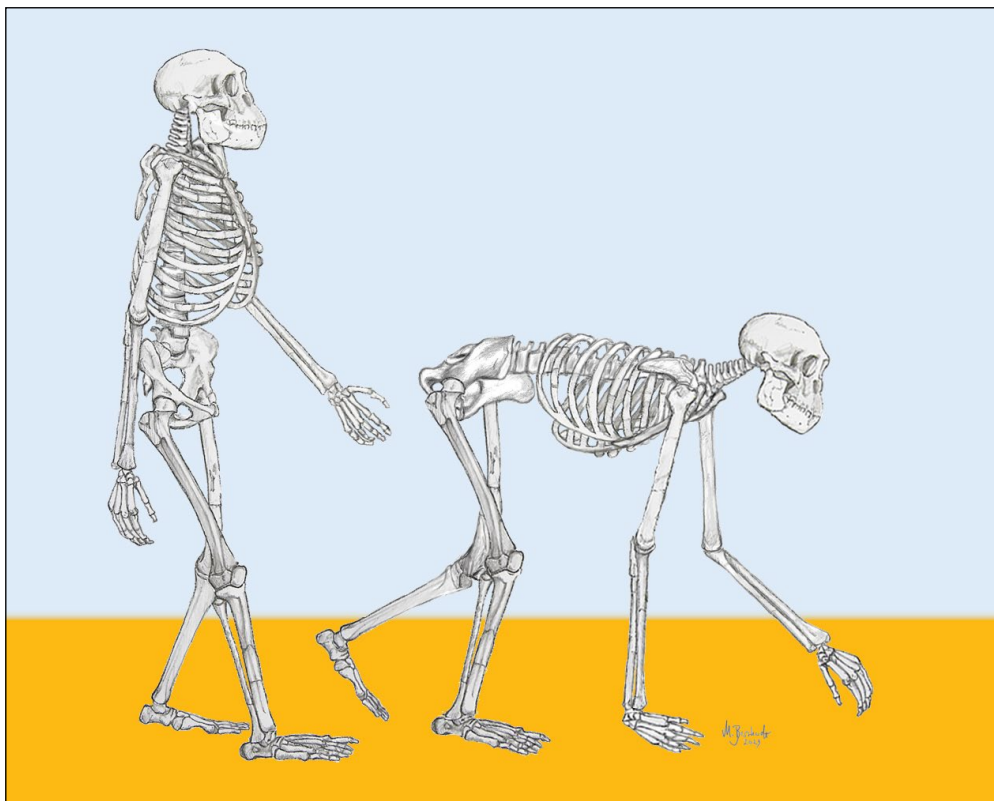


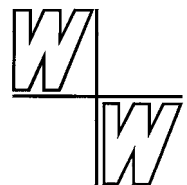
# *Australopithecus* – ein effizienter Zweibeiner?

Starke Zweifel am Vormenschenstatus der  
*Australopithecinen*

Michael Brandt



Juli 2023



[https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-23-1\\_australopithecus.pdf](https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-23-1_australopithecus.pdf)

Bild: *Australopithecus afarensis* (AL 288-1) in bipeder und quadrupeder Fortbewegung.  
Zeichnungen von Marion BERNHARDT, zweibeinige Körperhaltung nach einem Foto des rekonstruierten Skeletts von  
Chip CLARK, *Smithsonian Institution*, <https://humanorigins.si.edu/evidence/human-fossils/fossils/al-288-1>.

# Inhalt

## ***Australopithecus* – ein effizienter Zweibeiner?**

Starke Zweifel am Vormenschenstatus der Australopithecinen ..... 3

|                                                                                                     |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 1. Historischer Abriss: Zweibeinigkeit, <i>Australopithecus</i> und Vormenschen .....               | 3  |
| 2. Wadenbein von <i>Australopithecus afarensis</i> .....                                            | 5  |
| 2.1 Starke Belastung des Wadenbeins beim Klettern .....                                             | 5  |
| 2.2 Robuster Schaft der Fibula: Hinweis auf Kletteraktivitäten .....                                | 5  |
| 2.3 Morphologie des unteren Wadenbeins und Fortbewegung von <i>Australopithecus afarensis</i> ..... | 6  |
| 3. Vierbeinige Fortbewegung von <i>Australopithecus afarensis</i> .....                             | 12 |
| 3.1 Anfragen an die Studien zur Bipedie von <i>Australopithecus</i> .....                           | 12 |
| 3.2 Ältere Studien .....                                                                            | 14 |
| 3.3 Neuere Studien .....                                                                            | 15 |
| 4. Fazit: <i>Australopithecus afarensis</i> war ein Großaffe .....                                  | 19 |
| 5. Anhang .....                                                                                     | 22 |
| 6. Literatur .....                                                                                  | 25 |

# Australopithecus – ein effizienter Zweibeiner?

## Starke Zweifel am Vormenschenstatus der Australopithecinen

Der Mensch ist das einzige Säugetier, das sich gewohnheitsmäßig auf zwei Beinen schreitend fortbewegt. Die Frage nach dem Erwerb dieses Ganges ist deshalb eine Kernfrage in allen evolutionären Konzepten zur Entstehung der Menschheit. Es wird allgemein behauptet, dass die recht großaffenähnlichen Australopithecinen auf dem Erdboden ausschließlich auf zwei Beinen gingen. Sie werden deshalb als Vormenschen eingestuft. Diese Sicht auf die Australopithecinen ist mittlerweile jedoch durch eine zunehmende Anzahl von Daten stark in Frage gestellt.

Michael Brandt (2023)

### 1. Historischer Abriss: Zweibeinigkeit, Australopithecus und Vormenschen

Der Mensch ist das einzige Säugetier, das sich gewohnheitsmäßig auf zwei Beinen schreitend fortbewegt. Die Frage nach dem Erwerb dieses Ganges ist deshalb eine Kernfrage in allen evolutionären Konzepten zur Entstehung der Menschheit. Gibt es fossile Formen, die die Entstehung des menschlich zweibeinigen Ganges aus dem Tierreich dokumentieren? Seit Mitte des 20. Jahrhunderts wird diese Frage in der populären, aber auch in der Fachliteratur – von wenigen

Ausnahmen abgesehen – mit einem klaren Ja beantwortet. Diese eindeutige Antwort gerät in jüngerer Zeit aber durch eine zunehmende Anzahl von Daten ins Wanken.

1925 stellte Raymond DART die Behauptung auf, dass ein kurz zuvor entdecktes Fossil (Schädelinnenausguss mit anhaftendem Gesichtsskelett) sich einst auf zwei Beinen fortbewegt habe. DART schloss bei diesem ersten *Australopithecus*-Fund, dem Kind von Taung, aus der Stellung

#### Kompakt

Allgemein wird behauptet, dass die recht großaffenähnlichen Australopithecinen und verwandte fossile Formen sich auf dem Erdboden ausschließlich auf zwei Beinen fortbewegt haben. Damit sei bei diesen Lebewesen ein entscheidender evolutionärer Schritt hin zum Menschen erfolgt. Sie werden deshalb evolutionstheoretisch als sog. Vormenschen eingestuft.

In dieser Arbeit wird der Frage nachgegangen, ob diese Einschätzung stichhaltig ist. Es erfolgt eine Zusammenschau der Merkmale des Körperstamm- und Extremitätenskeletts von *Australopithecus afarensis* im Vergleich zu Morphologie und Fortbewegungsrepertoire von Mensch, Großaffen und Tieraffen. Das Wadenbein wird aufgrund neuer Studien mit aussagekräftigen Ergebnissen zur Fortbewegung besonders ausführlich behandelt. Dabei zeigt sich: *Australopithecus afarensis* besitzt ein einmaliges Merkmalsmosaik ohne besondere Nähe zum Menschen. Diesem Wesen fehlen, wie allen anderen nichtmenschlichen Primaten, typische Strukturen des Menschen, die im Zusammenhang mit seiner einmaligen, speziellen zweibeinigen Fortbewegung stehen. Die Zusammenschau der Merkmale des Körperstamm- und Extremitätenskeletts schließt eine effektive ausschließlich zweibeinige Fortbewegung auf dem Erdboden bei *Australopithecus afarensis* aus.

Viele als Anpassung an eine zweibeinige Fortbewegung auf dem Erdboden und an Klettern in Bäumen gedeutete Merkmale bei *Australopithecus afarensis* sind auch bei sich vierfüßig fortbewegenden nichtmenschlichen Primaten nachweisbar. Er verfügte deshalb mit großer Wahrscheinlichkeit über die Fähigkeit, auf dem Erdboden vierfüßig zu laufen. Einige im Rahmen einer zweibeinigen Fortbewegung interpretierten Merkmale bei *Australopithecus afarensis* können auch als Anpassungen an Klettern verstanden werden.

Der kleine *Australopithecus afarensis* ohne bemerkenswerte physische Verteidigungsfähigkeit in Form großer Eckzähne und ohne Waffen konnte sich auch nur effektiv vierfüßig auf dem Erdboden rasch fortbewegen, um vor Feinden auf Bäume zu fliehen.

Das einmalige Fortbewegungsrepertoire von *Australopithecus afarensis* mit schneller vierfüßiger Fortbewegung auf dem Erdboden über längere Strecken, gelegentlichem Stehen und Gehen über kurze Strecken auf zwei Beinen und Klettern in Bäumen ist unter den lebenden Primaten vielleicht am ehesten dem von Pavianen vergleichbar.

des Hinterhauptlochs auf diese Fortbewegungsweise. Zusammen mit anderen Merkmalen im Gesichts-, Zahn- und Gehirnbereich kam DART zu der Auffassung, ein Bindeglied zwischen Affe und Mensch gefunden zu haben. Zunächst stieß DART auf wenig Zustimmung in der Fachwelt. Mitte des 20. Jahrhunderts änderte sich dann das Meinungsklima in dieser Frage, wozu Autoritäten wie Arthur KEITH und Wilfrid LE GROS CLARKE entscheidend beitrugen. Man meinte nun, dass in der Zwischenzeit entdeckte postcraniale\* Knochen von *Australopithecus* eine menschliche oder zumindest nahezu menschliche Fortbewegung beweisen würden. Seit dieser Zeit werden die Australopithecinen von fast allen Paläoanthropologen als Vormenschen eingestuft. Diese Fossilgruppe, so behauptet man, würde einen entscheidenden Evolutionsschritt hin zur menschlichen Fortbewegung trotz unbestritten noch vorhandenen großaffenähnlichen Merkmalen demonstrieren (READER 1982).

Das scheinbar überzeugende Bild von *Australopithecus* als Vormensch hat aber erhebliche Risse bekommen, die immer breiter werden. Dabei stellt eine Publikation von STERN & SUSMAN aus dem Jahr 1983 einen Wendepunkt dar. Die beiden Autoren kamen aufgrund einer Analyse des gesamten postcranialen Materials von *Australopithecus afarensis* zu dem Schluss, dass dieses Lebewesen sich zwar biped\* fortbewegen konnte, dass diese Bipédie sich aber von der des Menschen unterschied. Außerdem identifizierten STERN &

SUSMAN (1983) zahlreiche Klettermerkmale bei *Australopithecus afarensis*. In der Folgezeit wurden weitere Daten zusammengetragen, die diese Sicht auf *Australopithecus afarensis* (STERN 2000) und andere Australomorphe unterstützen (BRANDT 1995, 2023).

Einige Forscher vertreten noch die Meinung, dass *Australopithecus afarensis* in aufrechter Körperhaltung einen obligaten (unerlässlichen) zweibeinigen Gang auf dem Erdboden praktizierte und keine funktionell signifikanten arborikolen\* Anpassungen besaß. Der bipede Gang von *Australopithecus afarensis* war ihrer Meinung nach so effektiv wie der des Menschen. Zahlreiche bildnerische Gestaltungen haben diese Sicht einem breiten Publikum nahegelegt (Abb. 1).

Die größere Zahl der Forscher geht heute aber davon aus, dass *Australopithecus afarensis* ein primärer Zweibeiner in aufrechter Körperhaltung war, der sich auch in Bäumen fortbewegte. Die Fortbewegung auf der Erde unterschied sich aber kinematisch\* von der des Menschen (z. B. gebeugte Hüften und Knie, größere Beckenbewegungen) mit der Folge einer geringeren Effizienz gegenüber dem zweibeinigen Gang des Menschen. Trotz dieser Unterschiede zum Menschen hat auch nach Meinung dieser Forscher bei *Australopithecus afarensis* ein entscheidender evolutionärer Schritt in Richtung Mensch stattgefunden. STERN & SUSMAN (1983) als prominente Vertreter dieser Sichtweise drücken es so aus: „Unserer Meinung nach ist *A. afarensis* sehr nahe an dem, was als ‚missing link‘ bezeichnet werden kann.“<sup>1</sup>

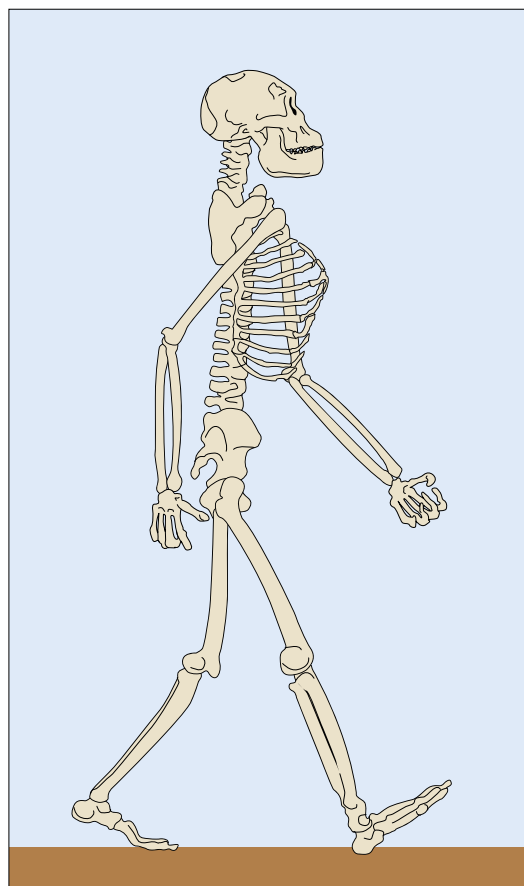
Zahlreiche neuere Untersuchungsergebnisse stellen diese Interpretation jedoch in Frage. Im Folgenden wird auf diese Entwicklungen näher eingegangen, wobei neue Studien des Wadenbeins von *Australopithecus afarensis* ausführlich dargestellt werden.

Es gibt in der Fachwelt zur Fortbewegung von *Australopithecus afarensis* noch eine dritte Position, die aber vom paläoanthropologischen Mainstream ungerechtfertigterweise als Außenseitermeinung abgetan wird. Diese Position steht im Mittelpunkt der weiteren Ausführungen. Dabei stellt sich auch die Frage, inwieweit *Australopithecus afarensis* und ähnliche Fossilformen auf der Basis des verfügbaren Datenmaterials heute noch als „Vormenschen“ – oder fachwissenschaftlich ausgedrückt frühe Homininen\* – plausibel zu deuten sind. Diese brisante Frage wird in der Paläoanthropologie bisher weitestgehend ausgeblendet (Ausnahme TOBIAS 1998).

<sup>1</sup> „To our opinion *A. afarensis* is very close to what can be called a ‚missing link‘.“ (STERN & SUSMAN 1983, 314)

Mit Stern \* versehene Begriffe werden im Glossar S. 21 erklärt.

**Abb. 1** Verbreitete Darstellung von AL 288-1 („Lucy“), einem zu 40 % erhaltenen *Australopithecus-afarensis*-Teilskelett, nach einer Rekonstruktion von C. Owens LOVEJOY. „Lucy“ bewegt sich nach dieser Rekonstruktion auf dem Erdboden ausschließlich zweibeinig effizient mit aufrechter Körperhaltung fort. Diese Darstellung ist mit zahlreichen Daten nicht vereinbar. Grafische Darstellung von Johannes WEISS nach JOHANSON & EDGAR (1998).



## 2. Wadenbein von *Australopithecus afarensis*

Die meisten Studien über die Fortbewegung der frühen Homininen beschäftigen sich mit dem Femur\*, der Tibia\* und dem Fuß. Neuere Studien haben jedoch gezeigt, dass auch die Morphologie der Fibula\* auf die Belastung der unteren Extremität hinweist und damit Schlüsse auf die Fortbewegung der Homininen ermöglicht (MARCHI 2007, 2015a, b, MARCHI et al. 2019, 2022).

### 2.1 Starke Belastung des Wadenbeins beim Klettern

Die Stärke des Schaftes der Fibula im Vergleich zur Schaftstärke der Tibia steht bei den Großaffen in Beziehung zur Position des Fußes und des Beines während der Fortbewegung in Bäumen (MARCHI et al. 2019).

Beim vertikalen Klettern ist das obere Sprunggelenk des Fußes bei den Großaffen stark nach dorsal\* gebeugt. Diese Beugung geht mit einer größeren Belastung des Wadenbeins einher, weil in dieser Stellung des oberen Sprunggelenkes der Körper nahe an das abstützende Substrat gebracht wird. Außerdem ist beim vertikalen Klettern und Gehen in Bäumen der Fuß mehr invertiert\* als bei terrestrischer\* Fortbewegung. Weiterhin wird dabei bei den Großaffen die Hüfte abduziert (abgespreizt) und gebeugt und der Oberschenkel abduziert, was ein zur Seite hin gestelltes Knie zur Folge hat. Diese Stellung des Knies geht mit einer starken mediolateralen\* Biegungsbelastung des Beines einher. Dabei kommt dem äußeren Unterschenkelknochen, d. h. dem Wadenbein, eine große Bedeutung bei der Vermeidung übermäßiger mediolateraler Belastungen des Beines zu (MARCHI et al. 2022).

**Das Wadenbein ist beim vertikalen Klettern der Großaffen wesentlich stärker belastet als beim zweibeinigen Gehen des Menschen.**

### 2.2 Robuster Schaft der Fibula: Hinweis auf Kletteraktivitäten

#### Heute lebende Primaten

Die relative Stärke der Fibula variiert mit der Fortbewegungsart der Primaten. Untersuchungen der diaphysären\* Stärkeverhältnisse von Fibula und Tibia bei verschiedenen Primaten haben erbracht, dass die mehr baumbewohnenden Arten relativ robustere Wadenbeine aufweisen als die mehr terrestrischen Arten (MARCHI 2007, 2015a).

Obwohl das Bein der Primaten bei arborikoler und terrestrischer Fortbewegung mediolateralen

Biegebelastungen ausgesetzt ist, bedingt die abduzierte Gliedmaßenstellung bei der arborikolen Fortbewegung der Primaten eine höhere medio-laterale Biegebelastung des Beines im Vergleich zur mehr terrestrischen Fortbewegung. Diese Vermutung wird durch das größere diaphysäre Stärkenverhältnis der Fibula zur Tibia mehr in der mediolateralen als in der anteroposterioren\* Ebene bei Großaffen mit einem stärkeren arborikolen Verhalten bestätigt (MARCHI et al. 2019).

Nachdem bei heute lebenden Primaten ein Zusammenhang zwischen der relativen Robustizität des Schaftes der Fibula in der mediolateralen Ebene und dem Grad der Fortbewegung in Bäumen nachgewiesen war, wurden auch fossile Homininen mit dieser Methodik untersucht.

**Die relative Robustizität des Wadenbeins weist bei Primaten auf den Anpassungsgrad an das Leben in Bäumen hin.**

#### Fossile Homininen

MARCHI et al. (2019) untersuchten die relative Fibulastärke von zwei fossilen Homininen im Vergleich zum modernen Menschen und den drei lebenden Großaffengattungen *Pan*, *Gorilla* und *Pongo*.

Die Autoren kamen zu dem Ergebnis, dass das Teilskelett KNM-WT 15000, Überreste eines juvenilen *Homo erectus/ergaster*, eine von den Großaffen deutlich verschiedene und dem modernen Menschen sehr ähnliche relative Fibulastärke aufweist.

Die beiden Unterschenkelknochen OH 35, die meistens „*Homo*“ *habilis* zugeordnet werden<sup>2</sup>, zeigen dagegen eine relative Fibulastärke, die den beiden stark arborikolen Großaffen Schimpanse und Orang-Utan sehr ähnlich ist (Abb. 2).

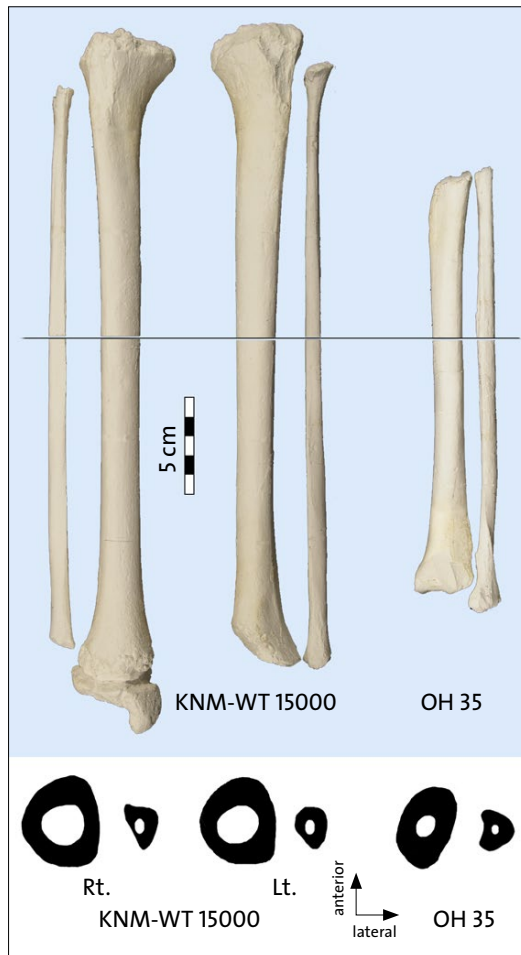
Die relative Fibulastärke ist für die Einschätzung des Grades der arborikolen Fortbewegung zwar aussagekräftig, für diese Bestimmung müssen aber Fibula und Tibia eines Individuums vorliegen. Leider kommt eine Fibula im Verbund mit einer Tibia in entsprechender Erhaltung bei homininen Überresten nur sehr selten vor. Die Ermittlung der relativen Fibulastärke ist bei australopithecinen Homininen bis heute nicht möglich gewesen.<sup>3</sup> Fibulae ohne assoziierte Ti-

<sup>2</sup> Die Zuordnung von OH 35 zu *Paranthropus boisei* ist auch möglich.

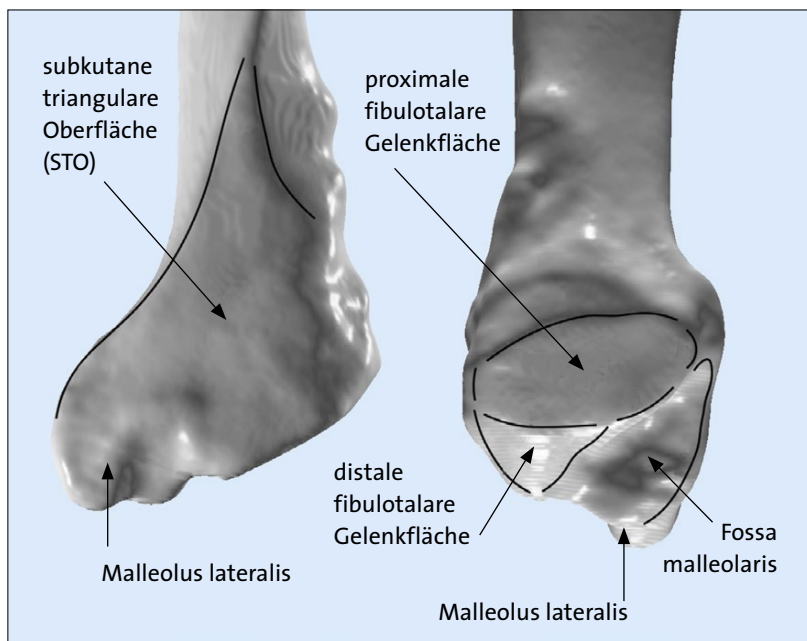
<sup>3</sup> Die einzige assoziierte australopithecine Tibia-Fibula stammt von AL 288-1 (*Australopithecus afarensis*). Die distale Teilfibula ist aber zu fragmentiert für eine Messung der Robustizität. Kürzlich wurde eine assoziierte Tibia und Fibula von STW 573 (*Australopithecus sp.*) in



**Abb. 2** Oben: Abgüsse der rechten und linken Tibia und Fibula von KNM-WT 15000 (*Homo erectus/ergaster*) und OH 35 („*Homo habilis*“) mit markierter Lokalisation des untersuchten Knochenquerschnitts in Schaftmitte. Balkenlänge 5 cm. Unten: Tibia- und Fibula-Querschnitte von KNM-WT 15000 und OH 35 in einer Höhe 50 % der interartikulären Länge der Tibia. Für eine konstante Achsenausrichtung sind die Unterschenkelknochen der linken Seite von KNM-WT 15000 und von OH 35 mediolateral umgedreht. Die Pfeile sind 1 cm lang. (Aus MARCHI et al. 2019, grafische Bearbeitung Johannes Weiss)



**Abb. 3** Distale Fibula vom Gorilla in der Ansicht von (links) außen und (rechts) hinten mit Darstellung der subkutanen triangulären Oberfläche (STO), Fossa malleolaris, Malleolus lateralis sowie proximaler und distaler fibulotalarer Gelenkfläche. (CC-Lizenz, <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>, aus MARCHI et al. 2022, grafische Bearbeitung Johannes Weiss)



bia sind dagegen häufiger bekannt.<sup>4</sup> Das Ausmaß der Fortbewegung in Bäumen zeigt nicht nur die relative Fibulastärke an. Auch die Morphologie der distalen Fibula, die zusammen mit der Tibia

Südafrika entdeckt, eine biomechanische Studie liegt aber noch nicht vor (MARCHI et al. 2022).

<sup>4</sup> Abgesehen von der distalen Fibula von AL 288-1 (AL 288-1at) existieren vier weitere nicht mit einer Tibia assoziierte distale Fibulae von *Australopithecus afarensis* in einem guten Zustand: AL 333-9a, AL 333-9b, AL 333-85 und AL 333w-37 (MARCHI et al. 2022).

und dem Talus\* das obere Sprunggelenk bildet, steht damit in Beziehung. Darauf wird im nächsten Abschnitt eingegangen.

**Die relative Robustizität der Fibula von *Homo erectus* ist der des modernen Menschen vergleichbar, dagegen ist die von „*Homo*“ *habilis* der von stark kletternden Großaffen ähnlich.**

## 2.3 Morphologie des unteren Wadenbeins und Fortbewegung von *Australopithecus afarensis*

### Frühere Untersuchungen

STERN & SUSMAN (1983) haben an den fünf distalen\* Fibulaenden von *Australopithecus afarensis* mehrere Merkmale festgestellt, die eher großaffenähnlich sind: der proximale\* Rand der fibulotalaren Gelenkfläche\* verläuft schräg zur Längsachse der Fibula, der proximale Teil der fibulotalaren Gelenkfläche ist mehr nach inferior gerichtet, die Peronealgrube ist relativ breit und die subkutane (unter der Haut liegende) knöcherne trianguläre Oberfläche (STO) ist nicht nach lateral gerichtet (Abb. 3). Der Malleolus lateralis\* ist dagegen weniger nach vorn gerichtet als bei den Großaffen. Gegen die Analyse von STERN & SUSMAN (1983) wurden Einwände erhoben.

LATIMER et al. (1987) haben der Interpretation der distalen Fibula-Morphologie von *Australopithecus afarensis* durch STERN & SUSMAN (1983) mit dem Argument widersprochen, dass die Kongruenz des talofibularen Gelenkes von der Fibula allein nicht bestimmt werden könne. Nach DESILVA (2009) kann von der distalen Anatomie der *Australopithecus-afarensis*-Fibula weder auf eine Belastung des oberen Sprunggelenks in Dorsalflexion noch auf einen invertierten Fuß wie bei den lebenden Großaffen geschlossen werden. Der Autor meint deshalb, dass *Australopithecus afarensis* zumindest nicht auf eine ähnliche Art wie diese klettern konnte.

MARCHI führte 2015(b) eine quantitative Analyse der Morphologie der distalen Fibula vom modernen Menschen, den drei Großaffengattungen und von *Australopithecus afarensis* mit dem Ziel durch, die morphologischen Merkmale in Beziehung zur arborikolen Fortbewegung zu bestimmen. Er kommt zu dem Ergebnis, dass *Australopithecus afarensis* einerseits Merkmale wie einen mehr nach außen ausgerichteten Malleolus lateralis zeigt, die vereinbar mit einem modern-menschlichen zweibeinigen Gang sind. Andererseits verfügte er aber über großaffenähnliche Merkmale wie mehr nach unten ausgerichtete

fibulotalare Gelenkflächen und eine relativ kleine distale fibulotalare Gelenkfläche, die auf eine Form des Kletterns hinweisen. Das Ergebnis steht in Übereinstimmung mit dem Resultat der Studie von STERN & SUSMAN (1983).

An dieser Stelle sei bereits auf einen funktionellen Schluss von MARCHI (2015b) zur terrestrischen Fortbewegung von *Australopithecus afarensis* hingewiesen, der in paläoanthropologischen Studien häufig gezogen wird, von den Daten aber nicht gedeckt ist bzw. der Datenlage sogar widerspricht. Später wird auf dieses Problem noch ausführlicher eingegangen.

Nach MARCHI (2015b) sind einige menschenähnliche Merkmale an der distalen Fibula von *Australopithecus afarensis* vereinbar mit einer modernen bipeden Fortbewegung auf dem Erdboden („modern terrestrial bipedalism“)<sup>5</sup>, wobei der Autor den mehr nach lateral gerichteten Malleolus lateralis von *Australopithecus afarensis* als ein menschenähnliches Merkmal anführt. Dieses nach MARCHI (2015b) funktionell wichtige Merkmal ist aber nach seinem eigenen Untersuchungsergebnis gar nicht voll menschenähnlich ausgebildet, denn der Autor beschreibt die Ausrichtung des Malleolus lateralis als weniger nach lateral gerichtet als beim Menschen. Noch wichtiger für die Einschätzung der Fortbewegung ist die Feststellung von MARCHI (2015b), dass die distale Fibula von *Australopithecus afarensis* insgesamt eine einmalige Morphologie aufweist und sich von der aller lebenden Großaffen und der des Menschen unterscheidet. Der Autor schließt dann von diesem Sachverhalt folgerichtig auch auf eine Belastung des Unterschenkels von *Australopithecus afarensis*, die sich von der aller lebenden Großaffen und der des Menschen unterschieden hat. Wenn der distale Unterschenkel aber in einzigartiger Art und Weise belastet gewesen ist, dann kann *Australopithecus afarensis* nicht über eine *moderne* terrestrische zweibeinige Fortbewegung verfügt haben. Im Weiteren wird darauf noch näher eingegangen.

### Die einzigartige Belastung des Unterschenkels schließt bei *Australopithecus afarensis* eine moderne zweibeinige Fortbewegung auf dem Erdboden aus.

Die Studie von MARCHI (2015b) hat methodische Einschränkungen. Wegen der Nutzung linearer Messungen konnten subtile Unterschiede der Form der distalen fibulotalaren Gelenkflächen nicht bestimmt werden. Des Weiteren

fehlt eine Untersuchung der Morphologie der subkutanen triangulären Oberfläche (STO). Die STO ist das Gebiet auf dem distolateralen Teil der Fibula, welche nicht durch Muskeln bedeckt ist. Die STO wird nach oben und hinten durch die Sehnen des M. peroneus longus und M. peroneus brevis begrenzt (Abb. 3). STERN & SUSMAN (1983) haben die unterschiedliche Ausrichtung der STO bei Großaffen und Menschen in Beziehung zur Ausprägung der Peronealmuskeln qualitativ beschrieben, eine quantitative Untersuchung der STO wurde bisher aber noch nicht durchgeführt.

Wegen der Defizite der Studie von 2015(b) führten MARCHI und Kollegen 2022 erneut eine Untersuchung zur distalen Fibula von *Australopithecus afarensis* durch, diesmal mit einer dreidimensionalen geometrisch-morphometrischen Methode.

### Neue dreidimensional-geometrisch-morphometrische Studie

Die Ausdehnung der subkutanen triangulären Oberfläche (STO), ihre Beziehung zu den Peronealmuskeln und die sich ergebenden Konsequenzen für die Fortbewegung von *Australopithecus afarensis* sind ein zentraler Untersuchungsgegenstand der neuen Studie von MARCHI et al. (2022). Im Folgenden wird zunächst die Funktion des M. peroneus longus und M. peroneus brevis und die Beziehung der subkutanen triangulären Oberfläche (STO) zur Struktur der beiden Muskeln dargestellt. Danach wird auf die Ergebnisse der Studie von MARCHI et al. (2022) eingegangen.

### Funktion der Peronealmuskeln bei Schimpanse und Mensch

Die Peronealmuskeln sind bei Schimpansen hauptsächlich während der Abstützphase der Fortbewegung auf vertikalen oder horizontalen Stämmen bei der Eversion\* des Fußes aktiv. Beide Muskeln regulieren die Übertragung des Körpergewichtes auf den medialen Teil des invertierten Fußes beim Klettern (STERN & SUSMAN 1983).

Beim Menschen sind die Peronealmuskeln während der zweiten Hälfte der Standphase beim zweibeinigen Gehen mit normaler Geschwindigkeit aktiv (STERN & SUSMAN 1983).

Wenn Menschen auf einer medial geneigten Rampe gehen, dann sind die elektromyografischen Aktivitäten der Peronealmuskeln stärker als beim Gehen auf einem flachen Untergrund. Dieses Untersuchungsergebnis zeigt, dass die Peronealmuskeln bei Eversion des invertierten Fußes aktiv sind und bestätigt damit, dass die Peronealmuskeln vermutlich beim Klettern der Schimpansen zum Einsatz kommen (MARCHI et al. 2022).

<sup>5</sup> „The fibula of the Hadar hominins show some traits in agreement with modern terrestrial bipedalism...“ (MARCHI 2015b, 147)

## Großaffe und Mensch besitzen aufgrund verschiedener Fortbewegungsweisen unterschiedlich strukturierte Peronealmuskeln.

STERN & SUSMAN (1983) haben die Beziehung zwischen der Ausrichtung der STO, die nach den Autoren eine Folge der Größe der Peronealgrube ist, und der Ausbildung der Peronealmuskeln bei Großaffe und Mensch beschrieben und daraus auf die Entwicklung der Peronealmuskeln und die Fortbewegung bei *Australopithecus afarensis* geschlossen. MARCHI et al. (2022) führten gegenüber STERN & SUSMAN (1983) eine noch eingehendere Untersuchung der STO durch, indem sie das Knochenareal quantitativ analysierten, d. h. die Flächenausdehnung bestimmten.

### Subkutane trianguläre Oberfläche (STO) und Peronealmuskeln

Beim Menschen dehnt sich die STO (Abb. 3) stärker nach cranial aus als bei den Großaffen. Die kürzere craniocaudale\* Ausdehnung der STO der Großaffen geht mit einem längeren Muskelbauch und einer kürzeren Sehne der Peronealmuskeln einher, während die craniocaudal längere STO des Menschen umgekehrt mit einem kürzeren Muskelbauch und einer längeren Sehne assoziiert ist.

Die im oberen Bereich des distalen Beines verteilte Muskelmasse und die im unteren Bereich längeren Muskelsehnen sind günstig für eine ökonomische Kraftentwicklung (kurze Muskelbündel) und elastische Energieeinsparung (lange Sehnen). Diese anatomischen Verhältnisse finden sich bei Lebewesen, die den distalen Teil ihrer Gliedmaßen mit sehr hoher Effizienz und Geschwindigkeit bewegen (z. B. Zehenspitzenläufer/Hüftläufer, Laufvögel, Kängurugattung Wallaby). Dagegen befähigen längere, sich weit auf den distalen Teil der unteren Gliedmaßen erstreckende Muskelbäuche zur Ausübung einer größeren Kraft und Kontrolle über den distalen Teil der Gliedmaßen. Die menschliche Bipedie erfordert wie bei schnell laufenden Tieren kurze Muskelbäuche und lange Sehnen, um mit den Beinen eine effiziente Fortbewegung mit hoher Geschwindigkeit über längere Strecken zu sichern. Menschenaffen hingegen benötigen eine starke Kraft und gute Kontrolle über ihre unteren Extremitäten, um mit den Füßen Zweige zu greifen und sich in Bäumen bewegen zu können (MARCHI et al. 2022).

Da die Morphologie der STO mit der Morphologie der Peronealmuskeln der Großaffen und Menschen korreliert, kann nach MARCHI et al. (2022) bei den fossilen Homininen von der Morphologie der STO auf den Grad der Fortbewegung in Bäumen geschlossen werden.

## Die Länge der subkutanen triangulären Oberfläche (STO) des Wadenbeins steht in Beziehung zur Ausbildung der Peronealmuskeln.

### Methodik und Ergebnisse von MARCHI et al. (2022)

Zur Einschätzung der Morphologie der distalen Fibula und der davon abgeleiteten Funktion bei der Fortbewegung untersuchten MARCHI et al. (2022) diese von *Australopithecus afarensis* im Vergleich zum Menschen und den drei Großaffengattungen *Pan*, *Gorilla* und *Pongo*. Dabei wandten sie ein dreidimensionales geometrisch-morphometrisches Verfahren an und werteten die gewonnenen Daten mit verschiedenen statistischen Verfahren aus.

Mit der Computertomografie erstellten MARCHI et al. (2022) zunächst dreidimensionale Oberflächennetze der distalen Fibula. Zur Quantifizierung der Morphologie der distalen Fibula wurden auf jedem Knochen 71 Messpunkte platziert. Auf diese Weise bestimmten die Autoren die genaue Morphologie der distalen Fibula einschließlich der subkutanen triangulären Oberfläche (STO), der lateralen Malleolarregion und des fibulotalaren Gelenks.

Leider schlossen MARCHI et al. (2022) nur die lebenden Großaffen und keine weiteren nicht-menschlichen Primaten in die Untersuchung ein.

Im Folgenden werden die Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse (Principal Component Analysis, PCA) dargestellt.<sup>6</sup>

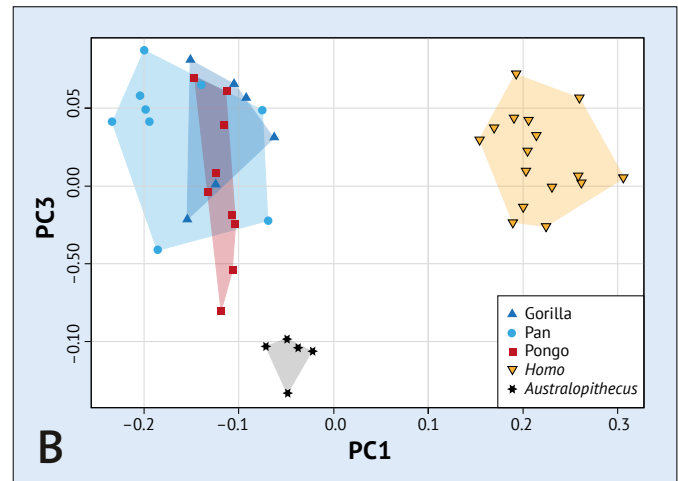
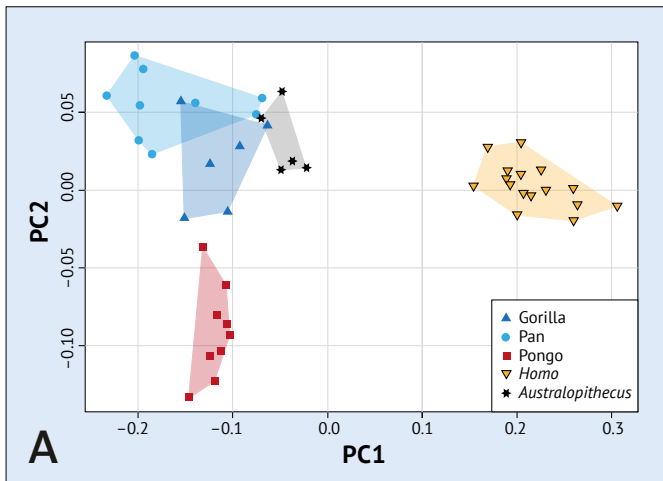
Die erste Hauptkomponente (PC1) erfasst die Unterschiede der Form der distalen Fibula von Menschen und Großaffen. Die Morphologie der distalen Fibula von *Australopithecus afarensis* ist den Großaffen sehr ähnlich. Sie ist dem Menschen aber etwas näher stehend als die Morphologie der Großaffen zu der des Menschen.

Die zweite Hauptkomponente (PC2) ist informativ für die Unterscheidung des Orang-Utans von den anderen Großaffen und dem Menschen. Der Mensch steht dem Orang-Utan etwas näher als *Australopithecus afarensis*.

Die dritte Hauptkomponente (PC3) ist geeignet, den Unterschied zwischen *Australopithecus afarensis* und den anderen, heute lebenden Gattungen aufzuzeigen. *Australopithecus* unterscheidet sich von allen drei Großaffengattungen und dem Menschen, ist *Pongo* aber etwas ähnlicher als dem Menschen und den afrikanischen Großaffen am unähnlichsten.

<sup>6</sup> Die erste Hauptkomponente (PC1) erklärt 68,8 %, die zweite Hauptkomponente (PC2) 7,0 % und die dritte Hauptkomponente (PC3) 4,1 % der Gesamtstreuung der untersuchten morphologischen Variablen.





Ein dreidimensionales Streudiagramm von PC1, PC2 und PC3 trennt klar Orang-Utan, afrikanische Großaffen, den Menschen und *Australopithecus afarensis* voneinander ohne Überlappung.

In einem bivariaten Streudiagramm von PC1 gegen PC2 liegt *Australopithecus afarensis* im Quadranten der afrikanischen Großaffen und überlappt ganz gering den Randbereich des morphologischen Raumes von *Gorilla*. Entlang PC1 ist *Australopithecus afarensis* vom Menschen und den Großaffen signifikant verschieden. Entlang PC2 unterscheidet sich *Australopithecus afarensis* signifikant von *Pongo* und dem Menschen, nicht aber von den afrikanischen Großaffen (Abb. 4A).

In einem bivariaten Streudiagramm von PC1 gegen PC3 nimmt *Australopithecus afarensis* den linken unteren Quadranten ein und liegt deutlich näher an den Großaffen als am Menschen, ist aber von allen deutlich getrennt. Entlang PC3 unterscheidet sich *Australopithecus afarensis* signifikant von allen untersuchten lebenden Gattungen (Abb. 4B).

### Das einzigartig strukturierte Wadenbein von *Australopithecus afarensis* zeigt keine nähere Ähnlichkeit mit dem des Menschen.

### Kritische Diskussion: Wadenbein und Fortbewegung von *Australopithecus afarensis*

In der Studie von MARCHI et al. (2022) wird die Rolle der beiden Peronealmuskeln bei der bipeden Fortbewegung des Menschen sowie der bipeden und arborikolen Fortbewegung von Tieren einschließlich der Großaffen ausführlich

dargestellt. MARCHI et al. (2022) zeigen schlüssig die Konsequenzen für eine bipede und arborikole Fortbewegung beim Menschen und heute lebenden Tieren auf.

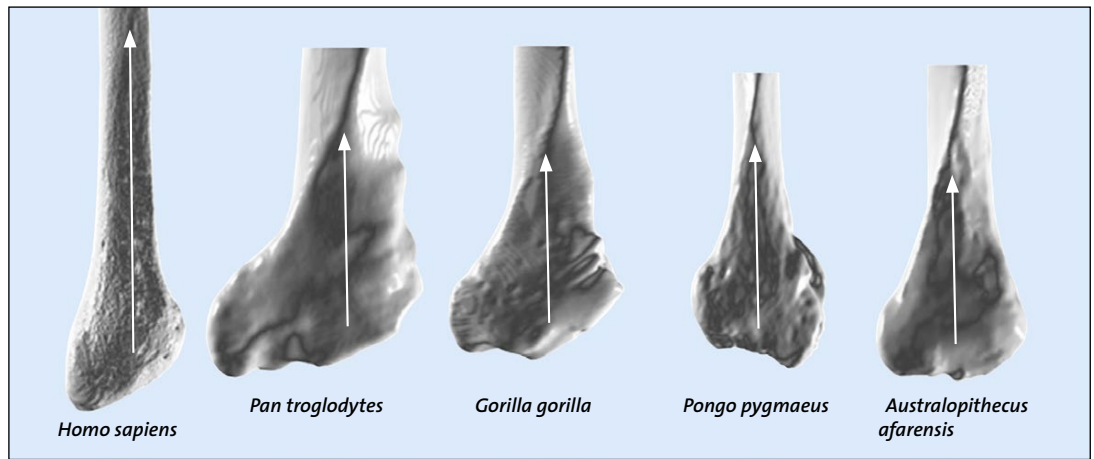
Die großaffenähnlich kurze subkutane trianguläre Oberfläche (STO) von *Australopithecus afarensis* (Abb. 5) geht mit einem langen Muskelbauch und einer kurzen Sehne der beiden Peronealmuskeln einher. Dies weist nach MARCHI et al. (2022) auf eine arborikole Fortbewegungskomponente bei *Australopithecus afarensis* hin. Die Autoren stellen weiterhin fest, dass auch andere Merkmale des distalen Wadenbeins von *Australopithecus afarensis* eher mit Klettern und weniger mit einer zweibeinigen Fortbewegung in Verbindung stehen. Der Schluss von der Morphologie der distalen Fibula auf eine kletternde Fortbewegung bei *Australopithecus afarensis* ist stringent. Dagegen befriedigt die Diskussion von MARCHI et al. (2022) über die zweibeinige Fortbewegung von *Australopithecus afarensis* nicht.

Nach MARCHI et al. (2022) könnte die einmalige Morphologie mit größerer Nähe zu den Großaffen als zum Menschen auf eine besondere Art der Belastung des unteren Beines hinweisen. MARCHI et al. (2022) diskutieren dann dieses mögliche Ergebnis im Rahmen einer *obligaten* Bipédie<sup>7</sup>, nicht aber im Rahmen der von vielen Paläoanthropologen favorisierten *primären* Bipédie und damit im Kontext von Art und Dauer der zweibeinigen Fortbewegung von *Australopithecus afarensis* überhaupt. Die nichtmenschlichen Merkmale der distalen Fibula von *Australopithecus afarensis*, insbesondere die funktionellen Konsequenzen der großaffenähnlich ausgedehnten subkutanen triangulären Oberfläche (STO), sind aber sehr relevant für die Beurteilung einer Bipédie von *Australopithecus afarensis*.

**Abb. 4** Bivariates Streudiagramm (links) von PC1 gegen PC2 bzw. (rechts) gegen PC3 in Bezug auf die distale Fibula. *Australopithecus afarensis* unterscheidet sich signifikant von den lebenden Großaffen und dem Menschen in der Morphologie der distalen Fibula, wobei eine deutlich größere Nähe zu den Großaffen als zum Menschen besteht. (CC-Lizenz, <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>, aus MARCHI et al. 2022, grafische Bearbeitung Johannes Weiss)

<sup>7</sup> Die Vertreter dieser These schließen nach MARCHI et al. (2015b, 2022) von abgeleiteten („modernen“) Merkmalen, z. B. der Tibia, auf eine völlig menschliche bipede Anpassung und deuten ursprüngliche („primitive“) Merkmale, z. B. der Fibula, als funktionell nicht einschränkend für das zweibeinige Gehen. Diese

Herangehensweise ist zwangsläufig sehr spekulativ. Wenn man alle Merkmale ignoriert, die nicht in die Richtung des gewünschten evolutionären Trends weisen, hat man den Boden einer objektiven Betrachtung von Struktur-Funktionsbeziehungen und damit der Einschätzung bipeder Fähigkeiten bei Hominiinen verlassen.



**Abb. 5** Die durchschnittliche distale Fibula (Ansicht von lateral) des lebenden Menschen, der drei lebenden Großaffengattungen und von *Australopithecus afarensis*. Die Pfeile markieren die subkutane trianguläre Oberfläche. Die subkutane trianguläre Oberfläche (STO) ist craniocaudal beim Menschen lang, bei den drei Großaffengattungen und *Australopithecus afarensis* dagegen kurz. Die Länge der STO korreliert mit der Struktur der Peronealmuskeln; beim Menschen finden sich kurze Muskelbäuche und lange Sehnen, bei den Großaffen dagegen lange Muskelbäuche und kurze Sehnen. Aufgrund dieser Beziehung und der Funktion der Peronealmuskeln ergeben sich Konsequenzen für eine zweibeinige Fortbewegung von *Australopithecus afarensis*. (STO; CC-Lizenz, <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>, aus MARCHI et al. 2022, grafische Bearbeitung Johannes WEISS)

Eine effektive Bipedie über lange Strecken, wie sie der Mensch praktiziert, erfordert u. a. kurze Muskelbäuche und lange Sehnen der Peronealmuskeln. Die langen Muskelbäuche und kurzen Sehnen der Peronealmuskeln von *Australopithecus afarensis* weisen einerseits auf Kletteraktivitäten hin, sind aber andererseits mit einer menschenähnlichen Bipedie nicht zu vereinbaren. Auch die hohe Mobilität des oberen Sprunggelenks steht damit nicht im Einklang. *Australopithecus afarensis* war deshalb nicht nur kein obligater, sondern auch kein primärer Biped, d. h. er konnte sich auf dem Erdboden nicht ausschließlich auf zwei Beinen effektiv menschenähnlich über längere Strecken fortbewegen.

### Die Morphologie des distalen Wadenbeins widerspricht einer primären bipeden Fortbewegung von *Australopithecus afarensis*.

MARCHI et al. (2022) verweisen bei der Diskussion um die (angeblich) praktizierte effektive terrestrische zweibeinige Fortbewegung („effective terrestrial bipedal locomotion“) von *Australopithecus afarensis* auf Merkmale des Beckens, des Knies und des Fußes, die diese Fortbewegung bezeugen würden. Der Verweis auf (angeblich) gesicherte Untersuchungsergebnisse anderer Körperregionen zur primären Bipedie von *Australopithecus* ist unter Paläoanthropologen nicht ungewöhnlich, wenn die eigenen Ergebnisse

nicht so recht dazu passen. Bei näherer Betrachtung sind diese Verweise<sup>8</sup> aber nicht stichhaltig.

Natürlich gibt es in den genannten Körperregionen von *Australopithecus* Einzelmerkmale, die menschenähnlicher sind als die der nichtmenschlichen Primaten. So weist die Darmbeinschaukel von *Australopithecus* eine größere Breite als die des Schimpansen auf und ist damit menschenähnlicher. Sie ist aber nicht identisch mit der des Menschen, denn sie ist nicht nur breit, sondern hyperbreit und auch mehr in der Frontalebene\* und nicht wie beim Menschen in der Sagittalebene\* ausgerichtet. Diese Unterschiede haben Auswirkungen auf die Funktion – z. B. des M. gluteus medius und M. gluteus minimus – und damit auf die Fortbewegung. Auch viele andere menschenunähnliche Merkmale des Beckens dürften einen mehr oder weniger großen Einfluss auf die Fortbewegung von *Australopithecus afarensis* haben, wobei die genauen Struktur-Funktions-Fortbewegungszusammenhänge in der Paläoanthropologie oft nur hypothetisch sind. Insgesamt ist das Becken von *Australopithecus afarensis* und das der anderen Australopithecinen deutlich verschieden von dem des Menschen. CHURCHILL & VANSICKLE (2017) haben 35 morphologische Merkmale des Beckens von *Australopithecus*, *Homo erectus* (frühester fossiler Mensch) und des modernen *Homo sapiens* tabellarisch aufgeführt.<sup>9</sup> *Australopithecus* unterscheidet sich in 33 Merkmalen von *Homo erectus* bzw. dem modernen Menschen. Er teilt mit *Homo erectus* nur zwei Merkmale, die vom modernen Menschen verschieden sind.

<sup>8</sup> MARCHI et al. (2022, 11): „On the other hand, derived traits in the pelvis, the knee and the foot testify about their effective terrestrial bipedal locomotion (ALEMSEGED et al., 2006; DESILVA, 2009; DESILVA et al., 2019; HAILE-SELASSIE et al., 2010; KIMBEL & DELEZENE, 2009; LATIMER et al.,

1987; LATIMER & LOVEJOY, 1990a,b; WARD et al., 2012; WHITE 1980).“

<sup>9</sup> Tabellarische Merkmalszusammenstellung weiterer Körperregionen von *Australopithecus*, *Pan* und *Homo sapiens* finden sich z. B. bei BRANDT (1995).

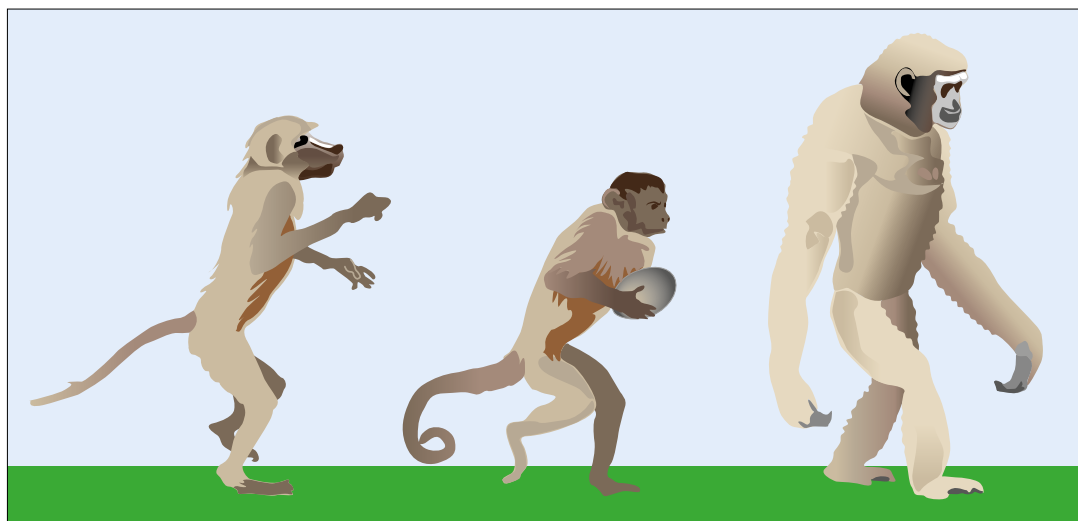
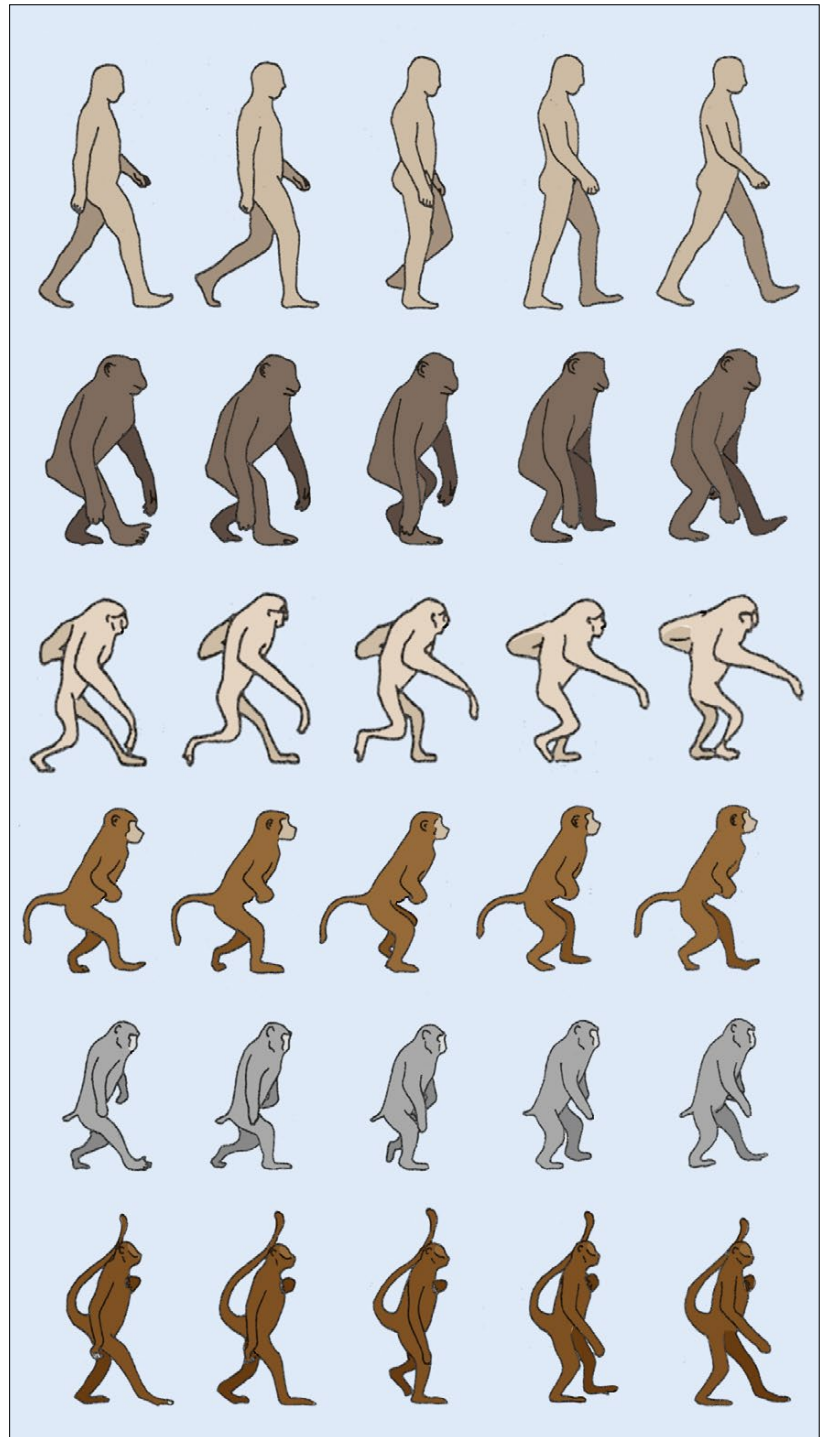
**Der Körperbauplan von *Australopithecus afarensis* ist unter den Primaten einmalig und unterscheidet sich außerdem deutlich von dem Körperbauplan der Menschen.**

Aber nicht nur das Becken und die unteren Extremitäten, auch die Knochenmorphologie des übrigen Postcraniums steht in Beziehung zur Fortbewegung. So beeinflussen die Art und Weise des Armschwunges und die Drehung des Rumpfes gegenüber dem Kopf und der Hüfte eine zweibeinige Fortbewegung auf dem Erdboden.

BRAMBLE & LIEBERMAN (2004) haben 26 menschliche Merkmale und ihre funktionelle Rolle beim Laufen des Menschen aufgelistet, über die *Australopithecus afarensis* alle nicht verfügt.

Eine zweibeinige Fortbewegung ist nicht nur beim Menschen, sondern auch bei nicht-menschlichen Primaten bekannt (Abb. 6). Von den gelegentlich biped auf dem Erdboden gehenden nichtmenschlichen Primaten bewegen sich allein die lokomotorisch\* hochspezialisierten Gibbons terrestrisch ausschließlich biped fort. Sie machen dabei schnelle Schritte, ihre Gehgeschwindigkeit ist aber wegen ihrer geringen Schrittlänge geringer als die des Menschen. Beim Stehen und Gehen sind ihre Hüften und Knie gebeugt. Gegenüber der ausschließlich bipeden terrestrischen Fortbewegung des Menschen macht die zweibeinige Fortbewegung der Gibbons nur 10 % ihrer Gesamtfortbewegung aus. Dies ist aber der höchste Anteil einer bipeden Fortbewegung am Gesamtlokomotionsrepertoire bei nichtmenschlichen Primaten. Gibbons leben hauptsächlich in Bäumen und bewegen sich dort sehr schnell mit Schwinghängeln (Brachiation) fort (GEISSMANN 2003).

Da *Australopithecus afarensis* gegenüber den Gibbons ausgeprägtere terrestrische und deutlich geringer ausgeprägte arborikole Anpassungen aufweist, kann bei diesem frühen Homininen eine ineffektive menschenunähnliche Bipedie



**Abb. 6** Bipedale Fortbewegung von Mensch, Großaffe und Tieraffen.

**Oben:** Zweibeiniges Gehen in der ersten Hälfte des Gehzyklus (v. o. n. u.): Mensch, Schimpanse, Gibbon, Pavane, Makake und Klammeraffe. (Aus OKADA 1985, farbliche Gestaltung Johannes WEISS)

**Links:** Zweibeinig gehender (v. l. n. r.) Pavane, Kapuzineraffe mit Stein und Gibbon. (Nach <https://pterosaurheresies.wordpress.com/2022/03/25/the-gibbon-hylobates-enters-the-lrt-alongside-other-bipedal-hominoids/>, DRUELLE et al. 2022, DUARTE et al. 2012, grafische Gestaltung Johannes WEISS)

nicht die einzige Fortbewegungsart auf dem Erdboden gewesen sein. Zum Lokomotionsrepertoire von *Australopithecus afarensis* muss deshalb auch eine vierbeinige Art der Fortbewegung gehört haben. Darauf wird im Folgenden eingegangen.

**Gibbons laufen als einzige nichtmenschliche Primaten auf dem Erdboden ausschließlich auf zwei Beinen, aber in einer menschenunähnlichen Art. Der Anteil der Bipedie macht nur 10 % ihres Fortbewegungsverhaltens aus.**

### 3. Vierbeinige Fortbewegung von *Australopithecus afarensis*

In der Fachwelt existiert neben den Auffassungen, dass *Australopithecus afarensis* ein obligater Biped ohne wesentliches Kletterverhalten oder ein primärer Biped mit zusätzlichen Kletteraktivitäten war, noch eine dritte Position. Nach dieser Auffassung hat sich *Australopithecus afarensis* auch quadruped (vierbeinig) effektiv auf dem Erdboden fortbewegt. Diese Einschätzung wird als Außenseitermeinung vom paläoanthropologischen Mainstream abgetan.

Die Morphologie und die davon abgeleitete Funktion der Fibula im Rahmen der Fortbewegung von *Australopithecus afarensis* wurde in dieser Arbeit ausführlich mit dem Ergebnis diskutiert, dass dieses fossile Wesen neben einer ineffektiven gelegentlichen Bipedie eine weitere effektivere Fortbewegung auf dem Erdboden praktiziert haben muss. Die Merkmale der distalen Fibula, die *Australopithecus afarensis* mit den arborikolquadrupeden afrikanischen Großaffen teilt, legen eine zusätzliche vierfüßige Fortbewegung nahe.

Die These von der Quadrupedie\* von *Australopithecus afarensis* wird durch zahlreiche weitere Daten und allgemeine Überlegungen zur Fortbewegung der nichtmenschlichen Primaten gestützt.

Esteban SARMIENTO hat in umfangreichen Studien (1987, 1994, 1998) die These von der vierfüßigen Fortbewegung von *Australopithecus afarensis* gut begründet und 2007/2008 in populärer Form einem breiteren Publikum vorgestellt.

**Auch die Fähigkeit der Australopithecinen zur Fortbewegung in Bäumen war trotz guter Begründung längere Zeit eine Außenseitermeinung.**

Es gibt aber noch ältere Untersuchungen, in denen für eine vierfüßige Fortbewegung von *Australopithecus* plädiert wurde. Die Studien stammen von Forschern um Solly ZUCKERMAN und Charles E. OXNARD. In ihren Arbeiten wurde auch überzeugend für eine Fortbewegung von

*Australopithecus* und „*Homo*“ *habilis* in Bäumen argumentiert (vgl. BRANDT 2023a). Zu jener Zeit war die These, dass die Australopithecinen auch in Bäumen kletterten, eine Außenseitermeinung. Dies änderte sich erst mit der Publikation zur Fortbewegung von *Australopithecus afarensis* von STERN & SUSMAN (1983). Die frühen bahnbrechenden Ergebnisse zur arborikolen Fortbewegung von *Australopithecus* erfuhren auch später, als diese Perspektive nicht mehr Außenseitermeinung war, keine entsprechende Würdigung durch den paläoanthropologischen Mainstream.

Bevor auf diese älteren Studien eingegangen wird, sollen zunächst grundsätzliche Probleme in den Studien zur Bipedie von *Australopithecus* angesprochen werden, die in den fachwissenschaftlichen Darstellungen nahezu übergangen und in der populärwissenschaftlichen Literatur<sup>11</sup> völlig ignoriert werden.

#### 3.1 Anfragen an die Studien zur Bipedie von *Australopithecus*

In der Paläoanthropologie gibt es eine gängige Vorgehensweise bei der Rekonstruktion der Fortbewegung fossiler Homininen, die sehr problematisch ist. Man stellt Merkmale mit unterschiedlicher Ausprägung bei afrikanischen Großaffen und Menschen gegenüber, wobei die nur bei Menschen vorkommenden Merkmale ausschließlich in Beziehung zu einer Bipedie und die nur bei den Großaffen nachweisbaren Merkmale ausschließlich als Hinweis auf eine arborikole Fortbewegung interpretiert werden.

Aufgrund dieser Voraussetzung werden dann menschenähnliche Merkmale bei den Australopithecinen ausschließlich als Anpassung an eine zweibeinige Fortbewegung und großaffenähn-

<sup>10</sup> Das Buch von SARMIENTO (2007/2008) stellt aus gegebenen Gründen (s. w. u.) eine Ausnahme dar.



liche Merkmale ausschließlich als Anpassung an Leben in Bäumen interpretiert, ohne die Möglichkeit einer quadrupeden Fortbewegung in Betracht zu ziehen. Dabei wäre Letzteres naheliegend, da die afrikanischen Großaffen über eine signifikante vierfüßige Fortbewegungskomponente (Knöchelgang) verfügen.

Das Interpretationsmuster, nach welchem Merkmale entweder als bipede oder als arborikole Anpassung gewertet werden, wenden heute sehr viele Paläoanthropologen mit dem Ergebnis an, dass *Australopithecus* entweder ein habitué (gewöhnheitsmäßiger) Biped ohne signifikante arborikole Fortbewegung oder ein primärer Biped mit signifikanter Fortbewegung in Bäumen war.

**In der Paläoanthropologie wird von menschenähnlichen Merkmalen auf eine Bipedie bei fossilen Homininen geschlossen, ohne danach zu forschen, ob diese Merkmale auch im Zusammenhang mit einer Quadrupedie stehen könnten.**

Diese Vorgehensweise ist aber sehr problematisch, weil ein monokausaler Zusammenhang zwischen der habituellen Bipedie und den dabei diskutierten Merkmalen des Menschen oft nicht nachgewiesen ist. Viele menschenähnliche Merkmale findet man nicht exklusiv nur beim Menschen, sondern auch bei nichtmenschlichen Primaten mit anderen Fortbewegungsweisen, und großaffenähnliche Merkmale können nicht nur im Zusammenhang mit einer arborikolen Fortbewegung gedeutet werden. SARMIENTO (1994, 1998) hat solche Merkmale in großer Zahl zusammengestellt, worauf noch näher eingegangen wird.

**Viele menschenähnliche Merkmale finden sich auch bei nichtmenschlichen Primaten.**

Gleiche anatomische Merkmale können bei anderen Arten Teil verschiedener Merkmalskomplexe sein, denen unterschiedliche Fortbewegungsweisen zugrunde liegen. Deshalb ist der Schluss von einzelnen Merkmalen auf das Fortbewegungsrepertoire insgesamt nicht zulässig. Die Fähigkeit der Mittelfußgelenke zu starker Beugung nach dorsal ist ein herausragendes Beispiel dafür, denn sie ist sowohl bei bipeder als auch bei quadrupeder Fortbewegung erforderlich (Diskussion bei BRANDT 2023b). Im Anhang sind viele weitere solche Merkmale aufgelistet. Trotzdem werden sie von Paläoanthropologen weiterhin als Hinweise auf eine Bipedie unter

Ausschluss anderer Fortbewegungsweisen bei *Australopithecus* gewertet (z. B. WARD 2002).

**Gleiche anatomische Merkmale können Teil verschiedener Merkmalskomplexe sein, denen unterschiedliche Fortbewegungsweisen zugrunde liegen.**

Die Möglichkeit, dass gleiche Strukturen im Zusammenspiel mit anderen Strukturen ganz unterschiedliche Fortbewegungsarten unterstützen können, macht es schwierig bis unmöglich, das Fortbewegungsrepertoire fossiler Homininen mit heute nicht mehr vorkommenden Merkmalskombinationen im Detail zu rekonstruieren. Erschwerend kommt hinzu, dass in der Regel nur von einem oder wenigen Individuen einer fossilen Homininen-Art Knochen oder gar nur Knochenfragmente vorliegen. Dieses Wissen um die eingeschränkten Möglichkeiten der Rekonstruktion der Fortbewegung ausgestorbener Lebewesen sollte bei der Beurteilung der Lokomotion von *Australopithecus* immer gegenwärtig sein.

An vielen Studien ist weiterhin die oftmals kleine Fallzahl, insbesondere aber eine zu geringe Vielfalt der zum Vergleich herangezogenen Primaten, kritikwürdig. Die Analysen eines vierten Mittelfußknochens von *Australopithecus afarensis* von WARD et al. (2011) und MITCHELL et al. (2012) sind ein eindrucksvolles Beispiel dafür, wie stark unterschiedliche Fallzahlen und die in die Studien einbezogene Primatenvielfalt das Ergebnis beeinflussen können.

WARD et al. (2011) kommen in einer Analyse des *Australopithecus afarensis* zugeordneten vierten Mittelfußknochens AL 333-160 zu dem Schluss, dass dieser von einem gewöhnheitsmäßigen Bipeden mit einem fixierten Längs- und Querfußgewölbe stammt<sup>11</sup>, der keine Fähigkeit zum Klettern hatte. In die Untersuchung waren 10 Menschen, 10 Schimpansen und 10 Flachlandgorillas zum Vergleich eingeschlossen. MITCHELL et al. (2012) führten ebenfalls eine Untersuchung von AL 333-160 unter Verwendung der Maßzahlen von WARD et al. (2011) durch und verglichen den Fußknochen mit dem entsprechenden Fußknochen von 187 Menschen, 131 Gorillas, 17 Zwergschimpansen, 87 Schimpansen, 38 Orang-Utans, 11 Nasenaffen und 49 Pavianen. MITCHELL et al. (2012) kamen zu einem völlig anderen Ergebnis als WARD et al. (2011). Der Mittelfußknochen von *Australopithecus afarensis* zeigt demnach Merkmale, die auch

<sup>11</sup> BRANDT (2023b) hat ausführlich dargestellt, warum von Knochenmerkmalen nicht auf die Existenz eines Fußgewölbes geschlossen werden kann.



bei Altweltaffen auftreten. AL 333-160 ähnelt aber am stärksten dem vierten Mittelfußknochen des Östlichen Gorillas, der sich von allen Gorillas am ausgeprägtesten auf dem Erdboden (langsam) quadruped fortbewegt und nur selten auf Bäume klettert.

**Die Gefahr irreführender Studienergebnisse zur Fortbewegung früher Homininen ist groß, wenn Fallzahl und Vielfalt der zum Vergleich herangezogenen Primaten gering sind.**

### 3.2 Ältere Studien

Zu den grundlegendsten frühen Publikationen über die Fortbewegung von *Australopithecus* gehören die Arbeiten von ZUCKERMAN et al. (1973) und OXNARD (1975).

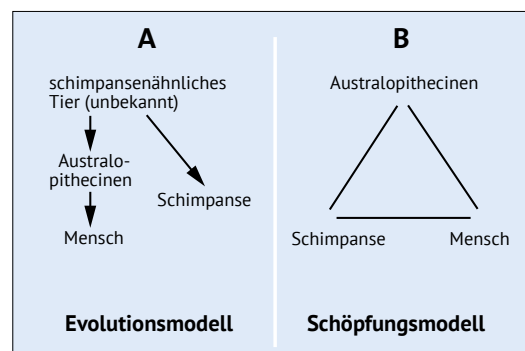
In der Untersuchung von ZUCKERMAN et al. (1973) wurden Maße des Hüftknochens heute lebender Primaten bestimmt, die in direkter Beziehung zu dem Kräftemuster stehen, das gewohnheitsmäßig auf das Becken bei der Fortbewegung einwirkt. Mit dieser entwickelten Methodik wurde das Becken von *Australopithecus africanus* (Sts 14)<sup>12</sup> untersucht. ZUCKERMAN et al. (1973) kamen zu dem Ergebnis, dass die Fortbewegung von *Australopithecus* im Vergleich zu den Fortbewegungsarten der lebenden Primaten einmalig war. Die Autoren beschreiben die Fortbewegung von *Australopithecus* auch im Einzelnen.

*Australopithecus* war in der Lage sich auf zwei Beinen fortzubewegen, weil das Gewicht durch die Kreuzbein-, Darmbein- und Hüftgelenke effizienter als bei allen lebenden nichtmenschli-

chen Primaten vom Rumpf auf die Beine übertragen werden konnte. Dieser Gang muss aber deutlich von dem des Menschen verschieden gewesen sein, da die für den menschlich schreitenden Gang notwendige Hüftabspreizung durch den M. gluteus medius und M. gluteus minimus infolge der zur Seite ausgerichteten Darmbeinschaukeln nicht realisiert werden konnte. Weil die Mobilität der hinteren Gliedmaßen bei *Australopithecus* größer als bei den Quadrupeden war, muss nach ZUCKERMAN et al. (1973) auch ein akrobatisches Klettern angenommen werden. Außerdem sei das Becken von *Australopithecus africanus* nicht unvereinbar mit einer vierbeinigen Fortbewegung.

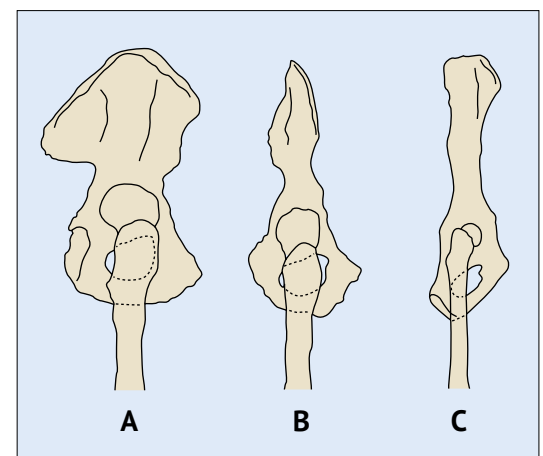
OXNARD (1975) betont, dass die Australopithecinen keine Lebewesen waren, die morphologisch eine Zwischenform zwischen Großaffen und Menschen repräsentieren (Abb. 7). Sie praktizierten seiner Auffassung nach keine intermediäre Fortbewegung zwischen Quadrupedie und Bipedie. Die Beckenstruktur von *Australopithecus africanus* (Sts 14) weist auf einen funktionellen Mix hin: nichtmenschliche Zweibeinigkeit, akrobatisches Baumklettern und vierfüßige Fortbewegung (Abb. 8). Die vierfüßige Fortbewegung erfolgte nach OXNARD (1975) aber wahrscheinlich in Bäumen und nicht auf dem Erdboden.

**Die Beckenstruktur von *Australopithecus africanus* (Sts 14) steht im Einklang mit einer quadrupeden Fortbewegungskomponente.**



**Abb. 7** Die Stellung der Australopithecinen (A) in der konventionellen evolutionstheoretischen Deutung und (B) im Grundtypmodell der Schöpfungslehre. In (B) werden die Australopithecinen als Formenkreis gedeutet, der sich sowohl von den echten Menschen als auch von den afrikanischen Großaffen deutlich unterscheidet. Diese Interpretation wird durch Studien von ZUCKERMAN et al. (1973) und OXNARD (1975) sowie viele neuere Daten gestützt. Damit gewinnt die Deutung der Australopithecinen als erschaffener Grundtyp ohne historischverwandtschaftliche Beziehungen zu anderen Großaffen und den echten Menschen an Plausibilität.

<sup>12</sup> Überreste von *Australopithecus afarensis* wurden erst später entdeckt.



**Abb. 8** Ansicht des Beckens und des Oberschenkels von (A) Mensch, (B) *Australopithecus africanus* (Sts 14) und (C) Schimpanse von der Seite in einer zweibeinigen Haltung (nach OXNARD 1975). Aus dieser Perspektive besitzt *Australopithecus* insbesondere wegen der nach lateral ausladenden Darmbeinschaukeln eine größere Ähnlichkeit mit dem Schimpansen als mit dem Menschen. Die Beckenschaukeln von *Australopithecus* sind kurz und sehr breit und ähneln darin (bis auf die Hyperbreite) denen des Menschen im Gegensatz zu den langen schmalen Darmbeinschaukeln des Schimpansen. Das Becken von *Australopithecus* unterscheidet sich aber insgesamt in fast allen Merkmalen vom Becken des Menschen (CHURCHILL & VAN SICKLE 2017).

Während der Fortbewegung werden im Beckenknochen hauptsächlich vier Gebiete belastet. Diese Gebiete sind durch zwei Knochenstreben miteinander verbunden. OXNARD & HOYLAND-WILKS (1994) führten Simulationen des Kräftemusters am gewichtstragenden Teil verschiedener Beckenknochen bei zweibeiniger, knöchelgehender und nichtknöchelgehender vierfüßiger Belastung durch. Erwartungsgemäß ist das Becken des Menschen eindeutig besser für eine bipede als für eine quadrupede Belastung ausgebildet. Keine Überraschung ist auch das Ergebnis bei den Großaffen und Tieraffen. Ihre Beckenknochen sind umgekehrt ganz klar effizienter für eine quadrupede als für eine bipede Belastung geeignet. Unerwartet war jedoch das Ergebnis bei *Australopithecus africanus* (Sts 14). Bei diesem fossilen Tier ist wie beim Menschen das Becken mechanisch effizienter für eine bipede als für eine quadrupede Belastung ausgebildet. Das Belastungsmuster von Sts 14 ist aber völlig verschieden von dem des Menschen bei bipeder Simulation. Und obwohl bei Sts 14 die Belastung bei quadrupeder Simulation weniger effizient als bei bipeder Simulation ist, zeigt Sts 14 ein quadrupedes Belastungsmuster völlig verschieden von dem des Menschen und ganz ähnlich wie das der Großaffen und Tieraffen. Dieses einmalige Mosaik von Effizienz und Belastungsmuster bei bipeder und quadrupeder Kräftesimulation ist natürlich schwierig zu deuten, da es zum einen auf Grund der Einmaligkeit keine Analogie unter den Primaten gibt, und wie bei allen nichtmenschlichen Primaten eine Kräfteüberschneidung mehrerer Lokomotionsformen vorliegt, was im Folgenden noch weiter ausgeführt wird.

OXNARD & HOYLAND-WILKS (1994) schließen aus ihrem Untersuchungsergebnis auf eine Bipédie von *Australopithecus africanus*, die sich von der des Menschen stark unterschied. Die Zweibeinigkeit ergänzte wahrscheinlich eine quadrupede Fortbewegung.<sup>13</sup>

ZUCKERMAN et al. (1973), OXNARD (1975) und OXNARD & HOYLAND-WILKS (1994) haben ihre Schlüsse zur Quadrupedie auf der Grundlage von nur einem Becken von *Australopithecus africanus* gezogen. Im nächsten Abschnitt werden die Ergebnisse von SARMIENTO zur Quadrupedie von *Australopithecus afarensis* auf der Basis zahlreicher Knochen dargestellt.

Zunächst erfolgt aber die Darlegung einiger grundsätzlicher Beobachtungen zur Fortbewegung von Mensch und nichtmenschlichen Primaten sowie der Konsequenzen für die Einschätzung des Fortbewegungsrepertoires ausgestorbener Primaten.

### 3.3 Neuere Studien

#### Allgemeines zur Lokomotion lebender Primaten

Nichtmenschliche Primaten, selbst lokomotorisch sehr spezialisierte Formen, verfügen über mehrere Fortbewegungsarten. In diesem Zusammenhang weist ASHTON (1981) darauf hin, dass manche nichtmenschliche Primaten ihre Extremitäten in unterschiedlicher Art und Weise bei der Fortbewegung einsetzen. Sogenannte Semibrachiatoren (wie z. B. Klammeraffen) benutzen ihre Vorderextremitäten einerseits, um ihren Körper bei einer quadrupeden Fortbewegung abzustützen und andererseits zum Hängen während der Fortbewegung durch Armschwingen. Hinterextremitätenakrobaten (wie z. B. Languren) nutzen manchmal ihre Hinterextremitäten für eine quadrupede Fortbewegung, während sie diese auch in einer großen Vielfalt zum Hängen oder bei verwandten Funktionen einsetzen.

**Das Fortbewegungsrepertoire ist bei den nichtmenschlichen Primaten vielfältig, beim Menschen dagegen eng begrenzt.**

Nichtmenschliche Primaten können mehrere Lokomotionsformen praktizieren, weil sich bei ihnen die biomechanischen Voraussetzungen für die verschiedenen Varianten, z. B. Klettern, vierfüßiges Laufen, Springen, aufrechtes suspensorisches\* Hangeln und zweibeinige Fortbewegung, überschneiden (HENKE & ROTHE 1994).

Der Mensch besitzt dagegen ein eng begrenztes Bewegungsrepertoire. Er ist im Gegensatz zu den nichtmenschlichen Primaten keine lokomotorische bzw. morphologische Kompromissform verschiedener Fortbewegungsweisen, sondern hochspezialisiert.

**Im Gegensatz zum Menschen liegt bei den nichtmenschlichen Primaten eine Überschneidung biomechanischer Voraussetzungen für verschiedene Fortbewegungsformen vor.**

Aus Beobachtungen an den lebenden nichtmenschlichen Primaten ergibt sich, dass jede deutliche Abweichung vom Körperbauplan des Menschen bei ausgestorbenen Primaten wie bei den Australopithecinen mehrere Lokomotionsformen nahelegt und eine primäre oder gar obligate Bipédie ausschließt.

Bei ausgestorbenen Primaten wie den Australopithecinen können nur unter Zusammenschau möglichst vieler Merkmale im Vergleich mit

<sup>13</sup> „... bipedality superadded to a type of quadrupedalism ...“ (OXNARD & HOYLAND-WILKS 1994, 13)

heute lebenden Primaten die Grundlokomotionsformen vermutet werden. Eine weitere nähere Bestimmung, wie z. B. die ganz spezifische Art des Kletterns oder die genaue Art und die Ausdauer eines zweibeinigen Gehens, ist dagegen sehr spekulativ.

**Nichtmenschliche Primaten mit einem vom Menschen deutlich abweichenden Körperbauplan können keine menschenähnliche Bipedie praktiziert haben.**

### **Mensch, Berggorillas und terrestrische Anpassungen**

In der Hand- und Fußmorphologie sind nicht die Schimpansen, sondern die Berggorillas unter den Großaffen dem Menschen am ähnlichsten. Dies hat seine Ursache im Fortbewegungsverhalten. Vom Schimpansen über die Flachlandgorillas und schließlich Berggorillas hin zum Menschen ist eine zunehmende terrestrische Fortbewegung mit entsprechenden Knochenanpassungen am Fuß nachweisbar. Anders gesagt, bei den afrikanischen Großaffen nähert sich die Anatomie der unteren Extremitäten mit zunehmender terrestrischer Fortbewegungsweise den menschlichen Verhältnissen an (SARMIENTO 1994).

Der Mensch besitzt aber auch zahlreiche Merkmale, die bei keinem nichtmenschlichen Primaten vorhanden sind und die im Zusammenhang mit seiner einmaligen Fortbewegung, dem aufrecht-schreitenden zweibeinigen Gang, stehen (SARMIENTO 1998).

Bei *Australopithecus afarensis* gibt es eine ganze Anzahl Merkmale ähnlich denen des Gorillas und speziell des Berggorillas. Im Folgenden wird gezeigt, dass diese und weitere Merkmale, die bisher in Zusammenhang mit Klettern oder einer bipeden Fortbewegung gebracht wurden, eher im Rahmen einer vierfüßigen terrestrischen Fortbewegung von *Australopithecus afarensis* zu deuten sind.

***Australopithecus afarensis* besitzt eine Anzahl Merkmale ähnlich denen des sich stark terrestrisch quadruped fortbewegenden Berggorillas.**

### ***Australopithecus afarensis* mit vierfüßiger Fortbewegung**

SARMIENTO (1987) schließt von einer negativen Torsion des Schienbeines (Rotation der körperfernen Gelenkachse nach innen relativ zur körpernahen Gelenkachse) bei AL 288-1 (*A. afarensis*) auf Kletterfähigkeiten und eine

schlechte bipede Fortbewegung. Von dieser Einschätzung ausgehend stellt SARMIENTO folgende Frage: Wenn AL 288-1 auf zwei Beinen nicht schnell laufen konnte, wie bewegte sich dann dieser frühe Hominine rasch auf dem Erdboden fort? Dies konnte nach SARMIENTO nur mit einer quadrupeden Fortbewegung erfolgen. Es ist hinzuzufügen, dass *Australopithecus afarensis* ohne diese Möglichkeit nicht effektiv vor Feinden auf den nächsten Baum hätte flüchten können.<sup>14</sup>

Die Hypothese, nach der sich *Australopithecus afarensis* effektiv vierfüßig auf dem Erdboden fortbewegte, untermauert der Autor mit zahlreichen morphologisch-funktionellen Daten. In diesem Zusammenhang können viele bisher als arborikole und bipede Anpassungen gedeutete Merkmale eher im Rahmen einer quadrupeden Fortbewegung interpretiert werden (SARMIENTO 1998).

Unter den Australomorphen ist das Körperstamm- und Extremitätenskelett von *Australopithecus afarensis* besonders gut erforscht. Obwohl kein anderer Australomorphe weniger Anpassungen an das Baumleben und mehr Hinweise auf eine terrestrische Fortbewegung aufweist (BRANDT 1995, 2023, MCHENRY & BERGER 1996, 1998, ASFAW et al. 1999, HARTWIG-SCHERER 1999, PRABHAT et al. 2021), fehlen *Australopithecus afarensis* die einmaligen Merkmale des Menschen, die im Zusammenhang mit seinem gewohnheitsmäßigen schreitend-zweibeinigen Gang stehen (Anhang 1).

Der Mensch teilt einerseits mit *Australopithecus afarensis* Merkmale der Cercopithecinen (Backentaschenaffen inkl. Meerkatzen und Paviane), verfügt andererseits aber auch über Merkmale gemeinsam mit den Cercopithecinen, die *Australopithecus afarensis* nicht besitzt (Anhang 2). *Australopithecus afarensis* weist auch Merkmale von Tieraffen auf, die der Mensch nicht besitzt. Außerdem weist *Australopithecus afarensis* zahlreiche Ähnlichkeiten mit den Großaffen auf.

Viele bei den Australopithecinen als Hinweis auf eine Bipedie gedeuteten menschenähnlichen Merkmale kommen auch bei Groß- und Tieraffen im Zusammenhang mit einer vierfüßigen Fortbewegung und Klettern vor (Anhang 3).

Bisher im Zusammenhang mit Klettern gedeutete großaffenähnliche Merkmale können auch terrestrische Anpassungen darstellen, da sie in gleicher Ausprägung beim stark terrestrischen Berggorilla bzw. auch allgemein bei den Gorillas (z.T. auch beim Menschen) vorkommen (Anhang 4).

<sup>14</sup> Nach SUSSMAN wurde *Australopithecus afarensis* von zahlreichen Raubtieren verfolgt, darunter Säbelzahn tiger, Hyänen, Krokodile und ein heute ausgestorbener Hund, der so groß war wie ein Bär. 5 % der Fossilien von *Australopithecus afarensis* weisen Anzeichen dafür auf, dass sie gefressen wurden. (FERBER 2006)

## **Australopithecus afarensis fehlen alle einmaligen Merkmale des Menschen, die mit seinem einmaligen zweibeinigen Gang im Zusammenhang stehen.**

Im Folgenden sind einige morphologische Merkmale von *Australopithecus afarensis* im Zusammenhang mit einer quadrupeden Fortbewegung aufgeführt (SARMIENTO 1998).

Die nach hinten ausgerichteten Darmbeinschaukeln, die zur Seite ausgerichteten Hüftgelenkpfannen und die niedrige femorale Torsion weisen auf nach außen gerichtete Kniegelenke bei AL 288-1 hin.

Mit einem Oberarmumfang so groß wie der Femurumfang und einer Querschnittsfläche des ersten Kreuzbeinwirbels, die im Verhältnis zum Oberschenkel- und Oberarmumfang klein ist, zeigt AL 288-1 eine Gewichtsverteilung auf die Extremitäten und den unteren Rumpf wie die meisten Quadrupeden.

Verschiedene Körperproportionsverhältnisse von AL 288-1 liegen im Bereich terrestrischer Affen (Makaken, Paviane) und lassen deshalb auch eine quadrupede Fortbewegung vermuten.

Die Ausrichtung der Hüftgelenkpfanne in Beziehung zum Becken weist auf Hüftgelenke von AL 288-1 hin, die in einer gebeugten Position belastet waren wie bei den Quadrupeden.

Verschiedene Fußmerkmale von *Australopithecus afarensis*, die bisher als Hinweis auf eine zweibeinige Fortbewegung interpretiert wurden, sind als quadrupede Anpassung besser zu deuten, da sie bei Gorilla und Altweltaffen ähnlich sind (SARMIENTO 1994, Anhang 5). Nach den umfangreichen Datenzusammenstellungen von SARMIENTO (1994, 1998) und SARMIENTO & MARCUS (2000) wurden in weiteren Studien Ähnlichkeiten von *Australopithecus afarensis*, dem Menschen und sich quadruped fortbewegenden nichtmenschlichen Primaten im Bereich der Mittelfußknochen und Zehengrundgelenke aufgezeigt (REIN & HARRISON 2007, GRIFFIN & RICHMOND 2010, MITCHELL et al. 2012, DRAPEAU & HARMON 2013, ANAYA et al. 2021). Dabei ist hervorzuheben, dass nach GIFFIN & RICHMOND (2010) die Gelenkmorphologie der proximalen Phalangen von *Australopithecus afarensis* mit der terrestrischen Fortbewegung von Mensch und Gorilla – und damit auch mit einer quadrupeden Lokomotion – vereinbar ist.

## **Viele als arborikole oder bipede Anpassungen gedeutete Merkmale von *Australopithecus afarensis* sind plausibel im Rahmen einer vierfüßigen Fortbewegung zu verstehen.**

Ein mögliches Fußgewölbe wird bei *Australopithecus afarensis* kontrovers diskutiert. Wahrscheinlich kann von Fußknochenstrukturen nicht auf ein mögliches Fußgewölbe geschlossen werden, zumal es sich um eine dynamische und keine statische Struktur handelt (ausführliche Diskussion bei BRANDT 2023b).

Einige bisher als bipede Anpassungen interpretierte Merkmale lassen sich nach SARMIENTO (1998) im Zusammenhang mit einem vertikalen Klettern am plausibelsten deuten (Anhang 6). Darauf hat schon PROST (1980) aufmerksam gemacht.

Der hohe bicondyläre Oberschenkelwinkel am Kniegelenk wurde immer wieder als Hinweis auf eine Bipedie bei *Australopithecus* zitiert. Dennoch führt der hohe bicondyläre Oberschenkelwinkel für sich genommen trotz eines sogar höheren Wertes als beim Menschen im Zusammenhang mit schon aufgeführten anderen Merkmalen (nach hinten ausgerichteten Darmbeinschaukeln, zur Seite ausgerichteten Hüftgelenkpfannen, niedrige femorale Torsion) nicht zwingend zu einer menschlichen Position der Kniegelenke unterhalb des Körperschwerpunktes. Dieser Winkel kann stattdessen auch im Zusammenhang mit vertikalem Klettern gedeutet werden.

Das Innenohr mit den drei Bogengängen als Gleichgewichtsorgan steht in einer Beziehung zur gewohnheitsmäßigen Körperhaltung und unterscheidet sich bei den fossilen Homininen (BRANDT 2023a). Bei *Australopithecus afarensis* (DIK-1-1) ist dieses Organ schimpansenähnlich (ALEMSEGED et al. 2006). Es spricht damit gegen eine menschliche gewohnheitsmäßig aufrechte Körperhaltung und weist auf eine quadrupede Fortbewegung hin.

## **Das schimpansenähnliche Innenohr spricht gegen eine gewohnheitsmäßige aufrechte Körperhaltung von *Australopithecus afarensis*.**

Ungeachtet der deutlichen terrestrischen Anpassungen weist das relativ geringe Körpergewicht darauf hin, dass *Australopithecus afarensis* (AL 288-1) stärker an das Klettern auf Bäumen angepasst war als adulte Gorillas. Merkmale wie ein relativ langes Schambein, das auf einen großen Abstand der Hüftgelenkpfannen hinweist, und ein großer bicondylärer Winkel, welcher mit einer geringen femoralen Torsion und nach posterior gerichteten Darmbeinschaukeln einhergeht, weisen auf die Fähigkeit zum vertikalen Klettern auf relativ großen Abstützsubstraten wie Baumstämmen und dicken Ästen hin.

Die terrestrischen Hand- und Fußproportionen sprechen ebenfalls für große Abstützsubstrate



und gegen suspensorische (hangelnde) Aktivitäten beim Klettern von *Australopithecus afarensis* (SARMIENTO 1998).

*Australopithecus afarensis* verfügte wahrscheinlich auch über ein bipedes Verhalten. Diese Fortbewegung war jedoch nicht geeignet für schnelles oder langes Gehen, worauf u. a. die Ausrichtung der Beckenschaufeln, die Torsion von Oberschenkelknochen und Schienbein und die kurzen Beine hinweisen. In solchen Fällen bewegte sich *Australopithecus afarensis* quadruped auf dem Erdboden fort (Abb. 9). Auch bei der Fortbewegung durch dichtes Unterholz wurde von *Australopithecus afarensis* wahrscheinlich die Quadrupedie bevorzugt. Das einmalige Fortbewegungsrepertoire von *Australopithecus afarensis* ist unter den lebenden Primaten vielleicht am ehesten noch mit dem von Pavianen vergleichbar (SARMIENTO 1998).

**Zum Fortbewegungsrepertoire von *Australopithecus afarensis* gehörte wahrscheinlich effektives vierfüßiges Laufen über längere Strecken, Klettern und ein menschenunähnliches zweibeiniges Gehen über kurze Strecken.**

### Kritik an der Quadrupedie-Hypothese

Nur gelegentlich findet sich in der Literatur eine Stellungnahme zu einer möglichen quadrupeden Fortbewegung der frühen Homininen. In diesen Fällen werden Einzelmerkmale herausgegriffen und in einen Zusammenhang mit zweibeinigem Gehen oder Klettern gestellt. Doch ein solcher Schluss von Einzelmerkmalen auf die Fortbewegung ist wegen der Überschneidung biomechanischer Voraussetzungen für verschiedene Varianten der Fortbewegung bei nichtmenschlichen Primaten unzulässig (vgl. Abschnitt 3.1). Außerdem wird die mögliche alternative Deutung einer vierfüßigen Fortbewegung mit nicht stichhaltigen Argumenten abgelehnt. Dies soll an zwei Publikationen gezeigt werden.

In einer Analyse des Ellenbogengelenks kommen SENUT & TARDIEU (1985) zu dem Ergebnis, dass die frühen Homininen sich wahrscheinlich nicht vierfüßig auf dem Erdboden fortbewegt haben, weil ihr Ellenbogengelenk für diese Art der Fortbewegung nicht ausreichend stabil war. Das entscheidende Kriterium dafür ist nach Meinung der Autoren der Entwicklungsgrad des äußeren Randes der Fossa olecrani\*. Dieser knöcherne Rand sei bei den frühen Homininen nicht so kräftig ausgebildet wie bei *Pan*, *Gorilla* oder *Papio* (Pavian).<sup>15</sup> SENUT & TARDIEU (1985) begründen dies aber nicht weiter. Die Autoren geben den

Entwicklungsgrad dieser Knochenstruktur bei keinem weiteren Tieraffen außer *Papio* an.

Der distale Humerus\* von *Australopithecus afarensis* zeigt abgesehen vom äußeren Rand der Fossa olecrani viele schimpansenähnliche Merkmale, z. B. eine tiefe Fossa olecrani. Auch der proximale Radius\*, der zusammen mit der proximalen Ulna\* und dem distalen Humerus das Ellenbogengelenk bildet, weist wesentliche schimpansenähnliche Merkmale auf. Überraschend ist die Tatsache, dass die Morphologie der Gelenkflächen der proximalen Ulna, die mit dem Radiusköpfchen und der Trochlea humeri\* eine gelenkige Verbindung eingeht, die Fortbewegungsunterschiede von Mensch und Großaffen nicht widerspiegelt (BRANDT 2023c).

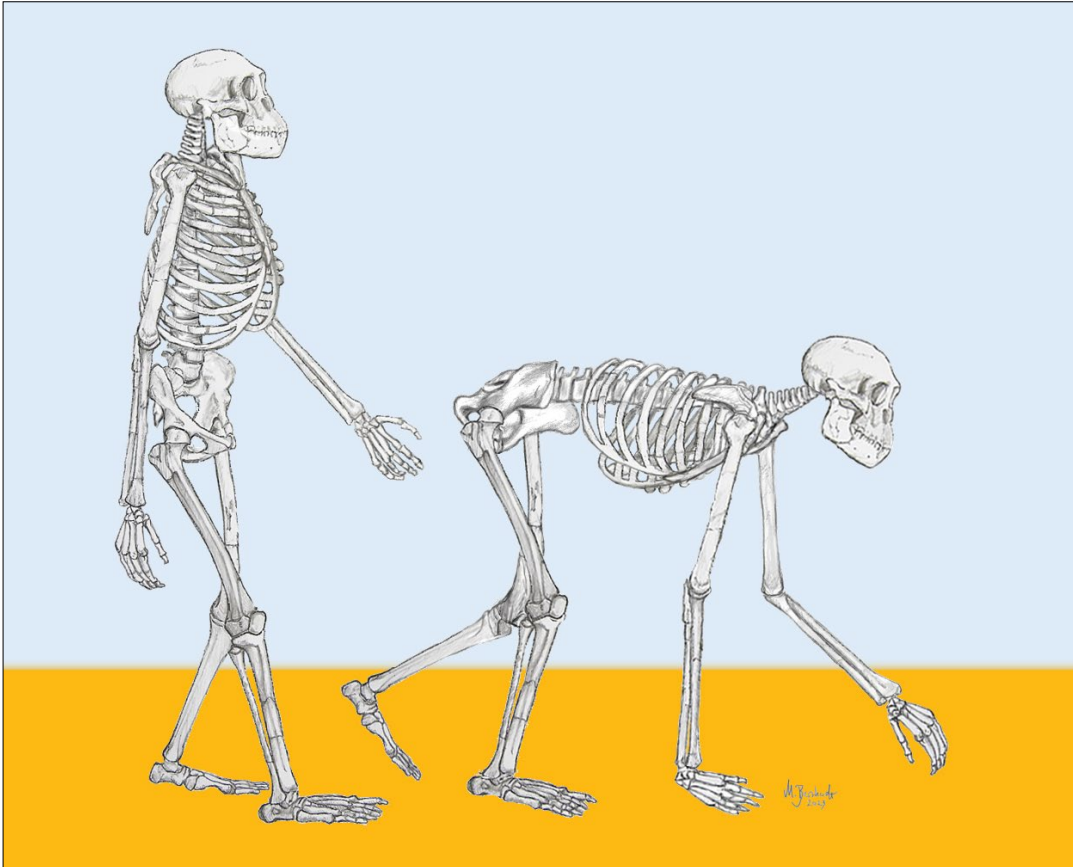
In Anbetracht der Studienergebnisse zum Ellenbogengelenk muss stark bezweifelt werden, dass der Entwicklungsgrad einer einzigen und zudem zarten Knochenstruktur wie der Rand der Fossa olecrani die Stabilität des gesamten Ellenbogengelenkes und damit die biomechanische Voraussetzung für eine quadrupede Fortbewegungsmöglichkeit bestimmt.

**Die vorgebrachten Einwände gegen eine quadrupede Fortbewegungskomponente von *Australopithecus afarensis* sind nicht ausreichend begründet.**

WARD (2002) hebt als besonderes Merkmal das Valgusknie (X-Bein) hervor, welches allein schon demonstrieren würde, dass sich *Australopithecus* gewohnheitsmäßig aufrecht zweibeinig und nicht vierfüßig fortbewegte. Der hohe bi-condyläre Oberschenkelwinkel führt aber trotz eines sogar höheren Wertes als beim Menschen im Zusammenhang mit anderen Merkmalen nicht zwingend zu einer menschlichen Position der Kniegelenke unterhalb des Körperschwerpunktes im Rahmen einer bipeden Fortbewegung. Daher kann dieses Merkmal auch im Zusammenhang mit vertikalem Klettern gedeutet werden, wie schon im vorigen Abschnitt dargelegt.

WARD (2002) zitiert weitere postcraniale Merkmale von *Australopithecus*, die gegen eine quadrupede Haltung oder Fortbewegung zu sprechen scheinen, weil sie nicht beim Gorilla vorkommen. Bei der Vielfalt der Fortbewegungsweisen mit quadrupeder Komponente bei nichtmenschlichen Primaten, denen vielfältige

<sup>15</sup> „The elbow joint is not stabilized for a quadrupedal terrestrial form of walking, as it does not show a strong lateral crest to the *fossa olecrani*, as is the case in *Pan*, *Gorilla*, or *Papio*, for example. The early hominids, then, were probably neither quadrupeds nor, by extension, knuckle-walkers.“ (195)



**Abb. 9** *Australopithecus afarensis* (AL 288-1) in rekonstruierter bipeder und quadrupeder Fortbewegung. „Lucy“ konnte auf dem Erdboden wahrscheinlich nur ineffektiv kurze Strecken langsam auf zwei Beinen gehen. Eine effektive Fortbewegung auf dem Erdboden über längere Strecken erfolgte dagegen wahrscheinlich auf allen Vieren. Außerdem kletterte *Australopithecus afarensis*. Zeichnungen von Marion BERNHARDT, zweibeinige Körperhaltung nach einem Foto des rekonstruierten Skeletts von Chip CLARK, *Smithsonian Institution*, <https://humanorigins.si.edu/evidence/human-fossils/fossils/al-288-1>.

morphologische Merkmalskombinationen zugrunde liegen, sind einzelne fehlende Merkmalsgemeinsamkeiten mit dem Gorilla jedoch kein grundsätzliches Argument gegen eine quadrupede Fortbewegung von *Australopithecus*, zumal diese von der des Gorillas mit Sicherheit verschieden war. Abgesehen von dieser nicht schlüssigen Argumentation haben SARMIENTO &

MARCUS (2000) weitere von WARD (2002) als biped bei *Australopithecus* interpretierten Merkmale (z. B. kurzes Becken, breites Kreuzbein) auch bei nichtmenschlichen Primaten nachgewiesen und damit als nicht valide Hinweise auf Zweibeinigkeit aufgezeigt (Anhang 3).

## 4. Fazit: *Australopithecus afarensis* war ein Großaffe

Der Mensch bewegt sich als einziges Lebewesen gewohnheitsmäßig aufrecht, zweibeinig schreitend auf dem Erdboden fort. Die Frage nach dem Erwerb dieses Ganges ist deshalb eine Kernfrage in allen evolutionären Konzepten zur Entstehung des Menschen.

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts wird behauptet, dass die Australopithecinen sich auf dem Erdboden ausschließlich auf zwei Beinen fortbewegt haben. Damit sei bei diesen Wesen ein entscheidender evolutionärer Schritt hin zum Menschen erfolgt, obwohl sie im Übrigen recht großaffenähnliche Merkmale aufweisen, wie allgemein anerkannt

wird. Die Australopithecinen und verwandte fossile Formen werden deshalb evolutionstheoretisch als sog. Vormenschen eingestuft. In der vorliegenden Arbeit wurde der Frage nachgegangen, ob diese Einschätzung stichhaltig ist. Dabei steht *Australopithecus afarensis* im Mittelpunkt des Interesses, weil von ihm relativ viele postcraniale Knochenelemente bekannt sind, über die viel geforscht wurde, und weil kein anderer „Vormensch“ mehr Anpassungen an eine Fortbewegung auf dem Erdboden aufweist. Wenn *Australopithecus afarensis* kein primärer Bipede war, dann trifft dies umso mehr auch auf die anderen „Vormenschen“ zu.<sup>16</sup>

<sup>16</sup> Innerhalb des australomorphen Formenkreises gibt es einen beträchtlichen Polymorphismus (Vielgestaltigkeit) des Fortbewegungsapparates (BRANDT 1995, 2023, HARTWIG-SCHERER 1999). Das überrascht nicht, existieren

doch auch innerhalb anderer Primatenformenkreise erhebliche Unterschiede in der Fortbewegung. So gibt es innerhalb der meerkatzenartigen Altweltaffen (Cercopithecinae), die einen Grundtyp in der

In dieser Arbeit erfolgte eine Zusammenschau der Merkmale des Körperstamm- und Extremitätenskeletts von *Australopithecus afarensis* im Vergleich mit der Morphologie und dem Fortbewegungsrepertoire von Mensch, Großaffen und Tieraffen. Hinsichtlich der Strukturen des Postcraniums von *Australopithecus afarensis* wurde das Wadenbein aufgrund neuer Studien mit aussagekräftigen Ergebnissen zur Lokomotion ausführlich behandelt.

Das distale Wadenbein von *Australopithecus afarensis* ist in seiner Gesamtmorphologie einmalig, dabei aber den Großaffen ähnlicher als dem Menschen. Von der einmaligen Struktur des distalen Wadenbeins leitet sich auch ein einmaliges Belastungsmuster bei der Fortbewegung von *Australopithecus afarensis* ab.

Das funktionell aufschlussreichste Merkmal der distalen Fibula im Zusammenhang mit der Frage nach einer bipeden Fortbewegung von *Australopithecus afarensis* ist die großaffenähnlich kurze subkutane trianguläre Oberfläche. Sie weist auf großaffenähnlich strukturierte Peronealmuskeln hin. Dies ist einerseits ein starker Hinweis auf Klettern in Bäumen, spricht andererseits aber auch gegen die behauptete primäre oder gar obligate Bipedie von *Australopithecus afarensis*, d. h. gegen eine Fortbewegung auf dem Erdboden ausschließlich auf zwei Beinen in einer recht effektiven Weise.

Aber nicht nur die distale Fibula, auch die übrigen Körperregionen von *Australopithecus afarensis* sind einmalig strukturiert und deutlich verschieden vom Menschen. *Australopithecus afarensis* nimmt morphologisch keine Intermediärstellung zwischen Schimpanse und Mensch ein. Allein diese Tatsache widerspricht der evolutionären Interpretation von *Australopithecus afarensis* als Vormensch, denn solch eine Intermediärstellung wäre zu erwarten, da der Mensch nach (derzeitiger) evolutionstheoretischer Vorstellung einen schimpansenähnlichen Vorfahren hatte.<sup>17</sup>

In der Paläoanthropologie werden nahezu ausschließlich einzelne menschliche Merkmale als Anpassung an eine zweibeinige Fortbewegung und großaffenähnliche Merkmale als Anpassung an das Leben in Bäumen interpretiert und nicht

danach gefragt, ob diese Merkmale nicht auch in einem anderen Lokomotionszusammenhang stehen können.

Diese Vorgehensweise ist sehr problematisch, weil ein monokausaler Zusammenhang<sup>18</sup> zwischen den menschlichen Einzelmerkmalen der Australopithecinen und dem einmaligen zweibeinigen Gang des Menschen nicht nachgewiesen ist. Ein weiterer Kritikpunkt an vielen paläoanthropologischen Studien zur Fortbewegung von *Australopithecus afarensis* und verwandten Formen ist die Verwendung eines oft viel zu geringen Vergleichsmaterials in den Studien. Dabei fehlen oft Tieraffen und miozäne Menschenaffen (vgl. SCHOLL 2022). Ein umfangreicheres Vergleichsmaterial eröffnet aber oft alternative Deutungen.

Das Körperstamm- und Extremitätenskelett des Menschen nimmt morphologisch-funktionell eine Sonderstellung unter den Primaten ein. Das Fortbewegungsrepertoire der nichtmenschlichen Primaten ist breit, das des Menschen dagegen eng. Bei den nichtmenschlichen Primaten liegt deshalb – im Gegensatz zum Menschen – eine Überschneidung der biomechanischen Voraussetzungen für verschiedene Fortbewegungsarten vor. Gleiche anatomische Merkmale können Teil verschiedener Merkmalskomplexe sein. Merkmale, die Menschen, nichtmenschliche Primaten und *Australopithecus afarensis* in unterschiedlicher Kombination teilen, sind deshalb nicht überraschend. Menschenähnliche Merkmale kommen auch bei nichtmenschlichen Primaten häufiger vor. Der Mensch teilt einerseits Merkmale der Cercopithecinen mit *Australopithecus afarensis*, verfügt aber andererseits auch über Merkmale gemeinsam mit den Cercopithecinen, die *Australopithecus afarensis* nicht besitzt. *Australopithecus afarensis* wiederum besitzt auch Merkmale von Tieraffen, die der Mensch nicht besitzt. Außerdem weist *Australopithecus afarensis* viele Ähnlichkeiten zu Großaffen auf und verfügt auch über einmalige Merkmale.

*Australopithecus afarensis* besitzt ein einmaliges („unique“) Merkmalsmosaik ohne besondere Nähe zum Menschen. Ihm fehlen wie den übrigen nichtmenschlichen Primaten typische

Schöpfungslehre repräsentieren können (HARTWIG-SCHERER 1993), Gattungen mit sehr unterschiedlichen Fortbewegungsanpassungen. *Miopithecus talapoin* (Südliche Zwergmeerkatze) bewegt sich springend und quadruped auf dem Erdboden fort. *Erythrocebus patas* (Husarenaffe) bewegt sich häufig vierfüßig auf dem Erdboden fort, schläft aber auch in Bäumen und steht häufig biped. *Cercopithecus aethiops* (Äthiopische Grünmeerkatze) bewegt sich vorwiegend quadruped und in Bäumen. *Cercocebus albigena* (Grauwangenmangabe) und *C. atterimus* (Schopfinangabe) besitzen starke Anpassungen an das Leben in Bäumen. *Theropithecus gelada* (Dschelada oder Blutbrustpavian) bewegt sich nahezu immer

vierfüßig auf dem Erdboden fort (FLEAGLE 1988).

<sup>17</sup> Es gibt in der Paläoanthropologie auch alternative Vorstellungen bezüglich des letzten gemeinsamen Vorfahren von Schimpanse und Mensch, diese sind aber dann nicht mehr über die Ähnlichkeiten von Mensch und Schimpanse begründbar. Außerdem entzieht die hohe Anzahl an anzunehmenden Konvergenzen diesen Vorstellungen jede empirisch überprüfbare Basis (vgl. SCHOLL 2022).

<sup>18</sup> Auf diese Problematik des monokausalen Zusammenhangs weisen Paläoanthropologen wenigstens in Bezug auf andere frühe Homininen und miozäne Menschenaffen kritisch hin (z. B. ALMÉCJA und WOOD, vgl. SCHOLL 2022).

## Glossar

**anteroposterior:** von vorne nach hinten

**arborikol:** baumbewohnend

**biped:** zweibeinig

**craniocaudal:** von oben nach unten

**diaphysär:** den Schaft des Knochens betreffend

**digitigrad:** zehengängig

**distal:** körperfern, von der Körpermitte entfernt

**dorsal:** auf dem Rücken gelegen, zum Rücken gehörig

**Eversion:** Bewegung der Fußsohle weg von der Medianebene durch eine kombinierte Bewegung im Sprunggelenk

**Femur:** Oberschenkelknochen

**Fibula:** Wadenbein; einer der beiden Unterschenkelknochen

**fibulotalare Gelenkfläche:** Fläche auf der Fibula für die Gelenkverbindung mit dem Talus

**Fossa olecrani:** Grube für das obere Ende der Elle

**Frontalebene:** Ebene, die sich beim aufrecht stehenden Menschen von oben nach unten wie von links nach rechts erstreckt

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

**Humerus:** Oberarmknochen

**Inversion:** Bewegung der Fußsohle hin zur Medianebene durch eine kombinierte Bewegung im Sprunggelenk

**kinematisch:** sich aus der Bewegung ergebend. Die Kinematik ist die Bewegungslehre. Sie befasst sich mit der geometrischen Beschreibung von Bewegungsverhältnissen.

**lokomotorisch:** die Fortbewegung betreffend

**Malleolus lateralis:** Knochenvorsprung auf der Außenseite des unteren Endes der Fibula

**mediolateral:** von der Mitte zur Seite hin

**postcranial:** das Körperstamm- und Extremitätenskelett betreffend

**proximal:** zur Körpermitte hin gelegen

**Quadrupedie:** vierbeinige Art der Fortbewegung

**Radius:** Speiche, Unterarmknochen

**Sagittalebene:** Ebene, die sich beim aufrecht stehenden Menschen von oben nach unten wie von hinten nach vorne erstreckt

**suspensorisch:** Verhalten in hängender Position

**Talus:** Sprunggelenk; Fußwurzelknochen

**terrestrisch:** auf dem Boden lebend

**Tibia:** Schienbein

**Trochlea humeri:** kräftige Gelenkrolle am Oberarmknochen

**Ulna:** Elle, Unterarmknochen

Strukturen des Menschen, die im Zusammenhang mit seiner einmaligen, speziellen bipeden Fortbewegung stehen. Dies schließt eine menschenähnlich effektive zweibeinige Fortbewegung bei *Australopithecus afarensis* aus.

Postcraniale Merkmale und das schimpansenähnliche Innenohr sprechen auch gegen eine gewohnheitsmäßig aufrechte Körperhaltung bei *Australopithecus afarensis*.

**Der kleine *Australopithecus afarensis* ohne effiziente Verteidigungsmöglichkeit konnte sich auf dem Erdboden nur quadruped effektiv fortbewegen, um vor Feinden auf Bäume zu fliehen.**

Der kleine *Australopithecus afarensis* ohne bemerkenswerte physische Verteidigungsfähigkeit in Form großer Eckzähne und ohne Waffen konnte sich effektiv nur quadruped auf dem Erdboden rasch fortbewegen, um vor Feinden auf Bäume zu fliehen.

***Australopithecus afarensis* bewegte sich auf dem Erdboden wahrscheinlich schnell und über lange Strecken vierfüßig fort, ging gelegentlich in einer menschenunähnlichen Art auf zwei Beinen langsam kurze Strecken und kletterte auf Bäume.**

Viele als biped und arborikol gedeuteten Merkmale bei *Australopithecus afarensis* sind auch bei sich vierfüßig fortbewegenden nicht-

menschen Primaten nachweisbar. Einige als biped interpretierte Merkmale bei *Australopithecus afarensis* können alternativ als Anpassungen an vertikales Klettern verstanden werden. *Australopithecus afarensis* verfügte deshalb mit großer Wahrscheinlichkeit über die Fähigkeit, auf dem Erdboden vierfüßig effektiv zu laufen.

Die in der Literatur vorgebrachten Einwände gegen eine quadrupede Fortbewegung von *Australopithecus afarensis* sind nicht stichhaltig.

Zusammenfassend ist festzustellen, dass *Australopithecus afarensis* sich auf dem Erdboden wahrscheinlich schnell und über lange Strecken vierfüßig fortbewegte, gelegentlich biped stand und auf eine menschenunähnliche Weise langsam nur kurze Strecken ging, sowie auf Bäumen kletterte. Dieses einmalige Fortbewegungsrepertoire von *Australopithecus afarensis* ist unter den lebenden Primaten vielleicht am ehesten dem von Pavianen vergleichbar.

Das einzigartige Körperstamm- und Extremitätenskelett von *Australopithecus afarensis* mit vielen menschenunähnlichen Merkmalen ist deutlich verschieden von dem des Menschen und zeigt keine sicheren Anzeichen eines evolutionären Schritts hin zum Menschen.

**Zwischen *Homo erectus* und *Australopithecus afarensis* besteht eine große morphologisch-funktionelle Kluft.**

Der fossil früheste nachweisbare echte Mensch *Homo erectus* besaß dagegen ein Körperstamm- und Extremitätenskelett mit allen typischen



Merkmale des modernen Menschen. Zwischen dem Postcranium von *Homo erectus* und *Australopithecus afarensis* und den übrigen „Vormenschen“ gibt es eine große morphologisch-funktionelle Kluft (vgl. BRANDT 2023).

Die Befunde dieser Arbeit unterstützen die These der Schöpfungslehre, nach der *Australopithecus afarensis* zu einem großaffenähnlichen Grundtyp gehört und keine historisch-verwandtschaftlichen Beziehungen zu *Homo erectus* aufweist, der ein Vertreter des Grundtyps Mensch ist.

Warum führt die Datenlage aber nicht zu einer Anfrage an den Vormenschenstatus der Australopithecinen? Der Grund dafür ist der dogmatische evolutionäre Denkraum, innerhalb dessen heute nahezu ausschließlich die Daten der Paläoanthropologie gedeutet werden. Jede Anfrage, die zu einem starken Zweifel an diesem Gesamtraum führen könnte, ist im Wissenschaftsbetrieb tabu. Ohne *Australopithecus afarensis* und verwandte Formen mit zwar anerkannt vielen großaffenähnlichen Merkmalen,

aber behaupteter ausschließlich zweibeiniger recht menschlicher effektiver Fortbewegung auf der Erde, würden die echten Menschen (*Homo erectus* und jüngere *Homo*-Formen) sehr einsichtig morphologisch-funktionell eine weit isolierte Position gegenüber allen anderen fossilen und rezenten nichtmenschlichen Primaten einnehmen. Weit und breit stehen keine anderen fossilen Lebewesen zur Überbrückung dieser Kluft zur Verfügung (vgl. BRANDT 2023). Man kann deshalb die Prognose wagen, dass unabhängig von der weiteren Entwicklung der Datenlage die Australopithecinen solange nicht als Homininen aufgegeben werden, solange keine anderen Kandidaten für ihren Ersatz als „Vormenschen“ zur Verfügung stehen.

**Australopithecus afarensis gehört zu einem großaffenähnlichen Grundtyp und hat keine historisch-verwandtschaftlichen Beziehungen zu *Homo erectus*, der ein Vertreter des Grundtyps Mensch ist.**

## 5. Anhang

### 1 Fehlende Merkmale bei *Australopithecus afarensis*, die im Zusammenhang mit dem gewohnheitsmäßigen zweibeinigen Gang des Menschen stehen

*Australopithecus afarensis* fehlen die Merkmale, welche mit dem einmaligen gewohnheitsmäßigen zweibeinigen Gang des Menschen im Zusammenhang stehen: (1) niedriger Intermembral-Index (Länge von Oberarm + Radius/Länge von Oberschenkel und Schienbein) weniger als 80, (2) lange Beine, (3) deutliche Lendenwirbelsäulenlordose, (4) in der Sagittalebene ausgerichtete Beckenschaufeln, (5) menschenähnliche Knochenstrebe und Tuberositas des Darmbeins, (6) stumpfe und prominente Spina iliaca anterior inferior für den Ansatz eines starken iliofemoralen Bandes, (7) eingekerbte iliopubische Eminenz, (8) nach posterior gerichtete und proximal erweiterte Tuberositas des Sitzbeines, (9) nach ventral konkav gekrümmtes Kreuzbein, (10) große Querschnittsfläche des ersten Kreuzbeinkörpers, (11) große Kreuzbein-Darmbeingelenke, (12) große Hüftgelenke, (13) relativ große Oberschenkel- und Schienbeindurchmesser, (14) hohe positive Torsion von Oberschenkel und Schienbeinschaft, (15) fassförmiger Thorax, (16) niedrige breite Schulter und (17) Morphologie des Gleichgewichtsorgans im Innenohr (SARMIENTO 1998, BRAMBLE & LIEBERMAN 2004, ALEMSEGED et al. 2006).

### 2 Fehlende Merkmale bei *Australopithecus afarensis*, die der Mensch mit terrestrischen Cercopithecinen teilt

(1) gerade Hand- und Fußglieder, (2) senkrecht zueinander stehende lange Achsen des aurikulären Gebietes und des Iliums, (3) gegenüber dem inneren Femurcondylus ausnahmslos größerer äußerer Femurcondylus, (4) enge und nach anterior erweiterte intercondyläre Einkerbung, (5) tiefe Patellagrube mit lateralem Rand, der nach anterior hervorragt, (6) fehlende oder reduzierte distale tibiofibuläre Gelenkfläche, (7) mediolateral komprimierte Fibula und (8) nach posterior ausgerichtete und reduzierte proximale tibiofibuläre Gelenkfläche (SARMIENTO 1998).

**3 Merkmale des Körperstamm- und Extremitätenskeletts des Menschen und ihre biomechanische Funktion, die als Hinweis auf eine obligate oder primäre Bipedie von *Australopithecus* gewertet werden, sowie ihr Vorkommen auch bei lebenden nichtmenschlichen Primaten. (Nach SARMIENTO & MARCUS 2000)**

| Merkmal                                                                                                       | Mechanische Funktion                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | Fortbewegung                                                                                          | Vorkommen bei nichtmenschlichen Primaten                                               |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Seitliche Ausrichtung der glutealen Darmbeinoberflächen</b>                                                | Erhalt der Bewegung der unteren Extremität in der Ebene der Vorwärtsbewegung                                                                                                                                                                                                                                                  | schnelle („cursorial“) Bipedie und Quadrupedie                                                        | Husarenaffen, Paviane, Dscheladas                                                      |
| <b>Relativ kurzes Darmbein</b>                                                                                | Glutealmuskeln mit kurzer Kontraktionslänge und großem Außen-zu Innen-Hebelverhältnis                                                                                                                                                                                                                                         | schnelle Bipedie und Quadrupedie                                                                      | Hundsaffen, Brüllaffen, <i>Lemur</i>                                                   |
| <b>Reduktion des vertikalen Abstandes von der Hüfte zum Kreuzbein</b>                                         | Reduktion des Hüftgelenkhebelarmes, der sich vom Körpergewicht ergibt                                                                                                                                                                                                                                                         | Bipedie und vertikales Klettern                                                                       | <i>Oeropithecus</i> und Faultiere sind menschenähnlicher als irgendein lebender Primat |
| <b>Breites Kreuzbein und breite Darmbeinschaukeln</b>                                                         | Große Spannweite der unteren Extremitäten und Querschnitte der Hüftmuskulatur. Mediolaterale Stabilität in aufrechter Körperhaltung                                                                                                                                                                                           | Bipedie und vertikales Klettern                                                                       | Gorilla (weites Darmbein), Loridae (breites Kreuzbein)                                 |
| <b>Erweitertes postaurikulares Darmbeingebiet</b>                                                             | Liefert ein Ansatzareal für eine starke autochthone Rückenmuskulatur                                                                                                                                                                                                                                                          | Schnelle Bipedie und Quadrupedie                                                                      | Husarenaffen, Paviane, Dscheladas                                                      |
| <b>Gut ausgebildete Spina iliaca anterior superior</b>                                                        | Liefert ein Ansatzgebiet für das ileofemorale Band und den M. rectus femoris. Das Band kontrolliert die Streckung des gesteckten Hüftgelenkes, der Muskel beugt die Hüfte.                                                                                                                                                    | Bipedie und vertikales Klettern                                                                       | Orang-Utan                                                                             |
| <b>Spina ischiadica</b>                                                                                       | Liefert ein Ansatzareal für ein stark entwickeltes sakrotuberales Band und Beckendiaphragma. Das Band stabilisiert die Rotationskräfte am sakroiliakalen Gelenk.                                                                                                                                                              | Bipedie und Baumklettern                                                                              | Orang-Utan, am stärksten entwickelt bei <i>Oreopithecus</i>                            |
| <b>Iliacale Strebe und iliacales Tuberkel</b>                                                                 | Strebe der Darmbeinschaukel widersteht Biegemomenten. Kraftvolle iliacale, gluteale und abdominelle Muskeln. Kraftvolle Rumpf- und Hüftbewegungen                                                                                                                                                                             | Bipedie und Quadrupedie                                                                               | Paviane                                                                                |
| <b>Verdickter kortikaler Knochen am unteren Femurhals</b>                                                     | Hüftgelenksbelastung in einem relativ engen Bereich der Gelenkstellung                                                                                                                                                                                                                                                        | Quadrupedie, Springen, terrestrische Bipedie                                                          | Hundsaffen, Neuweltaffen außer Atelidae, Indriartige, Varis, <i>Lemur</i>              |
| <b>Bicondylärer Femurwinkel</b>                                                                               | Ausrichtung entlang der langen Achse der Beine zum Körpergewichtsvektor                                                                                                                                                                                                                                                       | Schreitende Bipedie, Baumklettern                                                                     | Loridae, Atelidae, Orang-Utan                                                          |
| <b>Mediolaterale Achse der Trochlea senkrecht zum Bein und Körpervektor</b>                                   | Ausrichtung parallel zum Körpergewichtsvektor auf einem horizontalen Untergrund                                                                                                                                                                                                                                               | Schnelle Quadrupedie und Bipedie                                                                      | Cercopithecinae (Backentaschenaffen)                                                   |
| <b>Processus plantaris des Tuber Calcanei</b>                                                                 | Ansatz für die Sehne des M. flexor digitorum brevis und Plantaraponeurose. Ermöglicht Greifen ungeachtet der Position des oberen Sprunggelenkes. Umverteilt digitale Sehnen-Kräfte, Verdoppelung der Reibungskraft pro aufgebrachtter Muskelkraft bei Fußgriffen. Überträgt Lasten zum Untergrund bei plantigrader Fußhaltung | Baumklettern, plantigade Quadrupedie und Bipedie                                                      | Loridae, Atelidae, Menschenaffen                                                       |
| <b>Planares erstes tarso-metatarsales Gelenk</b>                                                              | Neuverteilte Mobilität im ersten tarso-metatarsalen Gelenk                                                                                                                                                                                                                                                                    | Schnelle terrestrische und/oder arborikole Fortbewegung auf Substraten mit relativ großem Durchmesser | Krallenenaffen, Paviane, Dscheladas                                                    |
| <b>Dorsalflexionsausstattung der metatarsophalangealen Gelenke und nach dorsal erweiterte Metatarsalköpfe</b> | Hyperextension der metatarsophalangealen Gelenke                                                                                                                                                                                                                                                                              | Semidigitigrade oder digitigrade* terrestrische Quadrupedie                                           | Husarenaffen, Paviane, Makaken                                                         |

#### 4 Großaffenähnliche Merkmale bei *Australopithecus afarensis*, die als quadrupede Anpassungen deutbar sind

Die Ausrichtung der Schultergelenkspfanne sowie die relative Länge, Weite und der Krümmungsgrad der Finger- und Zehenglieder von *Australopithecus afarensis* sind intermediär zwischen dem Menschen und den Gorillas ausgeprägt und nahe den Werten des Berggorillas (SARMIENTO 1994). Da der Berggorilla ein terrestrischer Quadrupede ist, sind diese Merkmale der Schulter, der Hand und des Fußes eher im Zusammenhang mit einer Quadrupedie als im Rahmen von Kletteraktivitäten zu deuten (SARMIENTO 1998).

Das taillierte Kopfbein, das längliche Erbsebein und das große zur Hohlhandseite hin ausgerichtete Hakenbein des Hakenbeines (alles Handwurzelknochen) sind teilweise terrestrische Merkmale, die an den Händen der mehr kletternden asiatischen Großaffen, den Orang-Utans, fehlen (SARMIENTO 1998).

Der kurze Griffelfortsatz der Elle, der Umriss des Ellenkopfes und die Ausrichtung der Gelenkoberflächen des Hakenbeines weisen auf einen gut entwickelten gewichtstragenden triangulären Gelenkmeniskus im Gelenk zwischen Elle und Hand wie beim Gorilla (und Menschen) hin (SARMIENTO 1998).

#### 5 Terrestrische Fußmerkmale von *Australopithecus afarensis*, die auf Quadrupedie hinweisen

Einige Fußmerkmale der Australopithecinen werden in der Literatur gewöhnlich als Anpassungen an den zweibeinigen Gang gedeutet. Das Auftreten dieser Merkmale auch beim mehr terrestrischen Gorilla und meerkatzenartigen Altweltaffen (SARMIENTO 1994) und die ineffektive Bipedie der Australopithecinen machen ihre Deutung als quadrupede und nicht als bipede Anpassungen bei den frühen Hominiden wahrscheinlicher. Einige dieser Merkmale werden kontrovers diskutiert. Hier folgt ein Überblick:

##### a. Oberes Sprunggelenk

Die Bewegung im oberen Sprunggelenk bei digitigraden meerkatzenartigen Altweltaffen, dem Menschen und *Australopithecus afarensis* ist ähnlich. Die lange Schienbeinachse steht in einem rechten Winkel auf der Gelenkfläche des Sprungbeins in der Frontalebene. Die Bewegung des Schienbeins erfolgt weitestgehend in der Sagittal- bzw. Parasagittalebene ohne bedeutsame mediolaterale Exkursion.

##### b. Großzehenausrichtung

Der Gorilla und *Theropithecus* (meerkatzenartiger Altweltaffe) besitzen eine relativ stark an den Fuß herangezogene Großzehe. Bei diesem Merkmal gibt es Befürworter der Deutung als einer menschlich herangezogenen Großzehe von *Australopithecus afarensis* als auch einer Deutung als mehr abgespreizter Großzehe bei den frühen Homininen. Eine gegenüber den Großaffen stärkere Großzehenadduktion, die aber nicht so stark wie beim Menschen ausgeprägt war, kann als am wahrscheinlichsten angenommen werden.

##### c. Dimension des Tubers des Fersenbeines

Der Gorilla besitzt einen relativ robusten Tuber calcanei. Bei *Australopithecus afarensis* ist dieser Höcker ebenfalls robust, wenn auch im Durchschnitt nicht ganz so stark wie beim Menschen ausgebildet. Außerdem besitzt *Australopithecus afarensis* den sonst nur beim Menschen vorkommenden Processus lateralis plantaris am Fersenbein in sehr schwacher Ausprägung.

##### d. Beugefähigkeit in den Mittelfußzehengelenken nach dorsal

Der Gorilla besitzt Mittelfußknochenköpfe mit dorsalen hervorvorspringenden Rändern. Dieses Merkmal weist auf eine verstärkte Streckfähigkeit in den Mittelfußzehengelenken hin. Cercopithecinen besitzen dem Menschen angenähert nach dorsal erweiterte Metatarsalköpfe. *Australopithecus afarensis* besitzt dieses und weitere menschenähnliche Merkmale im Bereich des Metatarsalkopfes und der proximalen Zehenphalanx, die auf eine erhöhte Streckfähigkeit in diesen Gelenken hinweisen. Gegenüber dem Menschen war die Streckfähigkeit aber wahrscheinlich etwas geringer ausgeprägt.

##### e. Relativ kurze Fußphalangen

Der Gorilla und meerkatzenartige Altweltaffen besitzen relativ kurze Zehenglieder. Die Länge der Zehengrundglieder von *Australopithecus afarensis* liegt im Bereich zwischen Großaffe und Mensch.

#### 6 Biped gedeutete Merkmale von *Australopithecus* als mögliche Anpassungen an vertikales Klettern

PROST (1980) und SARMIENTO (1998) haben darauf hingewiesen, dass quadrupede vertikale Kletterer menschenähnliche Merkmale besitzen, deren Auftreten bei *Australopithecus* vermutlich fälschlicherweise im Zusammenhang mit einer bipeden Fortbewegung und nicht im Rahmen von quadrupeden vertikalen Kletteraktivitäten gedeutet wurde. Dabei haben die Australopithe-

cinen wie alle quadrupeden vertikalen Kletterer aber auch über die Fähigkeit zur Fortbewegung auf dem Erdboden auf zwei Beinen verfügt. Zu den mehr menschenähnlichen quadrupeden vertikalen Kletteranpassungen gehören:

(1) lange flexible Wirbelsäule mit einer leichten Lordose, (2) zur Seite hin ausladendes kurzes

breites Darmbein, (3) relativ langes Schambein (widerspiegelt einen großen Hüftgelenkspfannenabstand), (4) breites Kreuzbein, (5) nahe am Hüftgelenk liegendes Kreuzbein-Darmbeingelenk und ein (6) hoher Oberschenkelcondylenwinkel (in Verbindung mit einer niedrigen Oberschenkeltorsion).

## 6. Literatur

- ALEMSEGED Z et al. (2006) A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia. *Nature* 443, 296–301.
- ANAYA A et al. (2021) Evolutionary trends of the lateral foot in catarrhine primates: Contextualizing the fourth metatarsal of *Australopithecus afarensis*. *J. Hum. Evol.* 161, 1–18.
- ASFAW B et al. (1999) *Australopithecus garhi*: A new species of early hominid from Ethiopia. *Science* 284, 629–635.
- ASHTON EH (1981) Primate locomotion: Some problems in analysis and interpretation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 292, 77–87.
- BACON A-M (2000) Principal components analysis of distal shape in Pliocene to recent African hominids: The contribution of geometric morphometrics. *Am. J. Phys. Anthropol.* 111, 479–487.
- BRAMBLE D & LIEBERMAN D (2004) Endurance running and the evolution of *Homo*. *Nature* 432, 345–352.
- BRANDT M (1995) Der Ursprung des aufrechten Ganges. Neuhausen-Stuttgart.
- BRANDT M (2023) Frühe Homininen. Eine Bestandsaufnahme anhand fossiler und archäologischer Zeugnisse. *Studium Integrale Special*, 2. erw. Aufl.
- BRANDT M (2023a) „*Homo*“ *habilis* war kein Mensch. Kluft zwischen fossilen Menschen und Menschenaffen größer geworden. In: BRANDT M: Frühe Homininen. *Studium Integrale Special*, 2. erw. Aufl., 121–130.
- BRANDT M (2023b) Wie sicher sind Deutungen in der Paläoanthropologie? *Australopithecus sediba* und sein merkwürdiges Merkmalsmosaik. In: BRANDT M: Frühe Homininen. *Studium Integrale Special*, 2. erw. Aufl., 11–53.
- BRANDT M (2023c) Wer waren die ersten Steinwerkzeughersteller? In: BRANDT M: Frühen Homininen. *Studium Integrale Special*, 2. erw. Aufl., 223–286.
- CHURCHILL SE & VANSICKLE C (2017) Pelvic morphology in *Homo erectus* and early *Homo*. *Anat. Rec.* 300, 964–977.
- DART RA (1925) *Australopithecus africanus*: The Man-Ape of South Africa. *Nature* 115, 195–199.
- DESILVA JM (2009) Functional morphology of the ankle and the likelihood of climbing in early hominins. *PNAS* 106, 6567–6572.
- DESILVA JM, McNUTT E, BENOIT J & ZIPFEL B (2019). One small step: A review of Plio-Pleistocene hominin foot evolution. *Yearb. Phys. Anthropol.* 168, 63–140.
- DRAPEAU MSM & HARMON EH (2013) Metatarsal torsion in monkeys, humans and australopiths. *J. Hum. Evol.* 64, 93–108.
- DRUELLE F, ÖZÇELEBI J, MARCHAL F & BERILLON G (2022) Development of bipedal walking in olive baboons, *Papio anubis*: A kinematic analysis. *Am. J. Biol. Anthropol.* 177, 719–734.
- DUARTE M, HANNA J et al. (2012) Kinematics of bipedal locomotion while carrying a load in the arms in bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*). *J. Hum. Evol.* 63, 851–858.
- FERBER D (2006) Preyed upon, hominids began to cooperate. *Science* 311, 1095.
- FLEAGLE JG (1988) Primate adaptation & evolution. San Diego.
- GEISSMANN T (2003) Vergleichende Primatologie. Berlin.
- GRIFFIN NL & RICHMOND BG (2010) Joint orientation and function in great ape and human proximal pedal phalanges. *Am. J. Phys. Anthropol.* 141, 116–123.
- HAILE-SELASSIE Y et al. (2010) An early *Australopithecus afarensis* postcranium from Woranso-mille, Ethiopia. *PNAS* 107, 12121–12126.
- HARTWIG-SCHERER S (1993) Hybridisierung und Artbildung bei den Meerkatzenartigen (Primates, Cercopithecoidea). In: SCHERER S (Hg) Typen des Lebens. Berlin, S. 245–257.
- HARTWIG-SCHERER S (1999) *Australopithecus garhi* – (k)eine Überraschung. *Stud. Int. J.* 6, 77–81.
- HENKE W & ROTHE H (1994) Paläoanthropologie. Berlin.
- JOHANSON D & EDGAR B (1998) Lucy und ihre Kinder. Heidelberg.
- KIMBEL W H & DELEZENE LK (2009). “Lucy” redux: A review of research on *Australopithecus afarensis*. *Yearb. Phys. Anthropol.* 52, 2–48.
- LATIMER B & LOVEJOY CO (1990a) Hallucal tarsometatarsal joint in *Australopithecus afarensis*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 82, 125–133.
- LATIMER B & LOVEJOY CO (1990b) Metatarsophalangeal joints of *Australopithecus afarensis*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 83, 13–23.
- LATIMER B, OHMAN JC & LOVEJOY CO (1987) Talocrural joint in African hominoids: Implications for *Australopithecus afarensis*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 74, 155–175.
- MARCHI D (2007) Relative strength of the tibia and fibula and locomotor behavior in hominoids. *J. Hum. Evol.* 53, 647–655.
- MARCHI D (2015a) Variation in tibia and fibula diaphyseal strength and its relationship with arboreal and terrestrial locomotion: Extending the investigation to non-hominoid primates. *J. Anthropol. Sci.* 93, 1–4.
- MARCHI D (2015b) Using the morphology of the hominoid distal fibula to interpret arboreality in *Australopithecus afarensis*. *J. Hum. Evol.* 85, 136–148.
- MARCHI D, HARPER CM, CHIRCHIR H & RUFF CB (2019) Relative fibular strength and locomotor behavior in KNM-WT 15000 and OH 35. *J. Hum. Evol.* 131, 48–60.
- MARCHI D, RIMOLDI A, GARCÍA-MARTÍNEZ D & BASTIR M (2022) Morphological correlates of distal fibular morphology with locomotion in great apes, humans, and *Australopithecus afarensis*. *Am. J. Biol. Anthropol.* 178, 286–300.
- McHENRY HM & BERGER LR (1996) Ape-like body proportions in *A. africanus* and their implications for the origin of the genus *Homo*. *Am. J. Phys. Anthropol. Suppl.* 22, 163–164.
- McHENRY HM & BERGER LR (1998) Body proportions in *Australopithecus afarensis* and *A. africanus* and the origin of the genus *Homo*. *J. Hum. Evol.* 35, 1–22.
- MITCHELL PJ, SARMIENTO EE & MELDRUM DJ (2012) The AL 333-160 fourth metatarsal from Hadar compared to that of humans, great apes, baboons and proboscis monkeys:



- Non-conclusive evidence for pedal arches or obligate bipedality in Hadar hominins. *Homo* 63, 336–367.
- OKADA M (1985) Primate bipedal walking: Comparative kinematics. In: KONDO S (ed) *Primate morphology locomotor analyses and human bipedalism*. Tokyo.
- OXNARD CE (1975) *Uniqueness and diversity in human evolution*. Chicago.
- OXNARD CE & HOYLAND-WILKS C (1994) Hominid bipedalism or bipedalism? The pelvic evidence. *Persp. Hum. Biol. No. 4*, 13–34.
- PRABHAT AM et al. (2021) Homoplasy in the evolution of modern human-like joint proportions in *Australopithecus afarensis*. *eLife*, 10:e65897.
- PROST JH (1980) Origin of bipedalism. *Am. J. Phys. Anthropol.* 52, 175–189.
- READER J (1982) *Die Jagd nach den ersten Menschen*. Basel.
- REIN TR & HARRISON T (2007) Quantifying the angle of orientation of the metatarsophalangeal joint surface of proximal phalanges in extant primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* 132, Suppl. 44, 197.
- SARMIENTO EE (1987) Long bone torsions of the lower limb and its bearing upon the locomotor behavior of australopithecines. *Am. J. Phys. Anthropol.* 72, 250–251.
- SARMIENTO EE (1994) Terrestrial traits in the hands and feet of gorillas. *Am. Mus. Novitates* 3091, 1–56.
- SARMIENTO EE (1998) Generalized quadrupeds, committed bipeds, and the shift to open habitats: An evolutionary model of hominid divergence. *Am. Mus. Novitates* 3250, 1–78.
- SARMIENTO E (2008) In: SAWYER GJ & DEAK V (ed) *Der lange Weg zum Menschen*. Heidelberg. (Orig.: *The last human*. New Haven, 2007) .
- SARMIENTO EE & MARCUS LF (2000) The os navicular of humans, great apes, OH 8, Hadar, and *Oreopithecus*: Function, phylogeny, and multivariate analyses. *Am. Mus. Novitates* 3288, 1–38.
- SCHOLL B (2022) „Totales Chaos“: Unklare Abstammungsverhältnisse bei Menschenaffen und Menschen. *W+W Special Paper B-22-2*. [https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-22-2\\_menschenaffen.pdf](https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-22-2_menschenaffen.pdf).
- SENUT B & TARDIEU C (1985) Functional aspects of Plio-Pleistocene hominid limb bones: Implications for taxonomy and phylogeny. In: DELSON E (ed) *Ancestors: The hard evidence*. New York, 193–201.
- STERN JT, JR. (2000) Climbing to the top: A personal memoir of *Australopithecus afarensis*. *Evol. Anthropol.* 9, 113–133.
- STERN JT, JR. & SUSMAN RL (1983) The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 60, 279–317.
- TOBIAS PV (1998) Ape-like *Australopithecus* after seventy years: Was it a hominid? *J. Roy. Anthropol. Inst.* 4, 283–308.
- WARD CV (2002) Interpreting the posture and locomotion of *Australopithecus afarensis*: Where do we stand? *Yearb. Phys. Anthropol.* 45, 185–215.
- WARD C, KIMBEL WH, HARMON EH & JOHANSON DC (2012) New postcranial fossils of *Australopithecus afarensis* from Hadar, Ethiopia (1990–2007). *J. Hum. Evol.* 63, 1–51.
- WARD CV, KIMBEL WH & JOHANSON DC (2011) Complete fourth metatarsal and arches in the foot of *Australopithecus afarensis*. *Science* 331, 750–753.
- WHITE TD (1980) Evolutionary implications of Pliocene hominid footprints. *Science* 208, 175–176.
- ZUCKERMAN S, ASHTON EH et al. (1973) Some locomotor features of the pelvic girdle in primates. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 33, 71–165.

## Danksagung

Mein Dank gilt meiner Frau Gisela, meiner Tochter Friederike DANKER, Frau Sigrid KRAUSE sowie den Herren Dr. Reinhard JUNKER, Benjamin SCHOLL und Clemens LEISEGANG. Sie haben die Texte auf orthografische Fehler durchgesehen und sprachliche Verbesserungen vorgenommen.

Herrn Johannes WEISS danke ich für die Erstellung des Layouts und neuer Abbildungen sowie die Bearbeitung früherer Abbildungen von Herrn Frank MEYER.

Frau Marion BERNHARDT danke ich für die besonders aufwendige Erstellung der Abb. 9.