

Der Mensch als Primat

Von Prof. Dr. Dr. h. c. Adolph H. S c h u l t z,
Zürich

Vortrag, gehalten am 23. März 1966.

Wenn ich über den Mensch als Primat rede, so behandle ich damit ein Thema das die Anthropologie mit der Zoologie verbindet. Es führt mich auf ein Wissensgebiet, das neuerdings unter dem Namen Primatologie einen unerhört raschen und intensiven Aufschwung erlebt. In den Vereinigten Staaten bestehen schon mindestens 8 Rieseninstitute für die Forschung an ausschließlich Affen für biologische und medizinische Zwecke. Auch in Rußland, Japan, England und anderen Ländern gibt es ähnliche moderne Organisationen, nebst vielen primatologischen Feldstationen in tropischen Gegenden. Obwohl dieses junge Spezialgebiet aus der Erkenntnis hervorgegangen ist, daß die dem Menschen so ähnlichen Affen von größtem Vorteil sind für medizinisch-chirurgische und psychologische Experimente, so war es völlig klar, daß zunächst noch sehr viel zu lernen ist über die

natürlichen und normalen Verhältnisse dieser Tiere. Wenn bisher hauptsächlich Primatenleichen von Anatomen untersucht wurden, so waren lebende Affen nur sporadisch benutzt worden für die Erforschung ihrer Physiologie, Biochemie, ihres Wachstums und Benehmens, etc., was alles als Vergleichsbasis für experimentelle und pathologische Änderungen dienen soll.

Nachdem ich ein halbes Jahrhundert von anfangs gemütlich langsamen und dann stürmisch großen Fortschritten der „Affenkunde“ mit erlebt habe, kann ich Ihnen schon im Voraus mitteilen, daß trotz aller Konzentration der modernen primatologischen Forschung noch keine Einigkeit der Ansichten besteht über die detaillierte Herkunft, evolutionären Ursachen und genaue systematische Stellung des Menschen als Primat. Die z. T. weit auseinander gehenden Interpretationen der neuesten Befunde von solch verschiedenen Spezialisten, wie Paläontologen, Biochemiker, Chromosomenforscher usw., erlauben es noch immer nicht, einen Stammbaum der Primaten mit allgemein zugestimmten Linien zu zeichnen.

Die anatomische Menschenähnlichkeit der Affen war schon im Altertum bekannt, hatte doch schon der berühmte Galen von Pergamum im 2ten Jahrhundert A.D. kurzschwänzige, nordafrikanische Makaken nicht nur für Sektionen, sondern sogar für Experimente benutzt. Von besonderer histori-

scher Bedeutung ist die zu Ende des 17ten Jahrhunderts erschienene und noch heute mustergültige Beschreibung eines jungen Schimpansen von dem Englischen Chirurgen Tyson, worin 48 vollkommen richtige Eigenschaften aufgezählt wurden, in denen sein *Homo sylvestris* oder „schwarzer Orang“ dem Menschen näher stehe als andere Affen. Als einzige allgemeine Schlußfolgerung dieser großen Arbeit betonte Tyson im zweiten Teil des Werkes, daß sich alle Berichte über Waldmenschen, Satyren und andere derartige Fabelwesen einfach auf die damals noch wenig bekannten Menschenaffen zurückführen lassen. Gorillas wurden erst in 1847 beschrieben und der Berggorilla sogar nicht vor Anfang unseres Jahrhunderts.

In der Mitte des 18ten Jahrhunderts stellte Linné den Mensch in eine und dieselbe Gruppe *Primates* mit den Affen in seinem einflußreichen *Systema Naturae*, mit dem er einfach Ordnung bringen wollte in die damals bekannten Lebewesen auf Grund von übereinstimmenden Eigenschaften, aber ohne irgend welche Schlüsse über verwandtschaftliche Beziehungen durch gemeinsame Abstammung. Diese gleichwertige Zusammenstellung von Mensch, Affen und Halbaffen, wenn auch nur für einen harmlosen Katalog, schockierte die damalige Auffassung der menschlichen Würde so tief, daß in rascher Folge

neue Vorschläge publiziert wurden, welche die Sonderstellung des Menschen nach vermeintlich wichtigeren Charakteren rechtfertigen sollten. So hatte schon Schreber in 1775 die menschliche Auszeichnung von nur zwei Händen ohne handartige Affenfüße hervorgehoben, wonach Blumenbach in 1791 die lange gebräuchliche Ordnung der *Bimana*, allein für den Mensch, der Ordnung *Quadrumana* für alle übrigen Primaten gegenüber stellte. Dabei wurde betont daß die Füße der damals bekannten Affen dem Greifen noch besser dienen als ihre Hände. In 1811 hatte Illiger den Mensch in eine gesonderte Ordnung der *Erecta* gestellt wegen der ihm viel wichtiger erscheinenden aufrechten Haltung, aber ohne Anklang zu finden. Schließlich hat Owen, ein Zeitgenosse von Darwin, alle seine Vorgänger überboten mit der Einstellungs des Menschen in eine ganze Unterklasse des Tierreiches — die *Archencephala* oder Besitzer eines hervorragenden Hirnes.

Nach dem Erscheinen von Darwin's revolutionären Werken und mit deren energischen Unterstützung durch Huxley und Haeckel vor erst einem Jahrhundert begann die faszinierende Forschung über die Abstammung des Menschen und seine verwandtschaftlichen Beziehungen zu den anderen Primaten. Die Resultate der Unmenge dieser Untersuchungen finden ihren Ausdruck im

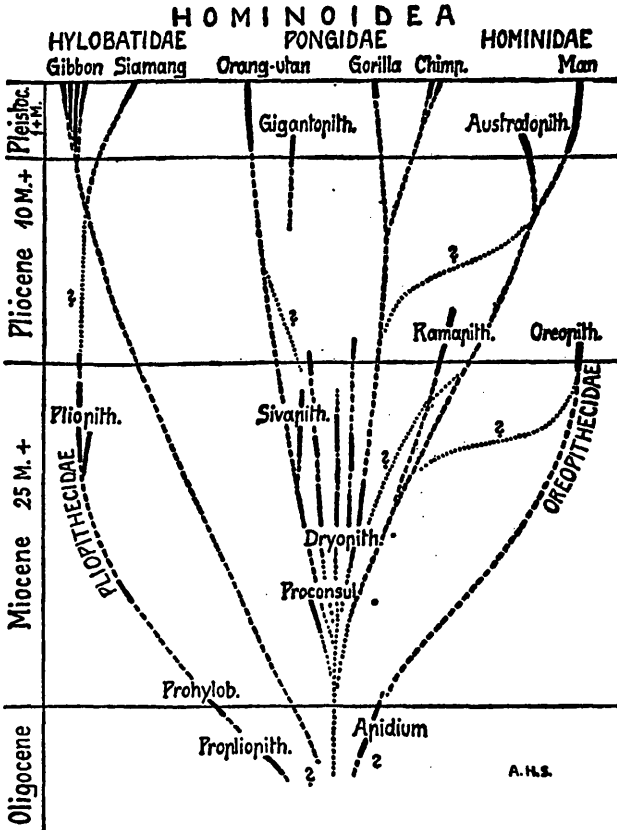


Abb. 1. Stammbaumartige Darstellung der hauptsächlich neueren Interpretationen der evolutionären Beziehungen zwischen dem Mensch und den Menschenaffen.

System der Primaten und meist auch in der diagrammatischen Form von Stammbäumen. Mit nur wenigen und heute nicht mehr ernst zu nehmenden Ausnahmen sind sich alle Primatologen einig geworden, daß der Mensch mit den Menschenaffen eine klare Gruppe bildet — die Überfamilie der Hominoïden — zu der auch eine reichhaltige und rapide zunehmende Zahl von fossilen Funden gehört, die sich alle von den übrigen Primaten mehr oder weniger scharf trennen lassen. Es ist in Bezug auf die Unterteilung und die detaillierten stammesgeschichtlichen Beziehungen der Hominoïden, daß verschiedene Spezialisten und sogar Kollegen aus den gleichen Forschungsgebieten zum Teil recht unterschiedliche Ansichten vertreten. Das läßt sich am Besten mit Abbildung 1 erklären, in der ich nur eine kleine Auswahl von neueren Vorschlägen solcher Stammbäume berücksichtigt habe, denn alle zusammen hätten ein verwirrendes Netz von Linien ergeben. Die kurzen dicken Linien sollen die rezenten und wichtigsten fossilen Formen andeuten, die gebrochenen Linien die wohl wahrscheinlichsten Verzweigungen und die punktierten Linien einige der alternativen Abstammungswege, die von verschiedenen Autoren vertreten werden. Zuerst kann ich hier nur kurz erwähnen, daß separate Familien für *Oreopithecus* und für *Pliopithecus* keine allgemeine Zustimmung haben, indem vielfach der erstere zu

den Hominiden und der letztere zu den Hylobatiden gestellt wird, je nach der verschiedenen Bewertung der Charaktere der Bezahnung und der vorhandenen Skeletteile. Von besonderem Interesse für unser heutiges Thema ist der neue Vorschlag, die rezenten afrikanischen Großaffen von der Gruppe der Pongiden zu derjenigen der Hominiden zu verschieben und dementsprechend eine Abzweigung der letzteren von der Vorfahrenlinie nur der ersteren in frühestens pliozäner Zeit anzunehmen. Diese Schlußfolgerung basiert sich auf biochemische Untersuchungen von hauptsächlich Goodman und soll auch durch gewisse weitere Befunde der modernen Forschung am Blut und an den Chromosomen rezenter Primaten unterstützt sein. Indem sich diese vielversprechenden Studien mit ganz neuen Methoden erst auf ein recht beschränktes Material basieren mit nicht immer übereinstimmenden Resultaten, erscheinen aber so weitgehende taxionomische Schlüsse reichlich verfrüht. Schon seit Huxley ist immer wieder betont worden, daß mehr Ähnlichkeiten bestehen zwischen dem Mensch und den afrikanischen Großaffen als zwischen dem Mensch und dem Orang, was aber durchaus nicht aussagt, daß sich die drei rezenten Großaffen untereinander weniger ähnlich seien, als die afrikanischen und der Mensch. In der deutschen Literatur seit den Dreißiger-Jahren hatte schon Weinert wieder-

holt behauptet auf Grund von allerhand mehr oder weniger richtigen und wichtigen morphologischen Befunden, daß Gorilla, Schimpanse und Mensch eine Gruppe von „Summoprimates“ darstelle, die er erst zu Ende des Pliozäns divergieren ließ. Leider ist nun Weinert's unhaltbare Theorie wiederbelebt worden durch gewisse biochemische Befunde, obwohl alle vergleichend-anatomischen Kenntnisse dagegen sprechen und sie auch palaeontologisch nicht befürwortet werden kann.

In der Systematik der Hominoiden sind in den letzten Jahren noch weitere ziemlich tief-greifende Änderungen vorgeschlagen und von einigen Autoren schon angenommen worden. So haben M a y r und S i m p s o n ohne nähere Begründung den Gorilla in dieselbe Gattung P a n mit dem Schimpansen gestellt und den Siamang mit den Gibbons in einer Gattung vereinigt, als ob sie nur größere Arten ihrer entsprechenden kleineren Vettern wären, deren Unterschiede sich rein allometrisch erklären lassen. Auf Grund meiner langjährigen Erfahrungen mit gerade diesen höheren Primaten muß ich diesen Neuerungen entschieden widersprechen, denn an den Leichen und lebenden Tieren dieser Arten sind schon so viele gute Unterscheidungsmerkmale gefunden worden, daß eine gattungsmäßige Trennung voll gerechtfertigt ist. Ganz anders verhält es sich mit der wichtigen Gruppe der fossilen D r y o p i t h e c i d e n, die

bisher in unzählige Arten und Gattungen aufgeteilt war, obwohl von den meisten nur Zähne und wenige Knochenfragmente zur Verfügung standen, deren spärliche und variable Merkmale sich in nur bescheidenem Maße unterscheiden. Hier haben jetzt Simons and Pilbeam sehr überzeugend das Prinzip des „lumping“ statt „splitting“ angewandt unter Berücksichtigung der großen intra-spezifischen Variabilität bei rezenten Pongiden von den bei den fossilen Stücken vorhandenen Merkmalen. Dies ergab eine enorme Reduktion von Gattungsnamen sowohl wie von Arten und eine entsprechende Vergrößerung der Verbreitungsgebiete einzelner Formen. Damit wurde auch die Wahrscheinlichkeit erhöht daß gerade diese auf drei Kontinente ausgedehnte Gruppe den gemeinsamen Wurzelstock darstellt, aus dem sich die Pongiden sowohl wie die Hominiden divergierend entwickelt hatten. Dies wird aber nicht von allen Palaeoanthropologen zugegeben, unter denen vereinzelte eine Abzweigung der Hominiden-Linie schon im Oligozän, andere erst zu Ende des Pliozäns, 35 Millionen Jahre später, annehmen. Solche Extreme der Interpretation der vorhandenen Beweismittel sind zweifellos beeinflußt durch die oft sehr verschiedene Würdigung der Variabilität, die gerade bei den Menschenaffen ganz besonders ausgeprägt ist. Auf Grund von mehr oder weniger markanten Unterschieden in Körpergröße, Schädel-

bildung und Haarmerkmalen hatten Systematiker früher unzählige Arten von rezenten Menschenaffen beschrieben, von denen weitaus die meisten heute nicht mehr anerkannt werden, in Anbetracht der großen und völlig normalen intraspezifischen Variationsbreiten dieser Primaten. Zum Beispiel sind die Lücken zwischen den oberen Schneide- und Eckzähnen und die berühmte „Affenplatte“ an der Symphyse des Unterkiefers bei den lebenden Menschenaffen sehr variabel und können sogar fehlen, haben aber dennoch in der systematischen Zuordnung fossiler Funde eine unberechtigt große Rolle gespielt. Die erstaunlichen Variationsbreiten der Schädelkapazitäten von erwachsenen Pongiden sind in Abbildung 2 dargestellt. Diese wurden vom Autor gesammelt und neulich veröffentlicht in der Hoffnung, daß sie uns vorsichtiger machen in der Beurteilung der meist nur grob zu schätzenden Hirngröße fossiler Hominoïden. Solche und viele weitere Variationsmöglichkeiten sind bei allen rezenten Pongiden gefunden worden, selbst in der gleichen Rasse und im selben Geschlecht, und es ist daher anzunehmen, daß eine ähnlich große Variabilität schon in früheren Zeiten bestanden hatte ohne verschiedene Namengebung zu rechtfertigen.

Mit diesen gedrängten Ausführungen wollte ich vor Allem zeigen, daß die Geschichte unserer wechselnden Anschauungen über die genaue Stel-

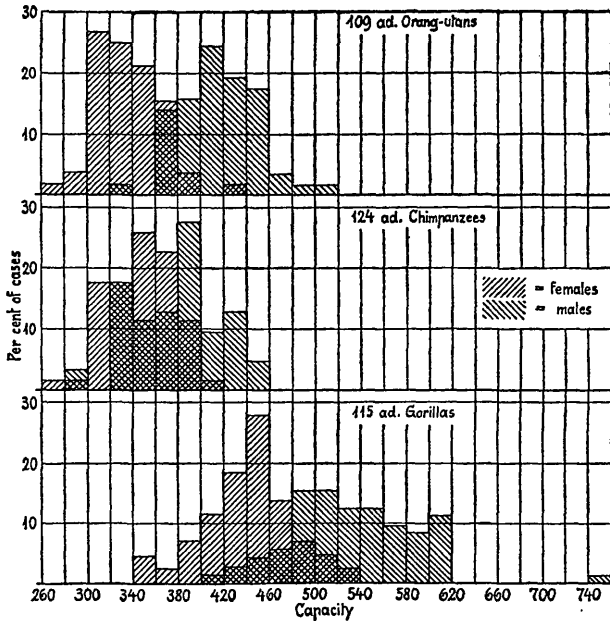


Abb. 2. Frequenzpolygone für die Schädelkapazität (in Kubikzentimeter) erwachsener Großaffen.

lung des Menschen unter den übrigen Primaten noch immer nicht zu Ende ist, obwohl in neuer Zeit große diesbezügliche Fortschritte gemacht wurden. Weitere Fortschritte sind zuversichtlich zu erwarten nicht nur durch die Entdeckung und neue Analyse von fossilen Primaten sondern ebenso sehr durch die Untersuchung der rezenten Menschen-

affen nach neuen Gesichtspunkten und mit neuen Methoden.

Gleichgültig wann, wo und warum die menschlichen Vorfahren ihren Eigenweg begonnen hatten, so war dabei sicher die Erwerbung der aufrechten Haltung einer der ersten und entscheidenden Faktoren. Daß die Vervollkommnung der Zweibeinigkeit den Vorrang hatte über diejenige des Hirnes, wissen wir aus den vielseitigen Funden von Australopitheciden, die zweifellos zu den nächsten Verwandten der Frühmenschen gehören. Die aufrechte Haltung ist auch den Menschenaffen leicht möglich, was alle früheren Autoren besonders beeindruckt hatte, von denen diese Primaten meistens zweibeinig stehend abgebildet wurden, aber mit der Beigabe eines Stockes als Erklärung. Tatsächlich können selbst die dem Baumleben extrem angepaßten Orangs zweibeinig gehen mit gestreckten Knien und mit den Armen völlig frei für nicht-lokomotorische Aufgaben. In Käfigen mit nur wenig Klettermöglichkeiten sind es auch andere brachiatorische Affen, die man beim spontanen Aufrechtgehen ohne Unterstützung der Arme häufig beobachten kann. Von besonderem Interesse ist das zweibeinige Gehen von Gorillas und Schimpansen, wenn sie dabei etwas in den Armen tragen. Selbst unter den Halbaffen haben sich ganz verschiedene Arten dem zweibeinigen, aufrechten Stehen und Springen vorzüglich angepaßt, was

auch aus der proportionalen Verlängerung der unteren Gliedmaßen erkenntlich ist.

Anatomische Vorbereitungen für erleichterte Aufrichtung finden sich bei allen Hominoiden vor allem im Rumpf. In bodenlebenden vierbeinigen Säugetieren hängt der tiefe und schmale Brustkorb unter dem Tragbalken der Wirbelsäule, die Schulterblätter sind seitlich gelegen und die Schultergelenke stehen daher in einer Ebene mit dem Brustbein. Alle ausgesprochen vierbeinige

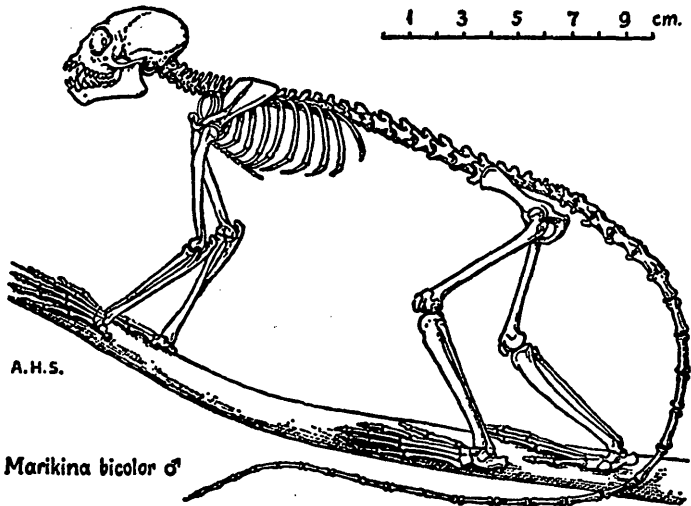


Abb. 3. Skelett eines Krallenäffchens als Beispiel eines niederen vierbeinigen Primaten.

Affen besitzen noch die prinzipiell gleichen Verhältnisse (Abbildung 3) im Gegensatz zu den sehr wesentlich verschiedenen aller Hominoïden. Bei den letzteren hat sich die ganze Brust stark verbreitert, die Schulterblätter sind auf den Rücken verlagert und die Wirbelsäule ist weit in den Brustraum eingedrungen (Abbildung 4). So verteilt sich die Last bei aufrechter Haltung um die nur hier zur Säule gewordenen Wirbel und das dorsale Schultergelenk, das mehr lateral als sagittal gerichtet ist, erlaubt eine freiere Bewegung der Arme. Aus Vergleichen zwischen genauen Umrißzeichnungen von Gipsausgüssen des Brustraumes

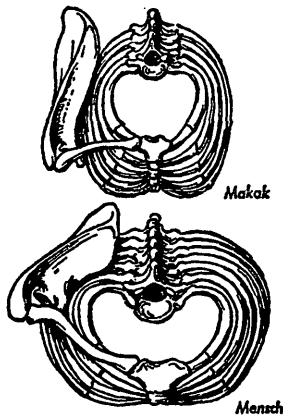


Abb. 4. Vorderansicht des Brustkorbes und Schultergürtels bei einem niederen und einem höheren Primat.

läßt sich erkennen, daß die Verbreiterung des Brustkorbes und die ventrale Verlagerung der Wirbelsäule der Hominoiden sich erst im Laufe des Wachstums voll ausbilden und z. B. bei einem vier-monatlichen Menschenfoetus noch den Verhältnissen bei einem adulten Makak entsprechen.

Eine weitere Erleichterung der aufrechten Haltung und gleichzeitig ein überzeugender Beweis für die Zusammengehörigkeit aller Hominoiden besteht in der Verminderung der Zahl praesakraler Rumpfwirbel. Die ursprüngliche Zahl dieser Segmente war mit höchster Wahrscheinlichkeit 19 und ist als solche von der großen Mehrzahl aller niederer Affen beibehalten worden. Unter Halbaffen ist die Zahl nicht selten auf 20 gestiegen und bei den Lorisiden sogar extrem bis 24. Allein bei den Hominoiden ist die Zahl dieser Wirbel bis auf Mindestwerte von nur 15 gefallen. Im Durchschnitt hat der Mensch noch 17 thoracolumbale Wirbel, Schimpansen und Gorillas ca. 16,7 und Orangs sogar nur 15,9. Anders verhält es sich bei der Zahl der zum Kreuzbein vereinigten Wirbel, welche von der ursprünglichen und noch vorherrschenden Zahl 3 in zwei Gruppen von Primaten, unabhängig von einander, stark vermehrt wurde und zwar wieder bei den Lorisiden und bei allen Hominoiden. Unter den letzteren ist diese evolutionäre Tendenz wieder weiter fortgeschritten bei den Großaffen mit Durchschnitten von 5,4 bis 5,7 als beim Mensch mit

einem Durchschnitt von nur 5,2. Unter den rezenten Hominoïden ist der Mensch auch konservativ geblieben im Erhaltenbleiben von 4 oder 5 rudimentären Schwanzwirbeln, gegenüber den wenigeren bei allen Menschaffen, unter denen gelegentlich diese Segmente völlig verschwunden sind.

Indem die Reduktion der praesacralen Wirbel hauptsächlich in der Lendenregion vor sich ging, ist dadurch das Becken viel näher an den Brustkorb gerückt. Diese klare phylogenetische Tendenz der Hominoïden ist bei den Großaffen noch viel stärker ausgeprägt als beim Mensch und Gibbon, denn die ersteren haben nicht nur eine kürzere Lendenregion, sondern auch sehr verlängerte Darmbeine, wie aus den Beispielen in Abbildung 5 erkenntlich ist. Der Vergleich eines Schimpansen mit einem aufrechten Menschen in Abbildung 6 zeigt die auffallend verschiedene Größe und Stellung der Becken. Das lange Darmbein des ersteren überträgt die Körperlast wie mit einem federnden Hebel vom Sacrum auf das Hüftgelenk, während beim Menschen diese Lastachse kurz und senkrecht ist und das Kreuzbein dorsal im extremen Grade abgknickt ist, wodurch sich ein ausgeprägtes Promontorium bildet, das aber beim Neugeborenen erst angedeutet ist. Diese Anpassung für die permanente praesacrale Aufrichtung des erwachsenen Menschen ist nicht ohne Nachteil geblieben,

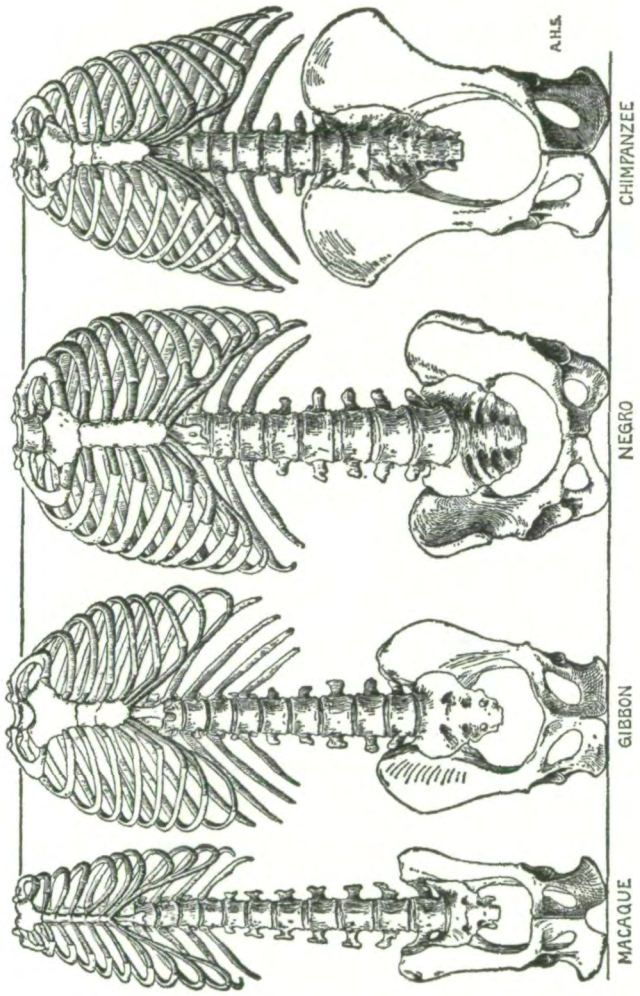


Abb. 5. Auf gleiche Größe reduzierte Rumpfskelette eines niederen Affen und drei hominoider Primaten.

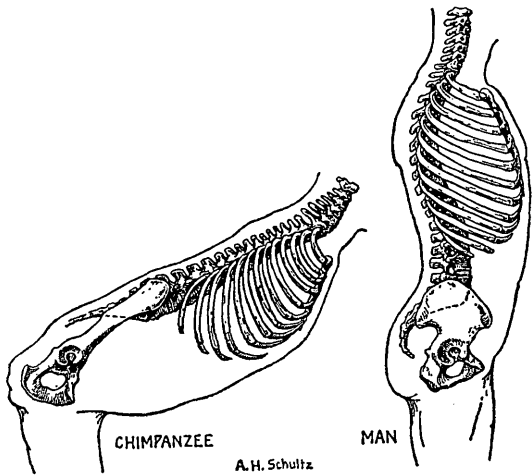


Abb. 6. Unterschiedliche Größe und Stellung des Beckens beim erwachsenen Schimpansen und Mensch.

denn an dieser mechanisch schwachen Stelle kann sich der unterste Lendenwirbel gegen das abgebogene Kreuzbein verschieben in den gar nicht so seltenen Fällen von sogenannter Spondylolisthesis. Kein anderer Skeletteil hat sich so weitgehend der aufrechten Haltung angepaßt wie das menschliche Hüftbein. Das Sacralgelenk hat sich nicht nur dem Hüftgelenk einzigartig genähert, sondern ist auch stark vergrößert worden um die Körperlast nur auf zwei Gliedmaßen zu übertragen. Die sehr menschenähnliche Formation der Hüftbeine der Australopitheciden erlaubt mit Sicher-

heit den Schluß, daß schon diese frühen Hominiden zweibeinig waren.

Die verschiedenen Bewegungsarten von Mensch und Menschenaffen sind natürlich auch von Unterschieden in ihren Gliedmaßen begleitet gewesen, besonders in Bezug auf deren Proportionen. Wie die Beispiele in Abbildung 7 zeigen, hat der erwachsene Mensch im allgemeinen Durchschnitt die größte Beinlänge im Verhältnis zu seiner Rumpflänge, während der Orang als ausschließliches Baumtier und bester Hangeler eine noch viel ausgeprägtere Verlängerung der Arme erworben hat. Bei gestrecktem Stehen reichen die Hände der Siamangs sogar bis auf den Boden, obwohl die Schultern, wie bei den anderen Menschenaffen, sehr hoch gelegen sind im Gegensatz zu der niedrigen menschlichen Schulterlage. Mit der erst post-embryonal sich ausbildenden Senkung der menschlichen Schultern wird der Hals freigelegt, der bei den Großaffen seitlich durch die hohen Schultern, vorne durch das große Gesicht und hinten durch die notwendig mächtigen Nackenmuskeln verdeckt ist, obwohl die 7 Halswirbel an Höhe denen des Menschen gleich kommen. In den großen Variationsbreiten der relativen Gliedmaßenlängen (in Bezug auf die Rumpflänge) lassen sich viele Fälle finden, in denen der Mensch diesbezüglich den Menschenaffen gleicht. So haben manche Negroide relativ längere Arme als besonders die östliche

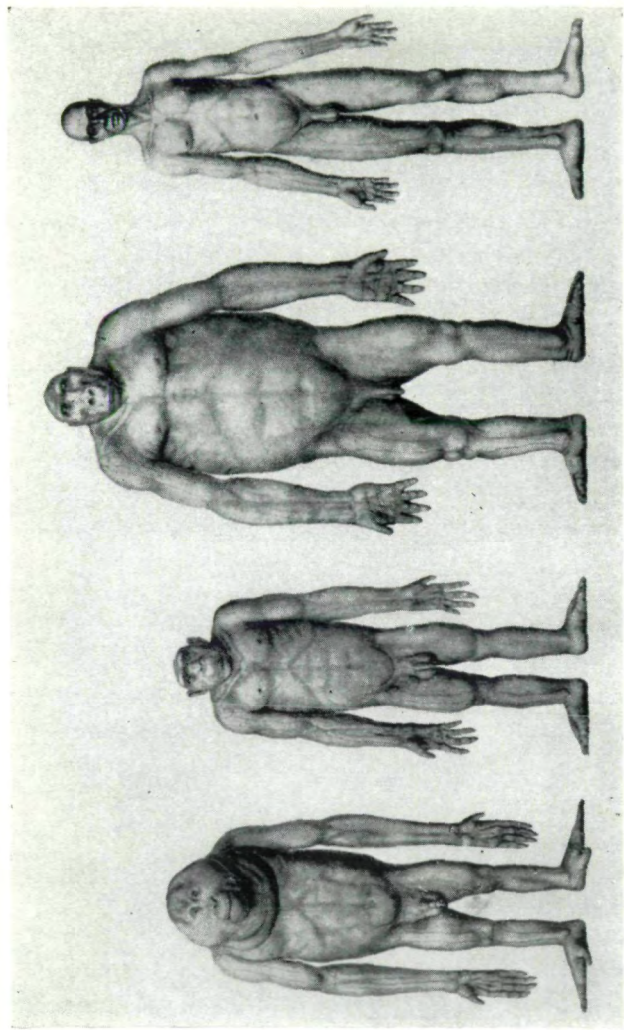


Abb. 7. Körperproportionen vom erwachsenen Orang, Schimpansen, Gorilla und Mensch, im gleichen Maß reduziert und ohne Haare, mit gestreckten Beinen und quer gestellten Füßen nach genauen Messungen an Leichen vom Verfasser gezeichnet.

Rasse der Gorillas und viele Mongoloide relative Beinlängen, die solche von manchen Gibbons nicht übertreffen. In Bezug auf seine proportionalen Gliedmaßenlängen ist der Mensch also nicht extrem spezialisiert, sondern so konservativ geblieben wie in seinen Veränderungen in den Wirbelzahlen. Die relativ kürzesten Beine aller Primaten hat der ausgestorbene Riesenlemur *Megadapis* und die weitaus längsten haben sich nicht beim Mensch, sondern bei den aufrecht springenden Sifakas und Tarsiern ausgebildet.

Von den distalen Abschnitten der Glieder sind die Hände weniger als die Füße von der Lokomotionsweise beeinflußt worden. Im Embryonalstadium besteht noch größte Ähnlichkeit zwischen Mensch und Affen in allen Details ihrer Hände und Füße (Abbildung 8). Die Tastballen werden früh angelegt und erhalten sich zeitlebend bei vielen niederen Primaten, während sie bei allen höheren bald mehr oder weniger vollständig verflacht werden. An den embryonalen Füßen des Menschen sind die ersten Zehen noch daumenartig kurz und abstehend und die mittleren Zehen die längsten, während an den Händen die Daumen noch nicht rotiert sind für Opponierbarkeit und auch nahe der Basis der zweiten Finger abzweigen, was ebenfalls für das Greifen nicht handlich ist. Wenn die frühen Systematiker solche Zustände gekannt hätten, wären ihnen eine radikale Tren-

nung von *Bimana* und *Quadrumana* gewiß nicht in den Sinn gekommen. Auch der damals noch unbekannte „Berggorilla“ hätte nach seiner

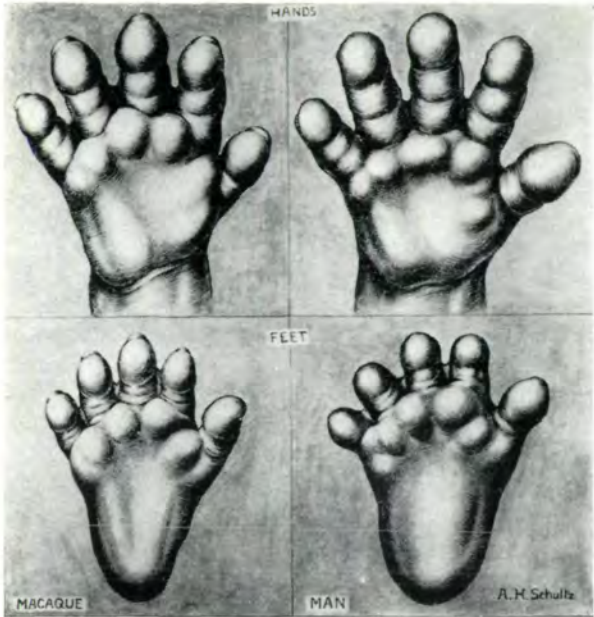


Abb. 8. Hände und Füße von gleichaltrigen Embryonen eines Makaks (links) und eines Menschen (rechts), auf gleiche Länge reduziert.

Fußbildung nicht mit Recht zu den *Quadrumana* gestellt werden können, denn seine kurze freie Großzehe ist sehr menschlich und wenig

daumenartig. Die Beispiele von Primatenfüßen in Abbildung 9 zeigen zunächst die Mannigfaltigkeit der dem Baumleben angepaßten Formen bei den

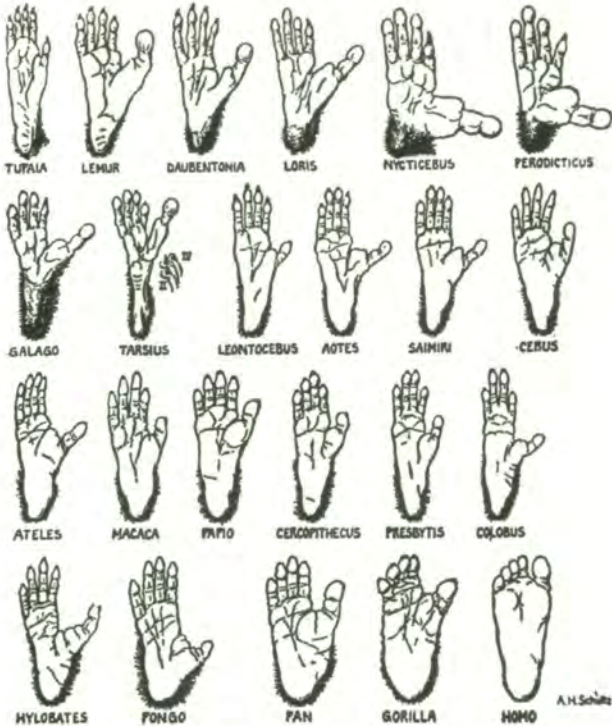


Abb. 9. Füße erwachsener Primaten. Die ersten 8 sind Halbaffen, die nächsten 5 neuweltliche Affen, dann 5 niedere altweltliche Affen und die letzten 5 sind hominoide Primaten.

Halbaffen, unter denen die erste Zehe in der Regel stark, lang und zum Greifen weit abduzierbar ist, während die zweite Zehe eine z. T. extreme Tendenz zur Rückbildung erlebt hat. Bei den springenden Halbaffen hat sich zudem noch die Fußwurzel außerordentlich verlängert. Im Gegensatz zu den hochgradigen Spezialisierungen unter den Halbaffen sind die Füße aller niederen Affen recht einheitlich geformt, entsprechend ihren ähnlichen Bewegungsarten. Hier sind die ersten Zehen immer daumenartig kurz und mäßig opponierbar. Unter den Hominoiden sind die Füße wieder sehr verschieden spezialisiert. Von den asiatischen Arten haben die behenden Gibbons den schlankesten Fuß mit einer langen und selbst im metatarsalen Teil freien ersten Zehe. Beim langsamen Orang ist der Fuß ebenfalls zu einem Kletterhaken verlängert, aber die erste Zehe ist stark rückgebildet und in die Nähe der Fersenregion gerückt. Der Schimpanse hat noch einen wenig spezialisierten Kletterfuß, ähnlich dem der niederen Affen, während der Gorillafuß sich besser dem Bodenleben angepaßt hat, indem die Sohlenpolsterung so weit distal reicht, daß die äußeren Zehen kurz erscheinen. Der menschliche Fuß hat die Greiffähigkeit der Großzehe fast völlig verloren und die übrigen Zehen extrem verkürzt, aber diese phylogenetischen und ontogenetischen Umformungen sind bescheidener geblieben als diejenigen in den Füßen

von z. B. Orangs oder Tarsiern. Am Fußskelett läßt sich erkennen, daß die menschliche Großzehe nicht besonders lang geworden ist, wie meist behauptet wird, wohl aber die lateralen Zehen extrem kurz sind, speziell im Vergleich mit denen des Orangs, der sich mit seinen langen Zehen alleine aufhängen kann.

Die Spezialisierungen der Primatenhände sind, wie die der Füße, bei den Halbaffen sehr ausgeprägt (Abbildung 10). In einer Reihe von Gattungen ist der gut entwickelte Daumen extrem abduzierbar und gleichzeitig der zweite Finger stark reduziert, wodurch ein Klammergriff zwischen dem ersten und dem langen vierten Finger begünstigt ist. Unter den niederen Affen ist der Daumen bei den amerikanischen Spinnenaffen und wieder bei den afrikanischen Stummelaffen eliminiert worden als Anpassung an das Schwingen unter Ästen. Es ist auch von Interesse, daß die neuweltlichen Affen den Daumen nicht rotiert haben, wie bei allen Primaten im Embryonalzustand, und daß eine postembryonale Drehung und damit gute Opponierbarkeit des Daumens sich nur bei den altweltlichen Primaten ausgebildet hat zum Vorteil von feineren Manipulationen. Einzig bei den Gibbons und Siamangs schließt der freie Daumen auch seinen basalen Teil ein wodurch er beweglicher, aber weniger kräftig wird. An der menschlichen Hand ist der Daumen im Verhältnis

zur ganzen Handlänge etwas größer als bei den anderen Katarrhinen, aber im Verhältnis zur Rumpflänge haben viele Menschenaffen mindestens so lange Daumen wie der Mensch. Bei letzterem erscheint der Daumen nur so lang, da die ganze



Abb. 10. Hände erwachsener Primaten. Reihenfolge wie bei den Füßen in Abbildung 9.

übrige Hand vergleichsmäßig klein ist. So beträgt auch das Gewicht aller Handknochen in Prozenten des ganzen Skelettgewichtes beim Menschen nur etwa halb soviel wie bei den Großaffen. Die einzigartig-vielseitige Gebrauchsfähigkeit der menschlichen Hand ist nicht durch eine Spezialisierung in der Hand selbst entstanden, sondern durch die enorm verfeinerte Kontrolle unserer typischen Affenhand im Hirn.

Daß sich die verschiedenen Reduktionen des im Allgemeinen konservativ gebliebenen pentadactylen Zustandes der Primaten noch nicht 100-prozentig vervollkommen haben, soll mit Beispielen in Abbildung 11 gezeigt werden: In der Regel ist der Daumen der Spinnenaffen an der äußeren Hand nicht mehr zu erkennen, aber in einzelnen Lokalgruppen findet man nicht selten noch völlig nutzlose Reste, die auch Phalangen und Nagelrudimente enthalten. Auch der Verlust des zweiten Fingers, der bei *Arctocebus* normalerweise äußerlich vollständig ist, hinterläßt gelegentlich noch deutliche Spuren seines früheren Zustandes besonders bei den Pottos. Die Degeneration der 1ten Zehe der Orangs hat erst in 60 Prozent der Individuen zum totalen Verlust der Endphalangen geführt. In ähnlicher Weise ist die extreme Verkürzung der lateralen Zehen beim Mensch vorgegangen, die hier besonders die mittleren Phalangen betrifft. An der 5ten Zehe sind diese Knochen

congenital fehlend in bis zu 25 Prozent der Individuen von europäischen Serien und sind als fehlend sogar in 80 Prozent von Japanern berichtet worden. Auch solche andere digitale Spezialisierungen, wie die häutige Verkuppelung der 2ten und 3ten Zehe, die den Siamangs ihren Namen

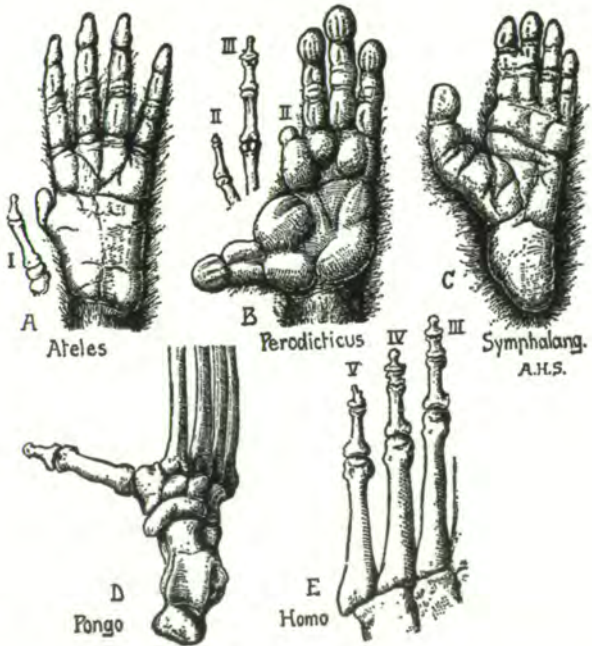


Abb. 11. Variationen der spezialisierten Finger oder Zehen einiger Primaten.

Symphalangus eingetragen haben, findet sich erst in der großen Mehrzahl, aber nicht in allen dieser Affen. Dieses Erhalten der embryonalen häutigen Verbindung der selben Zehen erscheint auch als seltenes erbliches Merkmal unter dem Namen *Zygodactylie* beim Menschen.

Wie schon kurz erwähnt, hat sich die extreme Vergrößerung des Hirnes nach allen fossilen Funden beim Menschen erst nach der Erwerbung der aufrechten Haltung ausgebildet. Dazu wurde wiederholt behauptet, daß sich die Natur ein so schweres „Luxusorgan“, wie das ausgewachsene menschliche Hirn, erst leisten konnte, nach dem es oben auf der senkrechten Wirbelsäule balanciert getragen werden konnte! Aber der ganze Kopf mit dem großen Gesichtsteil der Pongiden ist relativ viel schwerer als beim Mensch und wird trotzdem vor der Wirbelsäule mittelst der Nackenmuskulatur getragen. Die zentrale Lage des Kopfgelenkes des Menschen ist unter erwachsenen Primaten einzigartig und stellt ein Erhaltenbleiben eines foetalen Zustandes dar, der für alle *Simiae* charakteristisch ist. Bei allen Säugetieren, einschließlich den *Prosimiae* aber außer den *Simiae*, liegt das den Kopf mit der Wirbelsäule verbindende Gelenk zeitlebens ganz hinten am Schädel. Nur bei den Affen und dem Mensch ist es im Foetalleben nach vorn verlagert worden, um dann postnatal in verschiedenem Grade rück-

wärts zu wandern, außer beim Mensch. Auch die Augenhöhlen machen in der Regel bei den Simiae eine ontogenetische Wanderung durch, indem sie anfänglich völlig unter dem Hirnraum liegen, um dann postnatal sich weit nach vorne zu verlagern als vorspringende Knochentrichter, wieder mit Ausnahme des rezenten Menschen und diesmal auch einiger neuweltlicher Affen.

Diese das menschliche Wachstum auszeichnenden Verhältnisse waren die Hauptstützen für die sogenannte Fetalisationstheorie des verstorbenen holländischen Anatomen Bolk, wonach die Eigenart des Menschen als Erhaltenbleiben foetaler Zustände aufgefaßt werden, d. h. als Retardationen in der Entwicklung. Bolk hatte noch weitere Befunde für seine verführende Theorie berücksichtigt, wie z. B. die typisch menschliche Verteilung der Behaarung, die bei allen Primaten an den Wimpern, Brauen, Lippen und der Kopfhaut anfangen, also gerade an den Stellen wo sich die Haare des Menschen zeitlebens erhalten. Bei der Geburt besitzen die Menschenaffen ebenfalls erst Haare in hauptsächlich derselben Verteilung, doch werden sie rasch durch weitere Verbreitung vermehrt. Wie manche andere Theorie ist auch die von Bolk durch neue Kenntnisse unhaltbar geworden. So wurden viele Eigenschaften gefunden, deren Entwicklung beim Mensch nicht verzögert, sondern vergleichsmäßig beschleunigt ist und ferner

andere Eigenschaften, die sich bei gewissen Gruppen von Affen ontogenetisch viel weniger verändern als beim Menschen. Im Gegensatz zu dem meist erst postnatalen Hodenabstieg bei den Affen, ist dieser Vorgang beim Mensch in der Regel schon vorgeburtlich und daher keine Retardation. In der Handwurzel fehlt ein *os centrale* unter adulten simischen Primaten nur dem Mensch und den afrikanischen Großaffen, wird aber auch bei diesen embryonal noch angelegt und verschmilzt dann mit dem Naviculare zu Beginn des 3ten Foetalmonats beim Mensch, ungefähr zur Zeit der Geburt oder während der frühen Kindheit bei den Gorillas und Schimpansen, und gelegentlich erst in alten Individuen von Orangs und Gibbons. Das Brustbein aller niederen Affen besteht aus einer Serie von intercostalen Knochenstücken, den sog. Sternebrae, die normalerweise nie verschmelzen. Bei allen Hominoidea hat sich die Tendenz ausgebildet, diese Sternebrae mit zunehmendem Alter zu vereinigen von unten bis zuletzt oben. Dieser neue Entwicklungsvorgang ist aber beim Mensch beschleunigt worden, indem zum Mindesten sein *Corpus sterni* schon im Jugendalter zu einem Knochen verschmilzt und bei den Menschenaffen meist erst in ausgesprochen alten Tieren. Auch in Bezug auf den Nahtverschluß, Epiphysenschluß, Zahndurchbruchfolge und viele weitere Entwicklungsvorgänge sind so zahlreiche Beispiele bekannt

geworden, daß kein Zweifel mehr besteht, daß die typisch menschlichen Eigenschaften nicht einfach auf ontogenetische Retardationen zurückgeführt werden können, sondern auch in ebenso vielen Fällen ontogenetische Accelerationen darstellen. Im gleichen Sinn und mit nur verschiedener Verteilung der Eigenschaften können auch zahllose Spezialisierungen der Affen erklärt werden. Damit wird auch der modernen Auffassung zugestimmt, daß die alt-ehrwürdige Recapitulationstheorie von einem irreführenden Gesichtspunkt ausgegangen war, denn die Ontogenie ist keine gekürzte Wiederholung der Phylogenie, wohl aber resultieren ontogenetische Änderungen in phylogenetischen Neuerungen.

Mit ontogenetischen Vergleichen an Primaten wollte auch der Basler Zoologe P o r t m a n n die Eigenart des Menschen erklären, indem er die Ansicht vertrat, daß der Mensch im Gegensatz zu den Affen, als physiologische Frühgeburt auf die Welt komme und deshalb, ähnlich mancher Vögel, ein „Nesthocker“ sei, was seine postnatale Entwicklung in vielseitiger Hinsicht tief beeinflusse. Dagegen konnte ich mit vielen Röntgenaufnahmen schon lange nachweisen, daß bei der Geburt die Skelettreife des Menschen und der Menschenaffen sich nur sehr wenig unterscheidet im Vergleich mit der viel weiter fortgeschrittenen Entwicklung der Knochen bei den niederen Affen. Auch in Bezug

auf das anfängliche Benehmen, die Bewegungen und die Abhängigkeit von mütterlicher Pflege konnte man an den Schimpansen der berühmten Yerkes Station in Florida in sehr detaillierten Studien nachweisen, daß sich diese Affen und der Mensch hauptsächlich im Tempo ihrer infantilen Entwicklung und nicht in der Hilflosigkeit der frühen Kindheit unterscheiden. Das selbe wurde ferner für die gerade in Basel geborenen Gorillas gefunden, die neben neugeborenen Makaken und Meerkatzen äußerst unreif erscheinen und daher ebenfalls „Nesthocker“ statt „Nestflüchter“ genannt werden müßten.

Im Vergleich mit den Großaffen zeichnet sich der Mensch bei der Geburt durch sein viel größeres Gewicht aus, das mit $3\frac{1}{2}$ kg die überraschend kleinen Geburtsgewichte von weniger als 2 kg bei selbst dem großen Gorilla weit übertrifft. Im Verhältnis zum mütterlichen Körpergewicht sind aber die Geburtsgewichte der niederen Affen in der Regel noch wesentlich größer als beim Mensch. Das hat zur Folge, daß die ausgetragenen Foeten der geschwänzten Affen meistens nur nach beträchtlichen Schwierigkeiten den Beckendurchgang passieren können im Gegensatz zu der leichten Geburt bei den Großaffen. Einzig bei den letzteren ist das mütterliche Becken reichlich weit im Verhältnis zur Kopfgröße der Neugeborenen, wie ich mit vielen Vergleichen zeigen konnte zwischen den

Durchmessern des kindlichen Kopfes und denen des mütterlichen Geburtskanals. Nur beim Mensch ist der sagittale Beckendurchmesser so kurz oder sogar kürzer als der transversale, denn das Promontorium liegt nicht mehr hoch über der Schambeinfuge, sondern tief dahinter. Mit diesen Beziehungen zwischen dem beim Mensch schon zur Zeit der Geburt großen Hirnschädel und dem mütterlichen Beckendurchgang wird dem intrauterinen Wachstum eine notwendige Grenze gesetzt. So ist die Schwangerschaftsdauer des Menschen fast dieselbe wie die der Gorillas und Orangs und nur wenig größer als die der Schimpansen. In der ganzen Ordnung der Primaten läßt sich aber eine klare Tendenz erkennen, die Dauer der hauptsächlichsten Lebensperioden zu verlängern (Abbildung 12). Die kleinen Tupaiiden, die jedenfalls die am ursprünglichsten gebliebenen lebenden Primaten sind, werden schon nach 42 Tagen geboren und im ersten Lebensjahr fortpflanzungsfähig. Die Verlängerungstendenz ist am stärksten ausgeprägt in den postnatalen Perioden und hier hat der rezente Mensch Extreme erreicht, die zweifellos eine seiner neuesten Spezialisierungen darstellen. Die Dauer der Kindheit, und damit des Lernens, ist bei allen Hominoiden viel größer geworden als bei den niederen Primaten und die Geschlechtsreife erfolgt viel später. Damit hat sich natürlich auch der durchschnittliche Generationswechsel enorm

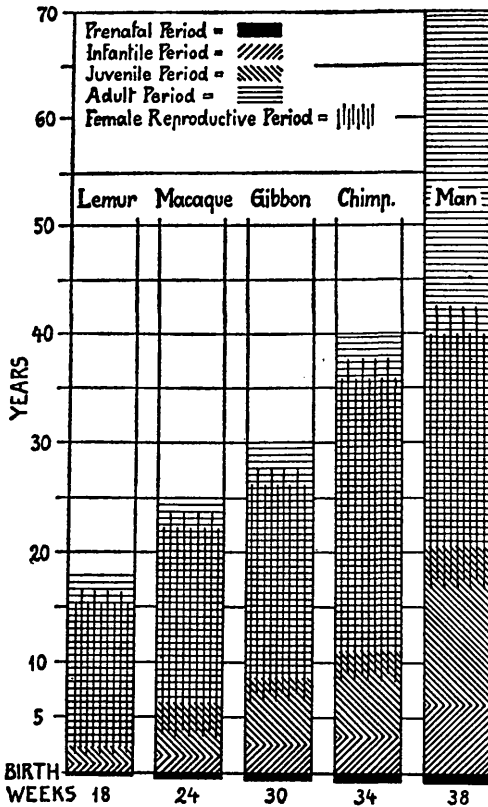


Abb. 12. Durchschnittliche Dauer der wesentlichsten Lebensperioden bei einigen Primaten. Die infantile Periode reicht bis zum Erscheinen des ersten Dauerzahnes und die juvenile bis zu dem des letzten.

verlängert und beim Mensch wieder ein Extrem erreicht, sodaß sich die theoretischen Möglichkeiten für evolutionäre Änderungen innerhalb einer gegebenen Zeitspanne verlangsamt haben. Die natürliche Lebensdauer ist bei den primitiveren Halbaffen und Affen im Durchschnitt viel geringer als bei den Hominoiden, unter denen der rezente Mensch in Folge seiner medizinischen Errungenschaften das weit überragende Maximum gewonnen hat. Die Jahre der Fortpflanzungsfähigkeit, speziell der weiblichen Fruchtbarkeit, haben derselben Tendenz gefolgt, jedoch beim Mensch nicht im gleichen Ausmaß wie die anderen postnatalen Lebensperioden. Diese Schlußfolgerung basiert sich auf die in modernen Zoos und Laboratorien sich häufenden Erfahrungen, daß gesunde Affen noch bis in's hohe Alter zuchtfähig sind, wobei natürlich das physiologische und nicht das chronologische Alter berücksichtigt ist. Im Gegensatz zu der immer noch weit verbreiteten Ansicht, daß wilde Tiere keine eigentliche Senilität erleben und nur ausnahmsweise an Alterskrankheiten leiden, so haben wir gelernt daß dies mindestens bei den höheren Primaten nicht der Fall ist. Es ist allgemein bekannt, daß die extreme Lebensverlängerung des Menschen nicht von einer entsprechenden Verbesserung in der Dauerhaftigkeit aller seiner Organe gefolgt ist. Das ist am leichtesten ersichtlich in unseren unberechtigt benannten „Dauerzähnen“,

die nach weniger Jahren abgenutzt werden als sie für unser verlängertes Leben dienen sollten. Auch bei den langlebigen Menschenaffen aus freier Natur findet man extreme Abnutzung, Erkrankungen und Verluste in der Bezahnung mit rapide ansteigender Häufigkeit bei zunehmendem Alter (Ab-

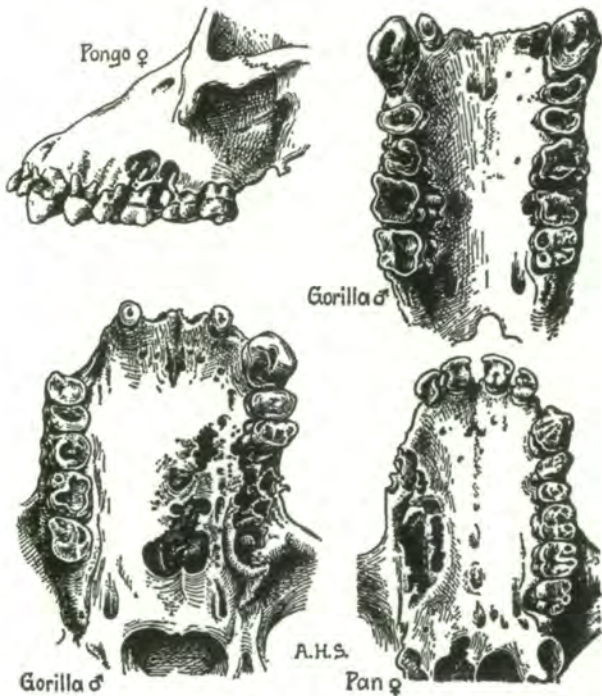


Abb. 13. Beispiele pathologischer Zustände im Gebiß und Oberkiefer alter wilder Großaffen.

bildung 13). Vielfach haben tiefe Alveolarabszesse in die Kieferhöhlen übergegriffen und Vereiterungen sind bis in die Nasen- und Augenhöhlen gelangt. In den Schädelansammlungen vieler großer Museen konnte ich unter offensichtlich alten Pongiden Alveolarabszesse in 60 Prozent der Tiere finden, Zahnverlust in 15 bis 30 Prozent, und eindeutige Karies in 2 Prozent der Gorillas, aber in 31 Prozent der Schimpansen. In extremen Fällen von ebenfalls wilden Großaffen war die ganze Bezahnung bis auf wenige nutzlose Stummel verschwunden. Auch die für das vorgeschrittene menschliche Alter fast typischen arthritischen Knochenentzündungen sind durchaus keine Seltenheit in Skeletten von wilden Affen mit geschlossenen Nähten und Epiphysen und abgenutzten Zähnen. Zustände der in Figur 14 abgebildeten Art finden sich besonders unter den Menschenaffen so häufig wie dies für Skelette von Menschen berichtet worden ist. Durch das moderne große Interesse an der vergleichenden Pathologie der Affen ist das erstaunliche Vorherrschen von noch vielen anderen Erkrankungen wilder Primaten bekannt geworden, die zweifellos weit wesentlichere Faktoren für die Morbidität und Mortalität bilden als die Raubtiere. Daß auch Unglücksfälle im Baumleben der meisten Affen zu den Todesursachen gehören, zeigt sich aus der Frequenz von überlebten, mehr oder weniger gut geheilten Knochenbrüchen,

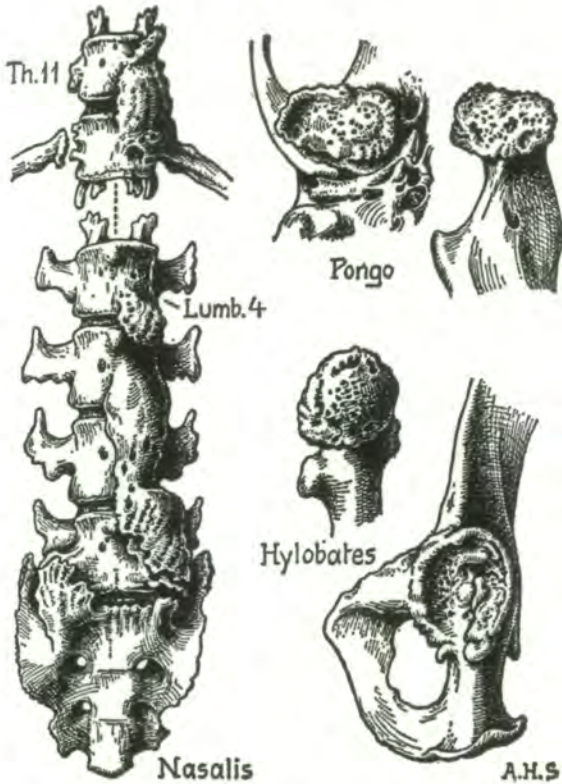
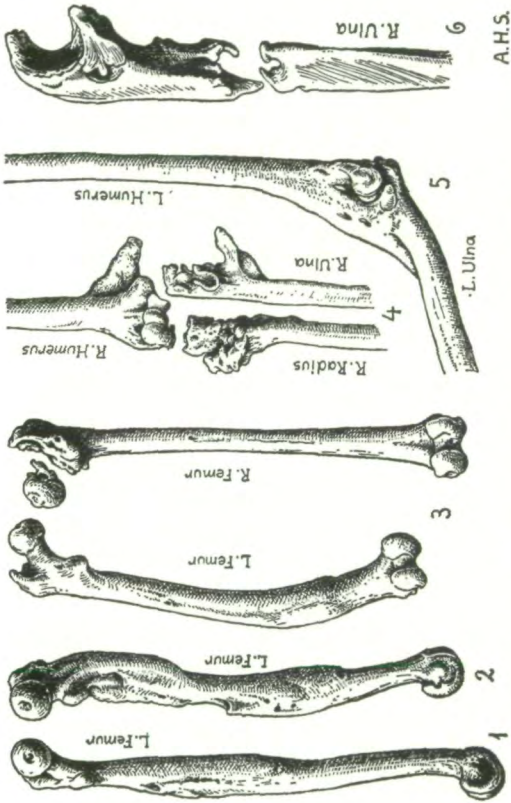


Abb. 14. Arthritische Veränderungen bei alten, wilden Affen (Wirbelsäule eines Nasenaffen, Unterkiefergelenk eines Orang und Hüftgelenk eines Gibbon).

die ich z. B. unter alten Gibbons und Orangs in bis zu 50 Prozenten der Skelette finden konnte, und die also bei diesen extrem arborealen Primaten ungleich viel häufiger sind als bei bodenlebenden Menschen (Abbildung 15).

Mit diesen wenigen und kurzen Angaben hoffe ich es verständlich gemacht zu haben, daß sich die Menschheit zur Zeit ihrer noch natürlichen Existenz nie mit dem außergewöhnlichen Tempo vermehren konnte, das heute unsere neueste und gefährlichste Spezialisierung darstellt. Mit der Verzögerung im Aufeinanderfolgen der Generationen durch die Verlängerung der vor- und nachgeburtlichen Wachstumsperioden ist bei allen Hominoïden und besonders dem Mensch die mögliche Anzahl von Nachkommen in einer gegebenen Zeitspanne viel geringer geworden als bei allen schnell-reifen niederen Primaten. Während dem erstaunlich langen Stillen der Jungen bei den ersteren wird die Fortpflanzung gewöhnlich noch weiter reduziert. Bei den in engem Gruppenkontakt lebenden Primaten sind Infektionskrankheiten leicht übertragbar und daher häufig. Wenn ihr Sozialleben die rechtzeitige Entdeckung von makroskopischen Feinden begünstigt, so ist es sehr nachteilig für die Verbreitung der viel zahlreicheren mikroskopischen Feinde, von Virus bis zu Würmern. Unglücksfällen bei gewagten Sprüngen und den Alterskrankheiten des Gebisses und der Gelenke sind Primaten in der



A.H.S.

Abb. 15. Überlebte und mehr oder weniger gut reparierte Knochenbrüche bei alten, wilden Gibbons und (rechts) einem Gorilla.

Natur hilflos ausgesetzt und einzig der moderne Mensch hat die Fähigkeit erworben, all diese die Vermehrung hemmenden Faktoren unter Kontrolle zu bringen und damit seine Bevölkerungsexplosion hervorgerufen zu haben.

Die Abbildungen wurden aus den zahlreicheren Lichtbildern des Vortrages ausgewählt und stammen alle aus früheren Veröffentlichungen des Verfassers, die auch die wesentlichsten Literaturangaben enthalten.