

Ardipithecus: Ein Astgänger sägt am Lehrbuchwissen

Studium Integrale Journal 18, 68-77

von Sigrid Hartwig-Scherer

1. Wieviel Presse verdient welches Fossil?

Fossilien, die in irgendeinem Zusammenhang mit der Evolution des Menschen stehen, erhalten in der Presse gewöhnlich große Aufmerksamkeit, umso mehr wenn es sich um „Hominiden“ handelt, also Fossilien, die *nach* der Trennung von der Schimpansenlinie, also auf der Entwicklungslinie zum Menschen liegen.

Welches Ausmaß die Presseresonanz hat, hängt maßgeblich auch davon ab, wie hoch die Forscher ihren Fund hängen. So gelang innerhalb von 12 Monaten allein drei außerordentlichen Primatenskeletten eine hohe Presseresonanz: Im Mai 2009 erhielt der atemberaubend gut erhaltene Primatenfund „Ida“ (*Darwinius masillae*; Franzen et al. 2009, Seiffert et al. 2009) aus Messel in einer Weise die (nichtwissenschaftliche) Presseaufmerksamkeit als „8. Weltwunder“, „vergleichbar mit der Entdeckung Amerikas“ oder mit dem Fund der Arche Noah („Dette er som å finne Noahs ark“ aus <http://www.aftenposten.no/viten/article3083738.ece>). Diese aufgeregte Ankündigung entsprach jedoch keineswegs seiner tatsächlichen evolutionären Bedeutung für den Menschen.¹ Dieses Fossil verkörperte mit einem Alter von 47 Millionen Jahren einen weit entfernten Seitenast: er gehört zu den Adapiden (Adapiformes), einer ausgestorbenen Form der Feuchtnasenaffen, den sogenannten „Halbaffen“.

Weniger als ein Jahr später, im April 2010 wurde von Forschern um Lee Berger und Peter Schmid eine junge und neue *Australopithecus*-Art beschrieben (Berger et al. 2010). Die beiden *Australopithecus sediba*-Teilskelette mit dem geologischen Alter von 1,78 bis 1,95 Millionen Jahren weisen eine erstaunliche Mischung von menschlichen (Gesicht, Becken und Bein konstruktion) und australopithecinen Merkmalen (Gesamthabitus, Gehirngröße) auf, weshalb einige Kollegen die neue Art lieber als *Homo* klassifiziert gesehen hätten. Dieses Fossil, korrekter dessen noch unbekannter Vorfahre könnte den umstritte-

nen *habilis*- bzw. *rudolfensis*-Gruppen als angenommene Bindeglieder zwischen den Australopithecinen und dem Menschen Konkurrenz machen und einiges der bislang geglaubten Vorstellung beim Übergang zum Menschen verändern. Dieser Fund wurde relativ angemessen seiner Bedeutung angekündigt und bleibt durch weitere Veröffentlichungen in aktueller Diskussion.

Sowohl vom Veröffentlichungszeitpunkt als auch von seinem geologischen Alter steht „Ardi“ zwischen diesen beiden sehr unterschiedlichen Skeletten: Im Gegensatz zu dem schnell verebbten Star-Spektakel um „Ida“ erhielt im Oktober 2009 das partielle Skelett *Ardipithecus ramidus* nicht nur in der Tages- sondern v. a. in der Wissenschaftspresse eine enorme Plattform. Die Ankündigung durch Forscher und Herausgeber ist ebenfalls erstaunlich hoch gehängt: Er wurde als „Rosettastein“ angekündigt, mit dessen Hilfe man also gleichsam die Hieroglyphen der Evolution zu entziffern glaubt (Gibbons 2002). Ob tatsächlich ein einziger Fossilfund dazu in der Lage sein kann, wird bezweifelt.

Aufschlussreich ist die Emotionalität, mit der dieses Fossil in *Science* begrüßt wird, und dass es mit der religiös anmutenden „Hymne auf das Wunder des sich entfaltenden Lebens“ von Charles Darwin in Verbindung gebracht wird: „*Ardipithecus ramidus* is a reminder of Darwin's conclusion of *The Origin*: There is grandeur in this view of life, with its several powers, having been originally breathed into a few forms or into one; and that, whilst this planet has gone cycling on according to the fixed law of gravity, from so simple a beginning endless forms most beautiful and most wonderful have been, and are being, evolved.“ (Introduction von Brooks Hanson, *Science* 326, 61, 2009). Übersetzt: „Es liegt eine Größe in dieser Betrachtungsweise vom Leben mit seinen verschiedenen Kraftwirkungen, welches ursprünglich in wenige Formen eingehaucht wurde oder nur in eine. Und dass sich, während dieser Planet sich unter dem festen Gesetz der Schwerkraft dreht, ausgehend von einem so einfachen Anfang die allerschönsten und wundervollsten Formen entwickelt haben und weiter entwickeln.“

¹ Vgl. Junker R (2009) Ein Fund der „alles ändert“? http://www.genesisnet.info/schoepfung_evolution/n130.php?a=30

2. Wie Merkmale, Taxonomie und Phylogenie sich gegenseitig beeinflussen – das Beispiel *Ardipithecus*

Kurz nachdem die ersten, hauptsächlich aus Schädelfragmenten bestehenden Funde von *ramidus* entdeckt worden waren, wurde dieser Fund als neue und primitivste Art der Gattung *Australopithecus* eingeführt (White et al. 1994). Als dann das partielle Skelett ausgegraben wurde, musste eine neue Gattung – *Ardipithecus* – eingerichtet werden, da eine Reihe von primitiven Merkmalen die Integration in die eher spezialisierte Gattung *Australopithecus* nicht erlaubten (z. B. geringe relative Molarengroße, eigenartige primitive Fußkonstruktion). Aus *Australopithecus ramidus* wurde also *Ardipithecus ramidus* (White et al. 1995).

Als dann 1997 ein weiterer, etwa 5,6 MrJ alter Kiefer/Zahn-Fund geborgen wurde, beschrieb man diesen als dessen Unterart – *Ar. ramidus kadabba* (Haile-Selassie 2001). Wegen seines ursprünglichen sektorialen Gebisses (große Eckzähne mit dem C/P3-Schleifkomplex), wurde er als dem ALGV zeitlich und morphologisch nahe stehend beschrieben (Haile-Selassie 2001). Dieser C/P3-Schleifkomplex unterschied ihn jedoch von *ramidus* und dessen kleinen Eckzähnen, so dass Haile-Selassie gemeinsam mit Tim White und Gene Suwa – alle drei sind auch an der 2009-Beschreibung von *Ar. ramidus* beteiligt – eine eigene Art einrichten musste (Haile-Selassie et al. 2004). Dies wurde auch deshalb notwendig, da dieses Merkmal für den homininen Status von „Ardi“ diagnostisch ausschlaggebend war, und sonst der „Rubikon“, d.h. die Trennlinie zwischen „Affe und Mensch“, mitten durch eine Art gegangen wäre ...

Im gleichen Artikel (Haile-Selassie et al. 2004) sympathisieren die Autoren zudem mit einer extremen Form des „lumpings“ (= Zusammenwerfen verschiedener Taxa), indem sie vorschlagen, alle spätmiozänen Formen, die als Anwärter auf den „homininen“ Status gelten – *Sahelanthropus*, *Orrorin* und *Ardipithecus* – innerhalb der Gattung *Ardipithecus*, ja sogar eventuell als Unterarten von *Ar. kadabba* zusammenzufassen. Da der wesentlich ältere *Sahelanthropus* diesen C/P3-Komplex *nicht* besaß, muss es sich hier entweder um eine Reversion oder eine Parallelentwicklung handeln, nach Martin Pickford Jojo-Effekt genannt (Gibbons 2002), wodurch das Merkmal zudem seine diagnostische Bedeutung verliert. Doch das Fehlen genau dieses Merkmals ist das Hauptkriterium für den „Hominidenstatus“ von *Ar. ramidus* (siehe dazu auch Kritik bei Wood & Harrison 2011).

3. Ist der bipede Affe *Oreopithecus* ein Uronkel von *Ardipithecus*?

Morphologische Ähnlichkeiten von *Ardipithecus* gibt es nicht nur mit anderen miozänen Formen wie *Sahelanthropus* und *Orrorin*, sondern – bezüglich der Hüft- und Fußkonstruktion und den kleinen Eckzähnen – auch mit

Glossar

ALGV: angenommener letzter gemeinsamer Vorfahre von Mensch und Affe.

Arbipedie: zweibeinige Fortbewegung auf Ästen (*arbor*, lat. = Baum).

Bipedie: Zweibeinigheit.

C/P3-Komplex: siehe „sektoriales Gebiss“

„hominid“ in Anführungsstrichen: Mit diesem Begriff werden hier alle (fossilen) Formen bezeichnet, die sich *nach* der Aufspaltung vom gemeinsamen Vorfahren von Mensch und Affe auf der menschlichen Linie befinden und die früher mit dem gleichen Begriff *hominid* (ohne Anführungsstriche) bezeichnet wurden. Dieser Begriff *hominid* hat seit einer wesentlichen Taxonomieveränderung eine andere Bedeutung erworben (aufgrund der genetischen Erkenntnisse werden alle Arten, die zur Familie der Hominidae gehören, als *hominid* bezeichnet, d. h. Mensch *inklusive* aller Großer Menschenaffen). Bedauerlicherweise wird er in der Literatur sowohl in der neuen wie in der alten Bedeutung verwendet, was zu viel Verwirrung geführt hat. Deshalb wird er hier in Anführungsstrichen geführt. Einige verwenden synonym dafür *hominin*.

Homoplasien: Bauplanähnliche Strukturen, die trotz ihrer Ähnlichkeit als mehrfach unabhängig entstanden interpretiert werden müssen. Dazu gehören Y Konvergenzen, Parallelentwicklungen und Rückentwicklungen.

Konvergenz: gleichartige Entwicklung ähnlicher Strukturen und Funktionen einzelner Organe nicht abstammungsmäßig verwandter Organismen.

Lordose: s-förmige Biegung

monomorph: (bei beiden Geschlechtern) gleich gestaltet.

Palmigradie: die Hand setzt beim vierfüßigen Gang flach auf

Phylogenie: Stammesgeschichte, Evolutionsverlauf.

sektoriales Gebiss: der obere Eckzahn wird am unteren Prämolaren P3 geschliffen (C/P3-Komplex).

sexualdimorph: bei den beiden Geschlechtern verschieden gestaltet.

Taxonomie: biologische Arbeitsrichtung, die die Mannigfaltigkeit der Organismen beschreibt, benennt und ordnet.

Oreopithecus, ein etwa 30 kg schwerer miozäner Menschenaffe aus einer isolierten Inselökologie und aus einem etwas älteren Zeitfenster (9-7 MrJ). Er wurde 1872 beschrieben und seine bisher diskutierte evolutive Position schwankt zwischen Hundsaffenartigen (Cercopithecidae), Menschenaffe (Hominoide) und Menschenvorfahre („Hominide“) hin und her. Beim erstmaligen Plädoyer für eine mögliche Vorfahrenschaft zum Menschen wies Hürzeler 1949 in seiner Erstbeschreibung auf das „menschensähnliche“ Gebiss mit kurzer Schnauze und kleinen Eckzähnen sowie auf die Merkmale für eine Form des aufrechten Gangs hin. Letzteres wurde in einer weiteren Studie fast ein halbes Jahrhundert später spezifiziert, ohne jedoch einen hominiden Status zu beanspruchen (Lumballordose, kurze breite Hüftknochen, geringer Abstand zwischen Hüftgelenkspfanne und Darmbein-Kreuzbein-gelenk, Neigung des distalen (körperfernen) Oberschenkelknochens nach innen, prominenter vorderer unterer Darmbeinstachel, x-beinig orientiertes Kniegelenk und ein einzigartiger Stand-Fuß; siehe auch (Köhler & Moyà-Solà 1997). Besonders auffallend und höchst ungewöhnlich ist der Großzeh, der mit seinen 100 Grad weit stärker

noch als der „Ardi“-Zeh abgespreizt ist und als eine Art Dreibein beim aufrechten Gang fungiert haben könnte.

Vor 10 Jahren wurde dies als eine besondere Form der Bipedie bei *Oreopithecus* neu und sehr detailliert beschrieben und als erstaunliche Konvergenz interpretiert, ohne ihr jedoch eine phylogenetische Bedeutung beizumessen, sondern nur Modellcharakter für das Verständnis für die Entstehung der menschlichen Bipedie. („The morphology of *Oreopithecus* is not ape-like, because it is functionally designed for habitual and not facultative terrestrial bipedal activities, but neither is it hominid-like, as the special environmental conditions of islands engraved their peculiar traits. Nevertheless, the striking convergences with and differences from hominids clearly make *Oreopithecus* a key species for understanding human bipedality.“) (Köhler & Moyà-Solà 1997, Rook et al. 1999; siehe auch Brandt 1999).

Trotz teilweise passender Morphologien wird *Oreopithecus* aus der Kandidatur zu Hominiden ausgeschlossen, da er zur falschen Zeit (7-9 MrJ) und am falschen Ort (isolierte Insel Italiens) lebte. Die Paläanthropologen haben sich zunehmend damit abfinden müssen, dass verschiedene Formen des aufrechten Gangs mehrmals unabhängig vom Menschen entstanden sein müssen. Deshalb beschränkt man sich auch bei *Oreopithecus* auf die Untersuchung dieser Bipedie als Modellform ohne phylogenetische Bedeutung. So wurde auf der Suche nach den notwendigen selektiven Zwängen vorgeschlagen, dass der aufrechte Gang die Nahrungserwerbsmöglichkeiten bei *Oreopithecus* erweitert habe (Köhler & Moyà-Solà 1997), vergleichbar mit dem heutigen Orang Utan. Ähnliches wurde auch für die frühmiozäne Form *Morotopithecus* angenommen: die Aufrichtung des lordotisch vorgeformten Körpers auf die Hinterbeine um mit den Vorderextremitäten (= Händen) neue Nahrungsquellen an den weniger tragfähigen Zweigen zu erreichen. Die obige Futterhypothese erinnert auch an die Strategie, die Lovejoy für *Ardipithecus* vorschlug: Reproduktionsvorteil (Sex für Futter) durch aufrechten Gang, der phylogenetisch sehr offensiv mit dem menschlichen Gang in Verbindung gebracht wurde. Meist jedoch verbleibt man bei der Untersuchung miozäner Formen beim „Modell“, obwohl es auch einen weniger bekannten Vorschlag zur frühmiozänen Entwicklung des aufrechten Gangs mit phylogenetischer Bedeutung für *Homo* gibt, was ebenfalls eine Säule der menschlichen Evolution ins Wanken bringen würde (Thorpe et al. 2009).

4. Alte und neue Hypothesen zur Entstehung des aufrechten Gangs: Wie bewegte sich der letzte gemeinsame Vorfahre fort?

In der Auseinandersetzung um *Ardipithecus* steht vor allem die Diskussion über die Entstehung des aufrechten Gangs in Zentrum. Die unterschiedlichsten Vorstellungen dazu wurden diskutiert (Tab. 1).

Tab. 1: Hypothesen zur Entstehung des aufrechten Gangs: unterschiedliche Ausgangspunkte bezüglich Substrat und Lokomotionstypus

A. terrestrische Entstehung:

1. langsame Aufrichtung ausgehend vom Knöchelgang mit Knie- und Hüftbeugung? (Washburn 1967, Richmond & Strait 2001, Richmond & Strait 2000, Begun 2007; Gebo 1989)
2. eventuell mit tripedalem Durchgangsstadium und Einhändigkeit (Kelly 2001)

B. arboreale Entstehung:

1. Schwinghangeln ähnlich Gibbon „Hylobipedie“ (Keith 1902)
2. quadruped horizontales Klettern mit partieller Körperaufrichtung (Straus 1949)
3. frühmiozäne „Arbipedie“ (horizontales Klettern mit handunterstützter Bipedie) (Thorpe et al. 2007)
4. vertikales Stemmgreifklettern mit Suspension (Fleagle 1988; Probst 1980)

C. amphibische Entstehung:

1. rein aquatisch/Schwimmen (Fluß, See oder Meer) (Morgan 1982; Morgan 1997; Verhaegen 1995; Langdon, 1997)
2. aquaboreales Waten (Waldrand am Fluß/See/Meer, waten mit Festhalten) (Niemitz 2010, Niemitz 2010; Verhaegen et al. 2002)

Im Folgenden sollen drei Hypothesen verglichen werden: Die neue Hypothese wird eingerahmt von der durch „Ardi“ herausgeforderten Nullhypothese (Knöchelgängervorstellung) und von einer Außenseiterposition basierend auf einem frühmiozänen arbipeden Vorfahren. Letztere bieten einen Ausweg für ein bedeutendes Problem der beiden ersten Hypothesen: die zahlreichen Homoplasien (Konvergenzen, Parallelentwicklungen und Reversionen).

a) Die Nullhypothese: Der knöchelgehende Savannenaaffe

Seit etwa einem halben Jahrhundert beruht die Vorstellung zur Evolution des aufrechten Gangs auf einem zentralen Paradigma: die Aufrichtung des Körpers auf zwei Unterstützungspunkte (Orthogradie) entstand als direkte Folge des immer trockener werdenden Klimas und der dadurch zurückgehenden Regenwälder mit zunehmend offenen Savannengebieten. Der auf den Lebensraum Baum angepasste Menschenaffe musste den neuen Lebensraum Savanne erobern, u. a. durch die Aufrichtung auf zwei Beine. Als lebendes Modell für diesen Vorfahren kam seit der molekularbiologischen Revolution nur der Schimpanse mit seiner genetisch größten Ähnlichkeit zum Menschen in Frage.

Die Arm- und Handkonstruktion des Schimpansen unterscheidet sich deutlich von der des Menschen, da sie wegen der hangelnden Fortbewegung ihr gesamtes Körpergewicht auch mit einem ihrer stark verlängerten Arme tragen können müssen. Die „Haken“hand mit gebogenen Fingerknochen und der eher rigiden Handfläche verhindert, dass beim vierbeinigen Gang die Handflächen flach auf dem Substrat aufliegen können (Faustgang beim Orang, Knöchelgang bei Schimpansen und Goril-

la). Dadurch werden die von vornherein sehr langen Arme noch mehr verlängert, so dass auf dem Savannenboden ihr Rumpf noch etwas stärker aufgerichtet wird. Der ALGV besaß also als eine Präadaptation (Voranpassung) für die Entwicklung des aufrechten Gangs: die Knöchelgängerhand mit Anpassungen ans Hangeln, einen flexiblen Greiffuß, eine verkürzte Lendenregion, einen trichterförmigen Brustkorb, und eine gebeugte Hüft- und Knieposition bei Körperstammaufrichtung.

Es wurden im Laufe der Jahrzehnte verschiedene Vorschläge diskutiert, welcher Selektionsdruck zur Aufrichtung des Körperstammes führen könnte: die Werkzeugkultur, die Handfreiheit braucht, Räuberdruck (früheres Erspähen des Feindes), verbesserte Futtersuche durch Handgebrauch bei der Versorgung der Nachkommen (Lovejoy 1981), energetische Vorteile beim aufrechten Gehen (Pontzer et al. 2009) und thermoregulatorische Betrachtungen (Wheeler 1991). Nur die beiden letzten Vorschläge konnten quantitativ untersucht werden, jedoch mit wenig überzeugenden Ergebnissen.

Eine Flut an Literatur des letzten Jahrhunderts beschäftigte sich u. a. mit der Schwierigkeit, wie aus einer versteiften Knöchelgängerhand eine flexible menschliche Greifhand, aus dem flexiblen Greiffuß ein rigider Standfuß oder aus der gebeugten Hüft- und Knieposition eine ergonomisch sinnvolle Aufrichtung umkonstruiert werden kann (Übersicht Brandt 1995). Der führende Primatologe Begun weist auf Spuren des Knöchelgangs in der menschlichen Hand hin (Begun 2007): „However, humans share knuckle-walking characters with African apes that are absent in orangutans. These are most parsimoniously explained by positing a knuckle-walking precursor to human bipedalism.“ Doch Ende des letzten und Anfang dieses Jahrhunderts deutet einiges darauf hin, dass bipede Hominiden auch im Buschwald vorkamen (*A. garhi*, *A. ramidus*) und damit die Savanne nicht (alleiniger) Ort der Entstehung des aufrechten Gangs sein kann.

b) Die „Ardi“-Hypothese: generalisierter Astläufer mit Lordosefähigkeit

White und Kollegen fordern nun diese herkömmliche Vorstellung zur Entstehung der Bipedie drastisch heraus: der Vorläufer zweibeiniger „hominider“ Formen und gleichzeitig der gemeinsame Vorfahre von Schimpanse und Mensch sei nicht, wie seit einem halben Jahrhundert angenommen, ein knöchelgehender Bodenaffe mit Fähigkeit zum Hangeln und vertikalen Klettern, sondern ein Baumprimat, der mit seiner vierfüßig-horizontale kletternden Fortbewegung ohne Haken- oder Knöchelgängerhand eher einer Meerkatze gleicht als einem Menschenaffen. Sie begründen diese Sicht damit, dass „Ardi“ kein Anzeichen für Knöchelgang zeigt, dagegen aber relativ kurze Finger mit einem kräftigem Daumen und eine meerkatzenartige Palmigradie (die Hand setzt beim vierfüßigen Gang flach auf) besitzt, außerdem eine bipede Aufrichtung in der Hüfte durch seine lange flexible Wirbelsäule mit der Fähigkeit zur Lordose, kombiniert mit starken Klettermuskeln, und ein im Gewölbe etwas versteifter Fuß mit kurzen Zehen, jedoch mit einer stark

abstehenden Großgreifzehe: Daraus leitet man als gemeinsamen Vorfahren einen agilen, horizontal kletternden Baumläufer mit vorgeprägte Lordosefähigkeit ab.

Aus diesem Vorfahren habe sich zuerst *Ardipithecus* und danach aus diesem die Australopithecinen, genauer gesagt *A. afarensis*, entwickelt. Letztere zeigen – wenn es nach den neuesten äthiopischen Funden und ihren Findern geht – ausschließlich bodenlebende und bipede Anpassungen und keine Anzeichen von Suspension (Hangeln) oder Knöchelgang (Haile-Selassie 2010a). Damit wird die Vorfahrenposition von *Ardipithecus* gestärkt: Denn wenn der Vorfahre nur horizontales Klettern mit Lordosevorgeprägung, aber keine hangelnde oder knöchelgehende Fortbewegung beherrschte, können eventuelle Nachfahren diese auch nicht besitzen. Die ziemlich variable Beinlänge der kurzbeinigen „Lucy“ und ihres langbeinigen „Bruders“ erklären sie als offensichtlich für den perfekten aufrechten Gang weniger wichtig als die Beckenkonstruktion (Haile-Selassie 2010a) Auch die Neuanalyse der ähnlich alten Laetoli-Fußspuren (Raichlen et al. 2010) aus dem benachbarten Tansania fügt sich gut in ihr Bild, dass *Australopithecus* vollständig biped gewesen sei. Zuerst kam also die „neue“ Hüfte, die dann angeblich eine Stasis (Stillstand) von mehreren Millionen Jahren erlebte: die etwa 1,2 MrJ alte äthiopische *Homo erectus*-Frau BSN49/P27a-d aus Busidima nahe Hadar (Simpson et al. 2008) zeige wenig Unterschiede zum Becken von „Lucys-Bruder“ (Ruff bezweifelt deswegen auch die Zuordnung des ziemlich Lucy-ähnlichen Beckens zu *erectus*; in *NewScientist*, 13. November 2008).

c) Die „Arbipedie“-Hypothese: Frühmiozäner Baumläufer mit handunterstützter Bipedie

Die Modelle a) und b) müssen sich beide mit einer großen Anzahl von Parallelismen auseinandersetzen, die eine widerspruchsfreie Stammbaumrekonstruktion verhindern. Es erinnert an das *Sivapithecus*-Dilemma, welches das Scheitern beschreibt, mittels Schädelmerkmalen einen widerspruchsfreien Stammbaum miozäner Menschenaffen konstruieren zu wollen (siehe Abschnitt „Affen im Dilemma“).

Die gemeinsame Fähigkeit zur Aufrichtung des Körperstammes (Orthogradie) als wichtiges gemeinsames Merkmal aller heutigen Hominoidea und das Auftauchen verschiedener bipeder Formen im Miozän ist die Grundlage für einen neuen Vorschlag von Thorpe und Crompton (Thorpe et al. 2007; O’Higgins & Elton 2007; Crompton et al. 2008; Thorpe et al. 2009). So rennen Gibbons mit großer Geschwindigkeit zweibeinig aufrecht, indem sie ihre Arme seitlich als Balancestange austrecken, Orangs angeln auf den Hinterbeinen stehend nach Früchten an höheren Ästen oder laufen mit durchgestreckten Hüften und Knien und mit gesammelte Früchten in ihren Händen aufrecht auf dem (Käfig)-Boden, Schimpansen watscheln mit gebeugten Hüften und Knien, manchmal unterstützt mit einer Vorderextremität („Tripédie“) und *Homo* schreitet mit seinen, flexiblen aber durchgestreckten Knien und Hüften aufrecht.

Diese Autoren schlagen vor, einen generalisierten früh-

miozänen Baumläufer mit der Fähigkeit zur stabilen Körperstammaufrichtung, d. h. zu einer handunterstützten Bipedie, an die Basis *aller* Hominoidea zu setzen. Dieser „arbipede“ Vorfahre habe sich ähnlich wie der Orang im Geäst aufgerichtet, um Futter von höher gelegenen Ästen zu erlangen, die ihr Körpergewicht nicht mehr tragen („Arbipedie“; Wortneuschöpfung, zusammengesetzt aus arboreal = zum Baum gehörig und Bipedie = aufrechter Gang). Bei ihrer handunterstützten Bipedie strecken Orangs Hüfte und Knie vor allem dann völlig durch, wenn es sich um stark nachgebende, d. h. federnde Äste handelt, auf denen er steht. Das gleiche beobachtet man beim Menschen, wenn er auf einer federnden Unterlage geht. (Schimpansen dagegen halten immer Hüfte und Knie gebeugt, in einem Winkel, der umso stärker wird, je federnder die Unterlage ist, und auch die meisten anderen Primaten gehen in einem solchen Setting ebenfalls in die Knie.)

Diese handunterstützte „Arbipedie“ im Baum könnte als Ausgangspunkt für alle hominoiden Lokomotionstypen gelten (Brachiation [Schwinghangeln], Suspension, vertikales Klettern, Knöchelgehen und Schreiten). Somit könnten Parallelismen und Reversionen im nachfolgenden Stammbaum vermieden werden. Die ursprüngliche Fortbewegungsart aller Großen Menschenaffen ist danach dann nicht wie bislang angenommen das Hangeln, sondern die handunterstützte zweibeinige Aufrichtung im Geäst, von dem sich viele der gemeinsamen Hominoideamerkmale ableiten lassen (der flache breite Brustkorb, die Überkopf-Position der Arme, die langen Finger und die flexible Handkonstruktion).

Als Vorfahren aller Menschenaffen schlagen Thorpe und Crompton einen palmigrad laufenden agilen horizontal-kletternden Baumbewohner mit der Fähigkeit zur Körperaufrichtung (Orthogradie) und zur handunterstützten „Bipedie“ vor (was an mancher Stelle an „Ardi“ erinnert, von dem keine Aufrichtung im Geäst beschrieben wurde). Ein sehr früher Vertreter mit bipeden Anzeichen könnte *Morotopithecus bishopi* sein. Aufgrund der Schulter- und Oberschenkelknochen und dem „modern“ anmutenden Beckengürtel des fast 21 MrJ alten *Morotopithecus* (Sanders & Bodenbender 1994; Gebo et al. 1997, Gibbons & Culotta 1997) nimmt man an, dass diese Tiere auch aufrecht auf den Ästen stehen konnten, sich mit einer Hand festhielten und mit der anderen im Geäst nach Futter geangelt haben (MacLachy et al. 2000, MacLachy 2004).

Das Frühe „Arbipedie“-Modell würde viele Homoplasien auflösen, aber auch Polaritätswechsel und Verschiebung, was den Verlust von momentan diagnostisch relevanten Merkmalen bedeuten würde. Auch nach diesem Modell müssten weitreichende Parallelentwicklungen angenommen werden: die Suspension mit ihren komplexen Anpassungen in der Hand muss dann jeweils mehrfach unabhängig voneinander entwickelt worden sein, es sei denn es handelte sich bei dem Vorläufer um eine omnipotente Form.

Man hat sich in diesem Zusammenhang Gedanken gemacht, wie ein solcher arbipeder Vorfahre entstehen

könnte. Eine theoretische Überlegung zu homeotischen Pax-Genen soll demonstrieren, dass nur wenige morphogenetische Mutationen für einen entsprechenden Umbau notwendig sind, um aus einem rein vierfüßigen und pronograden generalisierten Affen ohne Körperstammaufrichtung einen neuen, orthograden Bauplan der Hominoidea zu erzeugen mit menschlicher Lumbalwirbelsäule, verbreiterem Sacrum, Becken und Brustkorb (Filler 2007). Allerdings ist eine solche Überlegung spekulativ. Nach Filler sind die orthograd-biped anmutenden Gemeinsamkeiten von *Morotopithecus*, Gibbons, *Oreopithecus*, *Pieralopithecus*, *Pongo*, *Gorilla*, *Pan*, *Australopithecus* und *Homo* nicht Homoplasien, sondern Synapomorphien, die auf einen gemeinsamen frühmiozänen Vorfahren hinweisen.

Nach dieser Vorstellung ist die Bipedie viel älter und ohne diagnostische Bedeutung mehr für die Gattung *Homo*. Dass der Mensch und seine Bipedie schon aus dem Frühmiozän stammen und zudem arborealen Ursprungs seien, wurde schon von Keith 1902 und Straus 1949 diskutiert (siehe dazu Brandt 1995). „Menschliche Bipedie ist also weniger eine Innovation als die Nutzung einer Fortbewegung, vererbt vom gemeinsamen Vorfahren der Großen Menschenaffen.“ („Human bipedalism is thus less an innovation than an exploitation of a locomotor behavior retained from the common great ape ancestor“) (Thorpe et al. 2007).

5. Affen im Dilemma oder die mehrfache Entstehung der Bipedie

Die verschiedenen Formen der Bipedie aus Miozän und Pliozän müssen nach herkömmlicher Deutung mehrfach und unabhängig voneinander entstanden sein. Das ist für manchen Primatologen ähnlich schwer zu akzeptieren wie die mehrfache Entwicklung des Knöchelgangs angesichts dieser hochkomplexen Strukturen. Wenn man versucht, bei den miozänen Menschenaffen phylogenetische Verbindungen herzustellen (Larson 1998, Wood 1999, Begun 2007, Almécija et al. 2009) wird man in einen endlosen Kampf mit Konvergenzen, Parallelismen und Reversionen aufgrund der vielfältigen Schismata verwickelt, der zu entsprechend zahlreichen Stammbäumen führt (Anzahl der Stammbäume entspricht der Anzahl der Forscher). Dieses Phänomen ist auch als *Sivapithecus*-Dilemma bekannt geworden (Pilbeam & Young 2001), nachdem die Fortbewegungsweise und die Schädelkonstruktion dieses miozänen Menschenaffen in völlig verschiedene und inkompatible phylogenetische Richtungen weist. Vielfältige Schismata zwischen Kopf/Körper, Arm/Bein, Gesicht/Gehirn machten Homoplasien, d. h. die Annahme von Mehrfachentwicklungen verschiedener Merkmalskomplexe notwendig. Die ständig zunehmende Zahl der Homoplasien sowohl im Miozän wie auch im Pliopleistozän veranlasste Schrenk, verschiedene „experimentelle Morphen“ zu postulieren, die sich auf einer evolutiven Spielwiese tummeln und die sich jeglicher Stammbaumrekonstruktionen entziehen (Schrenk et al. 2004).

6. Alles Afar oder was? „Ardi“ und die äthiopische Evolution

Ardi als Vorfahre des Menschen und direkter Nachfahre des ALGV – eine brillantere Position ist kaum denkbar. Diese Position will das Team um White stärken, zumal sie sicher nicht unangefochten bleibt. Das Fehlen der typisch australopitheciden Merkmale bei Ardi wird mit den primitiven Formen des äthiopischen *A. afarensis* und *A. anamensis* in Verbindung gebracht.

Die recht kurze Zeitspanne zwischen dem 4,4 MrJ alten *Ardipithecus* (WoldeGabriel et al. 2009) und dem neuerdings ebenfalls im Afar-Dreieck gefundenen 4,2 MrJ alten *Australopithecus anamensis* (Haile-Selassie 2010b), und die Äußerung, dass die späteren Australopithecinen eher zu spezialisiert seien, deuten an, dass die Autoren in diesen eher einen Seitenast als eine direkte Vorfahrenschaft des Menschen erblicken. Damit ergäbe sich aber eine „neue“ Fundlücke von 2 Millionen Jahren, nämlich zwischen den knapp 4 Millionen Jahren für den letzten *A. anamensis* und dem 2 Millionen Jahre alt datierten ersten *Homo*.

Doch auf dem Hintergrund weiterer Publikationen aus der gleichen Ecke scheint dieses Problem auch schon gelöst zu sein: *A. afarensis* als Nachfahre ist passend (gemacht worden), da die – für ihre Hypothese unpassende – Knöchelgang- und Hangel-Morphologie durch weitere äthiopische *afarensis*-Funde von Woranso aus dem Afar-Dreieck inzwischen völlig zerstreut werden konnte: das neue 3,6 MrJ alte partielle Skelett von „Lucys Großen Bruder“ zeige keinerlei Anzeichen für knöchelgehende oder hangelnde Anpassungen (Haile-Selassie 2010a), und seine langen Beine weisen in die richtige Richtung. Damit sei die lange Diskussion um die schimpansenähnliche Fortbewegung von „Lucy“ & Co. endgültig vom Tisch.

Außerdem haben die Äthiopier einen weiteren, hochinteressanten Fossilienkomplex parat, mit dem sie den engen phylogenetischen Zusammenhang zwischen *A. anamensis* (4,2-3,9 MrJ) und *A. afarensis* in der fraglichen verbleibenden Lücke zwischen 3,6-3,9 MrJ sehr augenscheinlich demonstrieren wollen (Haile-Selassie 2010b). Das morphologische Kontinuum sei nach beiden Richtungen – *anamensis* und *afarensis* – so lückenlos vorhanden, dass den Autoren sogar eine Artdifferenzierung zwischen beiden Arten schwierig erschiene. Man könnte meinen, dass hier eine weitere Taxaverengung (*anamensis* und *afarensis*) angebahnt wird (siehe Abschnitt „Wie Merkmale, Taxonomie und Phylogenie sich gegenseitig beeinflussen – das Beispiel *Ardipithecus*“).

Bei der erstaunlichen Vielzahl von Fundstellen im Gebiet des Middle Awash zwischen Spätmiozän und Pleistozän (Aramis, Ada Issi, Maka, Hadar, Woranso, Gona, Bouri, Omo, Herto u. v. m.) mit den unterschiedlichsten „hominiden“ Fossilien (*Ar. kadabba* von 5,2-5,8 MrJ, *Ar. ramidus* um 4,4 MrJ, *A. anamensis* von 4,2-3,9 MrJ, *A. afarensis* von 3,4-3,8 MrJ, *A. garhi* um 2,5 MrJ, die (noch) ältesten Werkzeuge um 2,6 MrJ, *H. erectus* um 1,0 MrJ und *H. sapiens idaltu* um 0,16 MrJ) liegt die äthiopische Evolution zum Menschen nicht fern. Wenn man jedoch einer äthiopi-

schen „Monopolisierung“ der menschlichen Fossilgeschichte nachstrebt, könnte diese „Versuchung“ auch die Interpretation von Merkmalen und phylogenetischen Zusammenhängen trüben. Einer solchen äthiopisch-linearen Engführung *ramidus* – *afarensis* – *Homo* steht jedoch der Gesamtfossilbefund entgegen, der statt dieses „clean views“ eines Stammbaums den „messy view“ eines Stammbusches nahe legt.

Literatur

- Almécija S, Alba D & Moyà-Solà S (2009) Pierolapithecus and the functional morphology of Miocene ape hand phalanges: paleobiological and evolutionary implications. *J. Hum. Evol.* 57, 284-297.
- Begun DR (2007) How to identify (as opposed to define) a homoplasy: examples from fossil and living great apes. *J. Hum. Evol.* 52, 559-572.
- Begun DR, Richmond BG & Strait DS (2007) Comment on „Origin of human bipedalism as an adaptation for locomotion on flexible branches“. *Science* 318, 1066; author reply 1066.
- Berger LR, de Ruiter DJ, Churchill SE, Schmid P, Carlson KJ, Dirks PHGM & Kibii JM (2010) *Australopithecus sediba*: A New Species of Homo-Like Australopithecine from South Africa. *Science* 328, 195-204.
- Brandt M (1995) Der Ursprung des aufrechten Ganges. Zur Fortbewegung der plio-pleistozänen Hominiden. Hängsler Edition „pascal“.
- Brandt M (1999) Ein Affe auf zwei Beinen: *Oreopithecus*. *Studium Integrale Journal* 6, 33-37.
- Crompton RH, Vereecke EE & Thorpe SK (2008) Locomotion and posture from the common hominoid ancestor to fully modern hominins, with special reference to the last common panin/hominin ancestor. *J. Anat.* 212, 501-543.
- Filler AG (2007) Homeotic evolution in the mammalia: diversification of therian axial seriation and the morphogenetic basis of human origins. *PLoS One* 2, e1019.
- Fleagle JG (1988) *Primate Adaptation and Evolution*. San Diego.
- Franzen JL, Gingerich PD, Habersetzer J, Hurum JH, von Koenigswald W & Smith BH (2009) Complete primate skeleton from the Middle Eocene of Messel in Germany: morphology and paleobiology. *PLoS One* 4, e5723.
- Gebo DL (1989) Locomotor and phylogenetic considerations in anthropoid evolution. *J. Hum. Evol.* 18, 201-233.
- Gebo DL, MacLatchy L, Kityo R, Deino A, Kingston J & Pilbeam D (1997) A hominoid genus from the Early Miocene of Uganda. *Science* 276, 401-404.
- Gibbons A (2002) In search of the first hominids. *Science* 295, 1214-1219.
- Gibbons A & Culotta E (1997) Miocene primates go ape. *Science* 276, 355-356.
- Haile-Selassie Y (2001) Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 412, 178-181.
- Haile-Selassie Y, Suwa G & White TD (2004) Late Miocene teeth from Middle Awash, Ethiopia, and early hominid dental evolution. *Science* 303, 1503-1505.
- Haile-Selassie Y, Latimer BM, Alene M, Deino AL, Gibert L, Melillo SM, Saylor BZ, Scott GR & Lovejoy CO (2010a) An early *Australopithecus afarensis* postcranium from Woranso-Mille, Ethiopia. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107, 12121-12126.
- Haile-Selassie Y, Saylor BZ, Deino A, Alene M & Latimer BM (2010b) New hominid fossils from Woranso-Mille (Central Afar, Ethiopia) and taxonomy of early *Australopithecus*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 141, 406-417.
- Kelly RE (2001) Tripedal knuckle-walking: a proposal for the

- evolution of human locomotion and handedness. *J. Theor. Biol.* 213, 333-358.
- Keith A (1902) The Extent to which the Posterior Segments of the Body have been Transmuted and Suppressed in the Evolution of Man and Allied Primates. *J. Anat. Physiol.* 3, 18-40.
- Köhler M & Moyà-Solà S (1997) Ape-like or hominid-like? The positional behavior of *Oreopithecus bambolii* reconsidered. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94, 11747-11750.
- Larson SG (1998) Parallel evolution in the hominoid trunk and forelimb. *Evol. Anthropol.* 6, 87-99.
- Langdon JH (1997) Umbrella hypotheses and parsimony in human evolution: a critique of the Aquatic Ape Hypothesis. *J. Hum. Evol.* 33, 479-494.
- Lovejoy CO (1981) The Origin of Man. *Science* 211, 341-350.
- MacLatchy L (2004) The oldest ape. *Evolutionary Anthropology* 13, 90-103.
- MacLatchy L, Gebo D, Kityo R & Pilbeam D (2000) Postcranial functional morphology of *Morotopithecus bishopi*, with implications for the evolution of modern ape locomotion. *J. Hum. Evol.* 39, 159-183.
- Morgan E (1982) *The Aquatic Ape: a Theory of Human Evolution*: Stein and Day.
- Morgan E (1997) *The Aquatic Ape Hypothesis*. London: Souvenir Press.
- Niemitz C (2010) The evolution of the upright posture and gait – a review and a new synthesis. *Naturwissenschaften* 97, 241-263.
- O'Higgins P & Elton S (2007) Anthropology. Walking on trees. *Science* 316, 1292-1294.
- Pilbeam D & Young N (2001) *Sivapithecus* and hominoid evolution: some brief comments. In L de Bonis, GD Koufos and P Andrews (eds) *Phylogeny of the Neogene hominoid primates of Eurasia*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, pp. 349-364.
- Pontzer H, Raichlen DA & Sockol MD (2009) The metabolic cost of walking in humans, chimpanzees, and early hominins. *J. Hum. Evol.* 56, 43-54.
- Prost JH (1980) Origin of bipedalism. *Am. J. Phy. Anthropol.* 52, 175-189.
- Raichlen DA, Gordon AD, Harcourt-Smith WE, Foster AD & Haas WR (2010) Laetoli footprints preserve earliest direct evidence of human-like bipedal biomechanics. *PLoS One* 5, e9769.
- Richmond BG & Strait DS (2000) Evidence that humans evolved from a knuckle-walking ancestor. *Nature* 404, 382-385.
- Straus WL, Jr. (1949) The riddle of man's ancestry. *Q. Rev. Biol.* 24, 200-223.
- Richmond BG & Strait DS (2001) Knuckle-walking hominid ancestor: a reply to Corruccini & McHenry. *J. Hum. Evol.* 40, 513-520.
- Rook L, Bondioli L, Kohler M, Moya-Sola S & Macchiarelli R (1999) *Oreopithecus* was a bipedal ape after all: evidence from the iliac cancellous architecture. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96, 8795-8799.
- Sanders WJ & Bodenbender BE (1994) Morphometric analysis of lumbar vertebra UMP 67-28: Implications for spinal function and phylogeny of the Miocene Moroto hominoid. *J. Hum. Evol.* 26, 203-237.
- Schrenk F, Sandrock O & Kullmer O (2004) An „Open Source“ Perspective of earliest hominid origins. *Coll. Antropol.* 28 Suppl 2, 113-119.
- Seiffert ER, Perry JM, Simons EL & Boyer DM (2009) Convergent evolution of anthropoid-like adaptations in Eocene adapiform primates. *Nature* 461, 1118-1121.
- Simpson SW, Quade J, Levin NE, Butler R, Dupont-Nivet G, Everett M & Semaw S (2008) A female *Homo erectus* pelvis from Gona, Ethiopia. *Science* 322, 1089-1092.
- Straus WL, Jr. (1949) The riddle of man's ancestry. *Q. Rev. Biol.* 24, 200-223.
- Thorpe SK, Holder RL & Crompton RH (2007) Origin of human bipedalism as an adaptation for locomotion on flexible branches. *Science* 316, 1328-1331.
- Thorpe SK, Holder R & Crompton RH (2009) Orangutans employ unique strategies to control branch flexibility. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* 106, 12646-12651.
- Verhaegen M (1995) Aquatic ape theory, speech origins, and brain differences with apes and monkeys. *Med Hypotheses* 44, 409-413.
- Verhaegen M, Puech P-F & Munro S (2002) Aquarboreal ancestors? *Trends Ecol. Evol.* 17, 212-217.
- Washburn, SL (1967) Behaviour and the Origin of Man. *Proceedings of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland*, No. 1967 (1967), pp. 21-27.
- Wheeler PE (1991) The thermoregulatory advantages of hominid bipedalism in open equatorial environments: the contribution of increased convective heat loss and cutaneous evaporative cooling. *J. Hum. Evol.* 21, 107-115.
- White TD, Suwa G & Asfaw B (1994) *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 371, 306-312.
- White TD, Suwa G & Asfaw B (1995) Corrigendum: *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 375, 88.
- WoldeGabriel G, Ambrose SH, Barboni D, Bonnefille R, Bremond L, Currie B, DeGusta D, Hart WK, Murray AM, Renne PR, Jolly-Saad MC, Stewart KM & White TD (2009) The geological, isotopic, botanical, invertebrate, and lower vertebrate surroundings of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 326, 65e1-5.
- Wood BA (1999) Homoplasy: Foe and Friend? *Evol. Anthropol.* 8, 79-80.
- Wood B & Harrison T (2011) The evolutionary context of the first hominins. *Nature* 470, 347-352.