©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Evolution des Lebens — und der Mensch
Die erdgeschichtliche Dokumentation

Von Erich Thenius
Institut für Paläontologie der Universität Wien
(Ausgearbeitete Fassung des Vortrages
vom 30. April 1980)

Inhalt

Einleitung 79
Historischer Überblick 80
Möglichkeiten und Grenzen der Evolutionsforschung 87
Beispiele fossilbelegter Evolution 90
Die stammesgeschichtliche Stellung und Herkunft des Menschen 112
Zusammenfassung 131
Literatur 132
Diskussionsbeiträge 137

Einleitung

Das im Rahmen der Vortragsreihe gehaltene Referat schließt sich an den Vortrag von F. Ehrendorfer über die Entstehung des Lebens und die Faktoren der Evolution an. Entsprechend der für den Vortrag zur Verfügung stehenden Zeit und

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

der Tatsache, daß die stammesgeschichtliche Herkunft des Menschen aufgezeigt werden soll, sind nur einige wenige fossil belegte Beispiele gewählt worden, die nicht nur die Fossildokumentation aufzeigen sollen, sondern auch die Möglichkeiten und Grenzen der stammesgeschichtlichen Forschung. Zugleich wird versucht, den ständigen Wissensfortschritt an Hand eines kurzen historischen Überblickes über einige wesentliche biologische Erkenntnisse darzulegen.

Historischer Überblick

Bereits im Altertum wurden Versteinerungen, wie etwa durch XENOPHANES (614 v. Chr.), HERODOT (500 v. Chr.) und ERATOSTHENES (276—196 v. Chr.) richtig als Reste einstiger Lebewesen erkannt. ARISTOTELES (384—322 v. Chr.) und die Schule der Scholastiker im Mittelalter betrachteten die Versteinerungen als Naturspiele (Lusus naturae), die durch eine Vis plastica bzw. einen Succus lapidescens entstanden seien. LEONARDO DA VINCI (1452—1519) oder FRACASTORO (1483—1553), die marine Fossilien mit einer einstigen Meeresbedeckung in Verbindung brachten, bildeten lediglich vereinzelte Ausnahmen mit ihren Auffassungen.

Daher stellte die Meinung der sog. „Diluvianer", die in den Fossilien Reste von Lebewesen sah, die durch die biblische Sintflut (diluvium = Überschwemmung) umgekommen seien, einen wesent-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

lichen Fortschritt dar. Der wohl bekannteste Vertreter der „Diluvianer" war der Züricher Arzt und Naturforscher J. J. SCHEUCHZER (1672—1733), der 1726 das Skelett eines Riesensalamanders aus dem Miozän von Öhningen am Bodensee als „Homo diluvii tristis testis" beschrieb und damit als das eines durch die Sintflut ertrunkenen armen Sünders deutete.

Bereits 1669 hatte NICOLAUS STENO (1638—1686) eine der wichtigsten Erkenntnisse für die Erdgeschichte in Form des Lagerungsgesetzes gewonnen. Dieses Gesetz besagt, daß bei ungestörter Lagerung in einem Profil die untersten Ablagerungen die ältesten, die obersten die jüngsten sind. STENO erkannte in den Fossilien Überreste von Lebewesen. Dennoch dauerte es bis zum Ende des 18. Jahrhunderts, bis die erste stratigraphische Tabelle 1799 durch den englischen Ingenieur WILLIAM SMITH, den Begründer der Biostratigraphie (1769—1839), erstellt wurde. Er erkannte, daß jede Zeit ihre charakteristischen Versteinerungen besitzt, die später von LEOPOLD VON BUCH (1774—1852) als Leitfossilien bezeichnet wurden.

Inzwischen hatte CARL VON LINNÉ (1707—1778) die binäre Nomenklatur, eine wesentliche Voraussetzung für die systematische Gliederung (Taxonomie) der Organismen, geschaffen. Diese ursprünglich nur für die damals bekannten rezenten Pflanzen- und Tierarten verwendeten international gültigen Namen wurden später auch für die fossi-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

len Pflanzen und Tiere verwendet. LINNÉ hat erstmalig Begriffe wie Mammalia (= Säugetiere) und Primates (= Herrentiere) geschaffen und als Angehörige der letztgenannten Gruppe die Gattungen *Lemur* (Halbaffe), *Simia* (Affe) und *Homo* (Mensch) angeführt. LINNÉ ging es bei dieser taxonomischen Gliederung nicht um verwandtschaftliche Beziehungen, sondern lediglich darum, ein System in die von Gott geschaffene Formenmannigfaltigkeit zu bringen.

Dank dieser Voraussetzungen konnten nunmehr planmäßige systematische Untersuchungen einsetzen, die zu einer Bestandsaufnahme der fossilen Lebewesen führten. GEORGES CUVIER (1769—1832), der bekannte Zoologe und Begründer der Wirbeltierpaläontologie, der sich vor allem mit den alttertiären Wirbeltierfaunen des Pariser Beckens befaßte, erkannte die Unterschiede dieser verschiedenaltrigen Faunen. Da er — im Gegensatz zu J. B. DE LAMARCK — jedoch den Standpunkt der Unveränderlichkeit der Art vertrat, konnte er diese Verschiedenheiten nur durch wiederholtes Aussterben und nachfolgende Schöpfung erklären, die schließlich zur sog. Katastrophentheorie führten.

Erst in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts begann sich die Vorstellung von der Evolution der Lebewesen durchzusetzen. Im Jahre 1859 veröffentlichte CHARLES DARWIN (1809—1882) sein Werk „On the origin of the species", das ihn zum Begründer der Abstammungslehre machte, un-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

geachtet der Tatsache, daß bereits vorher J. B. DE LAMARCK als Zoologe, K. SCHAAFHAUSEN als Anthropologe sowie F. A. QUENSTEDT und M. HÖRNES Vorstellungen über eine Evolution entwickelten. DARWIN zeigte jedoch nicht nur, daß die Arten veränderlich sind und eine stammesgeschichtliche Entwicklung zur gegenwärtigen Formen- und Artenfülle der Lebewesen geführt hat, sondern versuchte diese auch zu begründen. Die von DARWIN erkannten Voraussetzungen und Ursachen, wie Variabilität der Arten, Nachkommenüberschuß und Auslese (Selektion) werden auch heute noch als voll gültig anerkannt. Dazu kommen noch die bei geschlechtlicher Fortpflanzung mögliche Rekombination der Merkmale und die Isolation durch räumliche, physiologische und ethologische Faktoren. Da damals die Paläontologie durch Fossilfunde noch keinen entscheidenden Beitrag zur Abstammungslehre liefern konnte, führte DARWIN den Begriff „missing link" für derartige fehlende Übergangsglieder ein. Heute bezeichnet man solche nunmehr fossil dokumentierte Formen als „connecting links". So wurden, um nur ein Beispiel zu erwähnen, sämtliche Reste des Urvogels *Archaeopteryx* aus dem Ober-Jura erst nach 1859 gefunden.

Seither wurde von den Paläontologen eine ungeheure Fülle von fossilen Organismen geborgen und beschrieben und damit nicht nur der Nachweis zahlreicher heute ausgestorbener Tier- und Pflan-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

zenstämme erbracht, sondern auch Gesetz- und Regelmäßigkeiten der Evolution postuliert. Zu den bekanntesten zählen neben der DEPERET'schen Regel von der Größenzunahme, die Irreversibilitätsregel 1893 durch LOUIS DOLLO (1857—1911) und die Watson'sche Regel vom Mosaikmodus der stammesgeschichtlichen Entwicklung (DE BEER 1954). Die Irreversibilitätsregel besagt in der allgemeinen Form, daß die stammesgeschichtliche Entwicklung im Gegensatz zur anorganischen nicht umkehrbar ist. In der Fassung von O. ABEL (1911) bedeutet dies, daß ein völlig rückgebildetes Organ nicht mehr in gleicher Weise gebildet werden kann. Der Mosaikmodus der stammesgeschichtlichen Entwicklung besagt, daß die Evolution der einzelnen Merkmale nicht gleichzeitig, also synchron erfolgt. Man spricht daher auch von der Heterobathmie der Organisation bzw. der Merkmalskomplexe (s. TAKHTAJAN 1978).

Aussagen über die Entstehung des Lebens sind dem Paläontologen nicht möglich. Immerhin lassen sich Fossilreste bis weit in das Archaikum zurückverfolgen. Sie dokumentieren das hohe erdgeschichtliche Alter des Lebens auf der Erde, dessen älteste Spuren neuerdings an Hand von Chemofossilien in Form von biologischem Kohlenstoff aus Sedimentgesteinen von Westgrönland (Isua-Gebiet) mit einem Alter von 3,8 Milliarden Jahren angegeben werden (GERWIN 1979). Bemerkenswert ist ferner, daß die ältesten, körperlich erhaltenen Fos-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

silreste aus etwa 3,5 Milliarden Jahren alten Gesteinen des Archaikum als Prokaryota zu klassifizieren sind. Eukaryota (Organismen mit echtem Zellkern) sind in Form von Grünalgen erst aus dem jüngeren Präkambrium (Proterozoikum) bekannt (Abb. 1). Der älteste Nachweis einer Zelltei-

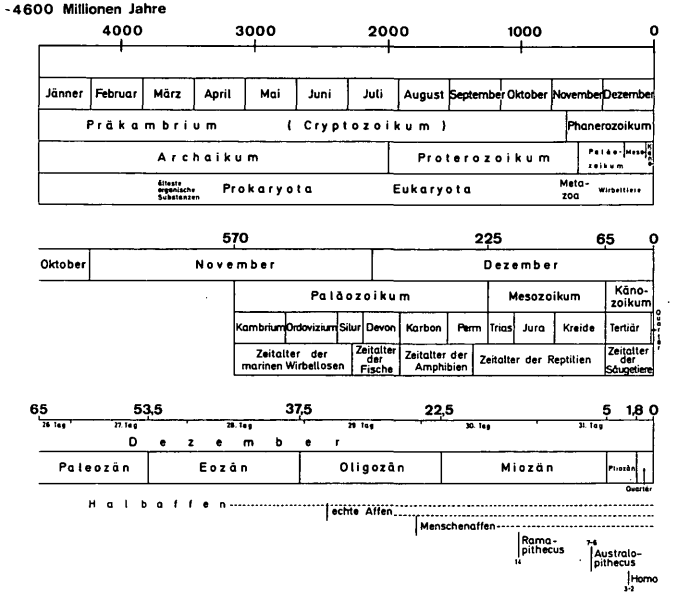

Abb. 1: Die Dauer der Erdgeschichte verglichen mit einem Kalenderjahr. Älteste Lebewesen (Prokaryota) seit etwa 3,3 bis 3,5 Milliarden Jahren bekannt, Eukaryota seit fast 2 Milliarden Jahren, Vielzeller (Metazoa) seit ca. 700 Millionen Jahren nachgewiesen. Die Primaten erscheinen erstmalig in der jüngsten Kreidezeit, echte Affen im Alt-Oligozän, Menschenaffen im Jung-Oligozän, Hominiden im Jung-Miozän.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

lung (Mitose) wird mit ungefähr 1,3 bis 1,5 Milliarden, jener von Vielzellern (Cormo- bzw. Zoobionta [= Metazoa]) mit mindestens 700 Millionen Jahren angegeben. Damit ist die organische Evolution, der zweifellos eine chemische Evolution vorausgegangen ist, wie besagte Chemofossilien aus dem älteren Archaikum belegen, für das Präkambrium dokumentiert. Charakteristisch ist jedoch, daß — abgesehen von den als Makrofossilien überlieferten Stromatolithen, also Kalkabscheidungen von Blaualgen — die meisten präkambrischen Fossilien Mikrofossilien sind. Erst aus dem jüngsten Cryptozoikum sind Reste von echten Makrofossilien bekannt.

Mit dem Beginn des Kambriums setzt eine reiche (Makro-)Fossilführung ein. Sie läßt sich durch die Fähigkeit der Organismen, Skelettsubstanzen auch aus anorganischen und damit fossil erhaltungsfähigen Substanzen zu bilden, erklären. Da im Kambrium bereits Vertreter sämtlicher Evertebratenstämme nachgewiesen sind, ist — mangels entsprechender präkambrischer Fossilien — keine Aussage über deren basale stammesgeschichtliche Zusammenhänge möglich.

Daher sind in diesem Rahmen fast ausschließlich Beispiele aus dem Bereich der Wirbeltiere berücksichtigt worden.

Zuvor jedoch noch einige grundsätzlich notwendige Bemerkungen über die Methoden der Evolutionsforschung.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Möglichkeiten und Grenzen der Evolutionsforschung

Stammesgeschichtliche Forschung beruht im Prinzip auf vergleichenden Untersuchungen. Der Schwerpunkt liegt bzw. lag dabei auf morphologischen Vergleichen homologer Organe bzw. Merkmale. Wurde ursprünglich nur der Grad der Ähnlichkeit als Gradmesser für den Verwandtschaftsgrad herangezogen (vgl. ZIMMERMANN 1967), so erkannte man nicht nur, daß Parallel- und Konvergenzerscheinungen verwandtschaftlich bedingte Ähnlichkeiten vortäuschen können, sondern auch, daß symplesio- und synapomorphe Merkmale im Sinne von HENNIG (1950, 1966) zu unterscheiden sind. Lediglich letztere geben Aufschluß über direkte Verwandtschaft und damit über den monophyletischen Ursprung einer Gruppe von Organismen.

Zu den rein morphologischen Vergleichen sind in den letzten Jahren zusätzlich sowohl physiologische und ethologische als auch karyologische und biochemische Vergleiche bzw. Untersuchungsmethoden gekommen, die nicht nur Aussagen über die Evolution (von Merkmalen), sondern auch über den vermutlichen stammesgeschichtlichen Ablauf zulassen. Freilich muß man sich bewußt sein, daß es sich bei letzteren stets um Deutungen handelt und man stets zwischen Befund und Interpretation unterscheiden muß. In der Paläontologie kommt al-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

lerdings der Zeitfaktor als zusätzliches und wichtiges Kriterium hinzu.

Während der Zoologe vor allem an Hand von morphologisch-anatomischen Reihen rezenter Formen Modelle der Evolution entwickeln kann, kann der Paläontologe unter Berücksichtigung eines Merkmals Stufenreihen aus zeitlich aufeinanderfolgenden Formen zusammenstellen. Bezieht sich die Evolution auf verschiedene Merkmalskomplexe, deren jeweilige Synapomorphie überdies gesichert erscheint, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß eine Ahnenreihe vorliegt, sehr groß (s. Abb. 2). Dazu kommt noch, daß man bei Mikrofossilien im geologischen Profil (z. B. Bohrkerne mit Foraminiferen aus Erdölbohrungen, Kleinsäuger aus Spaltenfüllungen) nicht nur mit Einzelindividuen, sondern mit ganzen Populationen (im paläontologischen Sinn) arbeiten kann. Damit sind sowohl Aussagen über die Variationsbreite möglich, als auch der Nachweis fließender Merkmalsänderungen — soweit sie die Schalen-, Skelett- oder Zahnmerkmale betreffen. Da derartige Änderungen im Profil über etliche Generationen hinweg beobachtbar sind, kann es sich in solchen Fällen nicht einfach nur um phänotypische, reversible Erscheinungen, d. h. nichterbliche Modifikationen handeln (vgl. BETTENSTAEDT 1698). Wie BETTENSTAEDT zeigen konnte, bestätigt die Mikropaläontologie an Hand fossiler Foraminiferen die Mendel'schen Gesetze (= Fossilgenetik) und macht zugleich die Selektion

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

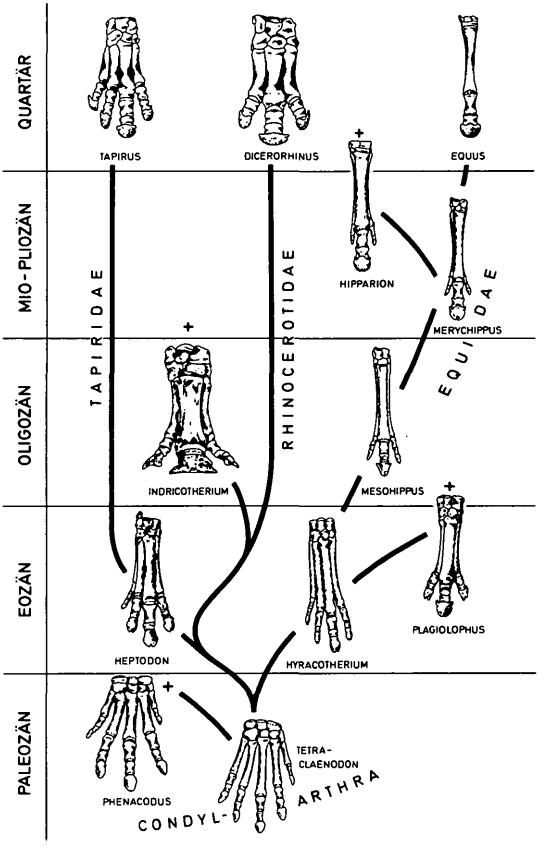

Abb. 2: Handskelette der rechten Vorderextremität von Urhuftieren (Condylarthra) und Unpaarhufern (Perissodactyla: Tapiridae, Rhinocerotidae und Equidae) als Beispiele einer morphologischen Reihe *(Tapirus — Dicerorhinus — Equus)*, einer Stufenreihe *(Phenacodus — Heptodon — Hipparion — Equus)* und einer Ahnenreihe *(Tetraclaenodon — Hyracotherium — Mesohippus — Merychippus — Equus)*. Handskelette auf gleiche Größe gebracht.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

für den Artenwandel wahrscheinlich. Freilich sind über die eigentlichen Ursachen meist nur Vermutungen möglich. Mit Hilfe derartiger fossiler Populationen läßt sich die Artentstehung durch Transformation (Artenwandel im Lauf der Zeit) und durch Speziation (Artentstehung durch Aufspaltung aus einer gemeinsamen Stammform) dokumentieren (Abb. 3). Außerdem zeigt sich, daß — eine entsprechende Fossildokumentation vorausgesetzt — die Evolution stets in kleinen Schritten verlaufen ist, wie dies auch von den Genetikern angenommen wird und wie es angeblich nur für die sog. Mikroevolution zutreffen soll. Die Summation derartiger kleiner Evolutionsschritte führt — im Sinne der additiven Typogenese — jedoch auch zur sog. Makro- oder supraspezifischen Evolution.

Weitere, in Zusammenhang mit der Evolution stehende Fragen, wie etwa Evolutionsgeschwindigkeit, Funktionswechsel, Mosaikmodus, Prädisposition, Parallelentwicklung und Ko-Evolution werden im folgenden an Hand konkreter Beispiele besprochen.

Beispiele fossil belegter Evolution

Als einziges Beispiel der Evolution einer Evertebratengruppe seien hier die Kopffüßer (Cephalopoden) als Angehörige der Weichtiere (Mollusca) herangezogen, deren Evolution durch Fossilfunde

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

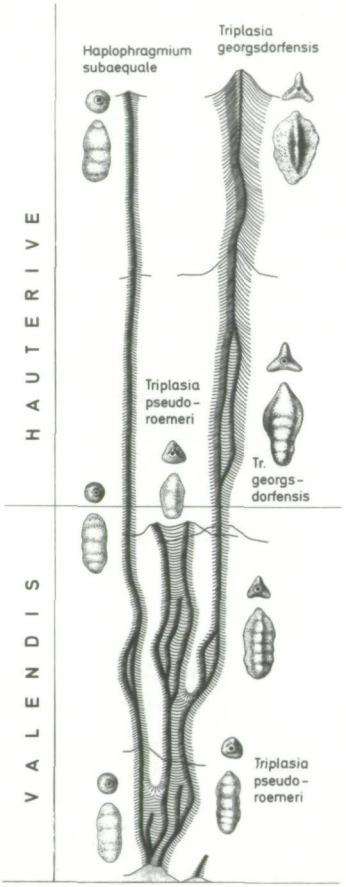

Abb. 3: Die Evolution der Foraminiferen der *Haplophragmium*- und *Triplasia*-Gruppe in der Unterkreide als Beispiele für die Artentstehung durch Transformation und Speziation. Nach H. GERHARDT (1963) figural ergänzt umgezeichnet.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

gut belegt ist (Abb. 4). Die Aussagen über die Evolution betreffen fast ausschließlich das Gehäuse bzw. die Schale. Die ältesten Fossilfunde sind aus dem Ober-Kambrium bekannt. Gegenwärtig lassen sich die Tintenfische (Dibranchiata oder Coleoidea mit *Sepia, Loligo, Octopus* usw.) mit einem Innenskelett — sofern es nicht völlig reduziert ist — und das Perlboot (*Nautilus* als einzige rezente Gattung der Tetrabranchiata) mit einem Außenskelett unterscheiden. Letzteres bildet einen hydrostatischen Apparat (Anfangskammer und Gaskammern = Phragmoconus) aus einem involut oder convolut aufgerollten planspiralen Gehäuse. Dieses hat sich aus einem ursprünglich orthoconen Gehäuse durch schrittweise Einrollung über cyrto- und gyrocone Gehäuse gebildet. Planspirale Gehäuse sind jedoch nicht nur bei den Nautiloidea entstanden, sondern auch bei den zur jüngsten Kreidezeit ausgestorbenen Ammonoidea, die besonders im Mesozoikum eine ungeheure Artenfülle hervorgebracht haben und ausgezeichnete Leitfossilien bilden. Die Entstehung sekundär entrollter Ammonitengehäuse aus planspiral eingerollten im Mesozoikum, wie sie als Heteromorphe oder Ancyloceratida zusammengefaßt werden, ist wiederholt als Beispiel gegen die Irreversibilität der stammesgeschichtlichen Entwicklung angeführt worden. Wie ein Vergleich mit paläozoischen, noch nicht planspiral eingerollten Cephalopodengehäusen zeigt, sind beträchtliche Unterschiede im Bau der Lobenlinie, der Skulptur und

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

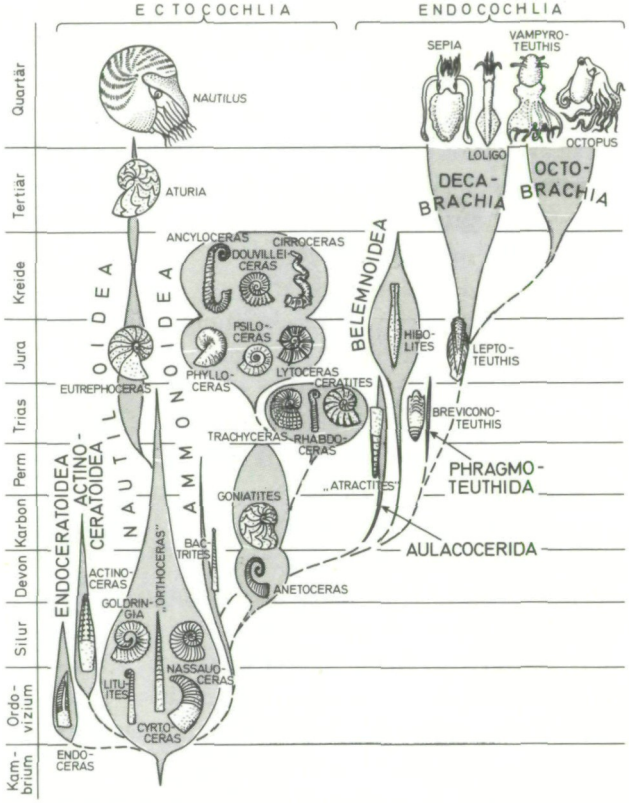

Abb. 4: Stammbaum der Kopffüßer (Cephalopoda). *Nautilus* mit Außengehäuse als „lebendes Fossil" unter den Nautiloidea. Endocochlia (= Tintenfische) meist mit Innenskelett. Beachte Umwandlung des Außenskelettes vom geradegestreckten *(Orthoceras)* über gekrümmte *(Cyrtoceras, Goldringia)* zu planspiral eingerollten *(Eutrephoceras, Nautilus)* bei den Nautiloidea sowie Umbildung zum Innenskelett bei den Endocochlia. Nach THENIUS (1976a)

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

auch der Art der Windung vorhanden, so daß hier nicht von einer Umkehr der stammesgeschichtlichen Entwicklung gesprochen werden kann.

Durch Fossilfunde aus dem Paläo- und Mesozoikum (Belemnoidea) ist jedoch auch die Umbildung des ursprünglichen Außenskelettes u. zw. des Phragmoconus zum Innenskelett (z. B. Schulp bei *Sepia*, Gladius bei *Loligo*) dokumentiert, wobei dem durch die Septen gekammerten und teilweise mit einer Flüssigkeit erfüllten Schulp bei *Sepia* noch eine gewisse hydrostatische Funktion zukommt. Dieser gekammerte Abschnitt entspricht dem Phragmoconus der Nautiloidea. Die Fossilfunde belegen die Arten- und Formenfülle der einst weltweit verbreiteten Nautiloideen und damit, daß das auf ein Schrumpfareal im West-Pazifik bzw. östlichen Indik beschränkte rezente Perlboot mit nur wenigen Arten (z. B. *Nautilus pompilius, N. umbilicatus*) als „lebendes Fossil" zu bezeichnen ist. *Nautilus* besitzt verschiedene Merkmale, die gegenüber den Tintenfischen als altertümlich zu bezeichnen sind (z. B. Außengehäuse, Lochkameraauge, Nervensystem, Trichterlappen, Fehlen eines Tintenbeutels), doch trifft dies nicht für sämtliche Merkmale zu. Der *Nautilus*-Typ selbst erscheint bereits in der Trias. Er hat seither nur gringfügige Veränderungen erfahren, welche die geringe Evolutionsgeschwindigkeit der Nautiliden belegt. Demgegenüber ist die Arten- und Formenfülle der rezenten Tintenfische erst seither entstanden.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Das nächste Beispiel führt uns an Hand des Problems der phyletischen Herkunft der Säugetiere zu den Therapsiden als „connecting links". Zwischen (rezenten) Reptilien und Säugetieren bestehen zahlreiche z. T. sehr tiefgreifende morphologische und physiologische Unterschiede (Abb. 5), die einst — bevor man die Therapsiden kannte — Anlaß dazu waren, die Abstammung der Säugetiere von Reptilien überhaupt abzulehnen.

Im Jahre 1884 beschrieb OWEN einen Schädelrest (Fazialschädel) aus der Ober-Trias von Südafrika als *Tritylodon longaevus* als ältestes Säugetier. Die einheitliche knöcherne Nasenöffnung, die heterodonte Ausbildung des Gebisses, ein Diastema, die vielhöckrigen und mehrwurzeligen Backenzähne ließen damals keinen Zweifel an der Zugehörigkeit zu den Säugetieren aufkommen. Erst vollständigere Fossilfunde aus annähernd gleichaltrigen Ablagerungen in Europa (*Oligokyphus*) und Asien (*Bienotherium*) zeigten, daß hier kein Säugetier (mit sekundärem Kiefergelenk und drei Gehörknöchelchen im Mittelohr) vorlag, sondern ein Reptil mit etlichen säugetierähnlichen Merkmalen. In den letzten Jahrzehnten sind zahlreiche derartige Reptilien aus dem Perm und der Trias von Südafrika, Südamerika, Asien und der Antarktis beschrieben worden, die auf Grund ihrer Merkmale als „mammal-like reptiles", also als säugetierähnliche Reptilien bezeichnet werden. Sie dokumentieren, wie zur Triaszeit aus Reptilien

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

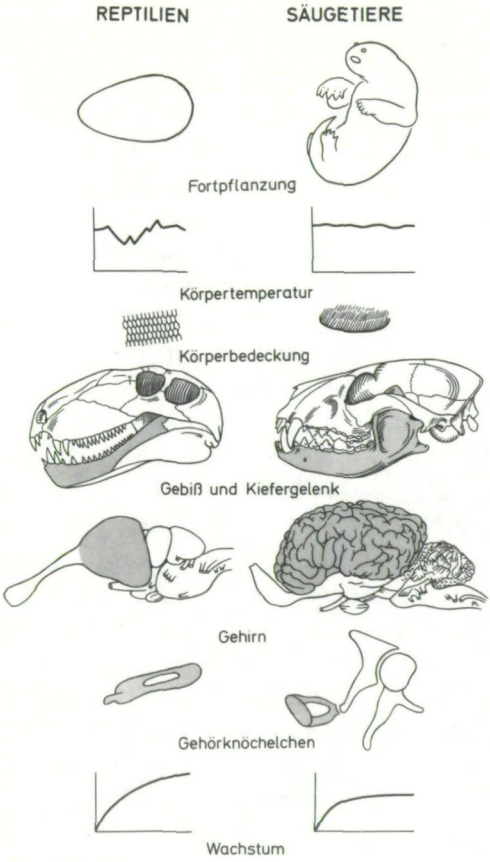

Abb. 5: Reptil- und Säugetiermerkmale (Schema). Beachte Unterschiede in der Art der Fortpflanzung, der Körpertemperatur und der Körperbedeckung, im Gebiß und Kiefergelenk, Gehirn, Zahl der Gehörknöchelchen im Mittelohr und im Wachstum. Nach COLBERT (1965) ergänzt und umgezeichnet.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

der Säugetiertypus entstanden ist und zugleich, wie dies die Natur durch zahlreiche morphologische und physiologische Änderungen, die zum Teil mit einem Funktionswechsel verbunden waren, in Form kleiner Evolutionsschritte im Laufe der Zeit realisierte. Innerhalb verschiedener Gruppen unter der Teilgruppe der Theriodontia (z. B. Gorgonopsia, Cynodontia, Bauriamorpha, Ictidosauria) entstehen säugetierhafte Merkmale, wobei der Mosaikmodus der stammesgeschichtlichen Entwicklung deutlich wird. Nicht alle Merkmale evoluieren synchron, so daß sich die für den Zoologen so deutlichen Grenzen zwischen Reptilien und Säugetieren mehr und mehr verwischen bzw. es dem Paläontologen erschweren, eine bestimmte Gruppe unter den Theriodontia als eigentliche Wurzelgruppe der Säuger zu nominieren. Wahrscheinlich sind es die Cynodontia (z. B. *Cynognathus, Thrinaxodon, Probainognathus*). Sie zeigen nicht nur Veränderungen im Bau des Schädels und des Gebisses, sondern auch im postcranialen Skelett (Abb. 6). Fossilfunde bestätigen weiters die von dem Anatomen Ch. REICHERT bereits in der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts auf Grund embryologischer Untersuchungen an rezenten Reptilien und Säugetieren angenommene Homologisierung der Gehörknöchelchen der Säugetiere. Die beiden, bei Säugetieren zusätzlichen Elemente (Hammer und Amboß) im Mittelohr sind nach der nunmehr als Reichert-Gaupp'sche Theorie bezeichneten Auffassung dem

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

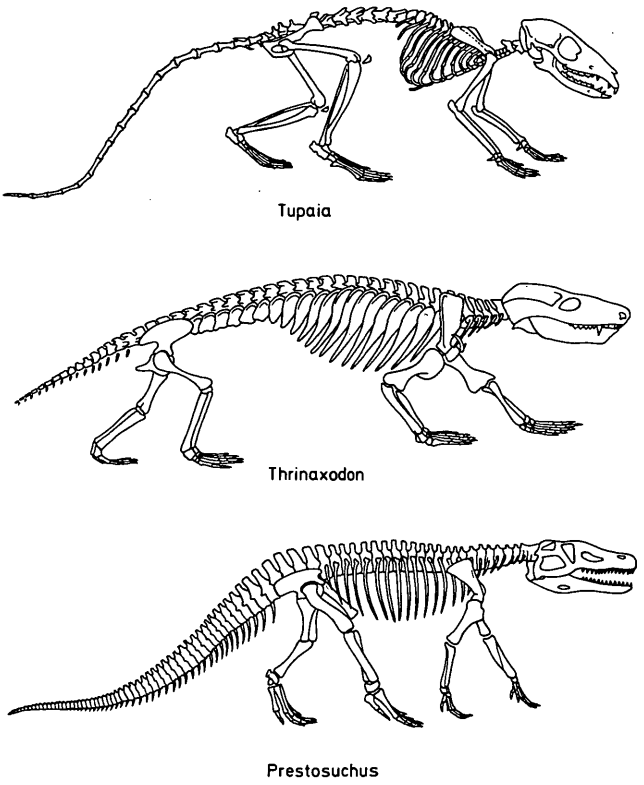

Abb. 6: Die Therapsiden (*Thrinaxodon* aus der Unter-Trias) als „connecting links" zwischen den (übrigen) Reptilien (*Prestosuchus*, Trias) und Säugetieren (*Tupaia*, rezent). Bei Therapsiden bereits verschiedene Merkmale (z. B. Heterodontie des Gebisses, Phalangenformel, Differenzierung der Rumpfwirbelsäule samt Rippen) säugetierhaft ausgebildet. Nach THENIUS (1976 a).

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Articulare und dem Quadratum der Reptilien zu homologisieren. Es sind jene Elemente, die das primäre Kiefergelenk bilden und als solche im Dienst des Ernährungsapparats stehen. Bei den Säugetieren hingegen ist ein sekundäres Kiefergelenk (Squamoso-Dentalgelenk) ausgebildet. Diese Umbildung ist durch Doppelgelenker (z. B. *Probainognathus*, Abb. 7) als Übergangsformen möglich geworden, indem neben dem primären Kiefergelenk (Quadrato-Articulargelenk) das sekundäre Squamoso-Dentalgelenk bereits in Funktion war. Diese bedeutende morphologische Umkonstruktion ist mit einem Funktionswechsel verbunden, der auch physiologische Konsequenzen erkennen läßt. Articulare und Quadratum sind nunmehr (bei den Säugetieren) als Elemente des schalleitenden Apparates ausgebildet. Sie erhöhen die Effizienz der Schallübertragung vom Trommelfell zum Innenohr und machen es wahrscheinlich, daß dieser Prozeß kein einmaliges Ereignis war, sondern bei Prototheria (i. w. S.) und Theria innerhalb der Säugetiere unabhängig voneinander erworben wurde (vgl. THENIUS 1979).

In Verbindung damit wurde das homodonte zum heterodonten Gebiß umgestaltet und auch der (bei Reptilien) aus mehreren Elementen zusammengesetzte Unterkiefer zur Mandibel (der Säugetiere), die nur aus dem (zahntragenden) Dentale besteht. Beim heterodonten Gebiß der Säugetiere kommt es zur Differenzierung des Backengebisses in Prämolaren und Molaren, von denen letztere als mehr-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

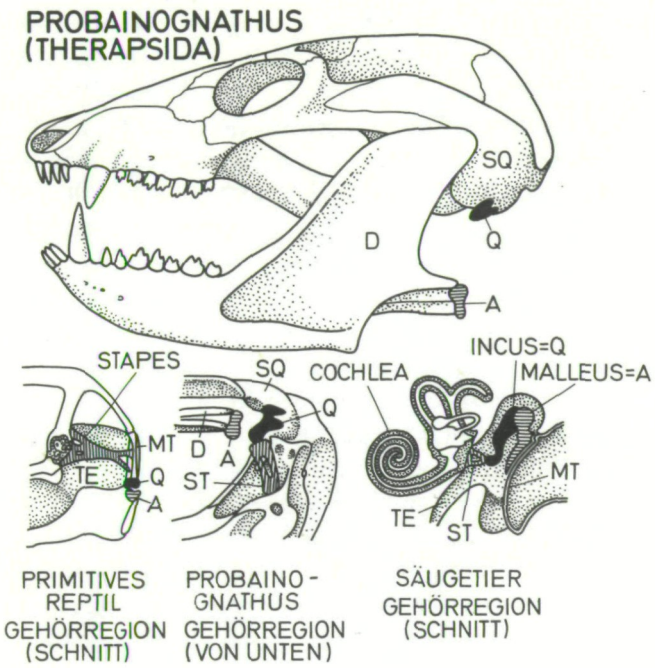

Abb. 7: Oben: *Probainognathus* (Therapsida) aus der Mittel-Trias Südamerikas mit doppeltem Kiefergelenk. Unten: Mittelohr mit Gehörknöchelchen bei Reptilien (Stapes) und Säugetieren (Malleus = Hammer, Incus = Amboß und Stapes = Steigbügel). Beispiel für einen Funktionswechsel während der Evolution, indem die Elemente des primären Kiefergelenkes (Articulare = A und Quadratum = Q) der Reptilien bei Säugetieren eine schalleitende Funktion übernehmen. Beachte Ausbildung des sekundären Kiefer- oder Squamoso-Dentalgelenkes lateral vom primären Quadrato-Articulargelenk. A = Articulare, D = Dentale, Mt = Membrana tympani, Q = Quadratum, Sq = Squamosum, St = Stapes, Te = Tuba eustachii. Nach ROMER (1970), kombiniert und ergänzt umgezeichnet.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

höckrige und mehrwurzelige Zähne nicht nur zum Festhalten und Zerschneiden, sondern auch zum Zerquetschen und Zerkauen der Nahrung dienen. In funktioneller Hinsicht erscheint daher ein aus einem Element bestehender Unterkiefer vorteilhafter. Die durch das heterodonte Gebiß raschere Aufschließung der Nahrung läßt sich wiederum mit der Endothermie (Warmblütigkeit) in Zusammenhang bringen, für deren Ausbildung bei spezialisierten Therapsiden auch andere Befunde (z. B. Turbinalia in der Nasenhöhle, Haare) sprechen. Dies berechtigt zur Annahme, daß bereits evoluierte Therapsiden behaarte Reptilien mit der Möglichkeit, die Körpertemperatur konstant zu halten, waren. Weiters ist anzunehmen, daß in Zusammenhang damit eine entsprechende Umkonstruktion des Blutkreislaufsystems erfolgt ist. Wegen sonstiger morphologischer und physiologischer Änderungen kann hier nur auf die Spezialliteratur verwiesen werden (vgl. THENIUS 1979).

Das nächste Beispiel führt uns zu den Rüsseltieren (Proboscidea) innerhalb der Säugetiere. Ihre Fossilgeschichte ist seit dem Eozän bekannt. Sie zeigt, daß fossil dem Paläontologen auch Aussagen über die Entstehung und Evolution nicht oder kaum erhaltener Weichteile möglich sind, wie etwa des Rüssels. Die bei den rezenten Elefantenarten (*Elephas maximus* aus Südasien und *Loxodonta africana* in Afrika) sind die einzigen Überlebenden einer einst fast weltweit verbreiteten Säugetiergruppe,

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

die im Tertiär durch die Mastodonten viel formenreicher entwickelt war. Mit *Moeritherium* aus dem Eozän sind etwa tapirgroße Formen aus Nordafrika bekannt geworden, die zwar nicht als direkte Stammformen der posteozänen Proboscidea in Betracht kommen, deren Schädel jedoch als Modell für die Vorfahren der oligozänen Mastodonten *(Palaeomastodon)* angesehen werden kann. Die große knöcherne Nasenöffnung spricht für eine bewegliche Nasenpartie, ohne daß jedoch die Oberlippe zu einer Art Rüssel verlängert war. Dies ist nach dem Schädelbau für *Palaeomastodon* (Abb. 8) aus dem Oligozän anzunehmen, eine Gattung, die nach dem Bau von Schädel und Gebiß die Wurzelgruppe der jungtertiären Mastodonten *(Gomphotherium)* bildet. Die bei *Palaeomastodon* vergrößerte und nach hinten verschobene Nasenöffnung und die beginnende Verlängerung des Fazialschädels samt Unterkiefer lassen auf eine rüsselartig verlängerte Oberlippe schließen. Unter weiterer Verschiebung der Nasenöffnung erfolgt bei den Mastodonten eine Verkürzung des Fazialschädels und auch des Unterkiefers samt dessen Stoßzähnen, so daß aus langkiefrigen (longirostrinen) Formen kurzkiefrige (brevirostrine) Typen entstehen. Die verlängerte, durch Muskeln verstärkte Oberlippe wird samt Nase der Rüssel, der sich bei dem Elefanten (z. B. *Elephas, Loxodonta, Mammuthus)* des Quartärs noch verlängert und damit zum universalen Werkzeug wird. Die Gebiß-Evolution führt

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

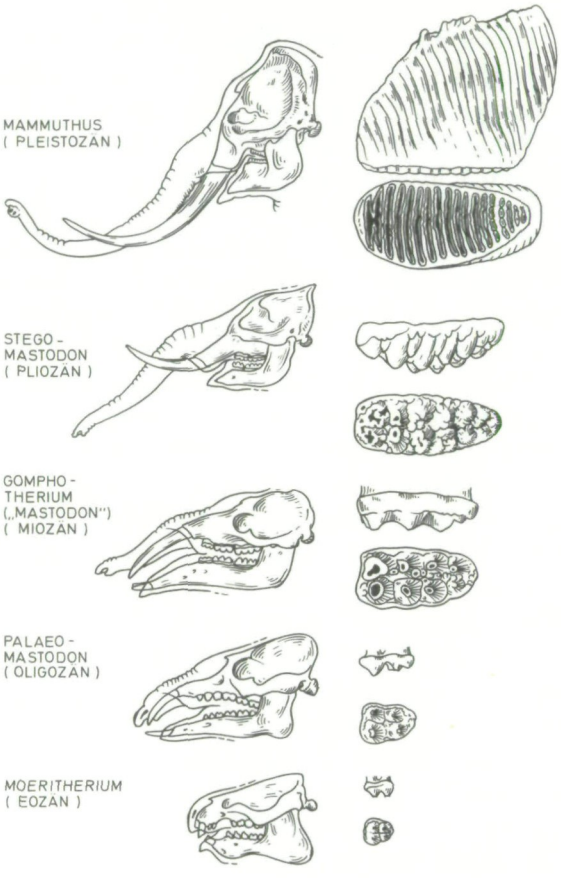

Abb. 8: Stufenreihe zur Entstehung des Rüssels und zur Evolution des letzten Oberkieferbackenzahnes (M^3) bei den Rüsseltieren (Proboscidea). Beachte Umbildung des ursprünglich vierhöckrigen, niedrigkronigen M^3 von *Moeritherium* und *Palaeomastodon* zum Lamellenzahn der Elefanten und Entstehung der Hochkronigkeit erst im Plio-Pleistozän. Nach THENIUS (1976 a).

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

von ursprünglich vierhöckrigen, niedrigkronigen Molaren bei *Palaeomastodon* zu vielhöckrigen Backenzähnen der Mastodonten (z. B. *Gomphotherium, Anancus)*, aus denen sich nunmehr relativ rasch im Plio-Pleistozän die hochkronigen Lamellenzähne der Elefanten entwickeln (Abb. 8). Sie sind ein Beispiel für die unterschiedliche Evolutionsgeschwindigkeit (des Molarengebisses) und zeigen, wie — in Zusammenhang mit Umweltsänderungen — aus Weichpflanzenfressern schließlich Grasfresser (z. B. Mammute) werden und dadurch neue Lebensräume erschließen können. Bei den Proboscidiern kommt es zwar während der Evolution zu einer Größenzunahme, doch sind die beiden rezenten Arten nicht die größten. Die von verschiedenen Inseln bekannt gewordenen Zwergelefanten sind stammesgeschichtliche Endformen.

Das Beispiel der Proboscidea hat bereits die Bedeutung der Gebiß-Evolution erkennen lassen. Auch bei der Evolution der Pferdeartigen (Equidae) unter den Unpaarhufern bildet sie — zusammen mit Adaptationen im Verdauungstrakt — einen wichtigen Merkmalskomplex. Die Evolution der Equiden hat als sog. Pferdereihe innerhalb der Paläontologie bereits frühzeitig eine wichtige Rolle gespielt. Wurde sie doch einst als Modell einer orthogenetischen, d. h. gerichteten Entwicklung angesehen. Seitherige Untersuchungen vor allem durch STIRTON (1940) und SIMPSON (1951) zeigten jedoch, daß dies nicht der Fall ist, sondern

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

nur auf irrigen Interpretationen bzw. mangelnder Fossildokumentation beruht. Die Evolution verlief keineswegs geradlinig. So stirbt der Hauptstamm der Anchitherien mit *Anchitherium, Hypohippus* und *Megahippus* im Jung-Miozän aus, von dem sich bereits im älteren Miozän sowohl die wieder ausgestorbenen dreizehigen Hipparionen als auch die zu den Einhufern *(Pliohippus, Equus)* führenden Linien abgespalten hatten. Ähnlich wie bei den Rüsseltieren verläuft die Gebiß-Evolution nicht mit konstanter Geschwindigkeit. Im mittleren und jüngeren Miozän kommt es bei der *Merychippus*-Gruppe relativ rasch zur Hochkronigkeit (Hypsodontie) der Backenzähne, nachdem bereits im Alttertiär die sog. Molarisierung der Prämolaren erfolgt war. Die Hypsodontie läßt sich in Nordamerika, der Urheimat der Equiden, mit der Entstehung und Entfaltung der Gramineen (Prärie-gräser: Stipeae) in Zusammenhang bringen (Abb. 9), die im Jungtertiär weite Gebiete Nordamerikas bedeckten. Es ist ein Beispiel für eine Parallel-Evolution, wie sie bereits W. KOWALEVSKY (1874) erkannte und wie sie verschiedentlich zwischen verschiedenen Arten zu beobachten ist. Sie kann schließlich zu einer richtigen Ko-Evolution und damit zu einer gegenseitigen Abhängigkeit führen, wie sie etwa zwischen Wirtstieren und Parasiten oder zwischen Blütenpflanzen und ihren Bestäubern (z. B. Insekten, Vögel, Fledermäuse) besteht. Auch hier lassen sich entsprechend dem jeweiligen

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

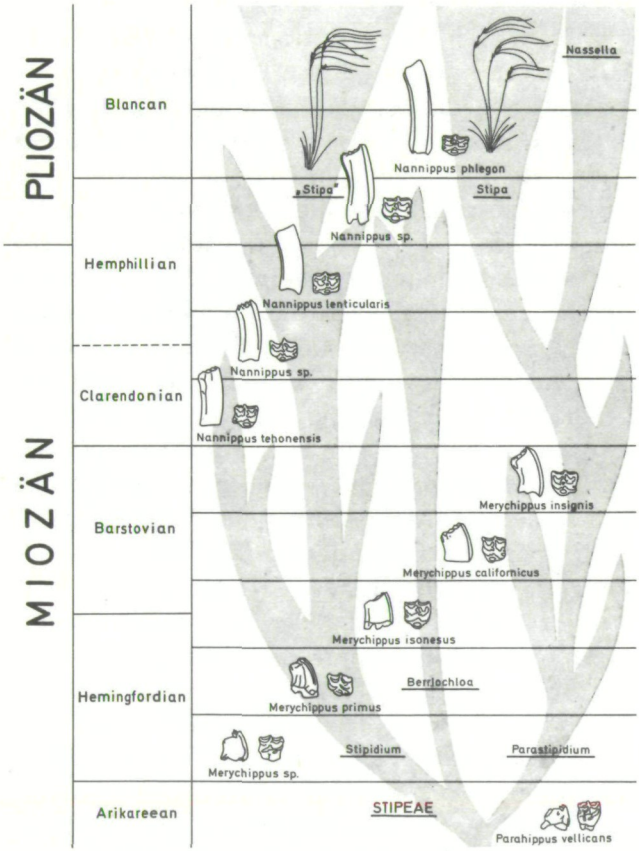

Abb. 9: Parallel-Evolution der Backenzähne (M sup.) der Equiden (*Parahippus — Merychippus — Nannippus*) und der Präriegräser (Stipeae mit *Stipidium, Berriochloa, Parastipidium, „Stipa", Stipa* und *Nassella* im Mio-Pliozän Nordamerikas. Beachte zunehmende Hochkronigkeit der M sup. und Entfaltung der Stipeae. Nach Unterlagen von ELIAS (1942) und STIRTON (1947) kombiniert und umgezeichnet.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

zeitlichen Auftreten von der Paläontologie her Belege beibringen.

Nun aber wieder zurück zu den Equiden. Die ältesten Equiden (*Hyracotherium* = „*Eohippus*" und *Orohippus* aus dem Alt-Eozän, *Propalaeotherium* aus dem Mittel-Eozän) waren katzen- bis fuchsgroße, vier- bis dreizehige Säugetiere mit niedrigkronigen Backenzähnen, die nach ihrer Organisation und ihrem Vorkommen (z. B. Braunkohlen) als Blattäser und Urwaldformen anzusprechen sind. Eine Annahme, die erst vor wenigen Jahren durch Funde des Mageninhaltes des Urpferdchens *Propalaeotherium messelense* aus dem Mittel-Eozän von Messel NE Darmstadt glänzend bestätigt werden konnte (FRANZEN 1977). Der Mageninhalt besteht aus einer dichten Packung von Laubblättern, unter denen Lorbeergewächse (Lauraceen) dominieren, ferner von Blütenblättern vom Gagelstrauch (*Myrica*) und Pollenkörnern. Von Gräsern keine Spur. Mit der Umbildung des Backengebisses (Molarisierung der Prämolaren, Hochkronigkeit) verlängert sich der Fazialschädel, die Augenhöhlen verschieben sich von der Schädelmitte nach hinten und die Kiefer werden zusehends höher, aber auch im Gehirn (Endocranialausgüsse) kommt es zu entsprechenden Änderungen, wie vor allem EDINGER (1948) und RADINSKY (1976) nachweisen konnten (Abb. 10). Das Gehirn des Urpferdchens *Hyracotherium* zeigt große Riechkolben, nur schwachgefurchte Großhirnhemisphären

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

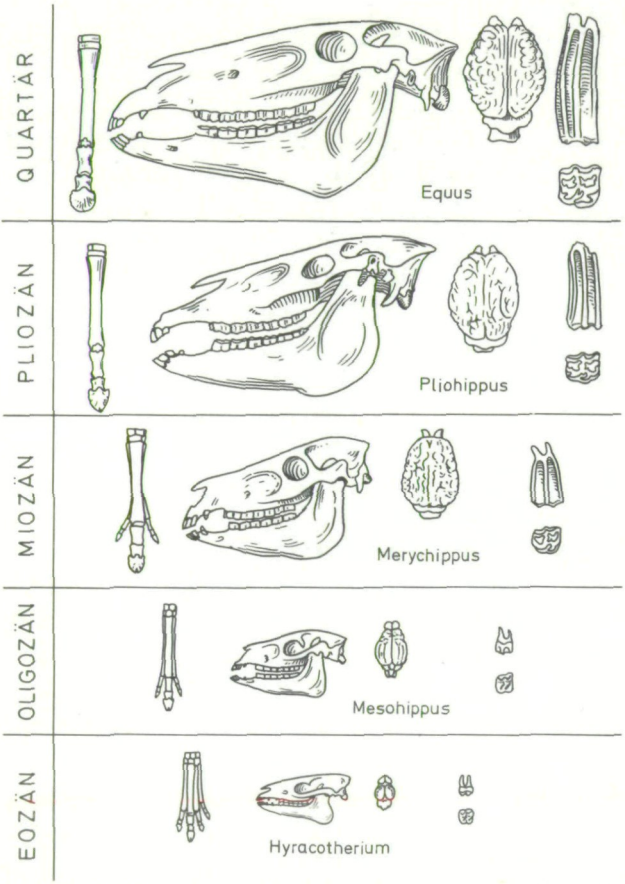

Abb. 10: Die Evolution der Pferdeartigen (Equidae) im Känozoikum. Stufenreihe von Handskelett, Schädel, „Gehirn" (= Endocranialausguß) und M sup. Beachte Größenzunahme, Reduktion der Seitenzehen, Verlängerung des Fazialschädels, Komplikation des Großhirns und zunehmende Hypsodontie der Molaren im Jungtertiär. Nach THENIUS (1979).

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

und ein nicht vom Großhirn bedecktes Kleinhirn (Cerebellum). Das Gehirn läßt sich am ehesten mit dem von Insektenfressern vergleichen. Erst im Oligozän manifestiert sich der Huftiercharakter des Endocraniums und im Miozän bildet sich der equide Bau heraus, der sich bis zum Holozän zwar vergrößert, ohne jedoch grundsätzlichen Änderungen unterworfen zu sein.

Da eine ähnliche Relation zwischen der Gehirn- und der somatischen Körperevolution auch von anderen fossilen Säugetieren nachgewiesen werden konnte, spricht man — entsprechend der Entdeckerin — von der Edinger'schen Regel. Sie besagt, daß die Gehirnevolution langsamer verläuft als die somatische Evolution (z. B. Schädel, Gebiß, Extremitäten), wo der equide Habitus früher in Erscheinung tritt. Dieses Beispiel zeigt deutlich, daß die Evolution eines einzigen Merkmals noch keineswegs der stammesgeschichtlichen Entwicklung entsprechen muß. In Zusammenhang mit der Gebiß-Evolution erfolgte auch eine Umbildung des Verdauungstraktes, die bei den Equiden im Gegensatz zu den Wiederkäuern nicht mit einer Fermentation im Rumen, sondern mit einer caecalen Verdauung das Aufschließen widerstandsfähiger Pflanzenreste ermöglicht (vgl. JANIS 1976).

Das nächste Beispiel führt uns zu den bärenartigen Raubtieren (Fam. Ursidae) und damit zur stammesgeschichtlichen Herkunft des Eisbären *(Ursus maritimus)*. Unter den echten Bären (Ursinae mit

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

der Gattung *Ursus)* lassen sich zwei Gruppen unterscheiden: Die Schwarzbären (Subgenus *Euarctos* = *„Selenarctos")* und die Braunbären (Subgenus *Ursus).* Beide sind in der Alten und Neuen Welt verbreitet. Welcher Gruppe steht der Eisbär näher? Das Backengebiß (dem taxonomisch eine wichtige Rolle zugeschrieben wird) von *Ursus maritimus* zeigt eine größere Ähnlichkeit mit der Schwarzbärengruppe (Kragenbär und Baribal) als mit den Braunbären. Demgegenüber sprechen gemeinsame Entoparasiten (Nematoden: *Toxascaris transfuga*) und in Tiergärten züchtbare fertile Bastarde mit dem Braunbären *(Ursus arctos)* für nähere verwandtschaftliche Beziehungen mit letzteren, von denen sie in freier Wildbahn räumlich völlig getrennt sind und von denen sie im Aussehen und Verhalten stark abweichen. Wie jedoch eine Gebißanalyse erkennen ließ (THENIUS 1953), ist das Backengebiß des Eisbären in Zusammenhang mit der carnivoren Ernährung (vorwiegend Robben) sekundär gegenüber dem omnivoren Gebiß des Braunbären vereinfacht und dadurch dem der etwas altertümlichen Schwarzbären ähnlicher. Der Eisbär ist — wie auch jungpleistozäne Fossilfunde bestätigen (KURTÉN 1964) — ein erdgeschichtlich junger Abkömmling der Braunbärengruppe, der in Verbindung mit Lebensraum und Ernährung adaptiv stark verändert ist (Abb. 11). Karyologisch sind keine Unterschiede zwischen Braun- und Eisbär vorhanden (WURSTER 1969). Dieses Beispiel

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

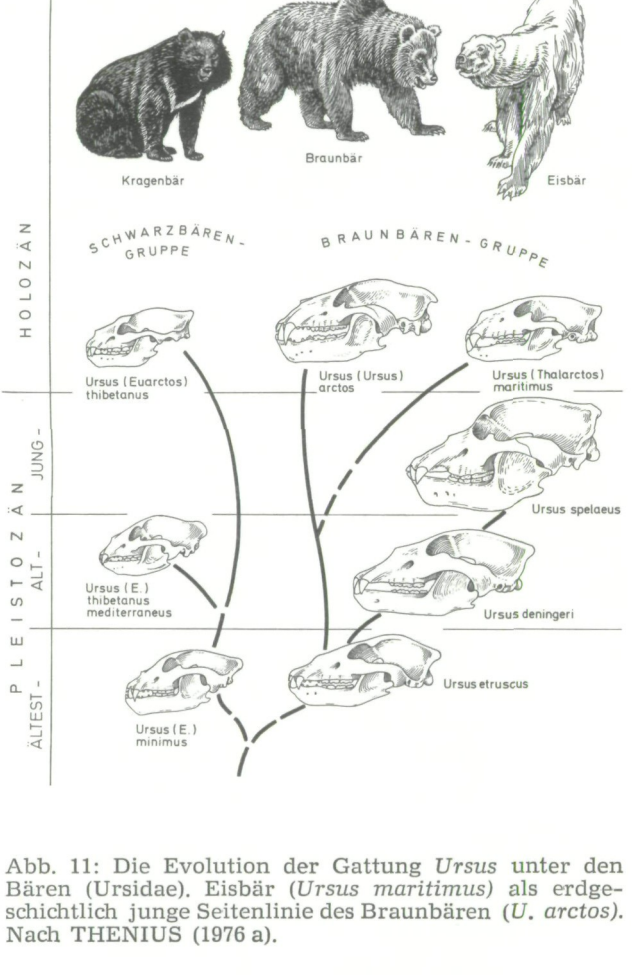

Abb. 11: Die Evolution der Gattung *Ursus* unter den Bären (Ursidae). Eisbär (*Ursus maritimus)* als erdgeschichtlich junge Seitenlinie des Braunbären (*U. arctos).* Nach THENIUS (1976 a).

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

lehrt zugleich, daß der morphologische Grad der Ähnlichkeit nicht zwangsläufig den Grad der Verwandtschaft widerspiegelt und daß vor allem die adaptive Evolution zu starken Verschiedenheiten auch näher verwandter Formen führen kann. Schon aus diesen Überlegungen ist es sinnvoll, zusätzliche Befunde heranzuziehen, wie dies an Hand rezenter Arten möglich ist.

Die stammesgeschichtliche Stellung und Herkunft des Menschen

Damit wollen wir uns jenen Säugetieren zuwenden, die bereits LINNE als Primaten (Herrentiere) bezeichnete und welche Halbaffen, Affen und Menschen umfaßt. Für die Primaten bilden Greifhand und das stereoskopische Sehen die wichtigsten Schlüsselmerkmale. Sie stehen primär mit einer baumbewohnenden (= arboricolen) Lebensweise in Zusammenhang. Nach diesen Schlüsselmerkmalen ist der Mensch *(Homo sapiens)* vom Systematiker als Angehöriger der Primaten zu klassifizieren und für den Phylogenetiker bedeutet dies, daß *Homo* von (nichthominiden) Primaten abzuleiten ist. Primäre Probleme sind dabei sowohl die vermutliche Wurzelgruppe als auch, welche rezente Primaten die nächsten Verwandten des Menschen bilden.

Morphologisch stehen die Menschenaffen (Fam. Pongidae) mit Orang *(Pongo)*, Gorilla *(Gorilla)* und Schimpanse *(Pan)* dem Menschen am nächsten.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Nach dem englischen Anatomen und Anthropologen Sir Arthur KEITH (1929) hat der Mensch von 1065 anatomischen Merkmalen mit den Hundsaffen (Cercopithecidae wie etwa Meerkatzen, Pavianen, Makaken und Languren) 113, mit den Gibbons (Hylobatidae) 117, mit dem Orang hingegen 354, dem Gorilla 385 und dem Schimpansen 396 Merkmale gemeinsam. 312 Merkmale sind für den Menschen (Hominidae) allein kennzeichnend. Diese morphologischen Ähnlichkeiten und Übereinstimmungen werden durch das Verhalten bestätigt. Experimente und Untersuchungen an freilebenden Schimpansen durch KORTLANDT (1967) und JANE VAN LAWICK-GOODALL (1971) haben erstaunliche Parallelen im Verhalten erbracht und zugleich gezeigt, daß Schimpansen nicht nur „tool-user", also Werkzeugverwender, sondern wiederholt auch „tool-maker", d. h. Werkzeughersteller sind. Letzteres betrifft unter anderem bewußt hergerichtete Zweige zum Fang von Termiten, abgerissene Blätter zum Aufsaugen von Regenwasser, das mit dem Mund nicht erreicht werden kann usw.

Das Neugierverhalten, die Plastizität des Verhaltens, das viel weniger an starre, ererbte Verhaltensformen gebunden ist, das Mienenspiel und die Signalsprache sind vielfach erstaunlich menschenähnlich. Schimpansen sind zwar nicht in der Lage zu sprechen, da ihnen zumindest die anatomischen Voraussetzungen fehlen, doch können sie — wie

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Beobachtungen und Experimente an Exemplaren in menschlicher Obhut gezeigt haben — sich in einer Symbolsprache (z. B. Taubstummensprache) ausdrücken und sogar abstrakt denken (vgl. LINDEN 1980).

Die Ähnlichkeiten und Übereinstimmungen mit Menschenaffen betreffen aber auch die Karyologie mit den Chromosomen und die Biochemie mit Eiweiß und Blutfarbstoffen (z. B. Aminosäuresequenzen, Globuline, Hämoglobine). Der Karyotyp (Chromosomensatz) des Menschen stimmt mit dem der Menschenaffen (Pongidae) im Prinzip überein, die Zahl des diploiden Chromosomensatzes weicht jedoch mit 46 von dem der Pongiden mit 48 etwas ab. Morphologisch ist eine größere Ähnlichkeit mit den Chromosomen der afrikanischen Pongiden gegeben, unter denen wiederum die größte Übereinstimmung mit dem Zwergschimpansen *(Pan paniscus)* vorhanden ist. Ein nur nach den Chromosomen erstellter „Stammbaum" stellt Mensch und Menschenaffen innerhalb der Altweltaffen zu einer Linie, von der wiederum die afrikanischen Pongiden mit *Homo* eine untereinander näher stehende Gruppe bilden (Abb. 12). Das bedeutet, daß der asiatische Orang *(Pongo)* karyologisch etwas ferner steht.

Diese Auffassung wird durch die Serologie bestätigt. Mit Hilfe der Präzipitinmethode, wie sie bereits 1904 von NUTTALL entwickelt wurde, von UHLENHUT (1905) und MOLLISON (1923) aus-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

gebaut sowie zuletzt von GOODMAN (1963, 1975) und SARICH (1968) verfeinert wurde, konnten die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Primaten auf serodiagnostischer Basis beurteilt werden. Ein Phänogramm auf Grund der abgestuften serologischen Affinitäten entspricht

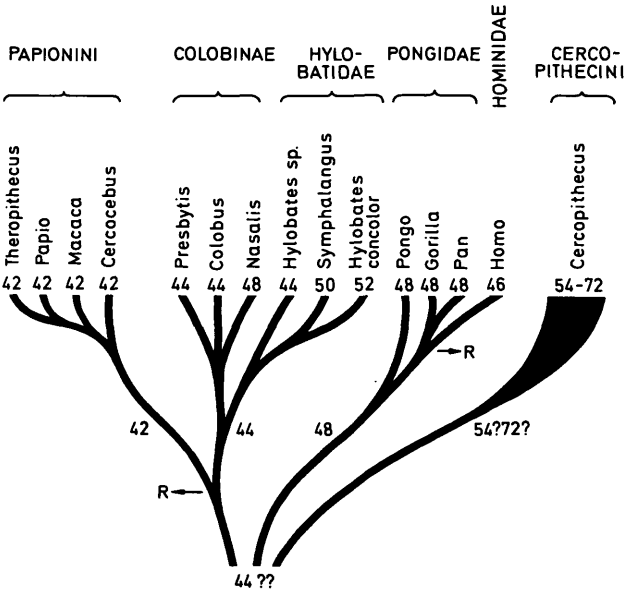

Abb. 12: Evolution der Altweltaffen (Catarrhini) und des Menschen nach den Chromosomen. Zahlen bedeuten diploiden (2n) Chromosomensatz. Beachte Stellung des Menschen (*Homo*) innerhalb der Hominoidea (*Pongo, Gorilla, Pan* und *Homo*). R = Reduktion der Chromosomenzahl durch Chromosomenfusion. Nach CHIARELLI (1973) umgezeichnet.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

durchaus den nach morphologisch-anatomischen Befunden erzielten Ergebnissen (Abb. 13). Eine Ausnahme bilden jedoch Menschenaffen und Mensch, indem dem Orang *(Pongo pygmaeus)* eine Sonderstellung zukommt, während Gorilla, Schimpanse *(Pan)* und Mensch *(Homo sapiens)* zu einer einzigen Familie (Hominidae) zu stellen wären. D. h., es bestehen nähere serologische Affinitäten zwischen den afrikanischen Menschenaffen und dem Menschen als zwischen afrikanischen und asiatischen Pongiden. Entsprechen die serologischen Affi-

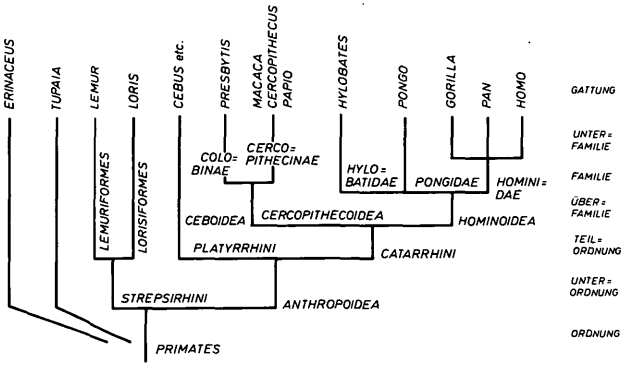

Abb. 13: Phänogramm (Ähnlichkeitsdiagramm) nach serodiagnostischen Befunden an Primaten, *Tupaia* (Spitzhörnchen) und *Erinaceus* (Igel). Beachte weitgehende Übereinstimmung mit Ergebnissen der morphologisch-anatomischen Verwandtschaftsforschung mit Ausnahme der Hominidae, zu denen hier außer *Homo* auch *Gorilla* (Gorilla) und *Pan* (Schimpanse) gerechnet werden. Serologisch stehen Schimpanse und Gorilla dem Menschen näher als dem Orang (*Pongo*). Nach GOODMAN (1963) umgezeichnet.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

nitäten der tatsächlichen Blutsverwandtschaft? Vor Beantwortung dieser Frage einige Bemerkungen zur Fossildokumentation der Hominoidea, wie hier Pongiden (ohne Hylobatiden) und Hominiden zusammengefaßt werden.

Die Fossildokumentation der Hominoidea beruht vorwiegend auf Zahn- und Kieferresten, zu denen gelegentlich mehr oder weniger vollständig erhaltene Schädelreste und vereinzelt auch postcraniale Skelettelemente kommen. Da dem Gebiß (und dem Kiefer) eine wesentliche taxonomische Rolle zukommt und dieses auch spezifische Unterschiede widerspiegelt, sind weitgehende Aussagen in taxonomischer Hinsicht möglich.

Die Entdeckung der ursprünglich nur auf einem Kinderschädel beruhenden *Australopithecus*-Gruppe in Südafrika durch R. DART (1925) führte zu wiederholten Diskussionen über deren systematische und phylogenetische Stellung, die erst durch die Entdeckung vollständiger Reste beendet wurde. Das Gebiß von *Australopithecus africanus* und *A. (Paranthropus) robustus* (einschl. *boisei)* aus dem Plio-Pleistozän Afrikas ist typisch hominid gebaut (Rundbogengebiß ohne Affenlücke, Eckzähne nicht caniniform) und ist in einzelnen Merkmalen (kleine Schneidezähne, Milchbackenzähne komplizierter, vergrößerte Backenzähne bei *A. robustus)* sogar als hyperhominid zu bezeichnen (Abb. 14). Es ist dadurch zwar wesentlich von dem sämtlicher Menschenaffen (Pongiden) verschieden, zeigt jedoch

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

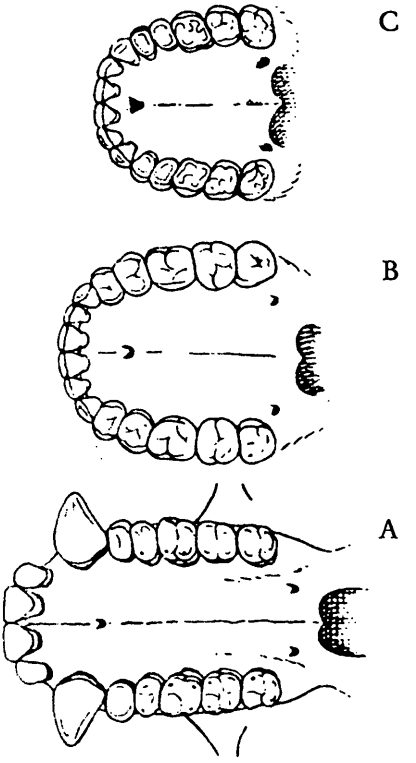

Abb. 14: Oberkiefergebiß eines Menschenaffen (A = *Gorilla*) und eines Menschen (C = *Homo*) im Vergleich zu *Australopithecus* = B. Beachte Torbogengebiß, Affenlücke, kräftige Eckzähne und breite Schneidezähne bei *Gorilla*, Rundbogengebiß ohne Affenlücke u. dgl. bei *Australopithecus* und *Homo*. Nach LE GROS CLARK (1958) umgezeichnet.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

verschiedene „trends", die gegen eine direkte stammesgeschichtliche Ableitung von *Homo* sprechen. Zu diesen morphologischen Befunden kam durch R. E. LEAKEY (1976) der Nachweis gleichaltriger, jedoch fortschrittlicher Hominiden in Ostafrika (z. B. *Homo habilis* aus dem bed I der Olduvai-Schlucht [= Olduvai hominid No. 7] in Tansania, KNM-ER 1470 aus der Koobi Fora Formation von Turkana [= Rudolf] See in Kenya; s. DAY 1977), die dokumentieren, daß im jüngsten Tertiär (die korrigierte radiometrische Datierung von KNM-ER 1470 beträgt etwa 1,8 Millionen Jahre) neben *Australopithecus* bereits Angehörige der Gattung *Homo* lebten. Diese unterscheiden sich von gleichaltrigen *Australopithecus*-Formen vor allem durch das kräftige Vordergebiß *(Homo habilis)* bzw. die größere Gehirnschädelkapazität (ca. 770 ccm). Für *Australopithecus africanus* gibt TOBIAS (1975) 428—480 ccm, für die größere Art *A. robustus* 506—530 ccm an, während die entsprechenden Werte nach HOLLOWAY (1976) 428 bis 582 bzw. 500—530 ccm lauten. Sie fallen damit völlig in die Variationsbreite der heutigen Menschenaffen, deren Variationsbreite bei erwachsenen Individuen (♀♀ und ♂♂) nach SCHULTZ (1965) von 276—502 ccm bei *Pongo pygmaeus*, von 282—454 ccm bei *Pan troglodytes*, von 275—381 ccm bei *Pan paniscus* und von 350—752 ccm bei *Gorilla gorilla* reicht. Zweifellos sind es nur Richtwerte, da die Schädel meist nicht vollständig erhalten sind

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

und außerdem die absolute Körpergröße eine Rolle spielt. Dazu kommen bei *Australopithecus robustus* noch ausgeprägte Scheitelkämme, die seinerzeit gleichfalls gegen die Zugehörigkeit zu den Hominiden ins Treffen geführt wurden. Derartige Scheitelkämme sind funktionsbedingt und entstehen überall dort, wo die Kaumuskulatur nicht genügend Ansatzfläche am Hirnschädel hat. Dies ist sowohl bei den kleinhirnigen *Australopithecus*-Formen mit mächtiger Kaumuskulatur als auch beim Gorilla der Fall.

Wie jedoch zahlreiche postcraniale Skelettelemente (z. B. Becken, Femur, Tarsalia und Metatarsalia) eindeutig belegen, waren *Australopithecus africanus* und *A. robustus* Aufrechtgeher, d. h. bipede Primaten. Damit sind sie definitionsgemäß Angehörige der Hominiden. Allerdings besitzen sie im postcranialen Skelett verschiedene pongide Merkmale, die auf eine einst arboricole Lebensweise hinweisen.

Nach der Definition der Humanbiologen sind Hominiden bipede Primaten. Dies bedeutet gegenüber der einstigen Definition nach der Gehirnschädelkapazität zugleich die Erkenntnis, daß die Menschwerdung oder Hominisation primär nicht durch die Gehirn-Evolution, sondern durch den aufrechten Gang eingeleitet wurde.

Auch nach der Definition der Prähistoriker wären die erwähnten *Australopithecus*-Arten kaum als Hominiden zu klassifizieren, da nicht bewiesen

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

ist, daß sie „tool-maker", also Gerätehersteller waren. Die Stein-Artefakte stammen nur von Fundstellen, von denen auch *Homo* nachgewiesen ist (z. B. Olduvai bed I = *Homo habilis,* Swartkrans = *„Telanthropus capensis"* = *Homo* sp.). Die Knochengeräte der sog. „osteodontokeratischen Kultur" aus Makapansgat, die von DART (1957) *Australopithecus „prometheus"* (= *africanus)* zugeschrieben wurden, sind lediglich dessen Mahlzeitreste.

Mit dem Nachweis von *Australopithecus afarensis* aus dem Jung-Pliozän von Hadar (Abessinien) durch JOHANSON & al. (1978) dürfte die gemeinsame Stammform der oben erwähnten *Australopithecus*-Arten *(A. africanus* und *robustus)* und *Homo* gefunden sein. *Australopithecus afarensis* verhält sich durch verschiedene „pongide" Merkmale im Gebiß (z. B. Affenlücke, kräftiger Canin; Abb. 15) und im postcranialen Skelett (z. B. Bau des Humerus, kurzer Oberschenkel, Beckenschaufel weniger stark verbreitert) etwas primitiver als *Australopithecus africanus* und *A. robustus* und ist mit einem Alter von 2—3,7 Millionen Jahren auch entsprechend älter. Nach dem postcranialen Skelett war *A. afarensis* ein bipeder Primate, was für die noch älteren Australopithecusfunde (Zähne aus dem älteren Pliozän bzw. jüngsten Miozän mit einem Alter von 4 bis 7 Millionen Jahren) zwar fraglich, aber durchaus nicht auszuschließen ist. Der dauernd aufrechte Gang von *Australopithecus afa-*

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

rensis wird durch Fußspuren, die in vulkanischen Tuffiten von Laetoli (Tansania) erhalten geblieben sind, bestätigt. Diesen Tuffiten wird ein Alter von 3,6 Millionen Jahren zugeschrieben.

Zählt *Australopithecus* somit zu den erdgeschichtlich ältesten Hominiden? Diese Frage ist derzeit

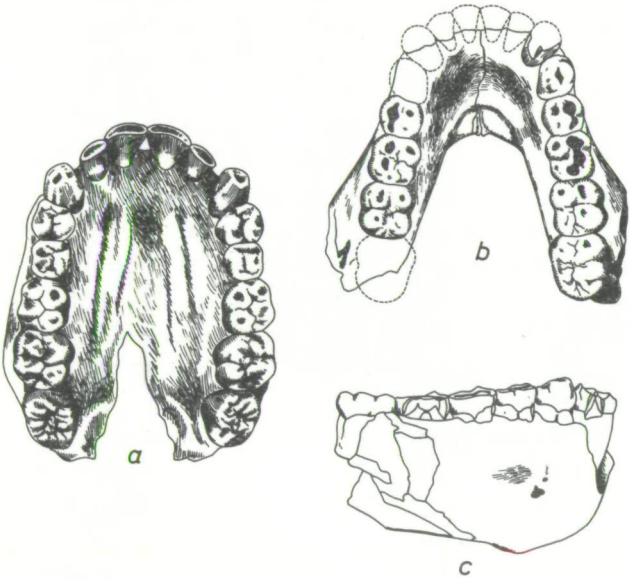

Abb. 15: *Australopithecus afarensis.* Oberkiefergebiß (a) und Mandibel (b, c) aus dem Pliozän von Hadar (Äthiopien). Vorderes Mandibulargebiß nach einem Exemplar von Laetoli (Tansania) ergänzt. Beachte Affenlücke, Eck- und Schneidezähne im Oberkiefer, jedoch hominiden Zahnbogen. 1/2 nat. Größe. Nach JOHANSON & WHITE (1979) und HENKE & ROTHE (1980) ergänzt umgezeichnet.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

nicht definitiv zu beantworten. Aus dem jüngeren Mittel-Miozän und dem Jung-Miozän sind seit Jahren Zahn- und Kieferreste bekannt, die verschiedene hominide Merkmale besitzen. Sie sind als *Ramapithecus* erstmalig durch LEWIS (1934) aus dem Pliozän von Südasien beschrieben worden und seither auch aus dem Miozän von Afrika *(„Kenyapithecus" wickeri)*, Europa *(Graecopithecus* und *Rudapithecus)* und Vorder- und Südasien *(„Sivapithecus" alpani, „Dryopithecus" punjabicus)* bekannt geworden (vgl. SIMONS 1977). *Ramapithecus* unterscheidet sich von den gleichaltrigen Pongiden (z. B. *Dryopithecus, Proconsul, Sivapithecus)* durch die v-förmig divergierenden Zahnreihen, das etwas reduziertere Vordergebiß, hominide Prämolaren, durch den dickeren Zahnschmelz und die etwas andere Abkauung der Molaren (Abb. 16). Über die Art der Fortbewegung ist mangels (beschriebener) postcranialer Skelettreste keine definitive Aussage möglich. Daher muß auch die Zugehörigkeit von *Ramapithecus* zu den Hominiden noch offen bleiben.

Dennoch gestatten die bisher vorliegenden Fossilfunde eine Reihe von Aussagen, nicht nur über die Abstammung, sondern auch über die vermutlichen Ursachen der Menschwerdung. Mit dem Nachweis von *Australopithecus* im jüngsten Miozän und dem gleichzeitigen Vorkommen echter Pongiden *(Dryopithecus, Sivapithecus)* ist die weit zurückliegende Aufspaltung in Pongiden und Homi-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

niden belegt. Weiters erscheint nach Fossilfunden eine bereits im Mittelmiozän erfolgte Abspaltung der zu *Pongo* führenden Linie vom *Pan-Gorilla*-Stock wahrscheinlich. Dies bedeutet, daß die aus

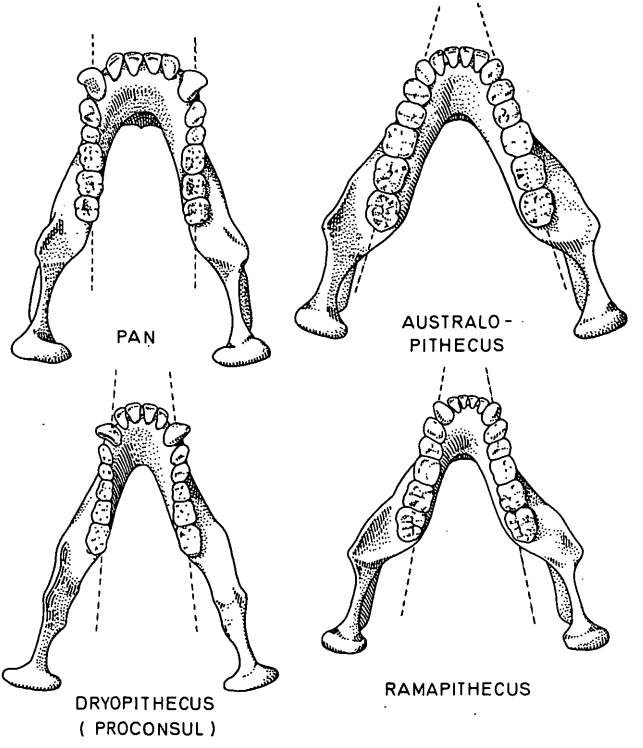

Abb. 16: Unterkiefer von *Ramapithecus* im Vergleich mit Pongiden (*Pan*, *Dryopithecus*) und Hominiden (*Australopithecus*). Beachte unterschiedliche Ausbildung des Vordergebisses und des Zahnbogens. Nach SIMONS (1977).

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

den karyologischen und serodiagnostischen Befunden gezogenen taxonomischen Schlußfolgerungen nicht zutreffend sind. Sie lassen sich einfach durch die Arbeitshypothese von der rascheren „adaptiven" Evolution erklären. Diese Hypothese besagt, daß Anpassungsmerkmale rascher auftreten als entsprechende Änderungen der Eiweißstoffe (z. B. Albumine). Diese Hypothese wird übrigens durch ähnliche Befunde an adaptiv stark veränderten Tieren (z. B. Robben, Wale) gestützt und damit zur Theorie. Robben sind morphologisch von den Landraubtieren (Fissipedia) stark verschieden und werden daher diesen von den Systematikern als Pinnipedia gegenübergestellt. Es sind jedoch durch das Wasserleben stark adaptiv veränderte Abkömmlinge der Arctoidea (z. B. Bären, Marder) unter den Landraubtieren, von denen sie sich serologisch nicht unterscheiden. Nach serologischen Befunden wären die Pinnipedier somit als Arctoidea zu klassifizieren. Die Wale (Cetacea), die als völlig an das Wasserleben angepaßte Säugetiere morphologisch unter diesen isoliert stehen und deswegen bis vor kurzem auch als Angehörige einer eigenen Infraklasse (Mutica) klassifiziert wurden, stehen serologisch Huftieren und zwar primitiven Paarhufern am nächsten. Befunde, die erst in jüngster Zeit durch Fossilfunde dadurch bestätigt wurden, als Paarhufer und Wale von einer gemeinsamen Wurzelgruppe unter den alttertiären Urhuftieren (Condylarthra) abzuleiten sind (vgl. THENIUS 1969, 1976).

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Die Menschwerdung ist zweifellos mit einem Anpassungsprozeß an neue Umweltbedingungen eingeleitet worden, der zu entsprechenden morphologischen Unterschieden gegenüber den Pongiden geführt hat. Während sich die meisten Pongiden in zunehmendem Maß an ein Leben im tropischen Urwald (einschl. Montanwälder) angepaßt haben, was sich in der Fortbewegung, in der Ernährung, im Sozialverhalten u. dgl. mehr ausprägt, ist der Mensch sekundär an die offene Landschaft angepaßt. Diese Behauptung ist heute durch morphologisch-anatomische Befunde zwingend belegt und läßt sich mit der paläogeographischen bzw. paläoklimatologischen Entwicklung in Zusammenhang bringen. Der Mensch besitzt eine Reihe spezieller Merkmale im Bau der Arme und des Brustkorbes, die er im Gegensatz zu den übrigen Altweltaffen nur mit den Menschenaffen gemeinsam hat und die sich nur durch eine einstige brachiatorische (arboricol-bimanuelle, aufrecht hängende) Fortbewegungsweise der gemeinsamen Vorfahren erklären läßt (FRANZEN 1972).

Nach dieser Brachiatoren-Hypothese, wie sie im Prinzip bereits GREGORY (1928) vertreten hat, erfolgte die (dauernde) Aufrichtung des Körpers im Sinne einer orthograden Bipedie nicht direkt von einem pronograden Quadrupeden, sondern über Formen mit einer (brachiatorischen) Armverlängerung, die jedoch nicht den für *Pongo* typischen Grad erreicht hatte. Diese Armverlängerung er-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

möglicht nach FRANZEN (1972) nunmehr eine allmähliche Entwicklung vom halb-aufgerichteten quadrupeden zum vollaufrechten bipeden Gang, wobei die Verlängerung der Beine erst im Zuge einer Ökonomisierung erfolgte. Dies wird durch die neuen *Australopithecus*-Skelettfunde („Lucy") bestätigt. Nach dieser Auffassung bildet die Armverlängerung eine Prädisposition im Sinne von REMANE (1966). Sie ermöglichte beim Übergang zum Bodenleben den aufrechten Gang und führte im Bereich der Gesäßmuskulatur zu einem Funktionswechsel. Der bei den Menschenaffen nur als Strecker dienende dorsale Anteil des Glutaeus-Muskels wird beim Menschen auch zum Beuger.

Die Brachiatoren-Hypothese erklärt auch, wieso es bei anderen bodenlebenden Primaten (z. B. Paviane, Husarenaffen) nicht auch zur Bipedie kam.

Durch die oben erwähnten fossilen Primatenfunde läßt sich auch die vermutliche Zeitspanne der Entstehung des aufrechten Ganges einengen. Sie hat sich wahrscheinlich im Jung-Miozän vollzogen. Es ist dies eine Zeit, wo es weltweit zu einem Rückgang der Wälder und zur Ausdehnung offener Savannenlandschaften gekommen ist, die möglicherweise mit der ersten maximalen Ausdehnung des antarktischen Eisschildes in ursächlichem Zusammenhang steht. Diese Ausdehnung der Savannen führte zu einem starken Rückgang der Pongiden in Eurasien und wohl auch in Afrika.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Der dauernd aufrechte Gang (Bipedie) ermöglichte den Hominiden nunmehr die Verwendung der Greifhand ausschließlich als vielseitiges Werkzeug in Zusammenhang mit der Gehirn-Evolution (Neencephalisation, s. STARCK 1965). Da bei den Hominiden infolge der Hirnhäute keine Abprägung der Furchen des Großhirns an der Innenseite des Hirnschädels erfolgt, sind keine Aussagen über die einzelnen Großhirnfurchen, geschweige denn über den cytoarchitektonischen Bau möglich. Dadurch sind auch keine konkreten Angaben über den Zeitpunkt des Erwerbes der artikulierten, begriffsbildenden Sprache des Menschen zu machen (STARCK 1965). Lediglich Angaben über die Ausbildung des Schläfenlappens bzw. das Gehirnvolumen lassen Vergleiche zu. Letzteres wird im Laufe der Evolution schrittweise vergrößert, es kam nicht — wie seinerzeit auf Grund einer ungenügenden Fossildokumentation angenommen wurde — zu einer jeweiligen Verdoppelung des Gehirnvolumens. Über die Vergrößerung des Großhirns lassen sich nur Vermutungen äußern. Man wird kaum fehlgehen, sie mit der bei den Hominiden verlängerten Lernphase in der Jugend und vielleicht auch mit der Entwicklung der für den Menschen einmaligen Wortsprache in Zusammenhang zu bringen.

Zusammenfassend sei festgestellt, daß die afrikanischen Menschenaffen die nächsten lebenden Verwandten des Menschen sind und daß alle auf gemeinsame Stammformen im Mittel-Miozän zu-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

rückzuführen sind. Die verschiedenen morphologischen und anatomischen Merkmale des Menschen werden nur aus seiner Stammesgeschichte verständlich. Sie sind das Ergebnis eines Mosaiks von Akzelerations- und Retardationsvorgängen. Sie zeigen zugleich durch die Anfälligkeiten für Erkrankungen der Wirbelsäule und der Beine, daß der menschliche Körper ursprünglich nicht für eine Bipedie konstruiert wurde.

Abschließend kann gesagt werden, daß die Menschwerdung kein plötzliches Ereignis war, sondern als langsamer Evolutionsprozeß zu verstehen ist, der auf das Zusammentreffen verschiedener „zufälliger" Ereignisse und Gegebenheiten zurückgeführt werden kann. Der Mensch ist aus der Sicht der Naturwissenschaften weder ein Produkt der Schöpfung, noch ein Produkt einer gezielten Evolution, wie es etwa P. TEILHARD DE CHARDIN (1961) angenommen hat. Desgleichen ist auch nicht anzunehmen, daß die weitere Evolution nur noch im Menschen fortgeführt wird (vgl. dazu SIMPSON 1964 und WAHLERT 1966). Die Sonderstellung des Menschen, die sich etwa in seiner Selbsterkenntnis ausprägt, ist ebenso das Ergebnis der Evolution, wie etwa die rein morphologisch-anatomischen Merkmale (vgl. HOFER & ALTNER 1972).

Daß die Gehirnentwicklung (Neencephalisation) allein nicht ausschlaggebend war, zeigen die Wale (z. B. Delphine, Tümmler) mit ihrem erstaunlich

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

hohen Neencephalisationsgrad. Der Anteil der Furchenrinde erreicht beim Tümmler *(Phocaena)* über 66% und liegt damit etwas über dem Durchschnittswert der Europäer (SALLER 1964). Die Wale (Cetacea) sind dem Leben im Wasser verhaftet und ihre Vorderextremitäten sind zu Flossen umgestaltet. Bei den Hominoidea hingegen war die Hand als Greiforgan, wie sie für Greifkletterer typisch ist, bestens dazu prädestiniert, um das den Menschen kennzeichnende universelle Werkzeug zu werden. Es ist dies ein weiteres Beispiel für eine „Präadaptation" (= Prädisposition). Die Verwendung der Hand zur Werkzeugherstellung erklärt auch die Tatsache, daß ab dem *Homo erectus*-Stadium unter den Hominiden jeweils nur mehr eine Art gleichzeitig lebte. Vorher war die Differenzierung in mehrere Arten notwendig. Die Entwicklung der Wortsprache, die — entsprechend fehlender anatomischer Voraussetzungen — beim Neandertaler noch nicht entwickelt gewesen sein dürfte, und das abstrakte Denken leitete schließlich die kulturelle Evolution ein, die durch die Weitergabe von Erfahrungen durch Tradition (in Wort und Schrift) eine wesentlich raschere Evolution ermöglichte als die biologische Evolution, die über die einzig mögliche, nämlich die genetische Information (DNS) verläuft (OSCHE 1973). Nach den Worten von K. LORENZ (1973) handelt es sich bei der kumulierten Tradition um eine Art „Vererbung erworbener Eigenschaften". Keines der zur artiku-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

lierten Lautsprache des Menschen notwendigen Teilsysteme (lauterzeugender Apparat: Thorax, Kehlkopf, Zunge; rezeptorisches System und Steuerungssystem im Gehirn) dient, wie STARCK (1979) hervorhebt, primär der Sprachfunktion. Sie sind jedoch für diese Leistung prädisponiert und bilden damit weitere Beispiele für die Bedeutung der Prädisposition bei der Evolution der Organismen.

Zusammenfassung

Vortrag im Rahmen der Reihe „Naturwissenschaft und Theologie" im Sommersemester 1980. Nach einem kurzen historischen Überblick über wichtige Ansichten und Erkenntnisse wird auf die Methoden der Evolutionsforschung hingewiesen (morphologisch-anatomische Reihen, Stufen- und Ahnenreihen; Merkmalsevolution; Fossilgenetik; Artentstehung durch Transformation und Speziation).

Die Evolution der Organismen wird an Hand ausgewählter Beispiele (Cephalopoda, Therapsida, Proboscidea, Equidae und Ursidae) aufgezeigt, mit denen zugleich der Mosaikmodus der stammesgeschichtlichen Entwicklung, sog. „connecting links" und „lebende Fossilien", ferner der Funktionswechsel, die Parallel- und Ko-Evolution, „gerichtete" Evolution sowie Prädispositionen (= „Präadaptationen") im Laufe der Zeit innerhalb eines Stammes demonstriert werden. Von einer gerichteten Evo-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

lution kann lediglich im Sinne einer zunehmenden Effizienz bzw. Ökonomisierung (durch den Selektionsdruck) die Rede sein.

Schließlich wird die Fossilgeschichte der Hominiden besprochen und die Widersprüche, die sich darin durch karyologische und serologische Befunde ergeben, zu erklären versucht (Hypothese von der rascheren „adaptiven" Evolution gegenüber der Protein-Evolution). Als Ergebnis der Fossildokumentation wird die Menschwerdung als langsamer Evolutionsprozeß dargestellt, der auf das Zusammentreffen verschiedener „zufälliger" Ereignisse und Gegebenheiten zurückgeführt werden kann. Die Menschwerdung (Hominisation) wird mit dem Erwerb der Bipedie eingeleitet. Sie führt über die Gehirnentwicklung (Neencephalisation) zum Erwerb der Wortsprache und zur Erfindung der Schrift und damit zur kulturellen Evolution.

Literatur

ABEL, O., 1911: Die Bedeutung der fossilen Wirbeltiere für die Abstammungslehre. — In: ABEL, O. & al.: Die Abstammungslehre, 198—250, Jena (Fischer).

BETTENSTAEDT, F., 1968: Wechselbeziehungen zwischen angewandter Mikropaläontologie und Evolutionsforschung. — Beih. Ber. naturhist. Ges. Hannover **5**, 337—391, Hannover.

CHIARELLI, A. B., 1973: Evolution of the Primates. An introduction to the biology of Man. — XI + 354, London (Acad. Press).

COLBERT, E. H., 1965: Die Evolution der Wirbeltiere. Übers. v. G. Heberer. — XIII + 426 S. Stuttgart (Fischer).

DART, R. A., 1925: *Australopithecus africanus:* The man-ape of South Africa. — Nature **115**, 195—199, London.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

DART, R. A., 1957: The osteodontoceratic culture of *Australopithecus promotheus*. — Mem. Transvaal Mus. **10**, 1—105, Pretoria.

DAY, M. H., 1977: Guide to fossil Man. Handbook of Human Palaeontology. — 3d edit. 1—346, London (Cassell & Comp.).

DE BEER, G., 1954: *Archaeopteryx* and evolution. — The Advancement of Science **11**, 160—170, London.

DOLLO, L., 1893: Les lois de l'évolution. — Bull. Soc. Belge Géol. etc. **7**, 164—166, Bruxelles.

EDINGER, T., 1948: Evolution of the horse brain. — Mem. Geol. Soc. Amer. **25**, XIII + 177 S., USA.

ELIAS, M. K., 1942: Tertiary prairie grasses and other herbs from the High Plains. — Geol. Soc. Amer., Spec. Pap. **41**, 1—176, USA.

FRANZEN, J., 1972: Wie kam es zum aufrechten Gang des Menschen? — Natur & Museum **102** (5), 161—172, Frankfurt/M.

FRANZEN, J., 1977: Urpferdchen und Krokodile. Messel vor 50 Millionen Jahren. — Kleine Senckenberg. Reihe No. **7**, 1—36, Frankfurt/M.

GERHARDT, H., 1963: Biometrische Untersuchungen zur Phylogenie von *Haplophragmium* und *Triplasia* (Foram.) aus der tieferen Unterkreide Nordwestdeutschlands. — Boll. soc. Paleont. Ital. **2** (2), 9—74, Modena.

GERWIN, R., 1979: Biologischer Kohlenstoff in 3,8 Milliarden Jahre altem Sedimentgestein. — Naturwiss. Rundschau **32** (12), 485—487, Stuttgart.

GOODMAN, M., 1963: Man's Place in the phylogeny of the Primates as reflected in serum proteins. — In: WASHBURN, S. L. (ed.): Classification and Human evolution, 204—234, Chicago.

GOODMAN, M., 1975: Protein sequences and immunological specifity. Their role in phylogenetic studies of Primates. — In: LUCKETT, H. P. & F. SZALAY (eds.): Phylogeny of the Primates, 219—248, New York—London (Plenum Press).

GREGORY, W. K., 1928: Were the ancestors of Man primitive brachiators? — Proc. Amer. Philos. Soc. **67**, 129—150, Philadelphia.

HENKE, W. & H. ROTHE, 1980: Der Ursprung des Menschen. Unser gegenwärtiger Wissensstand. — 5. Aufl. — 1—205, Stuttgart (Fischer).

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

HENNIG, W., 1950: Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. 1—370 S., Berlin (Deutscher Zentralverlag).

HENNIG, W., 1966: Phylogenetic systematics. — 1—263 S., Urbana (Univ. Illinois Press.).

HOFER, H. & G. ALTNER, 1972: Die Sonderstellung des Menschen. — VIII + 231 S., Stuttgart (Fischer).

HOLLOWAY, R. L., 1976: Some problems of hominid brain endocast reconstruction, allometry and neural reorganization. — In: TOBIAS, P. V. & COPPENS (eds.): Les plus anciens hominidés, 69—119, Paris.

JANIS, Chr., 1976: The evolutionary strategy of the equidae and the origins of rumen and cecal digestion. — Evolution **30**, 757—774, London.

JOHANSON, D. C. & T. D. WHITE, 1979: A systematic assessment of early African hominids. — Sience **203**, 321—330. Washington.

JOHANSON, D. C., T. D. WHITE & Y. COPPENS, 1978: A new species of the genus Australopithecus (Primates: Hominidae) from the Pliocene of eastern Africa. — Kirtlandia **28**, 1—14, Cleveland.

KEITH, A., 1929: The Antiquity of Man. — Philadelphia (Lippincott).

KORTLANDT, A., 1967: Experimentation with chimpanzees in the wild. — In: STARCK, D. (ed.): Progess in Primatology, 208—224, Stuttgart.

KOWALEVSKY, W., 1874: Monographie der Gattung *Anthracotherium* Cuv. und Versuch einer natürlichen Classification der fossilen Hufthiere. — Palaeontographica **22**, 133—347, Cassel.

KURTÉN, B., 1964: The evolution of the polar bear, *Ursus maritimus* Phipps. — Acta zool. Fennica **108**, 1—30, Helsinki.

LAWICK-GOODALL, J. van, 1971: Wilde Schimpansen. 10 Jahre Verhaltensforschung am Gombe-Strom. — 1—253 S., Reinbek (Rowohlt).

LEAKEY, R. E., 1976: Hominids in Africa. — American Scientist **64**. 174—178, USA.

LE GROS CLARK, W. E., 1958: History of the Primates. — 6th edit., 1—119, London (Brit. Mus.).

LEWIS, G. E., 1934: Preliminary notice of new manlike apes from India. — Amer. J. Sci. (5) **27**, 161—176, New Haven.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

LINDEN, E., 1980: Die Kolonie der sprechenden Schimpansen. — 1—271 S., Wien—München (Meyster).

LORENZ, K., 1973: Die Rückseite des Spiegels. Versuch einer Naturgeschichte menschlichen Erkennens. — 1—338 S., München—Zürich (Piper).

MOLLISON, Th., 1923: Serodiagnostik als Methode der Tiersystematik und Anthropologie. — Handb. biol. Arb. meth. **9** (1), 553—584, Berlin—Wien (Urban & Schwarzenberg).

NUTTALL, G. H., 1904: Blood immunity and blood relationship. — 1—444 S., Cambridge (Univ. Press).

OSCHE, G., 1973: Biologische und kulturelle Evolution — die zweifache Geschichte des Menschen und seine Sonderstellung. — Verh. Ges. dtsch. Naturforscher & Ärzte 1972, 62—73, Berlin—Heidelberg.

OWEN, R., 1884: On the skull and dentition of a Triassic mammal *(Tritylodon longaevus)* from South Africa. — Quart. J. Geol. Soc. London **40**, 146—152, London.

RADINSKY, L., 1976: Oldest horse brains: More advanced than previously realized. — Science **194**, 626—627, Washington.

REMANE, A., 1956: Methodische Probleme der Hominidenphylogenie III. Die Phylogenie der Lebensweise und die Entstehung des aufrechten Ganges. — Z. Morph. & Anthrop. **48** (1), 28—54, Stuttgart.

ROMER, A. S., 1970: The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna VI. A chiniquodont cynodont with an incipient squamoso-dental jaw articulation. — Breviora **344**, 1—18, Cambridge/Mass.

SALLER, K., 1964: Leitfaden der Anthropologie. 2. Aufl. — VIII + 550 S., Stuttgart (Fischer).

SARICH, V. M., 1968: The origin of the Hominids: An immunological Approach. — In: WASHBURN, S. L. & Ph. JAY (eds.): Perspectives on Human Evolution **1**. 94—121, New York (Holt, Rinehart & Winston).

SCHULTZ, A. H., 1965: The cranial capacity and the orbital volume of hominoids according to age and sex. — Festschrift zum 65. Geburtstag von Juan Comas vol. **2**, 337—357, Mexico City.

SIMONS, E. L., 1977: Ramapithecus. This extinct primate is the earliest hominid or distinctively manlike member of man's family tree. — Scientific American **236** (5), 28—35, New York.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

SIMPSON, G .G., 1951: Horses. — XXIV + 247 S., New York (Oxford Univ. Press).

SIMPSON, G. G., 1964: This view of life. The world of an evolutionist. — IX + 308 S., New York (Harcourt, Brace & World Inc.).

STARCK, D., 1965: Die Neencephalisation. Die Evolution zum Menschenhirn. — In: HEBERER, G. (Hgeb.): Menschliche Abstammungslehre, 103—144, Stuttgart (Fischer).

STARCK, D., 1979: Die Phylogenese der menschlichen Sprachwerkzeuge als Voraussetzung der Sprachevolution. — Z. f. zool. Syst. u. Evol. Forschg. **17**, 249—261, Hamburg.

STIRTON, R. A., 1940: Phylogeny of North American equidae. — Univ. Calif. Publ., Dept. geol. Sci. **25**, 165—197, Berkeley.

STIRTON, R. A., 1947: Observations on evolutionary rates in hypsodonty. — Evolution **1**, 32—41, USA.

TAKHTAJAN, A. L., 1973: Evolution und Ausbreitung der Angiospermen. — 1—189, Stuttgart (Fischer).

TEILHARD DE CHARDIN, P., 1961: Die Entstehung des Menschen. — München (Beck).

THENIUS, E., 1953: Zur Analyse des Gebisses des Eisbären, *Ursus (Thalarctos) maritimus* PHIPPS, 1774. — Säugetierkdl. Mitt. **1**, 1—7, München.

THENIUS, E., 1969: Über einige Probleme der Stammesgeschichte der Säugetiere. — Z. zool. Syst. Evol. Forschg. **7**, 157—179, Hamburg.

THENIUS, E., 1976: Protein-Evolution und „adaptive" Evolution. Bemerkungen zu einer Arbeitshypothese. — Natur & Mus. **106** (12), 363—370, Frankfurt/M.

THENIUS, E., 1976: Allgemeine Paläontologie. — 1—157 S., Wien—Eisenstadt (Prugg) (1976a).

THENIUS, E., 1979: Die Evolution der Säugetiere. — UTB **865**, X + 294 S., Stuttgart (Fischer).

TOBIAS, P. V., 1975: Brain evolution in the Hominoidea. — In: TUTTLE, R. H. (ed.): Primate functional morphology and evolution, 353—392, Paris (Mouton).

UHLENHUT, P., 1905: Das biologische Verfahren zur Erkennung und Unterscheidung von Menschen- und Tierblut. — Jena (Fischer).

WAHLERT, G. von, 1966: Teilhard de Chardin und die moderne Theorie der Evolution der Organismen. — 1—45, Stuttgart (Fischer).

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

WURSTER, D. H., 1969: Cytogenetic and phylogenetic studies in Carnivora. — In: BENIRSCHKE, K. (ed.): Comparative mammalian cytogenetics, 310—329, New York (Springer).

ZIMMERMANN, W., 1967: Methoden der Evolutionswissenschaft. — In: HEBERER, G. (Hgeb.): Die Evolution der Organismen I, 61—160, Stuttgart (Fischer).

Diskussionsbeiträge

Schulte: Aus der Sicht der Naturwissenschaft ist es also vollständig unberechtigt zu sagen, der Mensch sei das Ziel oder die Spitze der Evolution. Das heißt, es kann irgendwo in den verschiedenen Stämmen noch eine weitere Evolution stattfinden. Es wäre somit auch ein Aussterben des Menschen und dennoch ein Weitergehen des Lebens möglich.

Thenius: Teilhard DE CHARDIN war der Auffassung, daß der Mensch das Ziel der Evolution sei. Einzelne Paläontologen, wie etwa H. K. ERBEN aus Bonn, sind der Meinung, daß sich die Menschheit selbst ausrottet, wenn sie so weitermacht, wie bisher. In der Natur kommt es bei Überbevölkerung normalerweise zu einer Selbstregulation der Populationen (z. B. bei Spitzhörnchen fressen die Mütter die Jungen, bei Ratten werden die Männchen unfruchtbar, bei Kaninchen werden die Foeten im Mutterleib resorbiert). Der Mensch jedoch entzieht sich derartigen Regulationsvorgängen, so daß es tatsächlich zur Selbstvernichtung kommen könnte.

Frage: Sollte nicht alles getan werden, daß die Menschheit erhalten bleibt? Nach dem Bibelwort

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

„macht Euch die Erde untertan". Südamerikanische Indianer sind ausgerottet worden, weil sie nicht als Menschen betrachtet wurden, da in der Bibel nichts davon steht. Erst in der im Jahr 1590 veröffentlichten päpstlichen Bulle wurden auch Indianer als Menschen anerkannt.

Thenius: Für Diskussion historischer Reminiszenzen ist hier keine Zeit.

Guttmann (als Vorsitzender): Derartige Fragen sollen der Schlußdiskussion vorbehalten bleiben. Heute wären nur fachliche Fragen zu diskutieren.

Frage: Einfluß von Kontinentaldrift, Eiszeiten und Polverschiebungen auf die Menschheit?

Thenius: Für die menschliche Entwicklung ist die Kontinentalverschiebung uninteressant. Eiszeiten hingegen schon. Es sei hier nur an die pleistozänen Kaltzeiten erinnert, die zur Meeresspiegelabsenkung und damit zur Entstehung von Landbrücken, wie etwa die Beringbrücke, geführt haben. Letztere hat die Ausbreitung der Vorfahren der Indianer und Eskimos in die Neue Welt ermöglicht und damit zur (weiteren) rassischen Differenzierung beigetragen, wie überhaupt die Evolution der Organismen nur im Zusammenhang mit den ökologischen Gegebenheiten zu sehen ist. Auch die Menschwerdung selbst wird — wie im Vortrag erwähnt — dadurch erst verständlich.

Zemann: Kann man etwas darüber sagen, ob und wodurch die Irreversibilitätsregel abgesichert ist? Vielleicht ist es durch die statistische Streuung der

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Mutationen unwahrscheinlich, daß der Weg zurückgeht. Gibt es eine Erklärung dafür?

Thenius: Die Irreversibilitätsregel beruht auf paläontologischen Befunden und ihrer Deutung. In der Fassung von O. ABEL bedeutet die Irreversibilitätsregel, daß ein völlig reduziertes Merkmal oder Organ nie wieder in der gleichen Form gebildet wird. So können aus heutigen Einhufern keine drei- oder fünfzehigen Formen mehr entstehen. Dreizehige Atavismen sind pathologische Erscheinungen, die morphologisch überhaupt nicht den einstigen Dreihufern entsprechen. Beim Meerschweinchen, das normalerweise dreizehige Hinterfüße besitzt, treten gelegentlich vierzehige Formen auf. Hier ist möglicherweise noch die (Erb-)Anlage für die 4. Zehe vorhanden. Ein Beweis dafür fehlt jedoch. Bei den sog. heteromorphen Ammonoideen des Mesozoikums kommt es sekundär zur Entrollung des Gehäuses. Hier steuert — wie Untersuchungen an rezenten Schnecken(gehäusen) gezeigt haben — ein einziger Faktor die Gehäuseform.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: 120

Autor(en)/Author(s): Thenius Erich

Artikel/Article: Evolution des Lebens - und der Mensch. Die erdgeschichtliche Dokumentation. 79-139