeben.

Wenn man also heute lebende Arten und Fossilien der Menschenaffen nicht widerspruchsfrei in einen Stammbaum einordnen kann, und gemeinsame Merkmale genauso gut Konvergenzen wie Homologien (gemeinsame Abstammungsmerkmale) sein können, ist es wissenschaftlich nur logisch, sich nach Erklärungsalternativen zur etablierten evolutionären Hypothese umzusehen. Denn dass die Evolution des Menschen aus miozänen Menschenaffen heraus alles andere als wasserdicht begründet ist, zeigt auch folgendes Zitat von ALMÉCJA et al. (2021) über die bisherige Geschichte der Paläoanthropologie: „Nach 150 Jahren kontinuierlicher Entdeckungen sind wesentliche Infor-

mationen über die Ursprünge des Menschen aufgrund von Debatten über die Interpretation fossiler Menschenaffen immer noch schwer fassbar“.

„Nach 150 Jahren kontinuierlicher Entdeckungen sind wesentliche Informationen über die Ursprünge des Menschen [...] immer noch schwer fassbar“.

Wenn sich also die Evolutionsgeschichte des Menschen von den Menschenaffen allein aufgrund von naturalistischen Mechanismen nicht gut belegen lässt, kann das Grundtypenmodell* eine mögliche Erklärungsalternative darstellen. Im Grundtypenmodell geht man davon aus, dass Gott unterschiedliche Gruppen von Menschenaffen einerseits und Menschen andererseits geschaffen hat. Beide konnten sich in ihrem schöpfungsgemäß genetisch programmiertem Rahmen an ihre Umwelt in Form von Mikroevolution* anpassen, ohne sich

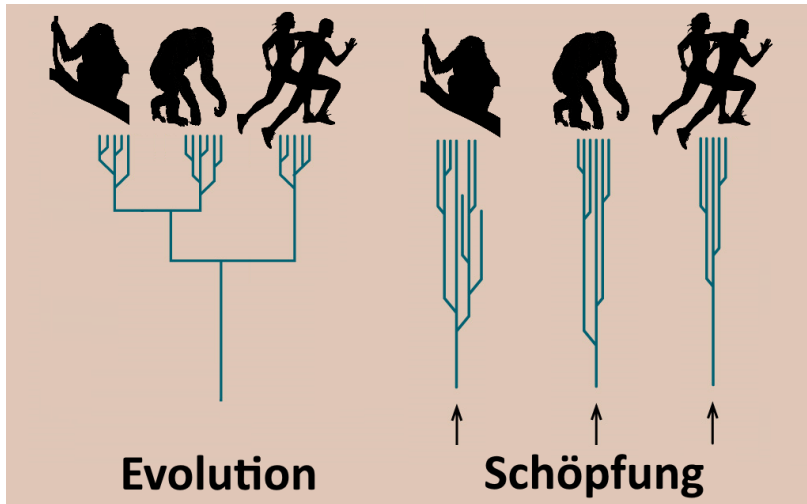


Abb. 21 Gegenüberstellung des evolutionären Stammbaummodells und des Grundtypenmodells mit separaten Schöpfungseinheiten bei Menschenaffen und Menschen (eigene Darstellung nach Evolution: Ein kritisches Lehrbuch 2013, Abb. 1-6).

durch Makroevolution* in andere Grundtypen weiterzuentwickeln. Dementsprechend hätte sich beispielsweise der geschaffene Grundtyp Mensch in verschiedene Menschenformen wie *Homo erectus*, Heidelberger Mensch, Neandertaler, Denisova-Mensch, Flores-Mensch sowie

den modernen Menschen aufgespalten, wobei sie alle echte Menschen waren und blieben (vgl. BRANDT 2017; 2018; SCHOLL 2022e).

Allerdings mahnen all die Unsicherheiten in den evolutionären Modellen auch bei der Zuweisung von Grundtypen bei den miozänen und späteren Menschenaffen (wie *Australopithecus* und andere) zu einer demütigen Haltung. Eine solche Zuordnung wäre aufgrund aktuell in der Paläoanthropologie herrschenden genannten Rahmenbedingungen ebenfalls nur „storytelling“, also äußerst spekulativ und wenig zielführend. Somit ist auch weiterhin im Grundtypenmodell von einem geschaffenen Grundtypen Mensch sowie einem oder mehreren geschaffenen Grundtypen von Großaffen auszugehen, bis klarere molekulare und fossile Belege über die Zuordnung der Fossilien zu konkreten Grundtypen vorliegen. Die Forschung im Bereich der miozänen Menschenaffen bleibt also auch aus schöpfungstheoretischer Perspektive eine lohnende und spannende Aufgabe.

6. Anmerkungen – Literatur

Anmerkungen

- ¹ Der Begriff „hominins“ wird deutsch mit dem Wort Homininen wiedergegeben, während „hominines“ im vorliegenden Artikel mit Homininae bzw. Afrikanische Menschenaffen übersetzt wird, da dies die Gorillas miteinschließt. Vgl. PUGH (2022): „Gorillas (*Gorilla*), chimpanzees and bonobos (*Pan*), and humans (*Homo*) are the living hominines“; ALMÉCJA et al. (2021): „african great apes and humans (hominines)“ sowie FUSS et al. (2017): „In the present study, we define ‚hominoid‘ as ‚apes‘; ‚hominid‘ as ‚great apes and humans‘; ‚hominine‘ as ‚African apes and humans‘; and ‚hominin‘ as ‚humans and their non-ape ancestors‘.“
- ² Dieser soll nach der Berechnung mittels molekularer Uhren vor 6,5 bis 9,3 Mrj gelebt haben.
- ³ Dazu gehören Gemeiner Schimpanse (*Pan troglodytes*) und Zwerg-Schimpanse (*Pan paniscus*).
- ⁴ WOOD & HARRISON (2011) und andere verwenden den Begriff „Homoplasie“ für Konvergenz vor allem bei Schwester-Taxa, also eng verwandten Gruppen. [siehe Glossar zu „Homoplasie“]
- ⁵ Vgl. FOLEY et al. (2016) zur selben Problematik bei Säugtier-Gruppen.
- ⁶ PUGH (2022) berichtet davon, dass ihre cladistischen Analysen durch ein „molekulares Rückgrat“ geeicht wurden. Wird dieses entfernt, bildet sich anhand der quantifizierten Skelettmerkmale in ihren diskontinuierlichen (nicht aber in den kontinuierlichen) Cladogrammen ebenfalls eine Schimpanse-Gorilla-Clade statt einer Schimpanse-Mensch-Clade. Dies wird aber aufgrund der Eichung in den für den Leser abgebildeten Cladogrammen nicht deutlich und zeigt, dass bei Cladogrammen auch schwer ersichtliche Vorentscheidungen passend zu den geltenden Paradigmen mit eingeflossen sein können.
- ⁷ HUXLEY schrieb (nach ALMÉCJA et al. 2021): „The structural differences between Man and the Man-like apes certainly justify our regarding him as constituting a family apart from them; though, inasmuch as he differs

less from them than they do from other families of the same order, there can be no justification for placing him in a distinct order.“

- ⁸ Im Artikel über Menschenaffen auf [wikipedia.de](https://de.wikipedia.org/w/index.php?title=Menschenaffen&oldid=217807764) wird auch implizit angedeutet, dass es mehr die postulierte Evolutionsgeschichte als die tatsächliche Morphologie war, die der heutigen Systematik der Menschenaffen zugrunde liegt: „Ende des 20. Jahrhunderts [...], als Mensch und Menschenaffen aufgrund der gemeinsamen Abstammung in einer Familie vereinigt wurden“ (Hervorh. d. Verf.). Außerdem heißt es dort: „Mit der Entwicklung der phylogenetischen Systematik in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts war nicht mehr nur die Anatomie, sondern wurden vielmehr die Entwicklungslinien für die systematische Klassifizierung relevant.“ (Hervorh. d. Verf.) Wikipedia.de (2022) Menschenaffen, <https://de.wikipedia.org/w/index.php?title=Menschenaffen&oldid=217807764>.
- ⁹ Dennoch deuten ALMÉCJA et al. (2021) die Zunahme des Gehirns im Allgemeinen und des Neocortex im Besonderen, verbesserte Seh- und Greiffähigkeiten, zunehmende Körpergröße, erhöhte kognitive Fähigkeiten und auch langsamere Ontogenese (Individualentwicklung) kurzerhand als im „Primatentrend“ liegend. Allerdings basiert diese Argumentation auf einem Zirkelschluss: Denn natürlich ist die heutige Primaten-Systematik entsprechend der postulierten evolutionären Verwandtschaft hinsichtlich einer Zunahme dieser Eigenschaften bis hin zum Menschen entsprechend des Trends angeordnet. Somit hat man die Primaten in abgestufter Ähnlichkeit zum Menschen aufgereiht und widersprechende Merkmale als Konvergenzen abgetan. Statt durch die Systematik müsste man aber anhand jeweils jüngerer Fossilien einen solchen Trend belegen.
- ¹⁰ „These aspects of fossil apes provide background for human origins to set against evidence from chimpanzee morphology for there are next to no morphological characters shared uniquely by chimpanzees and humans. The evidence for shared ancestry is based entirely on DNA evidence, with divergence dates of 9–5 Ma

- [ROGERS and GIBBS, 2014] but with a potential range of dates up to 4 million years because of variations in divergence in different parts of the genome [PATTERSON et al., 2006].“
- ¹¹ „Surprisingly, however, > 30% of chimpanzee MSY sequence has no homologous, alignable counterpart in the human MSY, and vice versa [...]. Indeed, at six million years of separation, the difference in MSY gene content in chimpanzee and human is more comparable to the difference in autosomal gene content in chicken and human, at 310 million years of separation.“ (HUGHES et al. 2010)
- ¹² Diese begannen mit Chromosomenvergleichen, DNA-Hybridisierung und Hämoglobin-Sequenzvergleichen; später folgten Buchstaben-für-Buchstaben-Vergleiche der DNA.
- ¹³ Definition Indels nach TERBORG (2019): „Sammelbegriff für Insertion (Einfügung) oder Deletion (Verlust) von Basen in der DNA. [...] Indels sind einzigartige DNA-Abschnitte, die man entweder nur im Menschen oder nur im Schimpansen antrifft“.
- ¹⁴ Diesen Forschungsbedarf verdeutlicht auch eine Meldung vom 31. März 2022 in der Zeitschrift *Science* unter dem Titel „Filling the gaps“, die von der Entdeckung bisher unbekannter 200.000.000 Basenpaare des menschlichen Erbgutes berichtet (ZAHN 2022).
- ¹⁵ SCHOLL (2022c) zeigt viele Konvergenzen bei vermeintlich diagnostischen Zahnmerkmalen innerhalb von Säugtieren auf.
- ¹⁶ Die Qualität der 5 Cladogramme aus Fig. S1+S2 wird von PUGH (2022) als schlechter eingestuft als die der acht Cladogramme aus Fig. 2+3+5. Lässt man die fünf Cladogramme des Supporting Materials weg, wirkt das Bild der Zuordnung auch nicht wesentlich eindeutiger.
- ¹⁷ Der Klimawandel in Afrika wird häufig als Ursache des Selektionsdrucks bei der Menschwerdung angesehen. ALMECÍJA et al. (2021) sehen – wie viele andere Evolutionsbiologen – den Rückgang des bewaldeten Lebensraums und die größer werdenden Abstände zwischen den Bäumen als Ursache des Selektionsdrucks, der die Zweibeinigkeit hervorgerufen haben soll. Allerdings erklärt der Klimawandel hin zu einer trockeneren Savannenumgebung erst einmal nur, warum ein menschlich-ausdauernder Gang in einem weit ausgereiften Stadium in der Selektion von Nutzen ist – und nicht wie er genetisch und morphologisch entstand. Das gleiche gilt für die (eventuell später evolvierte) freie Nutzung von Händen für Transport sowie Werkzeug- und Waffennutzung samt Präzisionsgriff und einem größeren Gehirn. Stattdessen müsste man evolutionär nachweisen, dass alle Zwischenschritte stets eine positive statt einer negativen Selektionswirkung hatten. Dies stellt sich angesichts eines ineffektiv watschelnden zweibeinigen Ganges in schrittweiser Entwicklung in der Anwesenheit großer afrikanischer Großkatzen (z. B. Säbelzahnkatzen im Lebensumfeld von *Australopithecus anamensis*, vgl. SAWYER & DEAK 2008, 27) aber als schwierig dar. Denn sicherlich hätten unbeholfen zwischen Obstbäumen hin- und her watschelnde frühe Homininen mit unausgereiftem und nicht ausdauerndem aufrechtem Gang – noch dazu ohne selbstgebaute Waffen – eine sehr einfache Beute für Raubtiere dargestellt.
- ¹⁸ Im Gegensatz zu *Ardipithecus ramidus* weist *Oreopithecus* nach HAMMOND et al. (2020) keine Wirbelsäulenkrümmung und auch keine Beckenstabilisierung auf (dies war BRANDT [1999] und HARTWIG-SCHERER [2011] noch nicht bekannt, deutete sich aber schon bei RUSSO & SHAPIRO [2013] bezüglich der Wirbelsäule an). In einigen Rumpfaspekten ähnelt er sogar eher den großen Gibbons als den Großen Menschenaffen. Die seitliche Verbreiterung des Darmbeins passt aber sowohl zu Siamangs als auch zu Großen Menschenaffen. Ein menschlicher Hüftabduktionsmechanismus (Abspreizen des Beines) sei laut HAMMOND et al. (2020) auszuschließen, da die Darmbeinschaufeln zu sehr koronal (nach oben) ausgerichtet seien, was den mittleren Gesäßmuskel (*M. gluteus medius*) eher zum Rücken als zur Seite hin positioniert hätte.
- ¹⁹ Z. B. weisen die langen Vorderextremitäten und das gerade lange Sitzbein auf Klettern hin.
- ²⁰ Im multimetrischen Raum verglichen HAMMOND et al. (2020, Fig. 2A) die Höhe des unteren Darmbeins mit dem Hüftpfannendurchmesser: Mensch und Große Menschenaffen liegen im multimetrischen Raum getrennt, wobei ausgerechnet zwei Gorillas dem menschlichen Variationsbereich nahekommen. Neandertaler und *Homo erectus* liegen im Variationsbereich des Menschen und weitab von den Großen Menschenaffen, wo auch *Oreopithecus*, *Proconsul* und *Sivapithecus indicus* zu finden sind. Die untersuchten Australopithecinen liegen isoliert von Großen Menschenaffen und Menschen – aber auch nicht in einer Übergangsposition. Im multimetrischen Vergleich von Breite des Darmbeins und Hüftpfannendurchmesser (HAMMOND et al. 2020, Fig. 2B) ergibt sich folgendes Ergebnis: Die Großaffen und die Menschen haben einen Überlappungsbereich, in dem auch *Homo erectus* liegt. Die Australopithecinen liegen etwas außerhalb vom Gemeinen Schimpansen, und *Oreopithecus bambolii* ist noch stärker isoliert.
- ²¹ Es gibt einige Gemeinsamkeiten, wie eventuell Sitzbeinschwielen – „ischial callosities“ –, die außer Gibbons sonst nur Altweltaffen haben (vgl. MCGRAW 2017).
- ²² In jedem der drei Szenarien ist es aber überraschend, dass *Oreopithecus* im Gegensatz zu den heutigen Menschenaffen so wie die meisten Menschen, Homininen und Siamangs fünf Lendenwirbel statt drei bis vier aufweist und auch menschenähnlich große Sitzbeinhöcker („ischial spines“, die auch bei Gibbons und fossilen Lemuren vorkommen) hatte, was evolutionär nur durch Konvergenzen oder Rückentwicklungen innerhalb der Menschenaffen deutbar ist. Auch beim verlängerten unteren Darmbein vermuten HAMMOND et al. (2020) eine Konvergenz bei Schimpansen und Orang-Utans.
- ²³ Leider geht PUGH (2022) nicht auf die Arbeit von HAMMOND et al. (2020) ein.
- ²⁴ „Their postcrania are distinct from both monkeys and great apes, with quadrupedal and pronograde adaptations in *Sivapithecus* [...] and terrestrial adaptations in *Ankarapithecus*“.
- ²⁵ „*Sivapithecus* specimens from Chinji, nominally assigned to *S. indicus* would appear to be no more variable than expected for a single moderately to highly dimorphic ape like *Pongo*. Extending these observations to the lower teeth [...], the *S. indicus* sample (which has name priority) would include *Sivapithecus punjabicus* at the smaller end.“
- ²⁶ Bei folgenden Merkmalen: Wenig vorstehendes Unter Gesicht, parabolischer Zahnbogen, keine Affenlücke namens Diastema, unterer erster Vorbackenzahn P3 nicht sektorial, Schneidezähne eher vertikal als nach vorne stehend, tiefer und robuster Unterkiefer, parabolischer Unterkiefer, leicht reduzierte Körpergröße.
- ²⁷ Zu diesen Merkmalen gehören: gewölbter Gaumen, reduzierte Eckzähne, reduzierte Schneidezähne, relative Verbreiterung der Backenzähne, differentielle Backenzahnabnutzung wegen verlängerter Entwicklung, Größe der ersten oberen Backenzähne ähnlich, ausgeprägte Eckzahngrube, Wurzel eines Oberkieferknochenfortsatzes namens Processus zygomaticus maxillae auf Höhe des Backenzahns M1, Einwärtsbiegung des Unterkieferrandes auf Höhe von M1 und dicker Zahnschmelz. Der Zahnschmelzwulst namens Cingulum wiederum scheidet als gemeinsames Merkmal mit den Homininen aus, weil er bei den angeblichen Vorfahren des Menschen, den Australopithecinen, fehlt.
- ²⁸ ANDREWS (2020) leitet aus dem Muster, dass einige Dryopithecinen auch Merkmale haben, die abgeleiteten Orang-Utan-Merkmalen ähneln, einfach eine mosaikartige („mosaic fashion“) Entwicklung der Merkmale der Menschenaffenarten ab. Konsequenz zu Ende gedacht, könnte man diese Einschätzung vergleichbar mit der sogenannten „Netzwerk-Hypothese“ auch als eine verschleierte Kapitulationserklärung bei der Rekonstruktion eines stringenten evolutionären Stammbaumes werten (vgl. zur Netzwerk-Theorie aus evolutions- bzw. schöpfungstheoretischer Perspektive: HARTWIG-SCHERER).

- RER & SCHERER 2003; COLLARD & WOOD 2015, 2123; BRANDT 2018; ROKSANDIC et al. 2021).
- ²⁹ „If dryopithecids are stem hominids, they could either be close to the crown group or constitute an evolutionary dead end, an independent ‘experiment’ not directly related to either pongines or hominines.“
- ³⁰ Es sei am Rande angemerkt, dass PUGH (2022) aber gar nicht auf die Arbeit von ALMÉCJA et al. (2021) eingeht.
- ³¹ Als Gegenbeispiel führt sie ALBA et al. (2015) auf. Außerdem schlägt sie taxonomische Revisionen und neu gefundene Fossilien und Spezies als eine mögliche Erklärung für die Unterschiede vor.
- ³² Z. B. der „lange Rücken“, die Erweiterung des Oberschenkelkopfgelenkes nach posterosuperior (hinten oben) und auch der Bau des distalen (körperfernen) Schienbeins von *Danuvius*.
- ³³ Der obere Backenzahn (M1, Epp. 13.16) weist keine Homininen-Merkmale auf. Er ist einer Reihe von miozänen Menschenaffen und insbesondere frühmiozänen Affen ähnlich (inkl. *Dryopithecus*, *Proconsul* und *Ekenbo*), was evolutionär keine weiteren Schlussfolgerungen ermöglicht. Aufgrund der Fundbedingungen wäre es nach LUTZ et al. (2017) „absolut unplausibel anzunehmen, dass die beiden Zähne zwei verschiedene Arten repräsentieren“. Wenn also der Backenzahn gar nicht hominin ist, ist es schwer glaubhaft zu machen, dass das ganze Lebewesen ein Hominine war.
- ³⁴ Der Eckzahn weist nach LUTZ et al. (2017) im Gegensatz zu den miozänen Menschenaffen keinen Umriss für einen Schleifkomplex (Affenlücke) mit dem unteren Vorbackenzahn (P3) auf. Der linguale (in Richtung Zunge) Eckzahnumriss soll stattdessen *Ardipithecus ramidus* und *Australopithecus afarensis* ähneln – eine Behauptung, die im vorliegenden Artikel schwer nachvollziehbar ist, da Fig. 12 ausschließlich Homininen zum Vergleich anbietet. Das Verhältnis lingualer Kronenhöhe zu mesiodistaler Länge von Epp. 30.16 wird von LUTZ et al. (2017, Fig. 13) als homininenähnlich beschrieben. Dies ist nur teilweise richtig, da nur eine Ähnlichkeit zu einigen Homininen (insbesondere *Ardipithecus*) vorliegt und zudem ebenfalls eine Nähe zum weiblichen Gemeinen Schimpansen und zu dem frühmiozänen Affen *Pliopithecus* vorhanden ist (dessen Gibbonverwandtschaft kontrovers diskutiert wird, vgl. TYLER 1991). Dies zeigt, dass aus einem solchen Merkmal keine systematische Zuordnung der Homininen abgeleitet werden sollte, da auch eine konvergente Evolution der fehlenden Affenlücke vorliegen könnte (DOCKRILL 2017).
- ³⁵ Im Folgenden die Reaktionen einiger Paläoanthropologen: Der Zahnexperte Bence VIOLA ist zwar ebenfalls vom Eckzahn fasziniert, weist aber die Verbindung zur menschlichen Abstammungslinie zurück und vermutet nicht einmal eine Verwandtschaft mit den Menschenaffen generell, da er den affenähnlichen Backenzahn für diagnostisch wichtiger hält (GRESHKO 2017). Er sagte: „Ich denke, das ist viel Lärm um nichts“ (DOCKRILL 2017). Die meisten anderen angesprochenen Experten gehen von einer Zugehörigkeit des Backenzahns zu dem „primitiven Primatenzweig“ der Pliopithecoiden aus, die möglicherweise Pavianen ähnlicher sind als Menschenaffen (GRESHKO 2017). Auch David BEGUN und Sergio ALMÉCJA stimmen einer solchen Zuordnung zu (GRESHKO 2017). BEGUN denkt nicht einmal, dass es sich bei dem einen Zahn überhaupt um einen Eckzahn handelt – er vermutet, dass es ein zerbrochener Wiederkäuer-Zahn ist (GRESHKO 2017). Dennoch hält er den Backenzahn sowie den in den 1820er-Jahren entdeckten Oberschenkelknochen aus Eppelsheim für wichtige Hinweise auf das Vorkommen von Pliopithecoiden in Deutschland (HECHT 2017). Auch Monte McCROSSIN schreibt: „Leider ist diese Entdeckung überhaupt nicht das, was sie zu sein vorgibt; sie ist Narrengold [...]. Dieser Fundort in Deutschland hat überhaupt nichts mit der menschlichen Evolution zu tun“ (nach HECHT 2017).
- ³⁶ „Both teeth represent a hitherto unknown great ape with startling hominin resemblances.“
- ³⁷ Stamm-Hominoidea, Stamm- oder Kronen-Hominidae, die näher mit Ponginae oder Hominini verwandt sind oder sogar mit Homininen.
- ³⁸ Die Autoren bezeichnen die partielle P4-Wurzel nur im Konjunktiv als diagnostisches Merkmal: „Diese Verschmelzung könnte ein frühes Stadium einer Tomes’schen Wurzel darstellen, ein Merkmal, das als diagnostisch für die Homininen-Klade gilt.“ (Hervorh. d. Verf.) Die Konfiguration der Wurzeln bzw. Pulpakanäle von P4 von *Graecopithecus* wird von ihnen aber als intermediär zwischen *Sahelanthropus* und *Ardipithecus kadabba* bezeichnet – was aber angesichts der unwahrscheinlichen Einordnung von *Sahelanthropus* als Hominine (vgl. MACCHIARELLI et al. 2020) cladistisch nicht spezifisch ist.
- ³⁹ FUSS et al. (2017) zählen weitere Unterscheidungsmerkmale zwischen *Graecopithecus* und *Ouranopithecus* auf.
- ⁴⁰ *Sahelanthropus* überlappt vier Mal mit den Menschenaffen und Affen (C, P3, P4, M3), liegt aber bei M1 und M2 in einem Bereich, den nur Gorilla und Orang-Utan teilen. Bei *Australopithecus afarensis* und *Australopithecus anamensis* sowie *Ardipithecus ramidus* liegt nur P3 vor, welcher interessanterweise am ähnlichsten zu Schimpanse bzw. Gorilla ist.
- ⁴¹ Ventral flache Wurzeln, bukkolingual (von Wange zur Zunge) breite Molarenwurzeln.
- ⁴² GIERLINSKI et al. (2017) hatten noch ca. 5,7 MrJ angegeben.
- ⁴³ Bei einigen Abdrücken war auch ein Abstand von einigen Millimetern zwischen Großzehe und den anderen Zehen sichtbar (vgl. GIERLINSKI et al. 2017, v. a. Fig. 9c).
- ⁴⁴ Die Sohle der Fußabdrücke von Laetoli wird als länger und menschenähnlicher beschrieben (vgl. KIRSCHER et al. 2021). Auch die morphometrische Analyse von 11 Landmarken ergab, dass die Fußspuren von Laetoli ziemlich menschenähnlich waren (GIERLINSKI et al. 2017, Fig. 13).
- ⁴⁵ „Bei *Ouranopithecus macedoniensis*, *Gigantopithecus* und *Indopithecus* wurden jeweils dentognathe Ähnlichkeiten mit Homininen festgestellt, die *Australopithecus* ähnlich sind, wie z. B. reduzierte Größe der Eckzähne im Verhältnis zur Größe der Backenzähne, dicker Zahnschmelz, robuste Unterkiefer und postcanine Megadontie sowie bikuspidale untere dritte Prämolaren bei *Gigantopithecus* und *Indopithecus*. Im Fall von *Ou. macedoniensis* und *Gigantopithecus* wurden diese Ähnlichkeiten gelegentlich benutzt, um diese Hominiden als menschliche Vorfahren darzustellen [...]. Diese Ideen finden nicht viel Unterstützung, denn die meisten Autoren ziehen es vor, dentognathe Ähnlichkeiten als Ergebnis unabhängig entwickelter Anpassungen für kräftiges Kauen zu interpretieren“ (PUGH 2022). Allerdings ist z. B. der dicke Zahnschmelz auch bei *Australopithecus* und *Homo* aufgrund der Art der Dentinablagerung als konvergent zu betrachten (vgl. SCHOLL 2022d).
- ⁴⁶ Diese Position teilt sonst nur *Nakalipithecus* (PUGH 2022, Fig. 5), wenn auch mit unsicherem Verwandtschaftsverhältnis zu Afrikanischen Menschenaffen und *Ouranopithecus* bzw. *Graecopithecus*.
- ⁴⁷ „However, the retention of some primitive dryopithecine features is compatible with a stem hominine position for *Ou. macedoniensis* if dryopithecines are broadly ancestral to crown hominids. These features also indicate that an exclusive relationship with gorillas or hominins is unlikely because it would necessitate convergence in characteristic features of the African ape supraorbital region, such as the more horizontally oriented frontal squama and the presence of a transverse supratatorial sulcus (although the lack of distinct sulcus in some early hominins, e.g., HAILE-SELASSIE et al., [2019], is also suggestive of some degree of convergence in extant African apes).“
- ⁴⁸ Diese Perspektive bezüglich der parallelen Entwicklung ernährungsspezifischer Eckzahnmorphologien der beiden Arten (und bei *Ardipithecus ramidus*) findet auch bei WOOD & HARRISON (2011) Unterstützung.
- ⁴⁹ „Their taxonomic attribution is uncertain. [...] It has also been suggested further that there are characters linking *Graecopithecus* (and *Ouranopithecus*) with the hominins [FUSS et al., 2017], but it is not clear at present which characters are homoplasies and which homologues.“

- ⁵⁰ Angesichts dieser Aussage überrascht es, dass ALMÉCJA und Kollegen *Nakalipithecus* in der Abbildung ihres Review Summary – wenn auch als unsicher gekennzeichnet – als Vorfahre der Afrikanischen Menschenaffen inklusive des Menschen positionieren.
- ⁵¹ Sie diskutiert eine Reihe weiterer Faktoren, die unterschiedliche Ergebnisse in cladistischen Analysen verursachen können, wie z. B. unterschiedliche Anzahl an Arten in den Analysen, neu entdeckte Fossilien, unterschiedliche systematische Einordnungen, verschiedenartige Verfahren und eine subjektive bzw. verschiedenartige Quantifizierung qualitativer Merkmale.
- ⁵² Zitatquelle: CampusTVTübingen (2019): Menschenaffen im Allgäu entdeckt | Science Talk mit Prof. Dr.

Madeline Böhme | CTV Spezial, Live übertragen am 06.11.19, Min. 34:12–34:43, <https://www.youtube.com/watch?v=v9SDK0OM7OQ>.

- ⁵³ „When you look at the narrative for hominin origins, it's just a big mess – there's no consensus whatsoever“.
- ⁵⁴ Als Beispiele nennt PUGH (2022) z. B. 1. die Schädelform von Gibbons und Menschen und 2. kleine Eckzähne und ähnliche obere Vorbackenzähne (schwach asymmetrisch) bei *Ouranopithecus turkae* und *Australopithecus afarensis* als Anpassung an starkes Kauen. Dies wiederum weckt dann aber auch Zweifel, ob kleine Eckzähne bei Australomorphen und echten Menschen nicht ebenfalls konvergent sein könnten.

Literatur

- ALMÉCJA S et al. (2021) Fossil apes and human evolution. *Science* 372 (6542), eabb4363, doi: 10.1126/science.abb4363.
- American Museum of Natural History (2021) Most human origins stories are not compatible with known fossils: Fossil apes can inform us about essential aspects of ape and human evolution, including the nature of our last common ancestor. [sciencedaily.com](https://www.sciencedaily.com/releases/2021/05/210506142133.htm), veröffentlicht am 06.05.2021, www.sciencedaily.com/releases/2021/05/210506142133.htm.
- ANDREWS P (2020) Last Common Ancestor of Apes and Humans: Morphology and Environment. *Folia Primatol.* 91, 122–148, doi: 10.1159/000501557.
- ANTÓN SC & SNODGRASS JJ (2012) Origins and Evolution of Genus Homo: New Perspectives. *Curr. Anthropol.* 53, 479–496, doi: 10.1086/667692.
- BECHLY G (2017) Human Origins: Out of Africa, or Out of Germany? evolutionnews.org, veröffentlicht am 23.10.2017, <https://evolutionnews.org/2017/10/human-origins-out-of-africa-or-out-of-germany/>.
- BECHLY G (2021) Scientists Conclude: Human Origins Research Is a Big Mess. *Evolution News*, veröffentlicht am 10.05.2021, <https://evolutionnews.org/2021/05/scientists-conclude-human-origins-research-is-a-big-mess/>.
- BERGER LR et al. (2010) *Australopithecus sediba*: A New Species of Homo-Like Australopithecine from South Africa. *Science* 328, 195–204, doi: 10.1126/science.1184944.
- BHANDARI A et al. (2018) First record of the Miocene hominoid Sivapithecus from Kutch, Gujarat state, western India. *PLoS ONE* 13, e0206314, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206314>.
- BINDER H (2010) Wie ähnlich sind Mensch und Schimpanse? Neue Daten zum Y-Chromosom. *Stud. Integr. J.* 17, 45–47, <http://www.si-journal.de/index2.php?artikel=jg17/heft1/sj171.html>.
- BÖHME M et al. (2017) Messinian age and savannah environment of the possible hominin *Graecopithecus* from Europe. *PLOS ONE*, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177347>.
- BÖHME M et al. (2019) A new Miocene ape and locomotion in the ancestor of great apes and humans. *Nature* 575, 489–493, <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1731-0>.
- BRANDT M (1999) Ein Affe auf zwei Beinen: *Oreopithecus*. *Stud. Integr. J.* 6, 33–37.
- BRANDT M (2017) Frühe Homininen. Eine Bestandaufnahme anhand fossiler und archäologischer Zeugnisse. *Studium Integrale Special. SCM Hänsler*.
- BRANDT M (2018) Merkmalsnetz statt Stammbaum. Neues Vernetzungsmodell in der Paläanthropologie ähnelt Verwandtschaftsverhältnissen im Grundtyp Mensch. *Stud. Integr. J.* 25, 47–51.
- BRANDT M (2020) Stammt der Mensch von einem bayerischen Menschenaffen ab? Funktionsmorphologische und evolutionstheoretische Spekulationen. *W+W Special Paper B-20-1*, https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-20-1_danuvius.pdf.
- BRANDT M (2021) Gab es Vormenschen? Irrungen und Wirrungen in der Paläoneurologie. *W+W Special Paper B-21-4*, https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-21-4_palaeoneurologie.pdf.
- BROWN P & MAEDA T (2009) Liang Bua *Homo floresiensis* mandibles and mandibular teeth: a contribution to the comparative morphology of a new hominin species. *J. Hum. Evo.* 57, 571–596, doi:10.1016/j.jhevol.2009.06.002.
- COLLARD W & WOOD B (2015) Defining the Genus Homo. In: HENKE W & TATTERSALL I (Ed.) *Handbook of Paleoanthropology*, 2107–2144, doi: 10.1007/978-3-642-39979-4_51.
- DESILVA JM et al. (2013) The Lower Limb and Mechanics of Walking in *Australopithecus sediba*. *Science* 340, 1232999, doi: 10.1126/science.1232999.
- DÉTOIT F et al. (2013) „Small size“ in the Philippine human fossil record: is it meaningful for a better understanding of the evolutionary history of the negritos? *Hum. Biol.* 85, 45–65, doi: 10.3378/027.085.0303.
- DÉTOIT F et al. (2019) A new species of *Homo* from the Late Pleistocene of the Philippines. *Nature* 568, 181–186, doi:10.1038/s41586-019-1067-9.
- DOCKRILL P (2017) Here's What You Need to Know About That Fossil Teeth Discovery Said to 'Rewrite History'. [sciencealert.com](https://www.sciencealert.com/ancient-teeth-rewrite-human-history-9-7-million-year-old-mystery), veröffentlicht am 23.10.2017, <https://www.sciencealert.com/ancient-teeth-rewrite-human-history-9-7-million-year-old-mystery>.
- DUNMORE CJ et al. (2020) The position of *Australopithecus sediba* within fossil hominin hand use diversity. *Nature Ecology & Evolution* 4, 911–918, doi: <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1207-5>.
- FAN Y et al. (2002) Genomic Structure and Evolution of the Ancestral Chromosome Fusion Site in 2q13–2q14.1 and Paralogous Regions on Other Human Chromosomes. *Genome Res.* 12, 1651–1662, doi: 10.1101/gr.337602.
- FAZ (2017) Steile Vormenschen-These: Scheidung auf Balkanisch. Aktualisiert am 22.05.2017, <https://www.faz.net/aktuell/wissen/steile-vormenschen-thesescheidung-auf-balkanisch-15028049.html>.
- FOLEY N, SPRINGER M & TEELING E (2016) Mammal madness: Is the mammal tree of life not yet resolved? *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 371, doi:10.1098/rstb.2015.0140.
- FUSS J, SPASSOV N, BEGUN DR & BÖHME M (2017) Potential hominin affinities of *Graecopithecus* from the Late Miocene of Europe. *PLoS ONE* 12, e0177127, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177127>.
- GABUNIA L (2000) Earliest Pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi, Republic of Georgia: taxonomy, geological setting, and age. *Science* 288, 1019–1025, doi: 10.1126/science.288.5468.1019.
- GIERLIŃSKI, GD et al. (2017) Possible hominin footprints from the Late Miocene (c. 5.7 Ma) of Crete? *Proc. Geol. Assoc.* 128, 697–710, <https://doi.org/10.1016/j.j>

- Pgeola.2017.07.006.
- GILLIAN J (2017) 9,7 Millionen Jahre alte Zähne, die in Deutschland gefunden wurden, gehören zu einem Hominin, von dem man weiß, dass er erst 4 Millionen Jahre später in Afrika existierte. *ancient-origins.de*, veröffentlicht am 18.09.2021, <https://www.ancient-origins.de/nachrichten-evolution-menschliche-urspruenge/lucy-und-fossile-007279>.
- GRESHKO M (2017) Ancient Teeth Found in Europe Belonged to Mystery Primate. *nationalgeographic.com*, veröffentlicht am 20.10.2017, <https://www.nationalgeographic.com/science/article/ancient-teeth-found-germany-dont-rewrite-human-history-science>.
- HAMMOND AS et al. (2020) Insights into the lower torso in late Miocene hominoid *Oreopithecus bambolii*. *PNAS* 117, 278–284, <https://doi.org/10.1073/pnas.1911896116>.
- HARTWIG-SCHERER S & BRANDT M (2013): Die Entstehung der Menschheit. In: JUNKER J & SCHERER S (Hg.) *Evolution: Ein kritisches Lehrbuch*. 7. Aufl., Weyel Lehrmittelverlag Gießen, 277–303.
- HARTWIG-SCHERER S & SCHERER S (2003) Evolution des Menschen ohne Zwischenglieder? *Stud. Integr. J.* 10, 86–88.
- HARTWIG-SCHERER S (1989) *Ramapithecus* – Vorfahr des Menschen? Zeitjournal-Verlag.
- HARTWIG-SCHERER S (2002) *Sahelanthropus* – ein neuer Adam oder ein Affe? Fossil aus Tschad löst heftigen Disput aus. *Stud. Integr. J.* 9, 91–93.
- HARTWIG-SCHERER S (2011) *Ardipithecus*: Ein Astgänger sägt am Lehrbuchwissen. *Stud. Integr. J.* 18, 68–77.
- HAWKS J (2013) The new skull from Dmanisi. *john hawks weblog*, veröffentlicht am 18.10.2013, <https://johnhawks.net/weblog/fossils/lower/dmanisi/d4500-lordkipanidze-2013.html>.
- HAWKS J et al. (2017) New fossil remains of *Homo naledi* from the Lesedi Chamber, South Africa. *eLife* 2017;6:e24232, doi: 10.7554/eLife.24232.
- HECHT J (2017) What the controversial ‘human’ teeth fossils really tell us. *news scientist.com*, veröffentlicht am 24.10.2017, <https://www.news scientist.com/article/2151229-what-the-controversial-human-teeth-fossils-really-tell-us/>.
- HOFMANN (2022) In Basel könnten Affen bald Grundrechte erhalten. Seit vielen Jahren fordern Philosophen eigene Rechte für Tiere. Nun findet dazu zum ersten Mal eine Volksabstimmung statt. *spektrum.de* vom 09.02.2022, https://www.spektrum.de/news/in-basel-koennten-affen-bald-grundrechte-erhalten/1984696?utm_medium=newsletter&utm_source=sdw-nl&utm_campaign=sdw-nl-daily&utm_content=heute.
- HUGHES JF et al. (2010) Chimpanzee and human Y chromosomes are remarkably divergent in structure and gene content. *Nature* 463, 536–539, doi:10.1038/nature08700.
- ILLINGER P (2019) Menschenaffe Udo ist nicht Ur-Opa. *sueddeutsche.de*, veröffentlicht am 09.11.19, <https://www.sueddeutsche.de/wissen/danuvius-guggenmosi-allgaeu-menschenaffe-1.4673554>.
- IRISH JD et al. (2013) Dental Morphology and the Phylogenetic “Place” of *Australopithecus sediba*. *Science* 340 (6129), 1233062, doi: 10.1126/science.1233062.
- JUNKER R (2014) Molekulare Konvergenzen in unerwartetem Ausmaß. *Stud. Integr. J.* 21, 33–35, <https://www.si-journal.de/jg21/heft1/sij211-5.html>.
- JUNKER R (2016) Evolution „erklärt“ Sachverhalte und ihr Gegenteil. *Stud. Integr. J.* 23, 4–12, <http://www.si-journal.de/index2.php?artikel=jg23/heft1/sij231-1.html>.
- JUNKER R & SCHERER S (2013) *Evolution. Ein kritisches Lehrbuch*. 7. Aufl. Weyel Biologie.
- KIRSCHER U et al. (2021) Age constraints for the Trachilos footprints from Crete. *Sci. Rep.* 11, 19427, <https://doi.org/10.1038/s41598-021-98618-0>.
- KIVELL TL (2019) Fossil ape hints at how bipedal walking evolved. *Nature* 575, 445–446, doi: 10.1038/d41586-019-03347-0.
- LORDKIPANIDZE D et al. (2006) A fourth hominin skull from Dmanisi, Georgia. *Anat. Rec.* 288A, 1146–1157, <https://doi.org/10.1002/ar.a.20379>.
- LORDKIPANIDZE D et al. (2013) A Complete Skull from Dmanisi, Georgia, and the Evolutionary Biology of Early *Homo*. *Science* 342, 326–331, doi:10.1126/science.1238484.
- LUTZ H, ENGEL T, LISCHESKY B & VON BERG A (2017) A new great ape with startling resemblances to African members of the hominin tribe, excavated from the Mid-Vallesian Dinotheriensande of Eppelsheim. First report (Hominoidea, Miocene, MN 9, Proto-Rhine River, Germany). *Mainzer naturwiss. Archiv* 54, preprint, https://www.researchgate.net/publication/320518472_A_new_great_ape_with_startling_resemblances_to_African_members_of_the_hominin_tribe_excavated_from_the_Mid-Vallesian_Dinotheriensande_of_Eppelsheim_First_report_Hominoidea_Miocene_MN_9_Proto-Rhine_Riv
- MACCHIARELLI R, BERGERET-MEDINA A, MARCHI D & WOOD B (2020). Nature and relationships of *Sahelanthropus tchadensis*. *J. Hum. Evol.* 149, 102898, <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2020.102898>.
- MCGRAW WS (2017) Ischial Callosities. *The International Encyclopedia of Primatology*, veröffentlicht am 16.04.2017, <https://doi.org/10.1002/9781119179313.wbprim0171>.
- NAKOT J (2020) Grundrechte für Menschenaffen. *nationalgeographic.de*. Veröffentlicht am 07.07.2020, <https://www.nationalgeographic.de/tiere/grundrechte-fuer-menschenaffen>.
- OSBORNE H (2019) Strange Swamp-Dwelling Prehistoric Ape That Moved Unlike Anything Alive Today Poses Evolutionary Puzzle. *newsweek.com*, veröffentlicht am 23.12.19, <https://www.newsweek.com/strange-swamp-dwelling-prehistoric-ape-that-couldnt-walk-two-legs-climb-trees-poses-evolutionary-1478852>.
- PRANG TC et al. (2021) *Ardipithecus* hand provides evidence that humans and chimpanzees evolved from an ancestor with suspensory adaptations. *Sci. Adv.* 7, eabf2474, doi: 10.1126/sciadv.abf2474.
- PICKFORD M (2012) Hominoids from Neuhausen and other Bohnerz localities, Swabian Alb, Germany: evidence for a high diversity of apes in the Late Miocene of Germany. *Estudios Geológicos* 68, 113–147, doi:10.3989/egol.40322.129.
- PUGH KD (2022) Phylogenetic analysis of Middle-Late Miocene apes. *J. Hum. Evol.* 165, 103140, doi: 10.1016/j.jhevol.2021.103140.
- ROKSANDIC M, RADOVIC P, WU X-J & BAE CJ (2021) Resolving the “muddle in the middle”: The case for *Homo bodoensis* sp. nov. *Evol. Anthropol.*, <https://doi.org/10.1002/evan.21929>.
- RUSSO GA & SHAPIRO LJ (2013) Reevaluation of the lumbosacral region of *Oreopithecus bambolii*. *J. Hum. Evol.* 65, 253–265, <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.05.004>.
- SAWYER GJ & DEAK V (2008) Der lange Weg zum Menschen. *Lebensbilder aus 7 Millionen Jahren Evolution*. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg.
- SCALLY A et al. (2012) Insights into hominid evolution from the gorilla genome sequence. *Nature* 483, 169–175, doi: 10.1038/nature10842.
- SCHLICHTER J (2022) Keine Menschenrechte für Affen. Basel lehnt Primaten-Initiative in einer Volksabstimmung ab. Veröffentlicht am 16.02.2022, <https://www.suedkurier.de/schweiz/keine-menschenrechte-fuer-affen-basel-lehnt-primaten-initiative-in-einer-volksabstimmung-ab;art1371848,11047632>.
- SCHOLL B (2018) Affe = Mensch? Ein Überblick über verhaltensbiologische Unterschiede zwischen Affen und Menschen. *W+W Special Paper B-18-1*, https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-18-1_affe-mensch.pdf.
- SCHOLL B (2021) *Homo luzonensis*: Trotz seines Gattungsnamens wahrscheinlich kein Mensch. *W+W Special Paper B-21-1*, https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-21-1_luzonensis.pdf.

- SCHOLL B (2022a) Eine modern menschliche Wirbelsäule bei *Australopithecus sediba*? genesisnet.info, veröffentlicht am 19.02.2022, http://www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/n298.php.
- SCHOLL B (2022b) *Homo luzonensis* 2.0? Stud. Integr. J. 29, 72–79.
- SCHOLL B (2022c) Konvergente Zahnevolution. Stud. Integr. J. 29, 126–127.
- SCHOLL B (2022d) Hatte *Homo erectus* eine verkürzte Kindheit ähnlich derjenigen der Menschenaffen?
- SCHOLL B (2022e) Homininen-Schädel: „Stolpersteine“ des Grundtypmodells? Eine schöpfungstheoretische Deutung der Funde von Dmanisi. W+W Special Paper B-22-1, <https://www.wort-und-wissen.org/artikel/homininen-schaedel/>.
- SCHROEDER et al. (2017) Skull diversity in the *Homo lineage* and the relative position of *Homo naledi*. J. Hum. Evo. 14, 124–135, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2016.09.014>.
- SIMPSON SW et al. (2019) *Ardipithecus ramidus* postcrania from the Gona Project area, Afar Regional State, Ethiopia. J. Hum. Evol. 129, 1–45, <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.12.005>.
- SMITH HF & GRINE FE (2008) Cladistic analysis of early *Homo* crania from Swartkrans and Sterkfontein, South Africa. J. Hum. Evol. 54, 684–704, doi:10.1016/j.jhevol.2007.10.012.
- STRAIT DS & GRINE FE (2004) Inferring hominoid and early hominid phylogeny using craniodental characters: the role of fossil taxa. J. Hum. Evol. 47, 399–452, doi:10.1016/j.jhevol.2004.08.008.
- TERBORG P (2017) Chromosom 2 des Menschen. Ergebnis einer Fusion? Stud. Integr. J. 24, 12–21, <http://www.si-journal.de/index2.php?artikel=jg24/heft1/sij241-2.html>.
- TERBORG P (2019) Das Erbgut von Mensch und Schimpanse. Wie groß ist die genetische Verwandtschaft wirklich? Stud. Integr. J. 26, 4–10, <http://www.si-journal.de/index2.php?artikel=jg26/heft1/sij261-1.html>.
- TYLER DE (1991) The problems of the Pliopithecidae as a hylobatid ancestor. J. Hum. Evol. 6, 73–80, <https://doi.org/10.1007/BF02435609>.
- Uni Tübingen (2021) Älteste Fußspuren von Vormenschen auf Kreta datiert. Veröffentlicht am 11.10.2021, <https://uni-tuebingen.de/fakultaeten/mathematisch-naturwissenschaftliche-fakultaet/fachbereiche/geowissenschaften/fachbereich/aktuelles/aktuelles-aus-der-forschung/newsfullview-aktuelles-aus-der-forschung/article/aelteste-fussspuren-von-vormenschen-auf-kreta-datiert/>.
- WILLIAMS SA et al. (2021) New fossils of *Australopithecus sediba* reveal a nearly complete lower back. Elife. 10, e70447, doi: 10.7554/eLife.70447.
- WOOD B & BOLYE EK (2016) Hominin taxic diversity: Fact or fantasy? Am. J. Phys. Anthropol. 159, 37–78, <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/ajpa.22902>.
- WOOD B & HARRISON T (2011) The evolutionary context of the first hominins. Nature 470, 347–352, doi:10.1038/nature09709.
- ZAHN LM (2022) Filling the gaps. Science 376, 6588, 42–43, doi:10.1126/science.abp8653.
- ZANOLLI C et al. (2022) Further analyses of the structural organization of *Homo luzonensis* teeth: Evolutionary implications. J. Hum. Evol. 163, 103124, <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2021.103124>.
- ZHURAVLEV AY & WOOD RA (2018) The two phases of the Cambrian Explosion. Sci. Rep. 8, 16656, <https://doi.org/10.1038/s41598-018-34962-y>.

7. Anhang – Tabellen

Anhang Tab. 1 Genetische Unterschiede von Menschen, Menschenaffen und Makaken. Der prozentuale Unterschied schwankt zwischen 1,37 % (Mensch und Schimpanse) und 6,5 % (Makake und Orang-Utan) und bezieht sich nur auf Punktmutationen in gemeinsamen Sequenzen. Bis zu 20 % der Sequenzen müssen bei dieser Art von Alignment-Studien ausgeschlossen werden (weil sie nicht miteinander übereinstimmen). (Eigene Darstellung nach SCALLY et al. 2012, SOM Tab. ST3.2+3.3).

Art	Anteil verwendeten Erbgutes	Genetische Unterschiede in Prozent:			
		Mensch	Schimpanse	Orang-Utan	Makake
Mensch	89,50 %		1,37 %	3,4 %	6,23 %
Schimpanse	83,10 %	1,81 %		3,44 %	6,27 %
Gorilla	90,60 %	1,75 %	1,81 %	3,5 %	6,29 %
Orang-Utan	79,50 %	3,4 %	3,44 %		6,35 %
Makake	85,80 %				

Art:	wie <i>Cebus</i> (Kapuziner)	wie <i>Pithecia</i> (Sakis)	wie <i>Hylobates</i>	wie <i>Symphalang</i>	wie <i>Pongo</i> (Orang-Utan)	wie <i>Gorilla</i> (Gorilla)	wie <i>Pan paniscus</i>	wie <i>Pan troglodytes</i>	wie <i>Homo sapiens</i>	Verfügbare Messdaten Altweltaffen	Verfügbare Messdaten Hominoidea
<i>Cebus</i>	x	90,1	62,7	57,8	34,0	35,9	35,0	33,0	32,3	100,0–100,0	86–89,5
<i>Pithecia</i>	90,1	x	66,9	63,2	34,1	36,4	35,1	33,4	32,1	98,7–100,0	85,8–88,3
<i>Hylobates</i>	62,7	66,9	x	90,1	46,8	46,5	44,7	45,6	41,8	100,0–100,0	96,1–100
<i>Symphalangus</i>	57,8	63,2	90,1	x	47,4	47,4	45,3	44,7	40,3	100,0–100,0	96,1–100
<i>Pongo</i>	34,0	34,1	46,8	47,4	x	66,2	63,9	67,3	47,3	100,0–100,0	98,9–100
<i>Gorilla</i>	35,9	36,4	46,5	47,4	66,2	x	83,2	82,7	56,2	100,0–100,0	100–100
<i>Pan paniscus</i>	35,0	35,1	44,7	45,3	63,9	83,2	x	92,3	62,7	100,0–100,0	98,9–100
<i>Pan troglodytes</i>	33,0	33,4	45,6	44,7	67,3	82,7	92,3	x	63,3	100,0–100,0	98,9–100
<i>Homo sapiens</i>	32,3	32,1	41,8	40,3	47,3	56,2	62,7	63,3	x	96,0–96,1	94,9–96,5
<i>Aegyptopithecus zeuxis</i>	72,6	72,4	61,9	61,0	36,3	41,0	36,3	35,4	34,7	65,7–65,9	63,4–65,2
<i>Ankarapithecus meteai</i>	46,0	49,6	45,0	45,0	63,3	64,7	56,8	58,3	50,4	36,9–37,4	38,3–39
<i>Anoiapithecus brevirostris</i>	53,8	53,8	53,1	54,9	58,4	55,6	51,3	49,6	46,2	30,4–30,8	32,1–33
<i>Australopithecus afarensis</i>	30,1	28,3	37,7	34,8	46,3	56,2	59,7	62,2	73,6	87,7–87,9	88,5–89,6
<i>Australopithecus anamensis</i>	33,6	30,6	39,5	38,3	58,7	66,1	67,4	73,3	65,6	43,8–44,4	47,4–48,9
<i>Dendropithecus macinnesi</i>	69,6	69,9	69,7	63,2	31,6	42,8	37,4	34,2	32,4	44,0–44,1	44–45,3
<i>Dryopithecus fontani</i>	38,1	44,9	58,0	57,2	52,9	58,3	53,6	55,0	41,4	38,6–39,1	39,3–40,4
<i>Ekembo</i>	64,6	63,6	58,4	55,0	36,0	40,8	38,0	39,0	32,9	87,4–87,6	85,2–87,1
<i>Equatorius africanus</i>	52,3	46,1	44,0	42,7	42,1	37,8	36,8	37,5	25,7	42,4–42,5	43,9–43,9
<i>Gigantopithecus blacki</i>	50,8	45,8	49,4	49,4	66,7	48,1	51,9	56,8	50,6	19,3–19,5	22,8–23,4
<i>Graecopithecus freybergi</i>	50,0	50,0	50,0	37,5	50,0	75,0	62,5	62,5	37,5	5,2–5,3	4,5–4,7
<i>Griphopithecus</i>	51,4	60,0	53,3	48,9	47,8	53,2	47,8	50,0	39,8	23,2–23,5	26–26,4
<i>Hispanopithecus crusafonti</i>	45,0	45,0	57,7	61,5	50,0	60,7	65,4	57,7	42,0	13,1–13,2	14,8–15,7
<i>Hispanopithecus laietanus</i>	33,6	29,7	38,6	39,8	62,7	54,8	56,0	57,2	43,7	45,7–45,8	46,7–48,5
<i>Indopithecus giganteus</i>	61,5	61,5	64,7	64,7	55,6	50,0	61,1	55,6	66,7	8,5–8,6	9,9–10,7
<i>Kenyapithecus kizili</i>	37,2	53,5	58,2	58,2	61,8	47,4	41,8	45,5	37,7	14,1–14,2	15,6–16,1
<i>Kenyapithecus wickeri</i>	45,7	50,0	53,6	53,6	54,8	57,0	51,2	51,2	37,5	22,9–23,2	16,1–24,6
<i>Khoratpithecus ayeyarwadyensis</i>	50,0	45,5	50,0	50,0	81,3	50,0	56,3	62,5	37,5	7,2–7,3	9–9,5
<i>Khoratpithecus chiangmuanensis</i>	50,0	50,0	54,0	58,0	74,0	63,5	62,0	62,0	50,0	12,4–12,6	14,2–14,6
<i>Khoratpithecus piriyai</i>	53,6	50,0	47,4	47,4	70,0	61,9	60,0	60,0	35,0	9,2–9,3	11,1–11,8
<i>Lufengpithecus hudienensis</i>	44,0	42,0	51,5	54,4	67,6	61,4	61,8	61,8	45,6	16,3–16,6	19,3–20,1
<i>Lufengpithecus lufengensis</i>	38,0	36,4	44,0	46,1	72,1	52,3	52,4	57,8	48,6	39,5–40,1	41,4–41,9
<i>Nacholapithecus kerioi</i>	43,0	46,8	49,5	47,3	43,6	47,9	41,5	38,3	30,9	51,0–51,6	53,2–53,9
<i>Nakalipithecus nakayamai</i>	54,1	56,8	54,4	57,9	56,1	66,1	59,6	56,1	35,1	12,1–12,3	16,2–16,9
<i>Oreopithecus bambolii</i>	42,9	45,7	55,3	58,7	50,2	49,8	47,3	48,1	52,2	66,3–65,9	67,3–68,7
<i>Ouranopithecus macedoniensis</i>	45,1	45,9	38,0	39,4	57,3	66,4	58,7	64,0	46,5	39,9–40,4	41,5–42,7
<i>Ouranopithecus turkae</i>	69,4	69,4	63,5	63,5	55,8	59,6	61,5	59,6	61,2	11,8–11,9	14,5–15,2
<i>Pierolapithecus catalaunicus</i>	42,4	42,4	50,0	47,4	63,6	50,0	48,1	52,6	47,6	47,1–47,7	42,3–45
<i>Rudapithecus hungaricus</i>	44,6	45,1	50,9	53,8	59,1	71,4	70,5	70,5	52,4	60,8–60,9	62–62,9
<i>Samburupithecus kiptalami</i>	29,6	29,6	40,5	45,9	43,2	56,4	51,4	54,1	40,6	8,8–8,9	9,5–11
<i>Sivapithecus parvada</i>	45,0	45,0	51,4	55,6	72,2	66,2	63,9	61,1	36,1	19,6–19,9	20,5–21,3
<i>Sivapithecus sivalensis</i>	44,8	46,0	47,1	47,6	79,4	46,8	49,7	52,3	39,4	53,3–54,0	55,3–56,5

Anhang Tab. 2 Ähnlichkeit der untersuchten Arten mit den heute lebenden Menschenaffenartigen hinsichtlich der 358 von PUGH (2022, Suppl. Tab. 7) quantifizierten Kriterien (je Geschlecht die Hälfte). Alle Zahlenangaben sind in Prozent. Markierung: **fett**: ist der nächste Verwandte innerhalb einer Zeile; **grün**: die nächsten verwandten Arten ausgehend von heute lebenden Arten (in Spalten); **dunkelrot**: fossile Art, die mit heute lebenden Arten näher verwandt ist als der nächste heute lebende Verwandte (in Spalten); **hellrot**: fossile Art, die mit heute lebenden Arten näher verwandt ist als der zweitnächste heute lebende Verwandte (in Spalten); **orange**: fossile Art, die mit heute lebenden Arten genauso verwandt ist wie deren nächste heute lebende Verwandtschaft (in Spalten). Die **Blautöne** geben je nach Färbung an, wie viel Vergleichsmaterial für die Art je nach Vergleichsspalte minimal bis maximal je nach Vergleichsart zur Verfügung stand. Um beispielsweise eine sinnvolle evolutionäre Übergangsposition innerhalb der Afrikanischen Menschenaffen hin zum Menschen darzustellen, müsste die Ähnlichkeit einer Spezies über ca. 83 % zum Gorilla oder einer der Schimpansen-Arten bzw. über 63,3 % zum Menschen aufweisen. (Eigene Darstellung basierend auf den Daten von PUGH 2022, Suppl. Tab. 7)

Um eine Art stimmig als evolutionäre Übergangsform zwischen heute lebenden Arten zu deuten, sollte diese Art sowohl mit der heutigen ursprünglichen als auch mit der heutigen abgeleiteten Gruppe große Ähnlichkeiten aufweisen (und weniger zu anderen heutigen Gruppen) – und zwar mehr als dies andere heutige Arten tun. Besteht nur zu einer der beiden heutigen Gruppen, deren Abstammung überbrückt werden soll, eine große Ähnlichkeit, sollte man die fossilen Formen als verwandte Arten, nicht aber als Übergangsformen deuten.

Eine Analyse von Anhang Tab. 2 ergibt bei den miozänen Affen folgendes Bild: Die Mehrheit dieser Arten ist mit überhaupt keiner Art der heute lebenden Menschenaffenartigen näher verwandt als es die heute lebenden Arten untereinander sind. Sie eignen sich daher nicht als Übergangsformen. *Aegyptopithecus zeuxis*, *Dendropithecus*, *Ekembo* und *Ouranopithecus turkae* könnten Altweltaffen statt Menschenaffenartige sein. Für Kleine Menschenaffen gibt es überhaupt nur *Dendropithecus*, den man als Übergangsform zu den sonstigen Altweltaffen (hier *Pithecina*) deuten könnte (zu *Indopithecus* s. u.).

Die Arten der Gattungen *Khorapithecus*, *Lufengpithecus* und *Sivapithecus* scheinen tatsächlich zur Verwandtschaft der Orang-Utans zu gehören, eignen sich aber nicht als Übergangsformen in Richtung Afrikanische Menschenaffen. Hingegen gibt es gar keine miozänen Menschenaffen, die irgendeinem Mitglied

der Gruppe der Afrikanischen Menschenaffen ganz besonders nahestehen. Am meisten eignen sich noch *Graecopithecus* und *Rudapithecus* als Verwandte des Gorillas, welche dem Gorilla etwas näherstehen als der Orang-Utan (mit 66,2 %), aber deutlich weniger als die beiden Schimpansenarten (mit ca. 83 %). Allerdings besitzt *Graecopithecus* keine höhere Übereinstimmung mit dem Orang-Utan und weist viel zu wenig Vergleichsmaterial für sichere Einordnung als Übergangsform auf. *Rudapithecus* hat zwar einiges Vergleichsmaterial zu bieten und ist auch dem Gorilla mit 71,4 % relativ ähnlich, hat aber weniger Gemeinsamkeiten mit dem Orang-Utan als der Gorilla, was ihn als Verwandten statt als Vorfahren des Gorillas charakterisiert.

Die offene Frage lautet also: Woher stammen die Afrikanischen Menschenaffen im evolutionären Modell und wie haben sie sich ausdifferenziert? Es sei außerdem darauf hingewiesen, dass Schimpanse und Gorilla ganz eindeutig morphologisch eine gemeinsame Clade ohne Menschen bilden. Als Homininen kommen nur *Australopithecus*, welcher nicht aus dem Miozän stammt und daher hier nicht näher thematisiert wird, und *Indopithecus* in Frage. Allerdings ist von *Indopithecus* kaum Vergleichsmaterial vorhanden (unter 11 %) und er ist ebenfalls relativ ähnlich zu Kleinen Menschenaffen und Altweltaffen, was zeigt, dass die von ihm vorliegenden Merkmale diagnostisch nicht gut geeignet sind und seinen Status als irgendeine Übergangsform deutlich in Zweifel ziehen.

Gattung	Familie	Verbreitung	Zeitliche Einordnung	Material des Schädels	Material des Körperskeletts
<i>Proconsul</i>	Proconsulidae	Ostafrika	frühes Miozän	Kiefer und einzelne Zähne	Wenige, unbestimmte
<i>Ekembo</i>	Proconsulidae	Ostafrika	frühes Miozän	Teilweise Schädel	Mehrere Skelette
<i>Rangwapithecus</i>	Proconsulidae	Ostafrika	frühes Miozän	Kiefer und isolierte Zähne	Keins
<i>Nyanzapithecus</i>	Proconsulidae	Ostafrika	frühes Miozän	Teilschädel, Kiefer, isolierte Zähne	Keins
<i>Dendropithecus</i>	Dendropithecidae	Ostafrika	frühes Miozän	Kiefer und isolierte Zähne	Teilweise Gliedmaßen
<i>Afropithecus</i>	Afropithecidae	Ostafrika	frühes Miozän	Schädel	Vereinzelte Postcrania*
<i>Equatorius</i>	Afropithecidae	Ostafrika	frühes mittleres Miozän	Kiefer und Zähne	Partielles Skelett
<i>Nacholapithecus</i>	Afropithecidae	Ostafrika	frühes mittleres Miozän	Kiefer und Zähne, Schädelfragmente	Unvollständiges Skelett
<i>Heliopithecus</i>	Afropithecidae	Saudi-Arabien	mittleres Miozän	Oberkiefer	Teilweises Skelett
<i>Turkanapithecus</i>	Indeterminate	Ostafrika	frühes mittleres Miozän	Teilweiser Schädel	Isolierte Postcrania
<i>Mabokopithecus</i>	Indeterminate	Ostafrika	frühes mittleres Miozän	Kiefer und einzelne Zähne	Keins
<i>Griphopithecus</i>	Griphopithecidae	Türkei, Deutschland	frühes mittleres Miozän	Kiefer und isolierte Zähne	Nur Phalangen
<i>Kenyapithecus</i>	Kenyapithecidae	Ostafrika	frühes mittleres Miozän	Kiefer und isolierte Zähne	Oberarmknochen
<i>Dryopithecus</i>	Hominidae, Dryopithecinae	Europa	spätes mittleres Miozän	Teilweise Schädel, Kiefer und Zähne	Isolierte Gliedmaßenknochen
<i>Anoiapithecus</i>	Hominidae, Dryopithecinae	Spanien	spätes mittleres Miozän	Schädel	Keins
<i>Pierolapithecus</i>	Hominidae, Dryopithecinae	Spanien	spätes mittleres Miozän	Teilweise Schädel	Teilweises Skelett
<i>Rudapithecus</i>	Hominidae, Dryopithecinae	Ungarn	spätes Miozän	Teilschädel, Kiefer und Zähne	Viele isolierte Postcrania
<i>Hispanopithecus</i>	Hominidae, Dryopithecinae	Spanien	spätes Miozän	Teilschädel, Kiefer und Zähne	Partielle Skelette
<i>Graecopithecus</i>	Indeterminate	Griechenland	spätes Miozän	Unterkiefer	Keins
<i>Ouranopithecus</i>	Indeterminate	Griechenland	spätes Miozän	Teilschädel, Kiefer und Zähne	Wenige Phalangen
<i>Oreopithecus</i>	Indeterminate	Italien	spätes Miozän	Zertrümmerter Schädel, Kiefer und Zähne	Zerquetschtes Skelett
<i>Sivapithecus</i>	Pongidae	Indien, Pakistan, Nepal	mittleres und spätes Miozän	Teilschädel, Kiefer und Zähne	Isolierte Postcrania
<i>Ankarapithecus</i>	Pongidae	Türkei	spätes Miozän	Teilschädel, Kiefer und Zähne	Isolierte Postcrania
<i>Indopithecus</i>	Pongidae	Indien, Pakistan	spätes Miozän	Nur Unterkiefer	Keins
<i>Gigantopithecus</i>	Pongidae	China	Pleistozän	Teilschädel, Kiefer und Zähne	Keins
<i>Lufengpithecus</i>	Pongidae	China	spätes Miozän	Teilschädel, Kiefer und Zähne	Isolierte Postcrania
<i>Khoratpithecus</i>	Pongidae	Ostafrika	spätes Miozän	Mehrere Unterkiefer	Keins
<i>Sahelanthropus</i>	Hominidae, Homininae, Hominini	Tschad	spätes Miozän	Verzerrter Schädel, Kiefer	Isolierte Postcrania
<i>Orrorin</i>	Hominidae, Homininae, Hominini	Kenia	Pliozän	Isolierte Zähne	Isolierte Postcrania
<i>Ardipithecus</i>	Hominidae, Homininae, Hominini	Äthiopien	Pliozän	Teilschädel, Kiefer und Zähne	Partielles Skelett
<i>Australopithecus</i>	Hominidae, Homininae, Hominini	Ost- und Südafrika	Plio-Pleistozän	Schädel, Kiefer und Zähne	Teilweise Skelette

Anhang Tab. 3 Fossile Gattungen miozäner Affen hinsichtlich Zuordnung, Herkunft, Alter und Fossilmaterial. (nach ANDREWS 2020, Tab. 1+2)

Arten der gleichen Gattung	Fig. 2a	Fig. 2b	Fig. 2c	Fig. 3a	Fig. 3b	Fig. 3c	Fig. 5a Cranio- dental	Fig. 5b Körper- skelett	Fig. S2a
<i>Hispanopithecus crusafonti</i> & <i>laietanus</i>	nein	unauf- gelöst	unauf- gelöst	nein	unauf- gelöst	nein	nein	x	unauf- gelöst
<i>Kenyapithecus kizili</i> & <i>wickeri</i>	ja	ja	ja	ja	ja	ja	ja	x	ja
<i>Lufengpithecus hudienensis</i> & <i>lufengensis</i>	nein	nein	nein	nein	nein	nein	nein	x	nein
<i>Khoratpithecus Chiangmuanensis</i>	ja	ja	ja	ja	ja	ja	ja	x	ja
<i>Khoratpithecus piriyai</i>	ja	ja	ja	ja	ja	ja	ja	x	ja
<i>Khoratpithecus ayeayawadyensis</i> & <i>piriyai</i>	nein	nein	nein	nein	nein	nein	nein	x	nein
<i>Sivapithecus sivalensis</i> & <i>parvada</i>	ja	nein	nein	nein	nein	unauf- gelöst	nein	nein	unauf- gelöst
<i>Pan paniscus</i> & <i>troglodytes</i>	ja	ja	ja	ja	ja	ja	ja	ja	ja (5 Mal in S1–2)
<i>Ouranopithecus macedoniensis</i> & <i>turkae</i>	unauf- gelöst	unauf- gelöst	nein	unauf- gelöst	unauf- gelöst	nein	unauf- gelöst	x	unauf- gelöst
<i>Australopithecus anamensis</i> & <i>afarensis</i>	ja	ja	ja	ja	ja	ja	ja	ja	nein (5 Mal in S1–2)

Anhang Tab. 4 Ergebnisse einer Untersuchung von dreizehn unterschiedlichen cladistischen Analysen mit der Fragestellung, ob Arten einer Gattung gemeinsam eine geschlossene Clade bilden. „Unaufgelöst“ bedeutet, dass mehrere Gruppen nach der entsprechenden Analyse keine exklusive Clade bilden, sondern mit mehreren anderen Arten gemeinsam unaufgelöst zusammenstehen. Das Ergebnis zeigt, dass manche Gattungszuordnungen überarbeitet werden müssten. (Eigene Darstellung basierend auf PUGH 2022, Fig. 2+3+5+S1–2)

Selbst innerhalb derselben Gattungen zeigen sich in der Studie von PUGH 2022 große systematische Probleme, wie Anhang Tab. 4 verdeutlicht. Wenn die taxonomische Benennung der Arten korrekt wäre, könnte man erwarten, dass in den dreizehn verschiedenen cladistischen Analysenⁱ nach PUGH (2022, Fig. 2+3+5) Arten der gleichen Gattung gemeinsam eine exklusive Clade bilden. Dies ist unter den untersuchten miozänen Menschenaffen aber nur bei den beiden Arten von *Kenyapithecus* sowie bei *Khoratpithecus Chiangmuanensis* und *Khoratpithecus piriyai* uneingeschränkt der Fall. *Khoratpithecus ayeayawadyensis* hingegen sowie die Arten von *Lufengpithecus*, *Ouranopithecus*, *Hispanopithecus* und *Sivapithecus* bilden innerhalb ihrer Gat-

tungen keine eindeutig erkennbaren exklusiven Claden.

Sofern diesem Befund keine methodischen Mängel zugrunde liegen, ist in Anbetracht der großen Menge von über 350 Vergleichsmerkmalen (PUGH 2022, Suppl. Tab. 7) davon auszugehen, dass die miozänen Menschenaffen einfach zu fragmentarisch vorliegen, oder dass die diagnostischen Merkmale nicht ausreichend sind, um eine sinnvolle taxonomische Zuordnung der Fossilien zu treffen. Wenn aber schon die Taxonomie im Bereich der Gattungszuordnung in vielen Fällen cladistisch nicht gut begründet ist, dann sind evolutionäre Abstammungshypothesen bei den miozänen Menschenaffen erst recht als spekulativ zu bezeichnen.

ⁱ Diese Analysen unterscheiden sich je nach Einbezug der Arten, die als Ingroup bzw. Outgroup betrachtet wurden, und je nach fehlenden Daten bzw. nach Verfahren (Discretized & Continuous Parsimony, Discretized Bayesian), vgl. PUGH (2022, Tab. 4). „Die Ergebnisse der Bayes’schen und Parsimony-Analysen unterscheiden sich in einigen der hier durchgeführten Iterationen erheblich. Die strikten Parsimony-Konsensbäume, die aus den diskretisierten kontinuierlichen Daten resultieren, sind relativ gut aufgelöst, weisen aber eine geringe Knotenunterstützung auf, was auf Unsicherheitsbereiche hinweist, die aus einem hohen Anteil fehlender Daten (SOM-Tabelle S3) und möglicherweise auf ein hohes Maß an Homoplasy zurückzuführen sind [...]. Die Ursache für die to-

pologische Diskrepanz zwischen Parsimony- und Bayes-Ergebnissen ist unklar, obwohl viele Studien die Leistung dieser Methoden bei der Ableitung der Phylogenie aus morphologischen Daten verglichen haben und viel über die relativen Vorzüge der einzelnen Methoden diskutiert wurde“ (PUGH 2022). Im Fazit schreibt PUGH noch konkreter: „Die Ergebnisse der Bayes’schen und der Parsimony-Analysen unterscheiden sich in allen Iterationen [...]“. Auch PUGH diskutiert viele mögliche Unterschiede beider Verfahren und bevorzugt in ihrer Diskussion schließlich die Parsimony-Cladogramme aufgrund einer besseren Passung zu den bisherigen paläoanthropologischen Ergebnissen und eines scheinbar ungünstigen Umgangs mit fehlenden Daten beim Bayes’schen Verfahren.

Anhang Tab. 5 Phylogenetische Studien und ihr fossiles Vergleichsmaterial. Verhältnis des Vergleichsmaterials: **Grün**: relativ umfangreich, **gelb**: gering, **orange**: gering, **rot**: nicht vorhanden. Es wird deutlich, dass die meisten Studien ihr Vergleichsmaterial stark einschränken und häufig nur die vermutete evolutionär nähere Verwandtschaft untersucht wird. (Eigene Darstellung)

Phylogenetische Studie	Miozäne Menschenaffen	Frühe Homi-nen	Australomorphen	Echte Menschen	Heutige Menschenaffen	Altweltaffen
GABUNIA (2000, Tab. 1): 2 Dmanisi-Schädel	X	X	X	nur <i>Homo erectus</i>	X	X
STRAIT & GRINE (2004, Tab. 3): Überblicksstudie	X	ohne <i>Orrorin</i>	inkl. <i>Kenyanthropus</i>	ohne Mittelpleistozänen <i>Homo</i> (<i>Homo heidelbergensis</i> & <i>neanderthalensis</i>)	Schimpanse, Gorilla, Orang-Utan, Gibbon	<i>Colobus</i> (Stummelaffen) & <i>Papio</i> (Pavian)
LORDKIPANIDZE et al. (2006, Tab. 1): 4 Dmanisi-Schädel	X	X	nur „ <i>Homo</i> “ <i>habilis</i> & <i>rudolfensis</i>	nur <i>Homo erectus</i>	X	X
SMITH & GRINE (2008, Append. 2): Schädel aus Swartkrans und Sterkfontein in Südafrika	X	ohne <i>Orrorin</i>	inkl. <i>Kenyanthropus</i>	nur <i>Homo sapiens</i>	Schimpanse & Gorilla	X
BROWN & MAEDA (2009, Tab. 3): Unterkiefer von <i>Homo floresiensis</i>	X	X	nur <i>Australopithecus africanus</i> und <i>afarensis</i> sowie „früher afrikanischer <i>Homo</i> “ (inkl. „ <i>Homo</i> “ <i>habilis</i> & <i>rudolfensis</i>)	<i>Homo erectus</i> , <i>Homo floresiensis</i> , <i>Homo sapiens</i>	X	X
BERGER et al. (2010, Table 1+2): <i>Australopithecus sediba</i>	X	X	ohne <i>Kenyanthropus</i>	nur <i>Homo erectus</i>	X	X
DeSILVA et al. (2013, Suppl. Tab. S2+3): Beine von <i>Australopithecus sediba</i>	X	nur <i>Orrorin</i>	ohne <i>Kenyanthropus</i>	ohne Mittelpleistozänen <i>Homo</i>	Schimpanse & Gorilla	X
IRISH et al. (2013, Tab. 2): Zahnmerkmale von <i>Australopithecus sediba</i>	X	X	ohne <i>Kenyanthropus</i>	nur <i>Homo sapiens</i>	Gorilla	X
LORDKIPANIDZE et al. (2013, Tab. S1): 5 Dmanisi-Schädel	X	X	nur <i>Australopithecus africanus</i> & „ <i>Homo</i> “ <i>habilis</i> , <i>rudolfensis</i> & sp.	nur <i>Homo erectus</i>	X	X
HAWKS et al. (2017, Suppl. file 1–3): „ <i>Homo</i> “ <i>naledi</i>	X	X	nur <i>Australopithecus sediba</i> und „ <i>Homo</i> “ <i>rudolfensis</i> , <i>habilis</i> & <i>naledi</i>	nur Mittelpleistozäner <i>Homo</i> & <i>Homo sapiens</i>	z. T. Schimpanse & Gorilla	X
SCHROEDER et al. (2017, Tab. S4.1. – 4.5.): Schädelflächenvergleiche von „ <i>Homo</i> “ <i>naledi</i>	X	X	ohne <i>Kenyanthropus</i> ; je nach Studie: einige <i>Australopithecus</i> / <i>Paranthropus</i>	umfassend	Schimpanse	X
DETROIT et al. (2019, Suppl. Tab. 3): „ <i>Homo</i> “ <i>luzonensis</i> *	X	X	ohne <i>Kenyanthropus</i> (<i>Australopithecus</i> , <i>Paranthropus</i> & „früher afrikanischer <i>Homo</i> “)	umfassend, aber <i>erectus</i> fälschlicherweise in „früher afrikanischer <i>Homo</i> “	X	X
BÖHME et al. (2019, Suppl. Tab. S4 – S23): <i>Danuvius</i>	umfangreich	nur <i>Ardipithecus</i>	ohne <i>Kenyanthropus</i> sowie mehrheitlich ohne sogenannte „ <i>Homo</i> “-Arten	ohne Mittelpleistozäner <i>Homo</i> sowie <i>Homo floresiensis</i>	umfangreich	z. T. Meerkatzenverwandte
ZANOLLI et al. (2022, Tab. 3): Vorbackenzähne „ <i>Homo</i> “ <i>luzonensis</i>	X	X	ohne <i>Homo floresiensis</i>	X	X	X
PUGH (2022, Suppl. Tab. 7)	umfangreich	X	Nur <i>Australopithecus afarensis</i> und <i>africanus</i>	nur <i>Homo sapiens</i>	umfangreich	<i>Cebus</i> (Kapuziner) & <i>Pithecia</i> (Sakis)

* Es muss allerdings ergänzt werden, dass von DÉTOIT et al. (2013) beim Mittelfußknochen CCH1 von „*Homo*“ *luzonensis* zusätzlich auch Menschenaffen, Altweltaffen und sogar Bären sowie die kleinwüchsigen Negritos der Philippinen in Textform einbezogen wurden, was sehr zu begrüßen ist.