

# Mehr Funde – mehr Wissen?<sup>1</sup>

## Zur Fundgeschichte und Interpretation der menschlichen Stammesgeschichte

Peter Schmid, Universität Zürich

In den letzten Jahrzehnten haben die Fundplätze und die Funde menschenartiger Fossilien enorm zugenommen. Mit einem Gang durch die Fundgeschichte werden die «Fortschritte» aufgezeigt. Aus der Diskussion der grazilen Australopithecinen, insbesondere des Skelettes A.L.288-1 aus Hadar (= «Lucy») wird ersichtlich, dass neue Funde lediglich in eingeschränkter Masse die Geschichte der Menschheitsentwicklung zu verändern vermögen. Wesentliche Veränderungen erwachsen zur Hauptsache aus vergleichend biologischen Untersuchungen an heute lebenden Formen. Die Fossilfunde, als «harte Tatsachen», dienen in der Regel zum Testen dieser Hypothesen. Die Zunahme an fossilen Knochenfunden verbessert «quantitativ» das Prüfen der vorgeschlagenen Interpretationen. Erkenntnisse aus der vergleichenden Biologie der Primaten, in Verbindung mit den Lehren, die aus der Fachgeschichte gezogen werden, vermögen die Interpretation der menschlichen Stammesgeschichte «qualitativ» zu beeinflussen.

### More finds – more knowledge?

#### The history of recoveries and interpretation of human evolution

One of the major developments in the past 100 years has been the recovery of a substantial number of hominid fossils all over the world. A general view of the main events in the history of the finds is given. The discussion of the gracile australopithecines demonstrates that the improved knowledge of human evolution required the acquisition of different classes of information. Hypothesis of narrative and mechanism can be formulated based only on findings in comparative biology. The fossils, the “hard evidence”, serve to test these hypothesis. The fossil record only build up the “quantity” of possible tests. The growing amount of knowledge in comparative primatology in connection with historical information causes the change of “quality” in phylogenetical interpretations.

## 1 Fundgeschichte

Die Zahl der Funde fossiler Menschenartiger hat in unserem Jahrhundert enorm zugenommen (Abb. 1). Beim Erscheinen von Darwins «Origin of Species» (Darwin, 1859) waren nur zwei Funde aus der Vorgeschichte des heutigen Menschen bekannt. Es handelt sich dabei um einen Schädel aus Gibraltar, der 1848 gefunden wurde (G. Busk, 1864). 1856 folgte ein Skelett aus dem Neandertal (D. Schaafhausen, 1858). Die beiden Individuen lassen sich, was Gehirngrösse, Gebiss und Bewegungsapparat betrifft, kaum von heutigen Menschenformen unterscheiden. Obwohl sie einen altertümlichen Eindruck machen, ist ihre Zugehörigkeit zur Gattung *Homo* nie bestritten worden.

Bis zum Erscheinen von Darwins «Descent of Man» entwarfen verschiedene Autoren Bilder von Bindegliedern (Ch. Darwin, 1871), welche vom Affen zum Menschen überleiten sollten (siehe H.-K. Schmutz, 1984). Diese «Missing

<sup>1</sup> Vortrag vor der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich, gehalten am 9. Dezember 1985.

Links» sollten äffische wie auch menschliche Eigenschaften in sich vereinigen. Die beiden bisher bekannten Fossilfunde waren in dieser Hinsicht zu wenig aussagekräftig, da sie bereits zu *Homo sapiens* gezählt werden mussten.

Im deutschen Sprachbereich war es Ernst Haeckel, der ein solches hypothetisches Zwischenglied mit einem Namen versah (E. Haeckel, 1868). Er sprach von einem *Pithecanthropus* (pithecos = Affe, anthropos = Mensch) und meinte, dass er eine Mischung aus einem Orang und einem Menschen darstellen müsse. Der mögliche Fundort des *Pithecanthropus* wäre demnach in Südostasien zu suchen. Ein wichtiges Element der menschlichen Stammesgeschichte wurde somit geboren, ohne dass ein fossiler Nachweis dafür vorhanden war.

1891 meinte der Holländer Eugène Dubois, den Beweis zu erbringen, dass eine solche Zwischenform effektiv existierte, indem er auf Java eine Schädelkalotte entdeckte, die der Beschreibung des «Missing Link» genügen sollte (E. Dubois, 1891a; 1891b; 1892; 1894). Bald jedoch musste man feststellen, dass bei diesem Fossil die menschenartigen Eigenschaften überwogen und es keineswegs eine Zwischenform im Darwinschen Sinne darstellen konnte.

Dies wurde durch einen reichen Fundkomplex in der Nähe von Peking unterstrichen, wo in den zwanziger und dreissiger Jahren eine grosse Anzahl an pithecanthropusähnlichen Individuen gefunden wurde (D. Black, 1926; F. K. Weidenreich, 1935; 1943). Werkzeugfunde und Hinweise auf Feuergebrauch zeigten, dass man es mit einer ursprünglichen Menschenform zu tun hatte, die man heute mit dem Ausdruck *Homo erectus* bezeichnet. Damit wurde bestätigt, was manche für die javanischen Funde angenommen hatten, nämlich dass es sich keinesfalls um Bindeglieder zwischen Affen und Menschen handeln konnte.

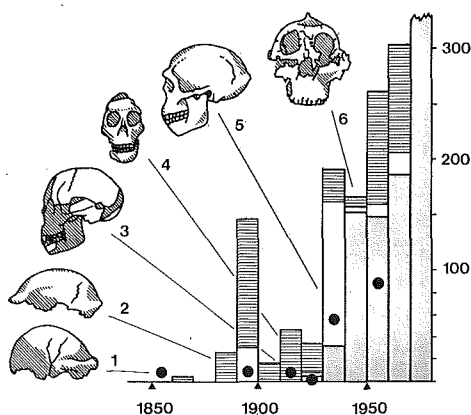


Abb. 1: Histogramm der Entdeckungsgeschichte. Die Säulen entsprechen der Zahl der Funde in den verschiedenen Kontinenten seit 1840 (querliniert = Europa; weiss = Asien; gerastert = Afrika).

Epochemachende Funde (siehe Text): 1 = Neandertaler; 2 = *Pithecanthropus*; 3 = Pilt-down-Fälschung; 4 = *Australopithecus*; 5 = Pekingmensch; 6 = Zinjanthropus (= *A. boisei*).

Fig 1: Histogram of the history of discoveries. Bars represent the number of specimens recovered in each continent since 1840 (horizontal lined = Europe; white = Asia; gray = Africa).

Major discoveries (see text): 1 = Neanderthal man; 2 = *Pithecanthropus*; 3 = Pilt-down hoax; 4 = *Australopithecus*; 5 = Peking man; 6 = Zinjanthropus (= *A. boisei*).

Bevor die wichtigen Pekingfunde gemacht wurden, platzte ein anderer Fund in die Erwartungsstimmung nach einem «Missing Link» hinein. In der Nähe von Piltdown wurden im Jahre 1912 Schädelfragmente gefunden, die ein seltsames Gemisch an Merkmalen ergaben (C. Dawson & A. S. Woodward, 1913). Der Hirnschädel zeigte einen menschlichen Aspekt, während der Unterkiefer demjenigen eines Menschenaffen glich. Der Fund entsprach genau den Erwartungen, die man in bezug auf ein «Missing Link» gehegt hatte. Der Unterschied bezüglich der Gehirngrösse zwischen Menschenaffen und Mensch hatte nämlich zur Annahme geführt, dass die Volumenzunahme des Gehirns den Weg zum Menschen eingeleitet hatte (G. E. Smith, 1912).

Während rund vierzig Jahren war für viele der Gang der menschlichen Stammesgeschichte klar. Der Weg führte von einem affenartigen Wesen über ein Bindeglied, das ein menschliches Gehirn und einen äffischen Kauapparat aufwies. Diese weitherum akzeptierte Ansicht verhinderte, dass eine epochemachende Entdeckung in Südafrika gebührende Beachtung fand.

Der Anatome Raymond Dart beschrieb einen kindlichen Schädel, der ein menschenartiges Gebiss und einen eher affenartigen Schädelbau erkennen liess (R. Dart, 1925). Dart meinte sogar, dass dieser *Australopithecus*, wie er ihn nannte, aufrecht gehen konnte. Obwohl der Schädel sehr menschenähnlich war, widersprachen seine Merkmale dem damaligen Stande des Wissens, das vom Piltdown-Schädel geprägt war. Aus diesem Grunde wurde dieser wichtige Fund vorerst als ein fossiler Schimpansenschädel abgetan (A. Keith, 1930).

Weitere Funde in Südafrika bestätigen die Annahme, dass der *Australopithecus* aufrecht zu gehen vermochte (R. Broom, 1946; 1950). Die Vielzahl der südafrikanischen Funde konnte in zwei unterschiedliche Formentypen unterteilt werden: Man sprach von einem grazilen *A. africanus*, der aus älteren, pliozänen Schichten stammte, und nannte eine viel kräftigere Art *A. robustus*. Letztere war in jüngeren, pleistozänen Schichten entdeckt worden.

Erst nachdem in den fünfziger Jahren nachgewiesen werden konnte, dass es sich beim Schädel von Piltdown um eine plumpe Fälschung handelte (K. P. Oakley & C. R. Hoskins, 1950; J. S. Weiner, 1955), wurden die Australopithecinen ins rechte Licht gerückt.

Louis Leakey fand auch in Ostafrika einen robusten *Australopithecus* (L. S. B. Leakey, 1959). Aufgrund der gleichzeitig gefundenen Werkzeuge meinte er jedoch, dass dieser Fund von den südafrikanischen Resten abzugrenzen sei, da letztere nicht von Steinwerkzeugen begleitet waren.

Fünf Jahre später erkannte man, dass neben diesen robusten Australopithecinen noch grazilere Vertreter existierten (L. S. B. Leakey et al., 1964). Sie fielen durch ein deutlich vergrössertes Gehirn sowie ein unspezialisiertes Menschengebiss auf. Aus diesem Grunde wurden sie als Hersteller der Werkzeuge betrachtet. Damit war neben der Übergangsform *Australopithecus* der früheste Vertreter des Menschengeschlechts, nämlich *Homo habilis*, geboren.

Diese Zusammenhänge blieben vorerst nur eine Hypothese. Man war

durch die Piltdown-Affaire gewarnt. Es war Leakeys Sohn Richard, der im Gebiet östlich des Turkana-Sees in Kenya die Bestätigung erbringen konnte, dass vor ca. zwei Millionen Jahren mindestens zwei unterschiedliche Hominidenformen existiert haben mussten (R. E. F. Leakey, 1970).

Damit hat das Bild der menschlichen Stammesgeschichte seine heutige Form angenommen: Im frühen Pliozän existierten kleine, aufrecht gehende Menschenartige mit einem einfachen Gehirn und einem menschenähnlichen Vordergebiss. Die Eckzähne ragten nicht über die Kauebene hinaus. Die dahinterliegenden Zähne waren mehrhöckrig und etwas verbreitert. Im späteren Pliozän spaltete sich die Entwicklungslinie in zwei Äste auf. Der eine endete bei den robusten Australopithecinen, der andere führte über *Homo habilis*, und *H. erectus* zu *H. sapiens*.

Die robusten Australopithecinen bedeuten ein absolutes Novum in der Erforschung der menschlichen Vorfahren:

Anfänglich wurden Hypothesen mittels rezentbiologischer Untersuchungen aufgestellt. Man suchte anschliessend, diese Vorstellungen mit einem «Missing Link» zu belegen. Eine Diskussion der menschlichen Stammesgeschichte war demnach auch ohne Funde möglich. Mit *A. robustus* waren es nun zum ersten Male die Fossilien, welche die Wissenschaftler zum Umdenken zwangen. Die Existenz eines ausgestorbenen Seitenzweiges der menschlichen Stammeslinie wäre ohne paläontologische Funde nicht denkbar gewesen.

In den siebziger Jahren wurden in Laetoli (Tansania) und in Hadar (Äthiopien) neue Funde gemacht. Das heterogene Material liess sich durch die Existenz von mindestens zwei unterschiedlichen Arten erklären. Die kleinere, grazile Art wurde als *A. africanus* identifiziert. Grössere Individuen konnten aufgrund ihrer Kieferform und der Bezahnung zur Gattung *Homo* gestellt werden (D. C. Johanson; Y. Coppens & M. Taieb, 1976). Die Formen passten demnach in das bestehende Schema hinein.

Eine Meinungsänderung der Finder und Bearbeiter des Hadarmaterials hat jedoch zu einer völlig neuen Situation geführt (D. C. Johanson & T. D. White, 1980; D. C. Johanson & M. A. Edey, 1981):

Die Heterogenität des Materials wird neuerdings als ein ausgeprägter Geschlechtsunterschied betrachtet. Insgesamt setzt sich der Fundkomplex demnach nur aus einer einzigen neuen Art – *A. afarensis* – zusammen (Johanson et al., 1978). Diesem *A. afarensis* kommt nun die Rolle eines «Missing Link» zu. Somit wird die Gruppierung der Homininen um ein Mitglied reicher. Die Gattung *Australopithecus* umfasst neuerdings vier Arten. Zwei davon, der süd-afrikanische *A. robustus* und die ostafrikanische Spielart *A. boisei*, liegen am spezialisierten Ende eines Seitenzweiges. Sie sind in ihrer Position unbestritten.

Um die gegenseitigen Beziehungen der grazilen Arten, *A. africanus* aus Südafrika bzw. *A. afarensis* aus Ostafrika, sind zur Zeit heftige Diskussionen im Gange. Man ist sich nicht einig, ob sie näher bei den robusten Vertretern

(T. R. Olson, 1981), ob sie näher beim Menschen stehen (W. W. Ferguson, 1983), oder ob sie die gemeinsamen Vorfahren beider Linien darstellen (P. V. Tobias, 1980).

Der taxonomische Status der beiden Arten ist ebenso umstritten. Einerseits wird die Meinung vertreten, dass sich *A. afarensis* nicht auf Artniveau von *A. africanus* abtrennen lasse (P. V. Tobias, 1980; Schmid, 1983). Andererseits meinen Johanson und White (1980), dass sich die beiden grazilen Formen grundsätzlich voneinander unterscheiden und zudem auch zeitlich voneinander abzugrenzen sind. *A. africanus* soll bereits in Richtung der robusten Australopithecinen spezialisiert sein, käme demnach nicht als Vorfahre beider Linien in Frage.

Nach den letztgenannten Autoren soll der kleine Hirnschädel von *A. afarensis* mit einem schimpansenartigen Kauapparat ausgestattet sein. Dieser «primitive» Schädelbau, so die beiden Forscher, biete Voraussetzungen, die für einen gemeinsamen Vorfahren beider Zweige gefordert werden (D. C. Johanson & T. D. White, 1980; W. H. Kimbel et al., 1984). Was den Bewegungsapparat von *A. afarensis* betrifft, darüber sind sich die Fachleute einig, lässt sich die Art hingegen nicht von *A. africanus* unterscheiden.

## 2 Interpretationen

Wenn wir die Szenarios der Menschwerdung betrachten, können wir im Laufe der Geschichte einen Wandel feststellen. Huxley hat die grosse Ähnlichkeit der Menschenaffen und des Menschen auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückgeführt. Dieser sollte sich nur sehr wenig von den Menschenaffen unterscheiden (T. H. Huxley, 1863). Die Entwicklungslinie zum Menschen war durch eine Veränderung in der Gehirngrösse, im Kauapparat und in der Fortbewegungsweise geprägt. In dieser Hinsicht hat sich an der Interpretation des Entwicklungsweges kaum etwas geändert. Im Laufe der Zeit wurden diese Merkmalskomplexe allerdings unterschiedlich gewichtet:

Für Darwin war es die Gehirnvergrösserung, die dafür verantwortlich war, dass sich das «Bindeglied» nach dem Verlassen der Bäume in seinem neuen Lebensraum behaupten konnte. Das grosse Gehirn war die Vorbedingung für ein kooperatives Verhalten, das in einer schutzlosen Umgebung überlebenswichtig war (Ch. Darwin, 1871). Der Schädel von Piltdown bestätigte gewissermassen dieses Szenario mit einem entsprechend vergrösserten Hirnschädel.

Nachdem die Australopithecinen als Übergangsform anerkannt waren, übernahm der Kauapparat eine wichtige Rolle. Das Gebiss liess erkennen, dass die Diät vermehrt durch Fleisch ergänzt wurde. Die Jagd stellte ein wesentliches Element dar, das für eine Komplizierung der Verhaltensstrukturen und eine Veränderung der Fortbewegungsweise verantwortlich war (S. L. Washburn & R. Moore, 1980).

Mit den Hadarfunden treten die Schädelmerkmale in den Hintergrund. Der perfekte, zweibeinig aufrechte Gang wird zum bestimmenden Aspekt. Ein verändertes Sexualverhalten, in welchem das Aufrechterhalten einer Paarbindung angestrebt wird, lässt den kräftigen Mann sein Weibchen und seine Nachkommen mit Nahrung versorgen (O. Lovejoy, 1981). Der aufrechte Gang erlaubt, durch das Freiwerden der Hände, das Heranschaffen der Nahrung. Die veränderte Fortbewegungsweise wird in Verbindung mit dem Verhalten dazu benutzt, den extremen Sexualdimorphismus innerhalb *A. afarensis* zu erklären.

In dieser modernen Interpretation stellen die Fortbewegungsweise und der extreme Sexualdimorphismus die tragenden Pfeiler dar. Die aufrechte Gangart soll sich in nichts von derjenigen des heutigen Menschen unterscheiden. Die Heterogenität des Hadarmaterials wird mit einem Geschlechtsdimorphismus erklärt, der demjenigen der Gorillas entspricht. In der Folge sollen nun diese Argumente anhand von Vergleichen diskutiert werden.

## 2.1 Sexualdimorphismus

Unter den heutigen Menschenaffen wiegen bei den Orang Utans und den Gorillas die Männchen doppelt so viel wie die Weibchen. Dieser Körpergrössenunterschied stellt einen extremen Geschlechtsdimorphismus dar. Die Dimensionen der männlichen Tiere liegen immer über denjenigen der weiblichen. Es muss festgehalten werden, dass sich die beiden Geschlechter jedoch nie in funktioneller Hinsicht unterscheiden.

Die Grössenunterschiede im Fundgut von Hadar bewegen sich in der Variationsbreite der heutigen Menschenaffen. Was jedoch die funktionellen Besonderheiten anbetrifft, können wir bei *A. afarensis* Unterschiede erkennen, die bei den rezenten Primaten innerhalb einer Art nie festgestellt werden (B. Senut & C. Tardieu, 1985).

Als eindeutiges Indiz für den aufrechten Gang gilt die X-Bein-Stellung der Oberschenkelknochen. Das Kniegelenk wird dabei der Körpermitte angenähert. Es liegt in der einbeinigen Standphase im Schwerpunktslot und vermag den Körper optimal abzustützen. Im Fundmaterial von Hadar kann man die Schrägstellung des Oberschenkelschaftes gegenüber dem Kniegelenk erkennen, was als Indiz für einen aufrechten Gang gewertet werden kann. Die distalen Gelenksflächen zeigen jedoch eine Besonderheit.

Im menschlichen Kniegelenk wird die Beweglichkeit durch eine besondere Befestigung des äusseren Meniskus eingeschränkt (Abb. 2a). Das halbmondförmige Element ist mit zwei Bändern am Unterschenkel befestigt.

Bei den Menschenaffen hat der äussere Meniskus die Form eines geschlossenen Ringes. Da er lediglich mit einem einzigen Band am Unterschenkel haftet, besitzt er eine grosse Bewegungsfreiheit (Abb. 2b). Diese unterschiedlichen Konstruktionsprinzipien schlagen sich in der Knochenstruktur nieder. Sie sind beide innerhalb des Fundgutes von Hadar erkennbar. Die grossen

Formen, die Männchen also, zeigen menschliche Verhältnisse, während bei den kleinen Weibchen ein frei beweglicher Meniskus zu erwarten ist. Die Weibchen hätten demnach ein Kniegelenk, das wie beim Schimpanse in der Standphase eine laterale Rotation durchführen würde, während die Männer einen entsprechend menschenähnlichen Bewegungsablauf erkennen liessen, wobei das Knie in einer geraden Bewegung sagittal nach vorne gebracht wird. In diesem Punkt steht eindeutig fest, dass es sich kaum um einen geschlechtsbedingten Unterschied handeln kann.

Im Ellbogengelenk der Menschenaffen und des Menschen sind weitere Funktionsunterschiede im Bau der Gelenke vorhanden. Die mehrheitlich vierbeinigen Menschenaffen beanspruchen beim Klettern ihr Ellbogengelenk ungleich viel stärker als der Mensch. Der Körper wird mehrheitlich von der Vorderextremität hochgezogen. Beim Schimpanse wird die Elle in einer tiefen Rinne im Gelenk geführt (Abb. 3b). Am lateralen Trochlearrand ist eine markante Knochenleiste zu erkennen, welche das Gelenk deutlich vom Köpfchen des Speichengelenkes abtrennt. Beim Menschen geht die Rinne des Ellengelenkes fast fließend in das Köpfchen des Speichengelenkes über, was eine grössere Freiheit im Ellbogengelenk bedeutet (Abb. 3a). Wiederum können beide unterschiedlichen Funktionskomplexe im Hadarmaterial gefunden werden. Unter den grösseren Vertretern finden wir menschliche Verhältnisse, während die grazilen Formen die Morphologie der kletternden Menschenaffen besitzen. In diesen Beispielen bezüglich der funktionellen Unterschiede im Bewegungsapparat wird angedeutet, dass die Heterogenität des Hadarmaterials mit einem einfachen Geschlechtsdimorphismus nicht erklärt werden kann.

Abb. 2: Kondylen der rechten Tibia mit den beiden Menisken von proximal. Man beachte die unterschiedliche Form und Befestigung des lateralen Meniscus (rechts), sowie den Verlauf der Verbindungslinie zwischen den Schienbeinhöckern (dicke Linie).

*a* = Mensch, *b* = Schimpanse

Fig. 2: Proximal view of right tibial condyles with the two menisci. Notice the different shape and attachments of the lateral meniscus (right side), and intercondylar outline (thick line). *a* = human knee, *b* = chimpanzee knee

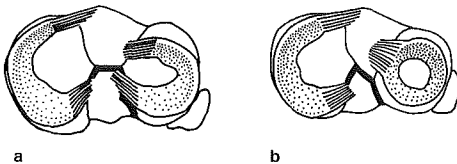
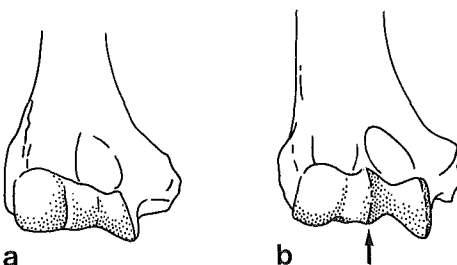


Abb. 3: Distale Gelenke der Humeri von Mensch (*a*) und Schimpanse (*b*). Man beachte den tiefen Einschnitt des Ellengelenkes und die deutliche Kante (Pfeil) beim Menschenaffen.

Fig. 3: Distal humeral joints of human (*a*) and chimpanzee (*b*). The deep incision of the ulnar joint and the lateral trochlear crest (arrow) of the great ape is obvious.



## 2.2 Fortbewegungsweise

Die kleinen, grazilen Bewegungstypen im Hadarmaterial werden eindrücklich durch das fast komplette Skelett von «Lucy» (= A. L. 288-1) repräsentiert. Neben den schimpansenähnlichen Knie- und Ellbogengelenken sind auch weitere Funktionsmerkmale mit den Menschenaffen vergleichbar.

Zum Beispiel zeigen die Handwurzelknochen eine generalisierte hominoide Morphologie und einige Merkmale, die den afrikanischen Menschenaffen sehr ähnlich sind (M. W. Marzke, 1983; H. M. McHenry, 1983). Die Finger- und Zehenknochen sind lang, gekrümmt und besitzen deutliche Muskelmarken. Dies kann mit einer Verbesserung der mechanischen Effizienz beim Kraftgriff gedeutet werden (H. Preuschoft, 1970; 1973; R. L. Susman, 1979). Dieser Kraftgriff wird besonders beim Klettern und in hangender Körperhaltung angewendet.

Die Ausbildung des Schultergürtels ist bei den grossen Menschenaffen derart, dass das Oberarmgelenk ziemlich weit vom Thorax absteht. Die Schlüsselbeine sind hochgestellt, und die Gelenkspfanne des Schulterblattes zeigt schräg nach oben (Abb. 4). Ein Schulterblattfragment von Lucy lässt erken-

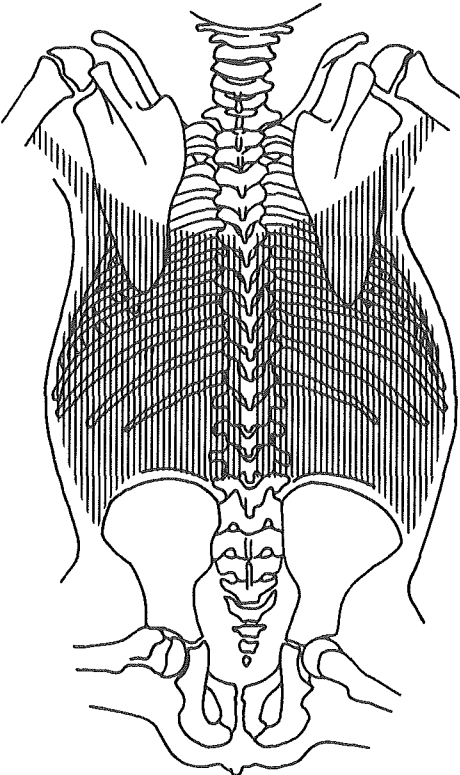


Abb. 4: Rumpf eines jugendlichen Orang Utans mit schematischer Darstellung des grossen Rückenmuskels (schraffiert). Man beachte die breiten Darmbeinschaukeln, die verkürzte Lendenwirbelsäule und die hochgestellten Schultern mit den nach cranial ausgerichteten Gelenken.

Fig. 4: Trunk of a juvenile orangutan with a schematic presentation of the *M. latissimus dorsii* (cross-hatched). Demonstration of the enlarged iliac blades, shortened lumbar spine, and up-lifted shoulders with cranial directed joints.



nen, dass die Gelenksgrube viel mehr nach cranial ausgerichtet ist, als dies beim modernen Menschen der Fall ist (E. S. Vrba, 1979; J. T. Stern & R. L. Susman, 1983). Dieses Merkmal ist eine Anpassung an eine vermehrte Elevation der oberen Extremitäten, was einen wesentlichen Anteil des kletternden Verhaltens ausmacht.

Neben den hochgestellten Schultern besitzen die Schimpansen einen kompakten Rumpf. Bei körpergrossen Menschenaffen wird die Lendenwirbelsäule auf drei bis vier Elemente verkürzt. Der trichterförmige Brustkorb liegt somit beinahe auf dem nach aussen verbreiterten Darmbeinkamm auf. Am verfestigten Rumpf entspringen kräftige Muskeln, welche die Schultern und Oberarme fixieren und bewegen.

Der Thorax von Lucy konnte nur in der Trichterform der grossen Menschenaffen rekonstruiert werden (P. Schmid, 1983). Ein Versuch, den menschlichen, fassförmigen Brustkorb als Ausgangsform zu verwenden, scheiterte. Die Rippenform, welche dem menschlichen Thorax zugrunde liegt, beinhaltet eine Torsion im Corpusbereich. Eine entsprechende Verdrehung des Rippenkörpers fehlt den Menschenaffen und ebenso den Rippenfragmenten von Lucy.

Im Gegensatz zum Menschen, wo der Beckenkamm nach ventral gebogen ist, finden wir bei den grazilen Australopithecinen Darmbeine, die wie bei den Menschenaffen zur Seite hin verbreitert sind. Neben der Befestigung an der Wirbelsäule entspringt ein wesentlicher Teil des grossen Rückenmuskels an diesem verbreiterten Darmbeinkamm der Menschenaffen und zieht zu den Oberarmen (Abb. 4). Er wird vor allem wichtig, wenn der Körper an der oberen Extremität aufgehängt ist. Ein Grossteil des Körpergewichts wird dabei von diesem Muskel getragen. Beim Menschen kommt nur ein geringer Teil des grossen Rückenmuskels vom Beckenkamm. Er ist deutlich kleiner, wenn wir ihn mit den grossen Menschenaffen vergleichen. Die laterale Verbreiterung der Darmbeine von Lucy bieten auch hier die Möglichkeit, einen Funktionskomplex zu verstehen, der sich eng an denjenigen der grossen Menschenaffen anlehnt.

Vom nach vorne gebogenen Beckenkamm des Menschen ziehen Muskeln (= *M. gluteus medius et minimus*) zu den Oberschenkelknorren. Sie halten das Becken beim Gehen waagrecht und erlauben das Pendeln des Schwungbeines. Charakteristische, einbeinige Bewegungen, wie sie beim Schlittschuhlaufen und Fussballspielen auftreten, werden dadurch ermöglicht.

Bei den Menschenaffen ist dieser Muskelkomplex reduziert. Das Becken neigt sich beim Gehen zur Seite und rotiert zudem beim Vorwärtsbringen des Schwungbeines nach vorne. Obwohl die aufrechte Körperhaltung ein wesentlicher Bestandteil ihres Bewegungsrepertoires darstellt, unterscheidet sich die zweibeinige Gangart der Menschenaffen grundlegend von derjenigen des Menschen. Dementsprechend sind die Bewegungsmöglichkeiten im Einbeinstand enorm eingeschränkt.

Die besondere Ausbildung des Darmbeines der Australopithecinen lässt

vermuten, dass sich der Gang von demjenigen des heutigen Menschen unterscheidet (J. T. Robinson, 1972).

Zusammenfassend darf man annehmen, dass die grazilen Australopithecinen ein Bewegungsverhalten zeigten, das sich im Bereich der oberen Extremität und des Rumpfes mehr an dasjenige der grossen Menschenaffen anlehnt. Eine Loslösung vom Baumleben, wie sie aufgrund der Verhältnisse im kleinen Becken und der Stellung der Oberschenkel postuliert wird, erscheint zum jetzigen Zeitpunkt eine zu starke Vereinfachung zu sein.

Weiter zeigen viele Untersuchungen, dass sich der Bewegungsapparat der grazilen Australopithecinen aus Hadar in nichts von *A. africanus* unterscheidet.

### 2.3 Schädelmorphologie

*A. afarensis* soll rund eine halbe Million Jahre älter sein als *A. africanus* aus Südafrika (D. C. Johanson & M. A. Edey, 1981). Dieser Zeitunterschied würde eine Abtrennung auf Artebene erlauben. Wir hätten es in diesem Falle mit einer sogenannten Chronospecies zu tun.

Neuere Datierungen in Südafrika zeigen jedoch, dass *A. africanus* in der Fundstelle Makapansgat drei Millionen Jahre alt ist (E. S. Vrba, 1982). In Hadar weist das Kada Hadar Member, die Schichtenfolge, aus welcher Lucy stammt, ein revidiertes Alter von 2,6 bis 2,9 Millionen Jahre auf (F. H. Brown, 1982).

Damit wären *A. afarensis* und *A. africanus* ungefähr gleich alt. Sie dürfen demnach nicht als zwei verschiedene Chronospecies betrachtet werden.

Um *A. afarensis* eindeutig von *A. africanus* abzutrennen, kommt die Zeitstellung wie auch der Bewegungsapparat nicht in Frage. W. H. Kimbel et al. (1984) führen deshalb wesentliche Unterschiede im Schädelbau an, die *A. afarensis* als eine ideale «Primitivform» dem viel spezialisierteren *A. africanus* vorzuziehen liesse.

Mit einem aus zwölf verschiedenen Individuen zusammengesetzten Kompositum wird der spezielle Funktionskomplex von *A. afarensis* untermauert (W. H. Kimbel et al. 1984). Die Teile stammen aus unterschiedlichen Schichten und Fundplätzen (Lokalität Nr. 200, Sidi Hakoma Member; Nr. 333, Dennen Dora Member). Die Verbindung zwischen dem Hinterhauptsfragment und dem Gesichtselement wird durch einen rekonstruierten Unterkiefer hergestellt. Die Frontalregion ist rein hypothetisch.

Bei einem Vergleich mit *A. africanus* kann man feststellen, dass die Hadarform ein sehr archaisches Gebiss mit massiven Frontzähnen zeigt. Der Eckzahn ragt sogar leicht über die Kaufläche hinaus, wie das für die grossen Menschenaffen charakteristisch ist.

Entsprechend ist der restliche Kauapparat viel robuster. Dies wirkt sich vor allem auf die Kaumuskulatur aus. Analog den grossen Menschenaffen sollen

die hinteren Fasern des Schläfenmuskels verstärkt sein. Sie sind für die Beisskraft im grossen Vordergebiss verantwortlich.

Bei den südafrikanischen und auch den ostafrikanischen robusten Formen ist das Frontgebiss reduziert. Der Kaudruck wird auf das vergrösserte Backenzahngebiss verlagert. Die stärkste Annäherung der Temporallinien findet man deshalb im vorderen Scheitelbereich.

Bei *A. afarensis* sollen die Temporallinien auf dem Frontalabschnitt weit voneinander entfernt sein. Sie vereinigen sich erst im hinteren Teil des Hirnschädels, als Folge der Betonung des hinteren Muskelabschnittes. Dabei berührt die hintere Grenze des Schläfenmuskels den Nackenmuskelrand und bildet eine charakteristische, schimpansenartige Temporonuchalkante (Abb. 5a; W.H. Kimbel et al., 1984).

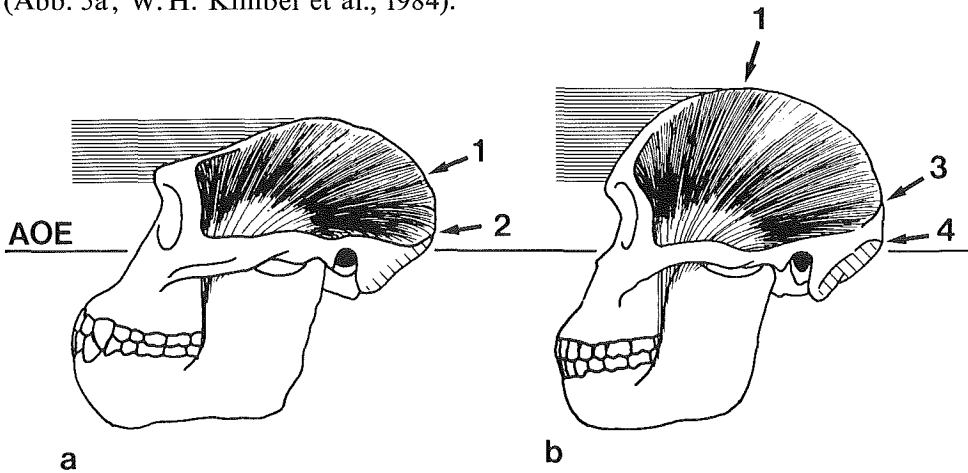


Abb. 5: Unterschiedliche Funktionskomplexe des Kauapparates bei Australopithecinen:  
 a. Kompositum des *A. afarensis* nach W.H. Kimbel et al. (1984). Man beachte das grosse Vordergebiss und die Betonung der hinteren Fasern des Schläfenmuskels. Die Hirnschädelaufwölbung entspricht den afrikanischen Menschenaffen.

b. Rekonstruktion von A.L. 288-1, ebenfalls aus dem Afargebiet Äthiopiens (P. Schmid, 1983). Die vorderen Schläfenmuskelfasern sind betont; die Nackenmuskeln berühren die hinteren Fasern des letzteren nicht. Die Hirnschädelwölbung entspricht *A. africanus*.

1 = geringster Abstand der beiden Schläfenlinien; 2 = Temporonuchalkamm; 3 = Schläfenmuskelrand; 4 = Grenze des Nackenmuskelfeldes; AOE = Ohr-Augen-Ebene; waagrechte Schraffur = Aufwölbung des Hirnschädels über den Augenhöhlen.

Fig. 5: Different masticatory complexes within the australopithecines:  
 a. Composite reconstruction of *A. afarensis* after W.H. Kimbel et al. (1984). Notice the large anterior dentition and accentuation of posterior fibers of *M. temporalis*. Supraorbital elevation of the brain case equivalent to the african apes.

b. Reconstruction of A.L. 288-1 (Lucy) from the Afar region in Ethiopia as well (P. Schmid, 1983). The anterior fibers of *M. temporalis* are emphasized; the nuchal muscles do not touch the latter. Supraorbital elevation of the brain case equivalent to *A. africanus*.

1 = most closely approach of temporal lines; 2 = temporo/nuchal crest; 3 = border of *M. temporalis*; 4 = limit of nuchal area; AOE = plane of Frankfurt; horizontal lines = supraorbital elevation of brain case.

Im Hinblick auf diesen Temporonuchalkamm können wir am Occipitalfragment von Lucy klar erkennen, dass die Grenze des Schläfenmuskels die Nackenlinie in keinem Fall berührt (Abb. 5b). Weiter sieht man auf dem Frontoparietalfragment, dass sich die stärkste Annäherung der Temporallinien im Scheitelbereich abzeichnet. Daraus wird klar, dass der Kauapparat von «Lucy» nicht demjenigen von *A. afarensis* entspricht. Wir haben deshalb eine Alternative zum Schädel von W. H. Kimbel et al. (1984) angestrebt.

Zur Rekonstruktion der Sagittalkontur des Lucyschädels wurden Abgüsse der Hirnschädelbruchstücke sagittal entzweigeschnitten. Anschliessend wurden diese Teile in die Schädellängsschnitte heutiger Menschenaffen, fossiler Hominider und des Menschen eingesetzt. Dabei wurden die Schädelumrisse auf die Sehne der Occipitalschuppe (A.L. 288-1a) reduziert. Verblüffenderweise kam eine exakte Übereinstimmung mit der Kontur des Schädels von *A. africanus* aus Sterkfontein heraus, während die anderen Möglichkeiten keine vertretbaren Lösungen ergaben.

Beim aufrechten Gang wird der Schädel auf dem Körper gleichermassen balanciert, was sich beim Menschen in einer Reduktion des Nackenmuskelfeldes ausdrückt. Die sagittale Länge des Nackenmuskelansatzes ist deshalb immer kleiner als die der Oberschuppe des Hinterhauptbeines. Bei den Menschenaffen ist der Anteil des Nackenmuskelfeldes erheblich grösser, da sich die Tragart des Kopfes von derjenigen des Menschen unterscheidet. *A. africanus* wie auch «Lucy» zeigen, im Gegensatz zum Kompositum von *A. afarensis*, eine Reduktion des Nackenmuskelfeldes, was mit der aufrechten Körperhaltung in Verbindung steht.

Die Dominanz der Oberschuppe kann auch mit einer Vergrösserung des Hirnvolumens interpretiert werden. Bei den südafrikanischen Australopithecinen wölbt sich der Hirnschädel entsprechend auf. Nebenbei ist zu bemerken, dass diese Aufwölbung bei der Rekonstruktion von W. H. Kimbel et al. (1984) weitgehend fehlt (Abb. 5a). Sie ist sogar geringer als bei den heutigen Menschenaffen. Dies bedeutet für *A. afarensis*, dass er in bezug auf die Hirnvergrösserung hinter den Menschenaffenartigen zurückliegt. Schimpansen haben einen Hirnschädelinhalt, der mit 450 Gramm den hundertsten Teil des Körpergewichtes ausmacht. Beim Menschen sind es zwei- bis dreimal mehr.

Aufgrund der geringen Körpergrösse (ca. 105 cm) dürfte «Lucy» nicht schwerer als 25 Kilogramm geworden sein. Für dieses Individuum konnte ein Hirnvolumen von 350–400 ccm berechnet werden. Das relative Hirngewicht würde wiederum im Variationsbereich von *A. africanus* liegen, dessen leicht vergrössertes Gehirn den siebzigsten Teil des Körpergewichtes ausmacht.

Damit wird klar, dass sich «Lucy» – was die Ausbildung des Kauapparates und des Hirnschädels anbetrifft – nicht von den grazilen Australopithecinen aus Südafrika abgrenzen lässt. Der identische Bewegungsapparat und die gleiche Zeitstellung lassen den Schluss zu, dass für A.L. 288-1 (= «Lucy») die Bezeichnung *A. africanus* angebracht ist.

### 3 Diskussion

In einer ersten Phase der Fundgeschichte suchte man nach einem hypothetischen Bindeglied zwischen äffischen Vorfahren und Mensch. Meist überwogen bei Funden die menschenartigen Eigenschaften, was sie keineswegs als «Missing Links» im Darwinschen Sinne qualifizierte. Trotzdem war man um eine Erkenntnis reicher geworden: Die Menschheit war sehr viel älter, als man bisher angenommen hatte.

Eine zentrale Stellung nehmen die Australopithecinen ein. Indem sie vorerst ignoriert werden, machen sie deutlich, welche untergeordnete Rolle Fossilien spielen, wenn sie nicht in ein vorgefasstes Konzept eingefügt werden können. Wir stellen fest, dass neue Funde an und für sich nur in eingeschränkter Masse die Geschichte der Menschheitsentwicklung zu verändern vermögen. Grundsätzlich ist eine Diskussion der menschlichen Stammesgeschichte demnach auch ohne Funde möglich.

Andererseits machen die robusten Australopithecinen deutlich, dass dies nicht uneingeschränkt der Fall sein kann. Mit *A. robustus* sind es nun zum ersten Male die Fossilien, welche die Wissenschaftler zum Umdenken gezwungen haben. Die Existenz eines ausgestorbenen Seitenzweiges der menschlichen Stammeslinie wäre ohne paläontologische Funde nicht denkbar gewesen.

Aus der Fundgeschichte geht hervor, dass ein quantitativer Wissenszuwachs zu verzeichnen ist. Die häufige Floskel, welche am Schluss von paläanthropologischen Arbeiten angetroffen wird – neue Funde würden einen besseren Einblick in den Ablauf der Stammesgeschichte erlauben – ist hingegen falsch. Die Funde verändern nur scheinbar unser Wissen.

In der Geschichte der Paläanthropologie haben sich in erster Linie die Interpretationen verändert. Letztere basieren aber nach wie vor auf Erkenntnissen rezentbiologischer Untersuchungen. In erster Linie liefert die vergleichende Biologie die Modelle, mit welchen man die Fossilfunde zu interpretieren vermag. Fossilien werden nie mit Etiketten gefunden. Wir Menschen sind es, die diese Fundstücke in ein System einordnen. Mehrheitlich dienen die Fossilfunde demnach zum Testen von Hypothesen. Die Zunahme an fossilen Knochenfunden erlaubt ein besseres Prüfen der vorgeschlagenen Interpretationen. Wie man solche Szenarios testen kann, wird am Beispiel des Hadarmaterials aufgezeigt.

In der «modernen Interpretation» stellen die Fortbewegungsweise und der extreme Sexualdimorphismus die tragenden Pfeiler der Menschwerdung dar (D. C. Johanson & M. A. Edey, 1981; O. Lovejoy, 1981). In der vorliegenden Arbeit wurde demonstriert, dass die Heterogenität des Hadarmaterials mit einem einfachen Geschlechtsdimorphismus jedoch nicht erklärt werden kann. Weiter gibt es Argumente, die andeuten, dass die grazilen Australopithecinen nicht obligatorisch zum Bodenleben übergegangen sind, wie das aufgrund der Verhältnisse im kleinen Becken sowie der Stellung der Oberschenkel postuliert wurde (O. Lovejoy, 1981).

Was die Ausbildung des Kauapparates und des Hirnschädels von A. L. 288-1 (= «Lucy») betrifft, liegt der Schluss nahe, dass sich dieses Individuum nicht von den grazilen Australopithecinen aus Südafrika abgrenzen lässt. Der identische Bewegungsapparat sowie eine ähnliche Zeitstellung implizieren die Artbezeichnung *A. africanus*.

Das reiche Fundmaterial aus Hadar, insbesondere das fast vollständige Skelett von Lucy, stellt demnach die Grundlage zu unterschiedlichen Interpretationen dar. Diese basieren in erster Linie nicht auf den Fossilfunden, sondern erwachsen aus der vergleichenden Biologie der Primaten. Die Fossilien, als «harte Tatsachen», werden mit Modellen verglichen, die aus Untersuchungen an lebenden Formen stammen. In den Vergleich fließen subjektive Wertkriterien ein, die vom Wissenschaftler und seinem Umfeld geprägt sind. Der Wandel der Interpretationen ist demnach nicht auf das Untersuchungsmaterial zurückzuführen, sondern ändert sich mit der Denkweise der Wissenschaftler, die einer gewissen Denkgemeinschaft angehören. Menschliche Unzulänglichkeiten haben gerade in der Anthropologie zu Vorkommnissen geführt, die nur allzu gerne belächelt werden. Die Fälschung von Piltdown ist ein leuchtendes Beispiel dafür.

Die Zahl der Funde und die Erkenntnisse aus der vergleichenden Biologie in Verbindung mit den Lehren, die aus der Fachgeschichte erwachsen, stellen unzweifelhaft einen Wissenszuwachs dar. Dieses Wissen ist es, das uns in Zukunft vor allzu grossen Irrtümern bewahren mag. Das «quantitative Wissen» hat sich im Verlaufe der Zeit vermehrt. Dazu haben die Fossilfunde der vergangenen Jahrzehnte entscheidend beigetragen. Das «qualitative Wissen» ist nur im Vergleich mit früheren Erkenntnissen zu fassen. Es mag unseren aktuellen Ansprüchen genügen und somit besser sein als früher. Aber schon morgen werden wir vielleicht umdenken müssen. Die Interpretation der menschlichen Stammesgeschichte ist in diesem Sinne qualitativ zu betrachten. Wir wissen deshalb über unsere Herkunft nicht unbedingt mehr als zu Darwins Zeiten.

#### 4 Literatur

- Black, D. (1926), Tertiary Man in Asia: The Chou Kou Tien Discovery. *Nature, Lond.*, *118*: 733–734.
- Broom, R. (1946), The South African fossil ape-man. The Australopithecinae. Part I. The occurrence and general structure of the South African ape-men. *Transvaal Mus. Mem.*, *2*: 7–144.
- Broom, R. (1950), Sterkfontein ape-man, Plesianthropus. *Transvaal Mus. Mem.*, *4*.
- Brown, F. H. (1982), Tulu Bor Tuff at Koobi Fora correlated with the Sidi Hakoma Tuff at Hadar. *Nature, Lond.*, *300*: 631–632.
- Busk, G. (1864), Pithecoid Priscan Man from Gibraltar. *The Reader*, 23 July.
- Dart, R. (1925), *Australopithecus africanus*: The Man-Ape of South Africa. *Nature, Lond.*, *115*: 195–199.
- Darwin, Ch. (1859), *Origin of Species*. London.
- Darwin, Ch. (1871), *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London.
- Dawson, C. & Woodward, A. S. (1913), On the discovery of a Paleolithic human skull and mandible in a flint-bearing gravel overlying the Wealden (Hasting Beds) at Piltdown, Fletching, Sussex. *Quat. J. geol. Soc. Lond.*, *69*: 117–144.
- Dubois, E. (1891a), Paleontologische onderzoekingen op Java. *Verslagen van het Mijnwezen 3*: 12–14.
- Dubois, E. (1891b), Paleontologische onderzoekingen op Java. *Verslagen van het Mijnwezen 4*: 12–15.
- Dubois, E. (1892), Paleontologische onderzoekingen op Java. *Verslagen van het Mijnwezen 3*: 10–14.
- Dubois, E. (1894), *Pithecanthropus erectus*, eine Stammform des Menschen. Batavia.
- Ferguson, W. W. (1983), An Alternative Interpretation of «*Australopithecus afarensis*» Fossil Material. *Primates*, *24*: 397–409.
- Haeckel, E. (1868), *Natürliche Schöpfungsgeschichte*. Berlin.
- Huxley, T. H. (1863), Evidence as to Man's Place in Nature. Williams & Norgate, London.
- Isaac, G. LL. (1983), Aspects of human evolution. In Bendall D. S. (ed.) *Evolution from molecules to men*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 509–543.
- Johanson D. C.; Coppens Y. & Taieb, M. (1976), Pliocene hominid remains from Hadar, central Afar, Ethiopia. In Tobias, P. V. & Coppens, Y. (eds) *Les plus anciens hominidés*. IXe Congr. UISPP, Nice. CNRS, Paris.
- Johanson, D. C. & Edey, M. A. (1981), *LUCY: The Beginnings of Humankind*. Simon & Schuster, New York.
- Johanson, D. C.; White, T. D. & Coppens, Y. (1978), A New Species of the Genus *Australopithecus* (Primates: Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa. *Kirtlandia*, *28*: 1–14.
- Johanson D. C. & White, T. D. (1980), On the status of *Australopithecus afarensis*. *Science*, *207*: 1104–1105.
- Keith, A. (1930), *New Discoveries Relating to the Antiquity of Man*. London.
- Kimbel, W. H.; White, T. D. & Johanson, D. C. (1984), Cranial Morphology of *A. afarensis*: A Comparative Study Based on a Composite Reconstruction of the Adult Skull. *Am. J. phys. Anthropol.*, *64*: 337–388.
- Leakey, L. S. B. (1959), A new fossil skull from Olduvai. *Nature, Lond.*, *184*: 491–493.
- Leakey, L. S. B.; Tobias, P. V. & Napier, J. R. (1964), A New Species of the Genus *Homo* from Olduvai Gorge. *Nature, Lond.*, *202*: 7–9.
- Leakey, R. E. F. (1970), New Hominid Remains and Early Artefacts from Northern Kenya. *Nature, Lond.*, *226*: 223–224.
- Lovejoy, O. (1981), The origin of man. *Science*, *211*: 341–350.
- Marzke, M. W. (1983), Joint function and grips of *Australopithecus afarensis* hand, with special reference to the region of the capitata. *J. Hum. Evol.*, *12*: 197–211.
- McHenry, H. M. (1983), The Capitata of *Australopithecus afarensis* and *A. africanus*. *Am. J. phys. Anthropol.*, *62*: 187–198.

- Oakley, K.P. & Hoskins, C.R. (1950), New evidence on the antiquity of Piltdown man. *Nature*, Lond., 165: 379–382.
- Olson, T.R. (1981), Basicranial morphology of the extant hominoids and Pliocene hominids: The new material from the Hadar Formation, Ethiopia and its significance in early human evolution and taxonomy. In Stringer, C.B. (ed.) *Aspects of Human Evolution*. Taylor & Francis, London, pp. 99–128.
- Preuschoft, H. (1970), Functional anatomy of the lower extremity. In Bourne, G.H. (ed.): *The Chimpanzee*, Vol. 3. Karger, Basel, pp. 221–294.
- Preuschoft, H. (1973), Body posture and locomotion in some East African Miocene Dryopithecinae. In Day, M.H. (ed.) *Human Evolution. Symp. Soc. Study Hum. Biol. 11*: 13–46.
- Robinson, J.T. (1972), *Early Hominid Posture and Locomotion*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Schaafhausen, D. (1958), *Müller's Archiv*. Bonn.
- Schmid, P. (1933), Eine Rekonstruktion des Skelettes von A.L. 288-1 (Hadar) und deren Konsequenzen. *Folia primatol.*, 40: 283–306.
- Schmutz, H.-K. (1984), Hypothetische Bindeglieder zwischen Affe und Mensch. *Sudhoffs Arch.* 68: 77–83.
- Senut, B. & Tardieu, C. (1985), Functional Aspects of Plio-Pleistocene Hominid Limb Bones: Implications for Taxonomy and Phylogeny. In Delson, E. (ed.) *Ancestors: The Hard Evidence*. Alan R. Liss Inc., New York, pp. 193–201.
- Smith, G.E. (1912), Presidential Address, Anthropology Section. Rep. Brit. Ass. Dundee, pp. 575–598.
- Stern, J.T. & Susman, R.L. (1983), The Locomotor Anatomy of *Australopithecus afarensis*. *Am. J. phys. Anthropol.*, 60: 279–317.
- Susman, R.L. (1979), The comparative and functional morphology of hominoid fingers. *Am. J. phys. Anthropol.*, 50: 215–136.
- Tobias, P.V. (1980), «*Australopithecus afarensis*» and *A. africanus*: Critique and an alternative hypothesis. *Paleont. Afr.*, 23: 1–17.
- Vrba, E.S. (1979), A new study of the scapula of *Australopithecus africanus* from Sterkfontein. *A. J. phys. Anthropol.* 51: 117–130.
- Vrba, E.S. (1982), Biostratigraphy and chronology, based particularly on Bovidae, of Southern African hominids-associated assemblages: Makapansgat, Sterkfontein, Taung, Kromdraai, Swartkrans; also Elandsfontein (Saldanha), Broken Hill (now Kabwe) and Cave of Hearts. *Congr. int. Paleontol. Hum., Nice*, pp. 707–752.
- Washburn, S.L. & Moore, R. (1980), *Ape into Human*, 2nd ed. Little, Brown and Co., Boston.
- Weidenreich, F. (1935), The *Sinanthropus* Population of Choukoutien (Locality I) with a Preliminary Report on New Discoveries. *Bull. geol. Soc. China*, 14: 427–468.
- Weidenreich, F.K. (1943), The skull of *Sinanthropus pekinensis*: a comparative study on a primitive hominid skull. *Paleontol. sin.*, 10: 1–484.
- Weiner, J.S. (1955), *The Piltdown Forgery*. London.