

# Über die Bedeutung und die Aufgaben der Primatologie<sup>1</sup>

Die Primaten sind die Herrentiere oder die Affen, einschließlich der Halbaffen. Die Forschungsrichtung, die im besonderen das Studium dieser Tiere betreibt, ist die Primatologie. Eine andere Kennzeichnung kann für sie nicht gegeben werden, denn sie ist innerhalb der Zoologie eine nicht durch die Methodik, sondern durch das Forschungsziel und -objekt zu umschreibende Forschungsrichtung. Ihr Ziel ist ein doppeltes: Erstens soll die Stellung der Primaten zu den übrigen Säugetieren und deren Abwandlungen innerhalb der einzelnen Unterstämme geklärt werden, und zweitens soll die Stellung des Menschen, der sich stammesgeschichtlich als letztes Glied aus dem Primatenstamm erhob, innerhalb desselben geklärt werden. Unter diesem Blickpunkt erhält die Primatologie ihr besonderes Gewicht im Rahmen der gesamten Biologie. Da wissenschaftliches Forschen als letztes Ziel immer die Erklärung des Menschen zum Gegenstand hat, so sind die beiden Gesichtspunkte nicht voneinander zu trennen.

Was ist unter der „Stellung“ einer Form unter anderen zu verstehen? Damit wird ausgedrückt, wie innerhalb eines bestimmten Rahmens eine Form auf Grund von Merkmalen einzuordnen ist, die mit den anderen Formen dieses vom Forscher selbst gewählten Rahmens übereinstimmen, bzw. abweichen und die dann für sie und nur für sie kennzeichnend sind. Das Ergebnis einer solchen Untersuchung ist immer ein wissenschaftliches System. Inhaltlich kann damit sehr verschiedenes erfaßt sein. Es gibt eine systematische und, von ihr verschieden zu bewerten, eine phylogenetische Stellung. Es könnte jemand die Stellung einer Form auf Grund der vergleichenden Untersuchung der Feinstruktur der Leber oder eines anderen Organes festlegen; das Ergebnis muß keineswegs mit dem systematischen oder phylogenetischen übereinstimmen. Ebenso wie es eine serologisch festzulegende Stellung gibt, kann man eine solche auf Grund des Verhaltens her-

---

<sup>1</sup> Die im Rahmen dieser kurzen Studie mitgeteilten eigenen Befunde wurden an einem Material erhoben, das z. T. durch eine Sachbeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft erworben werden konnte.

ausarbeiten. Die Grundlage aller dieser Untersuchungen, die in der Methodik selbstverständlich sehr verschieden sind, ist immer der Vergleich innerhalb einer Formengruppe, deren Umfang durch die Fragestellung bestimmt wird. Die klare Herausarbeitung der Stellung des Menschen ist demnach das vordringlichste Ziel der Primatologie.

Wir wollen nun einige Probleme kennenlernen, die die Primatologie heute besonders beschäftigen. Wenn dabei der Ton auf morphologischen Fragestellungen liegt, so hat das seinen Grund in der Forschungsrichtung des Verfassers.

Stammesgeschichtlich entstanden die Primaten aus Insektenfressern an der Kreide-Tertiär-Wende, also vor etwa 60 Millionen Jahren. Die heute noch in Indien und dem indo-malaiischen Archipel lebenden Spitzhörnchen (*Tupaioidea*), sind wenig veränderte Überlebende dieser ersten Primaten. Da sie einerseits typische insektivorenhafte Merkmale aufweisen, andererseits schon Kennzeichen der Halbaffen besitzen und eine sehr undifferenzierte Evolutionsphase vertreten, hat man sie als Subprimaten bezeichnet, und wollte damit ausdrücken, daß sie gleichsam an der Schwelle zu den Primaten stehen, diese Stufe aber noch nicht in allem erreicht haben (Lightoller, Remane). Ich hatte die seltene Möglichkeit, an unserem Institut Spitzhörnchen der gewöhnlichen Art (*Tupaia glis*) längere Zeit zu beobachten. Es sind etwa rattegroße Tiere mit graubraunem Fell, einem hellen Schulterstreif und mit einem etwa körperlangen, gleichmäßig, aber nicht buschig behaarten Schwanz, dessen Unterseite nackt ist. Er wird nicht als Greif- oder Wickelschwanz verwendet. Bei einer sehr primitiven Gattung (*Ptilocercus*) ist der Schwanz am Ende pfeilspitzenförmig behaart. Daumen und Großzehe sind abspreizbar, können aber nicht, oder wenigstens nicht vollständig opponiert, d. h. beim Griff den übrigen Fingern, bzw. Zehen von der Flächenseite entgegengestellt werden. Der Kopf ist langschnauzig mit verhältnismäßig großen Augen. Die Orientierung dürfte sowohl optisch, als auch olfactorisch erfolgen. Fest steht, daß das Riechhirn noch gut entfaltet ist. Doch ist das Tier gegenüber scharfen, für den Menschen unerträglichen Geruchsreizen (Formol, Eisessig, Pikrinsäure), nahezu unempfindlich. Das Gehirn ist das eines primitiven Säugers mit gering entfalteter, ungefurchter Rinde. Im Verhalten erwies sich das Tier als sehr anpassungsfähig und „intelligent“. Es ist zwar ein guter Kletterer, dürfte aber nach unseren Beobachtungen das Leben auf dem Boden, im Gebüsch und Unter-

holz bevorzugen. Aus diesen Formen entwickelten sich mit dem Beginn des Tertiärs die Halbaffen (Prosimiae) als erste echte Primaten. Schon im Palaeozän erreichten sie eine erhebliche Formenfülle und waren weltweit verbreitet, fehlten jedoch in Australien. Heute leben Halbaffen nur mehr in Afrika, Madagaskar und Indien. Auch die Halbaffen können als Evolutionsphase aufgefaßt werden, die zu den Simiae, den Affen im engeren Sinne hinführt. Diese Evolutionstendenz ist unverkennbar und kommt noch innerhalb der Halbaffen in Formen zum Ausdruck die im späten Tertiär, wahrscheinlich noch in historischer Zeit in Madagaskar gelebt haben und pithekoides Aussehen hatten. Einige dieser Formen erreichten die Größe von Schimpansen. Nach der Mitteilung von Le Gros Clark hat der französische Reisende de Flacourt, der 1658 in Madagaskar war, berichtet, daß dort ein von den Eingeborenen „tretretrete“ genanntes, etwa kalbsgroßes Tier lebe. Es besäße einen runden Kopf mit menschenähnlichen Ohren und Gesicht. Hände und Füße wären denen der Affen ähnlich. Das Tier werde von den Eingeborenen verfolgt. Wenn diese Beschreibung zutrifft, kann es sich nur um einen der extrem großen Halbaffen gehandelt haben, deren subfossile Reste noch heute zahlreich gefunden werden. Echte Affen sind auf Madagaskar niemals aufgetreten.

Die Entwicklung der Simiae ging aber nicht über diese Formen, die Endglieder des Unterstammes der Halbaffen sind. Wo und in welchen Formen der fossilen Halbaffen die Wurzel der Simiae, der eigentlichen Affen lag, ist noch ungewiß; die Meinungen der Forscher divergieren in diesem Punkt (Gregory, Simpson, Schultz, Stirton, Patterson, Fiedler, Remane u. a.). Damit ist eine grundsätzliche Frage der Primatologie, die sehr große Bedeutung hat, heute noch ungeklärt. Die Entscheidung kann nur an Fossilmaterial gefällt werden, das hierüber noch keine sichere Auskunft gibt. Die Hauptschwierigkeit der stammesgeschichtlichen Erforschung der Primaten liegt in dem nur in geringem Maße vorhandenen Fossilmaterial der ursprünglichsten Formen. Es waren sehr wahrscheinlich baumlebende und kleine Tiere, deren Leichen seltener in den Fossilisationsprozeß eintreten und ihn nicht häufig in genügender Zahl und Vollständigkeit der Erhaltung überstehen.

Deshalb kann noch nicht entschieden werden, ob die Affen der Neuen Welt (Breitnasenaffen, Platyrrhina) und die der Alten Welt (Schmalnasenaffen, Catarrhina) einer stammesgeschichtlichen Wurzel, also einer einheitlichen Ausgangsgruppe, oder zwei ver-

schiedenen entspringen. Im ersten Fall wären die Simiae monomim im zweiten diphyletischen Ursprunges.

Vielleicht ist die Entscheidung dieser Frage zunächst nicht so wichtig, wie es den Anschein haben mag. Wenn eine einheitliche stammesgeschichtliche Wurzel für beide Stämme angenommen wird, dann hat diese als ganz primitive, noch halbäffische Form im Eozän gelebt; ein geologisch späterer Ursprung der ersten Simiae scheint mir außerordentlich unwahrscheinlich.

Man kann sogar annehmen, daß schon im Eozän die Trennung der Breit- und Schmalnasenaffen erfolgt war. Wegen der aus dem frühen geologischen Auftreten sicher anzunehmenden Primitivität der Ausgangsform ist für unsere Frage nicht unbedingt entscheidend, ob die Simiae einer oder zwei Ausgangsgruppen entsprangen, wichtig ist nur, daß die ersten Formen noch sehr primitiv gewesen sind. Die in den Stämmen der schmal- und breitnasigen Affen einsetzende Differenzierung verlief auf jeden Fall getrennt und bildete eine große Zahl von Parallelmerkmalen aus. Wie weit diese parallele Differenzierung in den einzelnen Merkmalen ging, kann aber erst sicher gesagt werden, wenn die Ursprungsform genau bekannt ist. Da Schmalnasenaffen nur in der Alten Welt, Breitnasenaffen nur in Amerika gefunden wurden, ist die Annahme berechtigt, daß sich die beiden Stämme geographisch voneinander isoliert entfalteten und teilweise einander ökologisch entsprechende Formen herausbildeten.

Die Breitnasenaffen sind rein baumlebende Tiere, die niemals zum Leben auf dem Boden oder in Felsen übergehen. Unter ihnen finden sich die primitivsten Simiae der rezenten Fauna in den Nachtaffen (*Aotinae*), den einzigen echten Affen, die zu nächtlicher Lebensweise mit starker Vergrößerung der Augen übergingen. Die Brüllaffen sind ein eigener Typus unter allen Affen und dürften hohes stammesgeschichtliches Alter haben. Die Kapuziner- (*Cebus*) und Totenkopffaffen (*Saimiri*) entsprechen ökologisch etwa den Meerkatzen der Alten Welt. In den Klammeraffen (*Ateles*) treten die Platyrrhinen in die Evolutionsphase ein, die der der Ponginen entspricht. Immer wieder geht durch die Presse die Nachricht, daß in Südamerika ein Menschenaffe gefunden worden sei; Bilder, die mitunter von solchen Stücken gebracht werden, lassen eindeutig erkennen, daß es sich immer um besonders große Exemplare von *Ateles* handelt.

Es besteht nicht die Absicht, die stammesgeschichtliche Entfaltung der Primaten im Detail darzustellen. Dazu sei auf die

letzten großen zusammenfassenden Berichte von Fiedler, Heberer und Remane hingewiesen. Hier sollte nur soviel erwähnt werden, daß die besondere Problematik der Primatologie erkennbar wird, die durch folgende Umstände gekennzeichnet ist:

1. Der Primatenstamm ist, sowie er sich in den Subprimaten aus der allen plazentalen Säugern gemeinsamen Ahnengruppe der

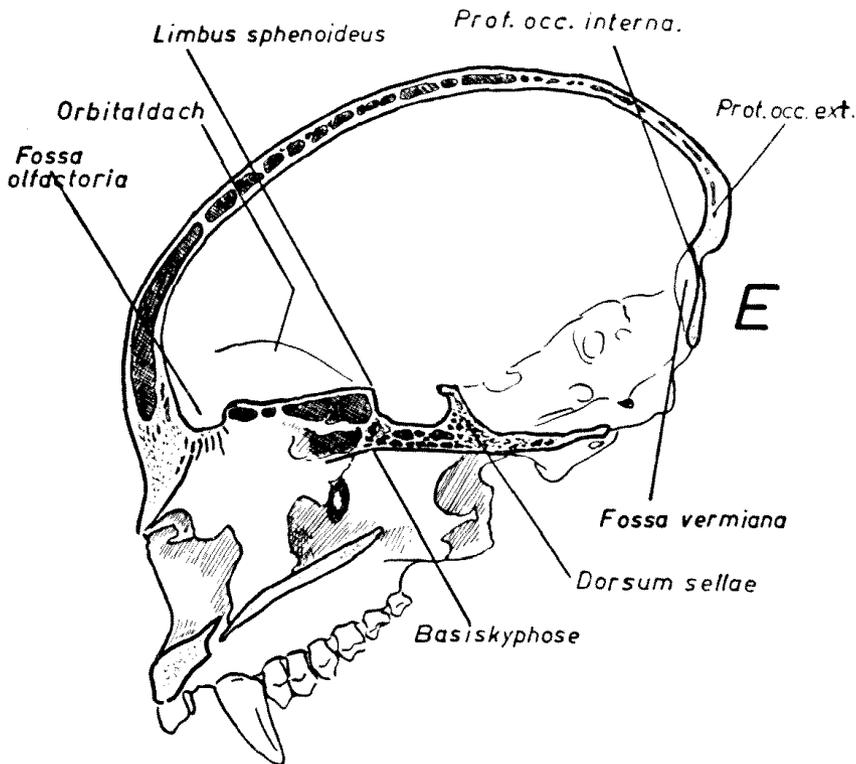


Abbildung 1

Medianschnitt durch den Schädel eines Kapuzineraffen (*Cebus* sp.); Original Naturhist. Mus. Wien Nr. 1706. Man erkennt die Basiskyphose (Hinweis!), die den vorderen gegen den hinteren Basisabschnitt, der hinter dem Dorsum sellae liegt, abwinkelt. Die präbasiale Kyphose wird aus der Stellung des Gaumens zu hinteren Schädelbasis klar.

Insektenfresser erhob, vollkommen selbständig entfaltet worden. Das ist kein Merkmal, das unter den Säugern den Affenstamm besonders kennzeichnet, weil wir es auch bei anderen Stämmen finden. Diese Eigenständigkeit muß aber bei der Auswahl der Vergleichsformen berücksichtigt werden. Der morphologische Typus der Primaten wird im Säugerstamm nur einmal entwickelt, wäh-

rend der der Nager, der Raubtiere und einiger Pflanzenfresser mehrfach, und zwar an systematisch sehr verschiedenen Orten ausgebildet wurde.

2. Pithekoide, d. h. äffische Formen werden mindestens dreimal hervorgebracht. Auf diesen, vor allem für die Schädelmorphologie sehr wichtigen Umstand wollen wir hier nicht näher eingehen.

3. Die Simiae, die eigentlichen Affen, sind vielleicht in einer sehr primitiven gemeinsamen Wurzel miteinander verbunden, haben sich aber von dieser ausgehend in zwei voneinander unabhängigen, getrennten Formenstreuungen entwickelt. Der zum Menschen führende Zweig entspringt den Catarrhinen und dürfte als eigener Stamm bis ins Miozän zurückreichen.

Wir wollen einige Beispiele vorführen, die die Situation beleuchten sollen, in der sich die Morphologie der Primaten durch die geschilderten stammesgeschichtlichen Umstände befindet.

Die Selbständigkeit des Stammes besagt, daß alle für den Affenstamm typischen Merkmale, von einer ganz primitiven Ausgangsform ausgehend, innerhalb des Stammes entwickelt wurden, so daß dieser Entwicklungsvorgang nur durch den Vergleich der Formen innerhalb desselben verstanden werden kann. Wenn man mit der morphologischen Interpretation eines stammesgeschichtlichen Vorganges das Verstehen eines Zustandes durch einen vorhergehenden, weniger differenzierten meinen will, dann dürfen wegen der Selbständigkeit des Affenstammes keine Vertreter aus einer anderen Formenreihe als der der Affen herangezogen werden. Zu welchen Fehlurteilen das führen kann, zeigt folgender Fall.

Ein morphologisch gut umgrenztes laterales Gebiet der Hirnrinde (Neocortex), das man als Insel (Insula Reilli) bezeichnet, wird beim Menschen von vorne und hinten durch den Schläfen- und Stirnlappen des Großhirnes so bedeckt, daß es von außen nicht mehr sichtbar, im Grunde einer tiefen, schief nach vorne verlaufenden Furche (Fissura Sylvii oder cerebri lateralis) verborgen ist. Da dieses Inselfeld beim menschlichen Embryo in bestimmten Stadien noch frei liegt und auch bei zahlreichen Säugern noch nicht bedeckt ist, suchte man auch Übergangsformen innerhalb der Säuger, die das allmähliche Verschwinden des Inselfeldes in der Tiefe und damit das Entstehen der typisch menschlichen Fissura Sylvii verdeutlichen sollten. Zur Erklärung stand also der menschliche Zustand. In zahlreichen Arbeiten haben her-

vorragende Autoren (vgl. die Literaturzusammenstellung bei Ariens Kappers, Huber und Crosby), deren Meinungen auch verschiedentlich auseinandergingen, durch den Vergleich von Raubtieren verschiedener Evolutionshöhe, Huftieren, Halbaffen und Affen diesen Vorgang der Suppression dieses Hirnteiles, wie Spatz dies ausdrückte, bis zum Menschen hin zu erkennen gesucht. Man hat also, um ein stammesgeschichtliches Geschehen zu verstehen, mehrere unterschiedlich differenzierte, zu verschiedenen Stämmen und systematischen Einheiten gehörende Formen herangezogen um den höchsten Differenzierungszustand des Gehirnes eines weiteren Stammes als „geworden“ zu verstehen. Daß das Ergebnis falsch ist, zeigt der Vergleich verschiedener Halbaffen- und Affengehirne, die schon im primitiven Zustand eine typische Fissura Sylvii aufweisen, wenn auch noch nicht in dem vollkommenen Zustand wie beim Menschen, wie das angesichts des enormen stammesgeschichtlichen Abstandes auch zu erwarten ist; eine spaltförmige Fissura Sylvii ist aber immer vorhanden. Der Vorgang der Opercularisation des Inselfeldes verläuft also bei den Primaten in anderer Form, als von den Autoren angenommen wurde. Im einzelnen muß dieser Vorgang bei den Primaten noch nachuntersucht werden.

Begreiflicherweise wurde der von den Autoren damals eingeschlagene Weg als durchaus gangbar angesehen, denn man hatte von der Phylogenie innerhalb des Affenstammes noch keine hinreichende Vorstellung. Was das Beispiel zeigt, könnte an verschiedenen anderen Organen ebenfalls demonstriert werden, nämlich die Notwendigkeit einer erneuten Durcharbeitung unserer morphologischen Vorstellungen nach den gegebenen stammesgeschichtlichen Verhältnissen, soweit diese für uns im Augenblick erkennbar sind. Selbstverständlich gilt dasselbe für jede phylogenetisch eigenständige Säugergruppe.

Die oben hervorgehobene Parallelentwicklung der Simiae, ausgehend von einer vermutlich sehr primitiven Stammform, führt in systematisch engerem Rahmen zu ähnlichen Konsequenzen wie die Eigenständigkeit des ganzen Stammes. Solange man die Ausgangsform nicht kennt und daher nicht weiß, welche Merkmale als gemeinsames Erbgut von den ersten Vertretern der beiden Unterstämme übernommen wurden, ist eine sehr sorgfältige und zurückhaltende Prüfung der Annahmen nötig. Wir haben z. B. keinen Anlaß anzunehmen, daß die Greifhand und der Greiffuß bei schmal- und breitnasigen Affen erst entwickelt wurden, sondern

müssen sie als Erbgut der gemeinsamen Ahnen ansehen. Die Sonderspezialisierungen, die die Extremitäten innerhalb der beiden Gruppen eingehen, können als Erscheinungen paralleler Differenzierung aufgefaßt werden. Als Beispiel sei die verschieden weit gehende Rückbildung des Daumens bei extremen Kletterern beider Affengruppen angeführt. Bei extrem baumlebenden Affen, keineswegs aber bei allen, kann die Hand zu einem Kletterhaken werden, indem die Finger 2—5 um den angesprungenen Ast geschlagen werden. Der Daumen wird gänzlich oder in verschiedenem Maße weitgehend reduziert, so daß die Hand vierfingerig wird. Dieser Zustand, der sicher aus einem typischen entwickelt wird, findet sich bei den Spinnenaffen (*Ateles*) der Neuen und bei den Seidenaffen (*Colobus*) der Alten Welt und wird somit längst nach der Teilung der beiden Stämme in einem gleichsinnig verlaufenden Differenzierungsvorgang herausgebildet. Der Ausgangszustand war nicht eine primitive Hand eines Halbaffen, sondern eine schon hochdifferenzierte Primatenhand.

Bei der im Laufe der Evolution erfolgenden weiteren Ausbildung des Gehirnes liegen die Dinge insofern etwas anders, als die Ausgangsform der schmal- und breitnasigen Affen wahrscheinlich noch ein primitives halbäffisches Gehirn besessen hat.

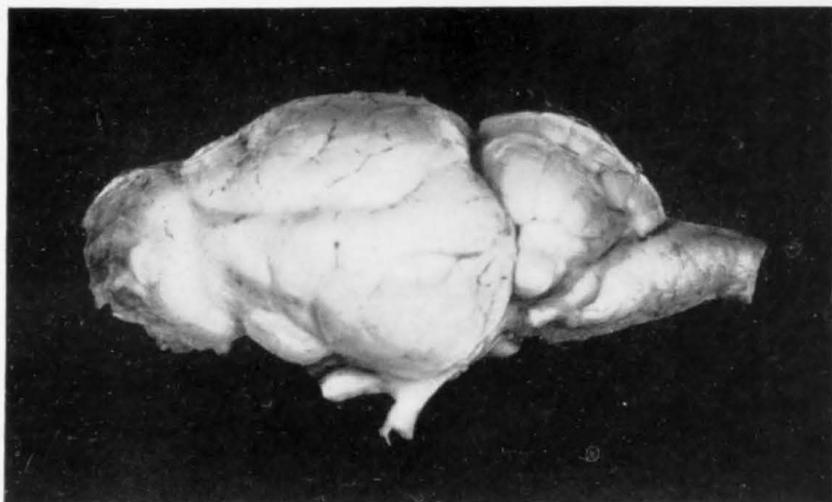
Die Ausgangsform beider Stämme lebte wohl schon im Eozän; wir können sogar annehmen, daß damals schon die Trennung in die schmal- und breitnasigen Affen erfolgt war. Die ersten Formen selbst müssen einem noch sehr primitiven, halbäffisch anmutenden Typus angehört haben. Durch T. E d i n g e r wissen wir, daß die Entwicklung des Gehirnes in einigen Formenkreisen sicher, in anderen höchstwahrscheinlich, stammesgeschichtlich spät einsetzt.

Das Gehirn wird also durch lange Phasen der stammesgeschichtlichen Entfaltung in einem noch undifferenzierten, primitiven Zustand mitgeführt und tritt dann plötzlich in seine weitere Differenzierung ein, die bei den Säugern vordringlich den Neocortex betrifft. Man kann mit sehr großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß das Gehirn der Ausgangsformen der schmal- und breitnasigen Affen noch sehr wenig differenziert gewesen ist. Diese Ansicht wird noch durch die Tatsache gestützt, daß der primitivste rezente Platyrrhine, der südamerikanische Nachtaffe, ein Gehirn besitzt, das nicht über die Differenzierungshöhe der Halbaffen hinausgeht. Ich möchte deshalb annehmen, daß das Gehirn dieser primitiven Stammformen entweder noch lissencephal war, also einen ungefurchten Neocortex besaß, oder nur wenige Fur-



Erwachsenes, männliches Spitzhörnchen (*Tupaia glis*, DIARD 1820).  
Sehr primitive Form der Subprimaten, die wahrscheinlich eine Konservativ-  
form aus dem frühesten Tertiär ist. Beachte die abgespreizte Großzehe und  
die äffischen Ohren. Phot. Dr. H. Sprankel

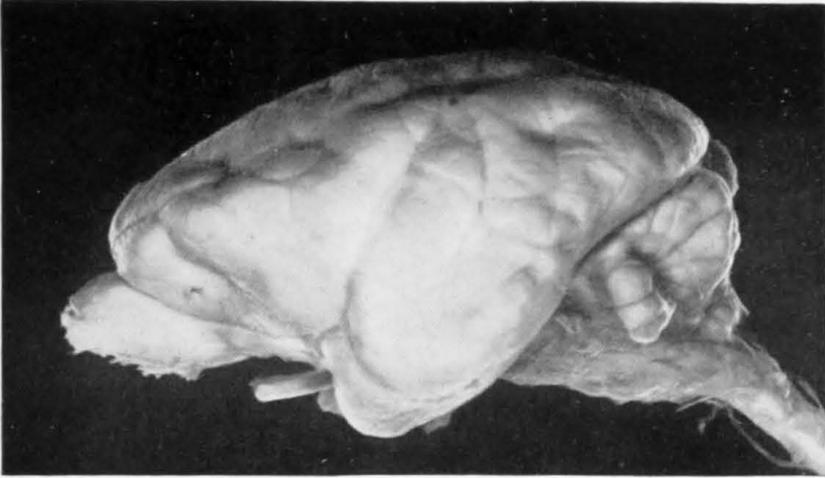
Die niedersten Evolutionsphasen des Primatengehirnes



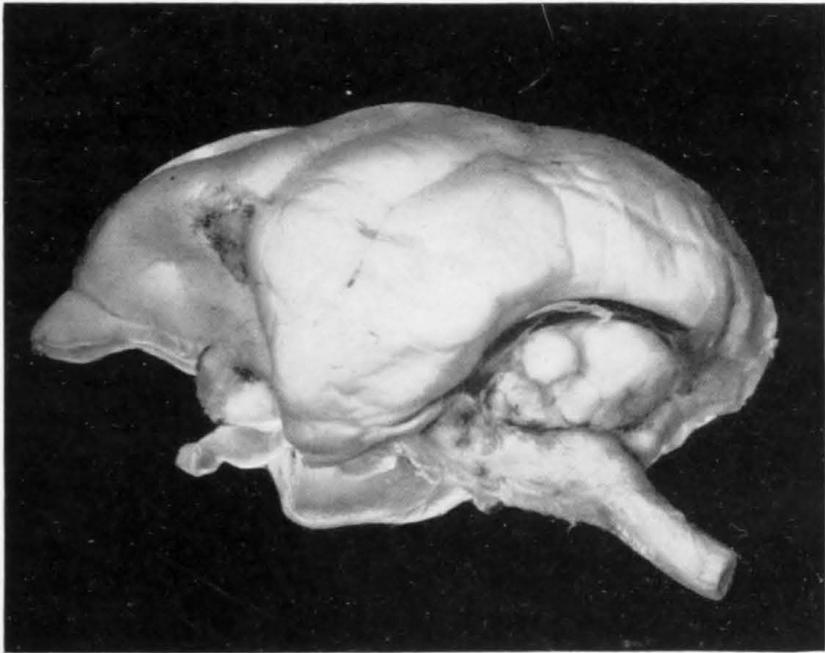
A *Erinaceus erinaceus*; Igel. Insektivorengehirn das zum Vergleich herangezogen wurde.



B *Tupaia glis*; Spitzhörnchen; Evolutionsphase der Subprimaten. Der Neocortex ist ausgedehnter als beim Igel, die Riechhirnbulbi weniger umfangreich. Das Gehirn ist noch lissencephal.



C *Galago crassicaudatus*; Riesengalago. Evolutionsphase der Prosimiae. Der Neocortex zeigt die ersten Stufen der Rindenfurchung und Lappenbildung. Die schräg nach unten links verlaufende Furche ist die Fissura Sylvii.



D *Aotes trivirgatus*; südamerikanischer Nachtaffe. Sehr niedere Evolutionsphase der Simiae. Das Gehirn ist etwas nach rechts verkantet, um die Pole des Lobus piriformis zu zeigen. Dennoch erkennt man, daß der Ausbildungszustand der Hirnfurchen ungefähr dem von *Galago* entspricht.

Die Bilder sind auf gleiche Größe gebracht, so daß die Gehirne zueinander nicht im natürlichen Größenverhältnis stehen.

Phot. Pommerenke, Dr. Sprankel und Dr. Stephan.



chen in dem noch räumlich wenig entfalteten Neocortex auftraten. Vielleicht war neben einer wohl sicher vorhandenen Fissura Sylvii noch eine Fissura lateralis und eine temporalis superior schon ausgebildet. Bei primitiven Hirnen findet man häufig noch Kerben in der Frontalregion, die schwer zu homologisieren sind. Diesen Differenzierungstyp würde ich als höchsten einer solchen Primitivform zugestehen. In den beiden Stämmen erfolgt nun eine eindrucksvolle Evolution des Gehirnes die schließlich zu einem stark gyrifizierten Neocortex führt, dessen Furchenbild bei Vertretern des einen und des anderen Stammes Ähnlichkeiten aufweist. Auch hier verläuft die stammesgeschichtliche Differenzierung gesondert in zwei Stämmen, deren einzelne Glieder nur durch die von der Ausgangsform übernommenen Anlagen zur weiteren Ausgestaltung miteinander verbunden sind. Heute ist über die Evolution des Affengehirnes in diesen beiden Stämmen noch fast nichts bekannt, wenn man von spärlichen Einzelangaben, die noch nicht in weiterem Rahmen zusammengefaßt sind, absieht. Daß über das Evolutionsgeschehen nur dann ein einigermaßen klares Bild gewonnen werden kann, wenn man sich beim ordnenden Vergleich der Formen an die von der eigenständigen Evolution selbst gezogenen Grenzen hält, ist klar. Die Bearbeitung dieser Fragen auf breitester Basis ist eine der vorrangigsten Aufgaben der Hirnforschung, denn sie führt letztlich zu dem grundsätzlichen Problem der Entstehung des menschlichen Gehirnes.

Wir haben bisher die Situation erörtert, in der sich die Morphologie durch die stammesgeschichtlichen Gegebenheiten bei den Primaten befindet. Es braucht nicht erwähnt zu werden, daß darin auch die Grundlage der morphologischen Analyse des Menschen gegeben ist. Jetzt sollen einige Fragen aufgeworfen werden, die die Bedeutung der Primatenforschung für die Analyse des menschlichen Körpers aufzeigen.

Nach seinem Bau ist der Mensch ein höherer Primat, der durch einige sehr wesentliche Sonderspezialisierungen gekennzeichnet ist. Wir berücksichtigen hier nur diejenigen Spezialisierungen, die in Übereinstimmung mit der Größe des Gehirnes und der aufrechten Dauerhaltung stehen. Auch wenn die ersten Stufen der Differenzierung dieser Merkmale schon bei verschiedenen Primaten gefunden werden — der heute in Zürich tätige Anthropologe A. H. Schultz hat darauf sein besonderes Augenmerk gerichtet und ihm verdanken wir die grundlegenden Erkennt-

nisse —, so sind sie doch in einem Ausmaße und in einer Kombination beim menschlichen Körper vorhanden, daß Weidenreich mit Recht von einer „Eigenform“ oder „Sonderform“ gesprochen hat. Diese Eigenform verschiedener Teile des mensch-

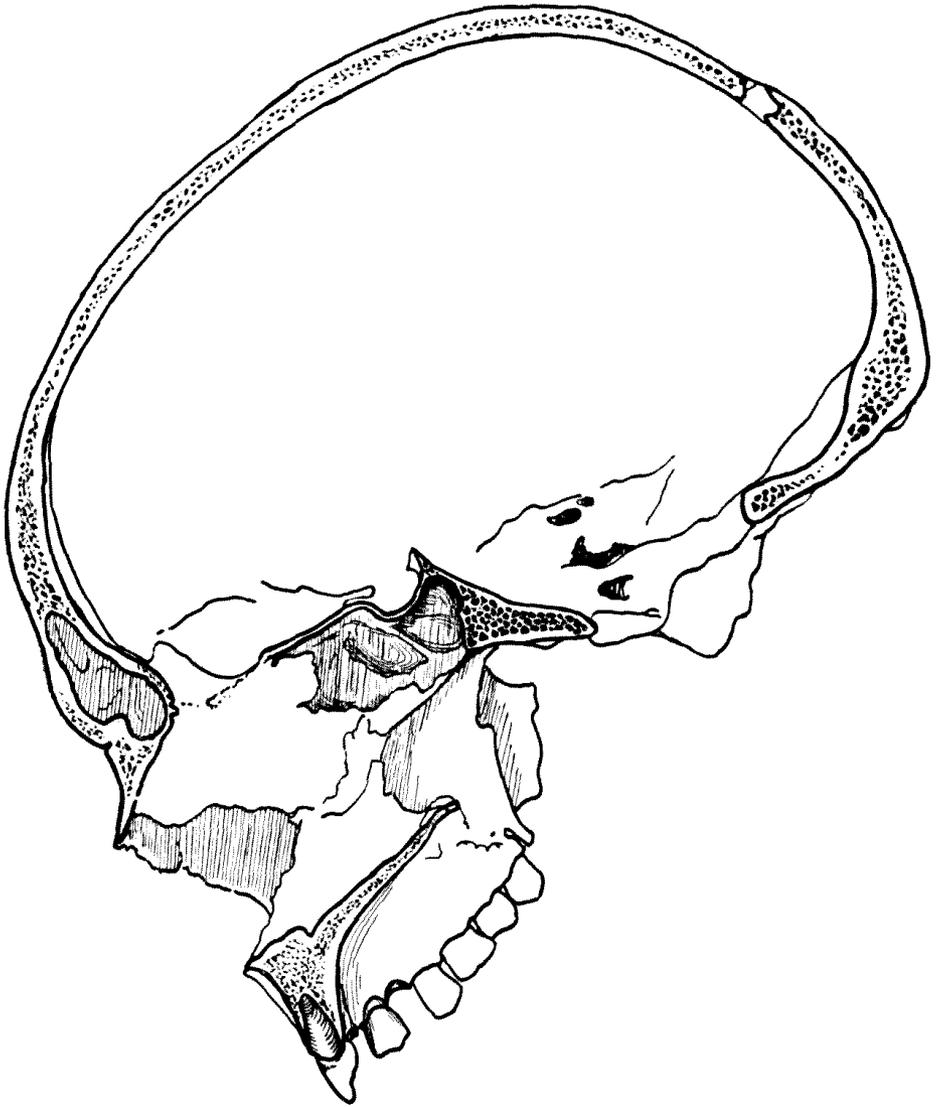


Abbildung 2

Medianschnitt durch den Schädel eines erwachsenen Mannes. Die Basis-  
kyphose ist stark; ihr Scheitel liegt in Höhe der Hypophysengrube.

lichen Körpers war allen Forschergenerationen so eindrucksvoll, daß ihre Erklärung zu den ältesten Bemühungen der Morphologie gehört. Diese Erklärung kann unter dem funktionellen oder dem stammesgeschichtlichen Gesichtspunkt erfolgen. Beide Betrachtungsweisen müssen sich des Vergleiches innerhalb der Pri-

maten bedienen, weil sie eigenartige Abwandlungen innerhalb desselben Bauplanes als Besonderheit des Menschen herausstellen wollen. Die funktionelle Betrachtung versucht die durch den Vergleich erkannten anatomischen Besonderheiten in sinnvollen Zusammenhang mit einer ebenfalls besonderen Leistung zu bringen. Man „versteht“ die abweichende Form des Hüftgelenkes beim Menschen aus der besonderen, durch die aufrechte Dauerhaltung gegebene Leistung. Mehr als die Feststellung einer Beziehung ist dadurch nicht erreicht. Wenn eine Gattung genau untersucht ist, kann ein ganzes System von solchen Beziehungen festgestellt werden. Die Frage nach dem in der Stammesgeschichte beschrittenen Weg bei der allmählichen Herausbildung dieser funktionellen Beziehungen und die Frage nach den Ursachen, die zu den funktionell erklärbaren Umkonstruktionen führten, wird durch die funktionelle Analyse nicht beantwortet. Damit ist der Bereich der stammesgeschichtlichen Betrachtung betreten. Diese läßt an Hand des zeitlich geordneten und gestaltlich aneinander schließenden Fossilmaterials das allmähliche Werden der Formen erkennen und kann in ihren Aussagen soweit gehen, wie es die Reichhaltigkeit des Fossilmaterials, von dessen Vorhandensein sie grundsätzlich abhängig ist, gestattet. Über die Ursachen, die zu den in der Stammesgeschichte beobachteten Umbildungen führten, gibt die phylogenetische Betrachtung keinen Aufschluß. Die funktionelle Analyse zeigt, was die Strukturen leisten, die phylogenetische Untersuchung zeigt, wie sie allmählich entstanden sind. Damit ist klar, daß in der Morphologie notwendigerweise neben die funktionelle auch die phylogenetische Betrachtung zu treten hat. Ein unkritisches Vermengen der Ergebnisse der beiden Betrachtungsweisen muß, vor allem wenn dabei ein ursächlich erklärender Zusammenhang eingeführt wird, zu schweren Irrtümern führen.

Wir sind auf diese Dinge näher eingegangen, weil die Erklärung einiger Sonderspezialisierungen des menschlichen Körpers daran krankte. In aller Kürze sei darauf hingewiesen. Der Schwerpunkt des menschlichen Kopfes liegt in der Fossa interpedicularis des Gehirnes, einer Grube dicht hinter dem Hirnanhang und in der Nähe der Schädelbasis. Da dieser Punkt vor den Gelenkhöckern des Hinterhauptgelenkes liegt, muß der Kopf durch den Zug der Nackenmuskulatur im Gleichgewicht gehalten werden, sonst würde er, wie das in der Ruhestellung und beim Bewußtlosen der Fall ist, nach vorne sinken. Jedoch bedarf es nur einer geringen

Muskulararbeit, denn der Normalabstand der Schwerlinie vom Drehpunkt ist nur gering, so daß in bezug auf diesen Punkt im Hinterhauptsgelenk nur ein geringes Drehmoment erzeugt wird. Soweit bisher untersucht, findet sich dieser Zustand bei keinem anderen Primaten. Diese Schwerpunktslage ist für den in aufrechter Dauerhaltung befindlichen Menschen außerordentlich günstig und wurde daher auch zu dieser in Beziehung gebracht. Beim Menschen ist der Gesichtsschädel im Verhältnis zum Hirnschädel klein und bei der durch die aufrechte Haltung gegebenen Orientierung des Hinterhauptslotches zeigt dieses nach unten, so daß im Zusammenhang mit der Kürze der postsellären Schädelbasis und der Lage der Gelenkhöcker an derselben, der Kopf auf der Halswirbelsäule balanciert wird und nicht, wie etwa bei einem tetrapod laufenden Primaten, an dieser hängt. Diese Zusammenhänge können hier nur angedeutet werden; es gibt eine beachtliche Literatur darüber. Die Krümmungen der menschlichen Wirbelsäule sind daher zu verstehen, daß sie bei der aufrechten Haltung in der Richtung ihrer Längsachse belastet wird und mit einer von oben belasteten Feder verglichen werden kann; auch hier kann auf Einzelheiten nicht eingegangen werden. Dieser Zustand ist unter den Tetrapoden einmalig. Die Wirbelsäule fußt, abgesehen von dem postsacralen Abschnitt, auf dem Becken, das selbst wieder in Übereinstimmung mit der aufrechten Haltung verschiedene Veränderungen erfuhr, und dieses ruht auf den beiden Hinterextremitäten, mit denen es durch das Hüftgelenk beweglich verbunden ist. In diesem Gelenk erfolgte stammesgeschichtlich die Erhebung zur aufrechten Dauerhaltung und daher finden wir dieses beim Menschen in einer extremen Streckstellung. Bei tetrapod laufenden Säugern bilden die Oberschenkel mit der Richtung der longitudinalen Erstreckung der Wirbelsäule einen Winkel, der sich dem rechten nähert, während beim Menschen die Oberschenkel ungefähr in der Richtung der Wirbelsäule verlaufen. Wir brauchen nicht auf die Veränderungen einzugehen, die sich im Zusammenhang mit dem aufrechten Gang für die Hinterextremitäten und den Fuß im besonderen als notwendig erwiesen, denn die bisherigen Ausführungen lassen genügend erkennen, daß die funktionelle Analyse ein ganzes System von Beziehungen zwischen verschiedenen Struktureigentümlichkeiten herstellen läßt, die unter dem einen Gesichtspunkt des aufrechten Ganges stehen, so daß die „Sonderform“ verständlich wird.

Die Frage, wie diese Sonderform stammesgeschichtlich entstanden ist, drängt sich geradezu durch die funktionellen Beziehungen auf. Aus dem oben über die Geltungsbereiche der phylogenetischen und funktionellen Betrachtung Ausgeführten, ergibt sich, daß keinesfalls die bei einer Form nachgewiesenen funktionellen Beziehungen in einen ursächlich erklärenden Zusammenhang mit der phylogenetischen Umbildung gebracht werden dürfen. Hier liegt der Grund, warum die Erklärung der Entstehung der menschlichen Kopfform durch Weidenreich schon im Ansatz falsch ist. Weidenreichs Gedankengänge, die in etwas abgeänderter Form noch in seinen letzten Arbeiten aufscheinen, sind etwa folgende: Im Zusammenhang mit den statischen Erfordernissen der aufrechten Körperhaltung sind die Krümmungen der Wirbelsäule zu verstehen. Vor allem tritt eine sehr starke lordotische, dorsal-konkave, Krümmung der Lendenwirbelsäule auf, durch die nicht nur der Körper aufgerichtet, sondern auch der Thorax über die Unterstützungsfläche gestellt wird; der Mensch ist also „hohlkreuzig“. Die Lordose der Lendenwirbelsäule würde zu einem „Nach-hinten-Fallen“ des Rumpfes führen, wenn sie nicht durch eine kyphotische Krümmung der Brustwirbelsäule ausgeglichen würde, die eine ventral-konkave Krümmung besitzt. Die Halswirbelsäule gleicht diese Krümmung wieder aus, indem sie lordotisch gekrümmt ist, so daß der Kopf nicht nach vorne überfällt, sondern von unten getragen wird. Wenn nun der Gesichtsschädel beim Menschen genau so zum Hirnschädel orientiert wäre, wie etwa bei einem Hunde, so wäre er aus der neuen Bewegungsrichtung, die durch den aufrechten Gang gegeben ist, herausgedreht; der Mensch würde nach oben blicken. Der aufrecht gehende Mensch müßte, wenn er in die Bewegungsrichtung blicken will, die Halswirbelsäule sehr stark kyphotisch krümmen, etwa wie es bei einem aufrecht stehenden Tanzbären zu sehen ist. Beim menschlichen Schädel findet sich in Höhe der Hypophysengrube eine sehr starke Kyphose. Nach Weidenreichs Auffassung bewirkt diese Kyphose eine Umlagerung des Gesichtsschädels im Verhältnis zum Hirnschädel, so daß er in die neue Bewegungsrichtung eingestellt wird. Wörtlich sagt Weidenreich, daß die Basiskyphose „eine direkte Folge und Anpassung an den aufrechten Gang“ sei (1924, S. 168 f.) und dadurch „bedingt“ sei, „daß mit der Aufrichtung der Wirbelsäule und des anstoßenden Schädelabschnittes der Gesichtsteil mit seinen Achsen aus der Linie der ursprünglichen Bewegungsrichtung herausge-

hoben wird und sich nun zu der neuen Richtung durch Abknickung nach unten wieder neuorientieren muß“ (l. c. im Original teilweise gesperrt). Nach dieser Ansicht ist die Basiskyphose, die den menschlichen Schädel kennzeichnet, also eine Folge der aufrechten Dauerhaltung. Weidenreich geht aber noch weiter, indem er zu zeigen versucht, daß die Basiskyphose die räumlichen Voraussetzungen für die weitere Entfaltung des Großhirnes schaffe. Die Hirnentwicklung wäre demnach eine Folge des aufrechten Ganges. Dieser letzte Gedanke ist von mehreren Autoren mit Recht abgelehnt worden (Spatz, Dabelow, Diepen, Kälin, Hofer u. a.).

Die Ausführungen Weidenreichs sind ein Beispiel für eine unberechtigte Auswertung der Ergebnisse einer funktionellen Analyse. Der Fehler, der dabei unterlief, ist ein doppelter: Erstens wird eine Reihe von funktionell sinnvollen Zusammenhängen eines Zustandes als Grund für die allmähliche, in der stammesgeschichtlichen Entwicklung erfolgten Umbildungen aufgefaßt. Damit würde die Phylogenie zu einem final verständlichen Vorgang, was nach allem, was wir heute über die Evolutionsfaktoren gesichert wissen, ganz ausgeschlossen ist. Natürlich sind die Gedankengänge Weidenreichs aus dem damals unter den Morphologen und Phylogenetikern weit verbreiteten Neo-Lamarckismus zu verstehen. Schon damals kam man an der gedanklichen Klippe nicht vorbei, die darin liegt, daß ein funktioneller Zustand, der bei den Primitivformen und den Übergangsformen nicht vorhanden ist, sondern nur bei einer, dann immer am Ende stehenden Form auftritt, als ein den Verlauf der Evolution steuernder Faktor gelten soll.

Zweitens liegt in der von Weidenreich erbrachten Beweisführung ein Fehler, auf den wir eingehen müssen, weil er die Bedeutung der Primatenforschung klar erkennen läßt.

Die Aussagen Weidenreichs beziehen sich auf Formen, die im Primatenstamm, im besonderen in der direkten Linie der menschlichen Phylogenie liegen. An diesen Formen müßte die Beweisführung erfolgen. Das war zu Weidenreichs Zeiten ebensowenig möglich wie heute, weil das allerdings in letzter Zeit erstaunlich angewachsene Fossilmaterial zu arm an vollständigen Schädeln und Wirbelsäulen ist. In dieser Situation gibt es nur den vorläufigen Ausweg der vergleichenden Untersuchung der rezenten und soweit möglich der fossilen Primaten um Formen zu finden, die einzelne ähnliche oder gleiche Besonderheiten aufweisen

wie der Mensch, an denen dann eventuell die oben ausgeführten Gesichtspunkte überprüft werden können.

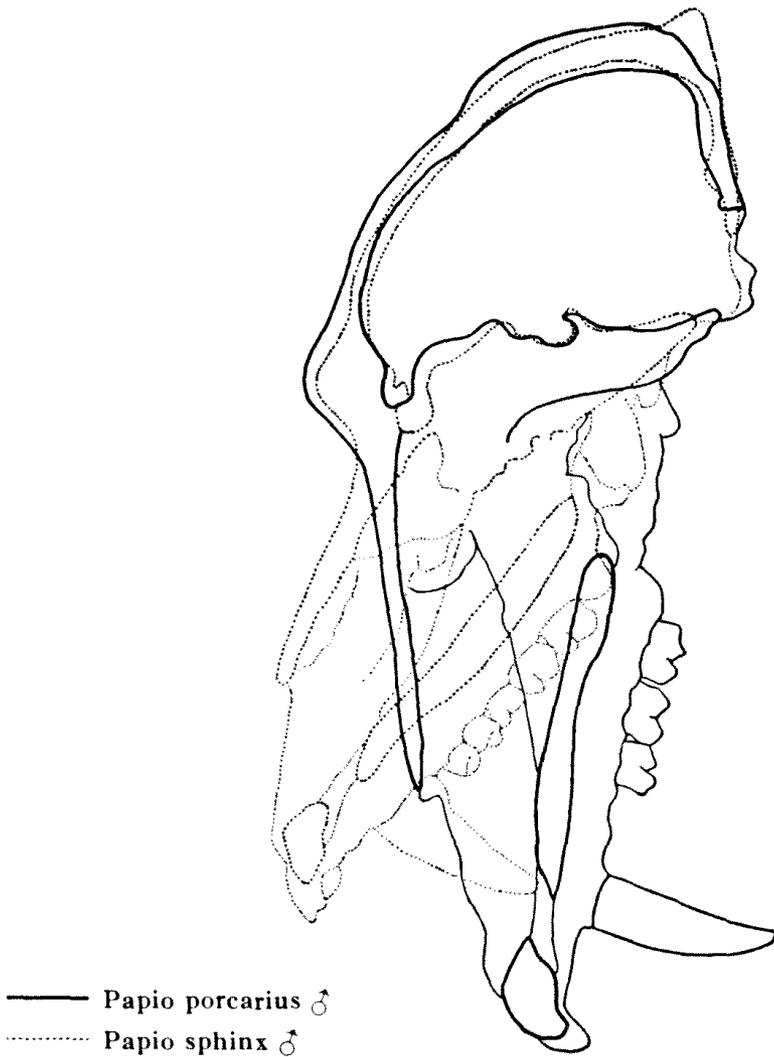


Abbildung 3

Superposition der Medianrisse der Schädel von erwachsenen männlichen Tieren von *Papio porcarius* (ausgezogene Linie) und *Papio sphinx* (punktiert). Die präbasiale Kyphose ist unabhängig vom Ausmaß der basialen. Die Stellung des Gesichtsschädels zum Hirnschädel wird durch die präbasiale Kyphose bestimmt. Bei beiden Tieren liegt der Gesichtsschädel in verschiedenem Ausmaße subcerebral.

Hierzu seien einige Überlegungen ausgeführt, die dem Arbeitsgebiet des Verfassers entstammen; außerdem muß hier auf die Arbeiten von Biegert, Dabelow, Diepen, Hofer, Kälin, Kummer, A. H. Schultz, Simon, Spatz, Starck u. a. m. verwiesen werden.

Zunächst war die Angabe zu prüfen, daß die Umorientierung des Gesichtsschädels beim Menschen im Zusammenhang mit der Kyphose der Schädelbasis stehe. Dabei zeigte sich, daß die Lage des Gesichtsschädels zum Hirnschädel nichts mit dieser Kyphose zu tun hat, sondern mit einer Kyphose, die die Schädelbasis unberührt läßt und an der Wurzel des Kieferschädels einsetzt und nur diesen betrifft. Solche nennen wir präbasiale Kyphosen. Diese können, wenn sie starkes Ausmaß erreichen, den Gesichts-Kieferschädel zum Hirnschädel in ein sehr ähnliches Lageverhältnis setzen wie es beim Menschen gefunden wird, nämlich unter das Gehirn (subcerebral). Diese präbasialen Kyphosen zeigen außerordentliche Variabilität ihres Ausmaßes, wie die Abbildung der superponierten Pavianschädel zeigt. Dieser Superposition entnehmen wir auch, daß das Ausmaß der präbasialen Kyphose von der Gestaltung der Basis des Schädels in der Medianebene unabhängig ist, denn die zwei Schädelbasen sind fast übereinstimmend gestaltet. Zahlreiche weitere Beispiele, auf die hier verzichtet werden muß, beweisen dasselbe. Außerdem zeigt die Superposition, daß die präbasiale Kyphose in keiner Beziehung zur Tragweise des Kopfes oder der Körperhaltung steht, denn die zwei Gattungen tragen den Kopf übereinstimmend und sind tetrapod laufende Affen. Diese Tiere können im Sitzen vorübergehend eine aufgerichtete Haltung einnehmen, die ungefähr der entspricht, die ein in sich etwas zusammengesunken sitzender Mensch einnimmt. Der subcerebralen Lage entsprechend zeigen in dieser Haltung die Gesichtsschädel ebenfalls nach vorne. Allerdings kann man bei den Affen, die stark bemähnte Oberkörper und Köpfe bei den Männchen haben, nie genau feststellen, wie weit hier auch eine Krümmung des Halses mitspielt.

Durch dieses und zahlreiche andere Beispiele ist erwiesen, daß die beim Menschen gefundene Lage des Gesichtsschädels zum Hirnschädel nicht durch die Basiskyphose, jedenfalls nicht nur durch sie, erklärt werden kann, sondern daß die Basiskyphose von der die Lage des Kieferschädels beeinflussenden präbasialen Kyphose unterschieden werden muß. Ferner ist erwiesen, daß die Lage des Gesichtsschädels zum Hirnschädel nichts mit dem aufrechten Gang zu tun hat. Damit ist ein wesentlicher Punkt der Beweisführung Weidenreichs hinfällig.

Oben wurde angedeutet, daß man zwischen präbasialen und basialen, die Schädelbasis allein betreffenden Kyphosen zu unterscheiden hat. Der Scheitel der basialen Kyphosen kann entweder

vor der Hypophysengrube (präselläre basiale Kyphose) oder in Höhe derselben (selläre basiale Kyphose) liegen, wie das nie bei Affen, immer beim Menschen der Fall ist. Basiale und präbasiale Kyphosen können nebeneinander auftreten, oder es ist nur eine der beiden vorhanden, was bei Affen selten ist. In verhältnismäßig seltenen Fällen stimmt das durch einen Winkelwert auszudrückende Ausmaß der beiden an einem Schädel gleichzeitig auftretenden Kyphosen überein. Daraus möchte ich aber nicht schließen, daß die Ausbildung des Ausmaßes der Kyphosen in der Stammesgeschichte korreliert sei. Das Ausmaß und das Auftreten der basialen Kyphosen zeigt nun bei den Primaten überhaupt keine Beziehung zur Körper- und Kopfhaltung. Wenn nach Weidenreichs Auffassung die menschliche Basiskyphose eine Folge des aufrechten Ganges sein soll, dann ist dies nur sinnvoll unter der Annahme, die Weidenreich ja auch macht, daß durch sie der Gesichtsschädel umorientiert werde. Wir sahen, daß dies nicht zutrifft.

Aus räumlichen Gründen kann hier nicht im einzelnen ausgeführt werden, daß zur Erklärung der Entstehung der menschlichen Basiskyphose Gesichtspunkte gefunden werden können, die eine phylogenetische Beziehung zur Entfaltung des Großhirnes, insbesondere des frontalen Neocortex, des Stirnhirnes, wahrscheinlich machen. Von ganz verschiedenen Gesichtspunkten ausgehend haben D a b e l o w, D i e p e n, K ä l i n, K l a t t, L e c h e, S p a t z, S t a d t m ü l l e r, S t a r c k u. a. schon eine Beziehung zwischen Hirnschädel und Hirnform nachgewiesen. Bei den Primaten sind diese Verhältnisse derzeit in Bearbeitung.

Das menschliche Gehirn ist durch die von B r o d m a n n festgestellte und von keinem Primaten erreichte absolute Volumsentfaltung der Stirnlappen des Großhirnes gekennzeichnet. Die Frontalregion des Neocortex umfaßt beim Menschen ein Drittel, beim Schimpansen ein Sechstel der Gesamtoberfläche des Gehirnes. Diese Zunahme des Umfanges dieser Region führt dazu, daß die Stirnlappen den Gesichtsschädel nach vorne und seitlich überlagern, so daß die für den Menschen typische, andeutungsweise schon bei höheren südamerikanischen Affen (*Ateles*, A. H. S c h u l t z) vorhandene gewölbte Stirn entsteht. Außerdem sind, wie S p a t z mehrfach hervorhob, die Schläfenlappen des Großhirnes beim Menschen breiter und länger und ragen mit ihren Polen weit nach vorne und wölben den Schädel nach lateral aus. Durch die selläre Lage und das hohe Ausmaß der menschlichen

Basiskyphose wird die vordere Schädelgrube, die die Stirnlappen enthält, geräumiger und ihr Grund wird verglichen mit dem der anderen Primaten länger, wie Bolk feststellte. Wir müssen betonen, daß die Merkmalskombination das typisch menschliche Kennzeichen ist: Die breite und frontal ausgewölbte, lange vordere Schädelgrube, die selläre Lage und das Ausmaß der Basiskyphose. Dadurch kommt es zu dem Absinken des vorderen Hirnschädels unter die Ebene des Clivus. Die Auswölbung der vorderen Schädelgrube, die den menschlichen Schädel kennzeichnet, beruht nicht auf einer durch Körperkleinheit bedingten relativen Zunahme der Hirngröße, sondern auf einer neu hinzutretenden, absoluten Zunahme des Umfanges der Frontalregion. Natürlich kommt dazu noch die Gesamtvergrößerung des Neocortex, die sich auf die Form seiner anderen Lappen und damit des Schädels auswirkt, sowie die Größe der Kleinhirnhemisphären. Diese am Gehirn sich auswirkenden Entfaltungsvorgänge führen zu dem im Verhältnis zum Gesichtsschädel sehr großen Hirnschädel und damit zu der Gestalt einer Kugel sich nähernden Form des Gesamtkopfes, die, wie Weidenreich schon betonte, so günstige statische Bedingungen für die aufrechte Dauerhaltung bietet.

Das Zusammentreffen zwischen der Volumszunahme des Stirnhirnes, neben einer Gesamtvergrößerung des Neocortex, und der typischen Basiskyphose ist ein Hinweis darauf, daß diese beiden Besonderheiten zueinander in Beziehung zu setzen sind, wobei eine gemeinsame phylogenetische Entstehung möglich erscheint. Nun fragt es sich, wie der Beweis für diese Ansicht erbracht werden könnte. Bei keinem Primaten tritt sonst noch eine Stirnhirnzunahme auf, die der des Menschen vergleichbar wäre. Wir können also a priori unter diesen keinen Modellfall erwarten. Eine durch Verzweigung bedingte relative Größenzunahme des Gehirnes führt zwar zu ballonartiger Auftreibung des Hirnschädels, bleibt aber auf die Basis und ihre Kyphose ohne Einfluß; das wurde von Klatt für Haushundrassen festgestellt und trifft auch für die Primaten zu. Da die Zunahme der Frontalregion beim Menschen in diesem Ausmaße ähnlich zu bewerten ist wie das Neuauftreten eines Hirnteiles, ist auch gar nicht zu erwarten, daß durch Verzweigung, die eine Proportionsverschiebung bedeutet, ein für unsere Frage brauchbarer Modellfall geboten würde.

Der Beweis für die Richtigkeit der hier vertretenen Meinung, daß die Ausbildung der menschlichen Basiskyphose mit der der

Frontalregion zusammenhängt, kann nur an Fossilmaterial aus der zum Menschen führenden Reihe erbracht werden. Es müßten Totalschädel vorhanden sein, an denen die Basiskyphosen, und an Hand von Endokranialausgüssen die Hirnform untersucht werden kann, damit festgestellt werden kann, ob eine phylogenetische Beziehung zwischen dem sich zunehmend entfaltenden Stirnhirn und der Basiskyphose besteht. Abgesehen von dem bestimmt einmal behobenen, jetzt aber noch empfindlichen Materialmangel, liegt eine Schwierigkeit in der oft nicht sicheren Umgrenzung des Stirnlappens an Ausgüssen. Die Feststellung von Spatz, daß beim Menschen den Furchen und Windungen der Hirnkonvexität keine Impressionen am Endokranium entsprechen, trifft schon für die Menschenaffen zu. Auf die phylogenetische Deutung dieses Phänomens durch Spatz sei hingewiesen. Die Abgrenzung des Schläfenlappens ist an allen Ausgüssen möglich, weil der Fissura Sylvii immer ein deutliches Jugum entspricht.

Wir sind noch weit davon entfernt zur Frage der Beziehung zwischen Stirnhirnentwicklung und Basiskyphose in der menschlichen Phylogenie auf längere geologische Zeitabstände gesicherte Angaben machen zu können. Weidenreich hat in seinen letzten großen Arbeiten mehrfach angegeben, daß die Basiskyphose in der menschlichen Phylogenie zunähme. Diese Feststellung bezieht sich zwangsläufig immer nur auf einige wenige Schädel, die besonders günstig erhalten waren. Daraus kann man aber für unser Problem gar nichts entnehmen, denn die Variabilität des Ausmaßes der Basiskyphose des rezenten Menschen, nach dem Verfahren von Landzert gemessen, schwankt zwischen  $94^{\circ}$  und  $132^{\circ}$ , hat also eine beträchtliche Breite (zit. nach Stadtmüller). Es müßte ein erheblich größeres Material fossiler Schädel vermessen werden können, um zu brauchbaren Angaben zu kommen. Eine Volumenzunahme des Großhirnes in der menschlichen Phylogenie ist bekannt, aber aus den mir in unserer Sammlung vorliegenden Ausgüssen läßt sich für das Stirnhirn gar nichts entnehmen. Da die Gehirne im Ganzen länger sind, erscheinen die Stirnhirne, soweit sie überblickbar sind, deutlich flacher als beim rezenten Menschen. Auch das gibt zunächst noch keinen sicheren Anhalt. Von Australopithecinen sind Medianrisse des Cavum cranii bekannt geworden (Broom, Schepers, Sollas); soweit diesen zu entnehmen ist, scheint die Geräumigkeit der vorderen Schädelgrube größer als bei den rezenten Menschenaffen, aber kleiner als beim rezenten Menschen (vermutlich Europäer) zu

sein. Über das Ausmaß der Basiskyphose ist an Hand der veröffentlichten Abbildungen nichts Sicheres zu entnehmen.

Dieses Beispiel wurde hier angeführt, weil damit ein klassisches Problem angeschnitten werden konnte, das die Bedeutung der Primatologie für die morphologische Erklärung der Besonderheiten des menschlichen Körpers zeigt. Es läßt auch erkennen, wie mannigfaltig und komplex die Fragen sind, die erst nach Voruntersuchen richtig formuliert werden und z. T. heute noch gar nicht beantwortet werden können. Die Ausbildung der letzten Evolutionsschritte des menschlichen Gehirnes und die der anatomischen Eigentümlichkeiten, die im Einklang mit der aufrechten Dauerhaltung stehen, sind stammesgeschichtlich verschiedene Entwicklungsvorgänge. Ihr Ergebnis, der durch den Menschen vertretene morphologische Typus, kann unter dem Gesichtspunkt des aufrechten Ganges funktionell verständlich sein, doch ist damit nichts über die stammesgeschichtliche Entstehung der Merkmale, ihr gleichzeitiges oder aufeinander folgendes Auftreten und ihre eventuellen wechselseitigen Beziehungen gesagt. Unser Beispiel, das nur in aller Kürze diskutiert werden konnte, ließ aber auch die Schwierigkeiten erkennen, vor denen der Forscher immer wieder steht. Sie liegen in dem Mangel an ausreichendem und einwandfrei erhaltenen Fossilmaterial und der leider in sehr vielen Hinsichten noch gänzlich ungenügenden Erforschung der Primaten.