

Integrative Musterbildung kranialer Strukturen:

Eine 3D-geometrische Analyse an rezenten Hominoidea (Ordo Primates)

Dissertation

zur Erlangung des Grades

„Doktor der Naturwissenschaften“

am Fachbereich 10 (Biologie)

der Johannes-Gutenberg Universität

Mainz

Thorolf Hardt

geb. in Neustadt an der Weinstraße / Rheinland-Pfalz

Mainz, den 05. 08. 2008

Dekan:

1. Berichterstatter:

2. Berichterstatter:

Tag der mündlichen Prüfung: 24. Oktober 2008

**Gewidmet
meiner Familie und meinen Eltern**

*„Nur die Affen, voller Schnacken,
Haben Vor- und Hinterhand;
Emsig mümmeln ihre Backen
Gerne hockt man beieinander*

*Papa schaut an eine Stelle,
Onkel kratzt sich sehr geschwind,
Tante kann es grad so schnelle
Mamma untersucht das Kind“*

aus „Fipps der Affe“
von WILHELM BUSCH (1879)

„Die ersten Menschen waren nicht die letzten Affen“

ERICH KÄSTNER



Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	1
2. Fragestellung und Zielsetzung	3
3. Kranialmorphologie der Hominoidea	6
3.1 Kranialmorphologie der Hylobatidae und Ponginae	10
3.1.1 Biologie der der Hylobatidae und Ponginae	10
3.1.2 Spezielle Schädel-Anatomie	11
3.2 Kranialmorphologie der Homininae	16
3.2.1 Biologie der Homininae (Gorillini, Panini, Hominini)	16
3.2.2 Spezielle Schädel-Anatomie	17
3.3 Enkephalisation und Umgestaltung des Kauapparates	25
3.3.1 Enkephalisation	25
3.3.2 Umgestaltung des Mastikationssystems	30
3.3.3 Anmerkung	37
4. Morphologie und Morphometrie	38
4.1 Kurzer historischer Exkurs	38
4.2 Aufgaben und Ziele morphometrischer Forschung	44
4.3 Was ist Form, was ist Gestalt und was ist Größe?	47
4.3.1 Form und Gestalt?	47
4.3.2 Größe?	49
4.4 Integrativer Gestaltwandel und Modularität als zu analysierende Prozesse	51
4.5 Geometric Morphometrics (GMM) und Landmarkanalysen	55
4.6 Weiterführende Analysemethoden und assoziierte Techniken	61
4.6.1 Virtuelle Rekonstruktion oder Morphologie in drei Dimensionen	61
4.6.2 Ergänzende Zugänge für GMM-Analysen	63



5. Material und Methoden	68
5.1 Material	69
5.2 Methoden	71
5.2.1 Landmarks und Messvorgang	71
5.2.2 Fehlermessung	84
5.2.3 Geometrisch-statistische Analysen	85
5.2.4 Dreidimensionale Rekonstruktion	90
5.2.5 Fotografische Aufnahmen	96
6. Ergebnisse	97
6.1 Morphologische Differenzierung (Geometrisch-statistische Analysen)	97
6.1.1 Kompletter Datensatz 1 (KD1) und2 (KD2)	97
6.1.2 Reduzierter Datensatz (RD)	127
6.1.3 Datensätze der mediansagittalen LM (medianLM-3D und -2D)	136
6.2 Modulare Integration (kraniale Module)	148
6.2.1 Mantel-Test	148
6.2.2 Faktorenanalysen der Modul-Konfigurationen	151
6.2.3 Intragenerische Signifikanzen für die Module	161
6.2.4 Signifikanzen für geschlechtsdimorphe Muster nach Modulen	163
6.3 Virtuelle Modellierung (computergestützte Rekonstruktion)	165
6.3.1 Endokranium	166
6.3.2 Sinus paranasales	166
7. Diskussion	168
7.1 Morphologische Differenzierung (I)	168
7.1.1 Kompletter Datensatz 1 (KD1)	168
7.1.2 Kompletter Datensatz 2 (KD2)	175
7.1.3 Reduzierter Datensatz (RD)	177
7.1.4 Mediansagittale Datensätze (medianLM-3D und -2D)	180
7.1.5 Anmerkungen zur morphologischen Differenzierung	182
7.2 Modulare Integration (II)	186



7.2.1	Faktorenanalysen der Modul-Datensätze	186
7.2.2	Modulare Integration (Mantel-Test)	188
7.2.3	Sexualdimorphismus (RD und Module)	191
7.3	Virtuelle Rekonstruktion (III)	193
7.3.1	Allgemeines	193
7.3.2	Vorteile und konkrete Verwendung virtueller Rekonstruktionen	193
7.3.3	„Funktionslose“ Räume und „Pneus“	195
7.4	Morphologische Muster und Trends – ein Fazit	198
7.5	Erörterungen zum vorliegenden Ansatz	200
7.6	GMM – pro und kontra einer innovativen Methode	202
8.	Zusammenfassung	204
9.	Ausblick	207
10.	Danksagung	211
11.	Literaturhinweise und Internetquellen	214
12.	Appendix	252
12.1	Tabellen: Hauptkomponenten mit erklärter Varianz	253
12.2	Normfotografien und amira-Abbildungen	258
12.3	Abbildungsverzeichnis	307
12.4	Tabellenverzeichnis	313



1. Einleitung

Polymorphismen in Form und Gestalt des Schädels und seiner funktionalen wie auch strukturalen Kompartimente sind die am häufigsten im Fokus der Morphologie stehenden Phänomene. Der Schädel ist nicht nur die Pforte für Verdauungs- und Atmungssystem und visuelle sowie akustische Information, er umschließt zudem die großen Sinnesorgane für das Sehen, Hören, Riechen und Schmecken sowie die endständige ‚Schaltzentrale‘ des zentralen Nervensystems. Adaptationen innerhalb dieses Systems sind durch die integrative Vernetzung seiner Teile hoch komplex und wechselseitig determiniert. Modifikationen der kranialen Gefüge erfolgen stets im Rahmen biomechanischer und konstruktioneller Erfordernisse, um die Funktionalität des Gesamtsystems fortwährend zu gewährleisten. Demzufolge kanalisieren endogene systemische Bedingungen die formwandelnden Prozesse innerhalb der Individualentwicklung und auch der Stammesgeschichte.

Im Interesse morphometrischer Forschung liegt es, gültige Einheiten für Divergenz und Konvergenz zu entwickeln (d.h. Merkmale zu identifizieren, die dies gewährleisten) und zuverlässige analytische Methoden auf diese anzuwenden. Rekonstruktive Ansätze der Evolutionsbiologie erfordern zudem ein solides Fundament auf dem die empirisch-induktiven Schlussfolgerungen gründen. Dies bedeutet, Hominini-Fossilien können nur dann exakt klassifiziert werden, wenn die ordnenden Kriterien aus der vergleichenden Primatologie hinlänglich bekannt sind. Im Falle der aktualistisch induzierten Stammesgeschichtsrekonstruktion des Menschen stellen anatomisch komparative Ansätze an den phylogenetisch nächstverwandten Genera aus der Überfamilie Hominoidea eine solche Basis dar. Neben der obligaten absoluten Datierung sind für die Klassifikation überdies von Belang: Intra- und interspezifische Kennzeichen sowie spezifische Merkmalszustände, konstruktiv und funktional bedingte Polymorphismen bzw. Variationen, sexualdimorphe Variabilität und Integration der strukturalen Systeme. Von großem anthropologischem Interesse ist besonders, welche Gemeinsamkeiten und welche Unterschiede der Mensch und nicht-menschliche Primaten aufweisen (HENKE und ROTHE 1998). Ein umfassendes Verständnis der beobachteten Differenziertheit im Mensch-Tier-Verhältnis bzw. vom Subhumanen zum Humanen erfordert die interdisziplinäre Einbettung der Befunde in ein Gefüge bekannter biologischer Phänomene. Geometrisch-statistische Analysen osteometrischer Daten ermöglichen in diesem Kontext



das Auffinden und die Quantifizierung musterartiger Unterschiede innerhalb und zwischen festgelegter Gruppierungen (Arten, Gattungen, Familien). Virtuell rekonstruierte Modelle sind eine ideale Ergänzung der multivariaten Analysen, denn sie ermöglichen die nicht-destruktive Darstellung und Messung interner Strukturen und damit die Komplettierung der mathematisch abgeleiteten Formbildungsmuster. Summiert bedeutet dies, dass es gegenwärtig möglich ist, ein integrativ-vernetztes System mit einem elaborierten Instrumentarium ‚aufzugliedern‘ und isolierte Kompartimente unabhängig voneinander zu analysieren. Der Begriff des Kompartiments ist im Folgenden als ‚abgegrenzter Teilbereich‘ und Synonym für Teil eines Systems, Bauelement oder Bauteil (auch ‚Modul‘) zu verstehen. Es ist mittels der vorgestellten Techniken allerdings ebenso möglich, rückwirkend die ‚globalen‘ Verhältnisse des spezifischen Bauplans bzw. des Gesamtsystems aus diesen Einzelbetrachtungen heraus zu beurteilen.

Das primäre Ziel der vorgestellten Studie ist es, Variabilität und wechselseitig bedingte Form-Funktions-Muster mittels eines dreidimensionalen Datensatzes und anschließender multivariat-statistischer Analysen für die fünf rezenten Hominoidea-Genera aufzuzeigen. Hierzu wird eine umfassende Stichprobe kraniofazialer Koordinaten am Oberschädel akquiriert. Im Fokus steht dabei die Erfassung, Analyse und Interpretation der Strukturen im Spiegel onto- und phylogenetischer Abläufe. Zu diesem Zweck werden ektokraniale Messpunkte (Landmarks) bestimmt, die den gesamten Oberschädel als geometrisch komplexes Gefüge erfassen. Parallel dazu werden pro Gattung und Geschlecht je ein Schädel per Computed Tomography (CT) aufgenommen und virtuelle Modelle mittels einer interaktiven Segmentationssoftware erstellt.



2. Fragestellung und Zielsetzung

Im Folgenden werden summarisch die Ziele der Studie sowie eine Übersicht der relevanten Fragestellungen vorgestellt. Diese wurden im Hinblick auf den internationalen Forschungsstand und unter Einbeziehung des in den folgenden Kapiteln 3 und 4 dargestellten theoretischen Rahmenwerks der primatologisch/anthropologisch evolutionären Biologie erarbeitet. Folglich stellen diese Kapitel auch die Hinführung auf die spezifischen Fragestellungen dar.

Es ist zweckmäßig, die Fragestellungen und Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zur Vereinfachung und geordneten Beantwortung bzw. kritischen Diskussion drei Bereichen zuzuordnen, welche bezeichnet werden als:

- I. Morphologische Differenzierung
- II. Modulare Integration
- III. Virtuelle Rekonstruktion

- I. Morphologische Differenzierung:** *Es soll geprüft werden, ob sich musterhafte morphologische Gestaltunterschiede zwischen den kranialen Strukturen ausgewählter Individuen aus den fünf Gattungen der Überfamilie Hominoidea berechnen und visualisieren lassen. Dazu werden mittels multivariater Statistik valide intra- und intergenerische aber auch geschlechtliche Differenzierungen herausgearbeitet.*

Die Aufnahme dreidimensionaler Koordinatendaten an ektokraniellen Messpunkten des Oberschädels und anschließende multivariat-statistische Vergleiche innerhalb der erhaltenen Datenmatrix sollen dies ermöglichen.

Relevante Fragen:

- Ist eine signifikante statistische Trennung der Gattungen bzw. Spezies aufgrund der aufgenommenen Daten möglich?
- Wie groß ist die Variabilität innerhalb und zwischen den Gattungen?



- Gibt es geometrische Muster, die eine Gattung charakterisieren respektive von anderen Gattungen differenzieren?
- Kann eine Regressionsanalyse einen allometrischen Faktor für die Gestaltvariablen bzw. deren Hauptkomponenten detektieren?
- Ist eine valide intraspezifische Trennung der Geschlechter per multivariater Analyse möglich?
- Ist der methodologische Ansatz dreidimensionaler Messungen anwendbar? Für welche Fragestellungen ist diese Technik geeignet/ungeeignet?

II. Modulare Integration: *Ausgehend von der Hypothese, dass sich die funktionellen Einheiten und knöchernen Strukturen des Schädelskeletts integrativ beeinflussen, soll via Matrixkorrelation intragenerisch untersucht werden, wie stark die modularen Sektoren des Kraniums (fazial, neurokranial, basikranial) miteinander wechselwirken, um anhand der Befunde musterartige Entwicklungstendenzen einzuschätzen.*

Zur Beantwortung der nachfolgenden Fragen dient ein nach funktionalen und morphogenetischen Gesichtspunkten in ein faziales, ein neurokraniales und ein basikraniales Modul eingeteilter reduzierter Koordinaten-Datensatz.

Relevante Fragen:

- Ist es möglich intragenerische korrelative Zusammenhänge zwischen den separierten Modulen des Schädels zu diagnostizieren und wenn ja, wie unterscheiden sich diese zwischen den Gattungen voneinander (vgl. Kap. 4.4)?
- Wie gut separieren die Datensätze der Module unabhängig voneinander die Gattungen?
- Ist die Trennung auch innerhalb weiterer Gruppierungen möglich?

III. Virtuelle Rekonstruktion: *Es soll gezeigt werden, dass die Synthese quantitativ-statistischer Daten mit dreidimensional rekonstruierten Modellen einen sinnvollen Ansatz zur Diskussion adaptiver Gestaltdifferenzen darstellt.*



Via amira™-Software werden zehn Kranien aus den fünf Gattungen der Hominoidea auf der Basis von CT-Schichtaufnahmen virtuell rekonstruiert. Die Resultate bzw. Interpretationen der morphometrischen Statistik sollen mit Hilfe der Modelle geprüft und/oder bestätigt werden.

Relevante Fragen:

- Ist es möglich, mittels virtueller Rekonstruktion gestaltspezifische Strukturen, welche einen großen Einfluss auf die statistische Analyse haben, zu diagnostizieren bzw. darzustellen?
- Ist der Einfluss interner morphologischer „Zwänge“ auf die äußere Gestalt des Schädels eindeutig zu identifizieren?
- Ist es möglich, die Resultate der Analyse korrelativer Zusammenhänge mittels der erstellten Modelle zu festigen bzw. zu belegen?
- Sind bildgebende Verfahren und virtuelle Rekonstruktionen valide Alternativen zu rein deskriptiv-morphologischen Verfahren?



3. Kranialmorphologie der Hominoidea

Die Komplexität des Schädelskeletts erfordert eine Einteilung der knöchernen Strukturen bzw. der Knochen selbst. Eine solche Einordnung kann nach strukturalen, funktionalen oder ontogenetischen Gesichtspunkten erfolgen. Tabelle 3.1 und 3.2 zeigen sowohl eine Sortierung in Großbereiche des Kraniaums (Neuro- und Viszerokranium) als auch nach entwicklungsgeschichtlicher Entstehung (Desmo- und Chondrokranium). Dies dient nicht nur der reinen Darstellung sondern ebenso der geordneten Diskussion der in Kapitel 6 aufgeführten Resultate.

Tab 3.1: Schädelknochen des Neuro- und des Viszerokraniums (nach MOLL und MOLL 2000, SCHÜNKE ET AL. 2006)

Neurokranium*	Viszerokranium
<ul style="list-style-type: none"> • Os frontale • Os sphenoidale (bis auf Proc. pterygoideus) • Os temporale (Pars squamosa, Pars petrosa) • Os parietale • Os occipitale • Os ethmoidale (Lamina cribrosa) 	<ul style="list-style-type: none"> • Os nasale • Os lacrimale • Os ethmoidale (bis auf Lamina cribrosa) • Os sphenoidale (Proc. pterygoideus) • Maxilla • Os zygomaticum • Os temporale (Pars tympanica, Proc. styloideus) • Vomer • Concha nasalis inferior • Os palatinum • Os hyoideum • (Mandibula)
weitere Knochen im Schädelbereich	
<ul style="list-style-type: none"> • Os hyoideum <p>Gehörknöchelchen (paarig)</p> <ul style="list-style-type: none"> • Malleus • Incus • Stapes 	

*Das Neurokranium wird zusätzlich in das Schädeldach (Kalvaria) und die Schädelbasis (Basis cranii) unterteilt.

BILSBOROUGH und RAE (2007, S. 1032/1034) treffen folgende Aussage: „Cranial form is influenced by multiple factors. [...] It is therefore worth noting here [...] the importance of broader functional and developmental perspectives in analyzing morphology, and it's evo-



lutionary/phylogenetic and adaptive contexts“. Der Schädel repräsentiert demzufolge ein funktional hoch komplexes System integrativer Strukturen, deren gemeinsame Entwicklung ausschließlich unter Einbeziehung sämtlicher bekannter endo- und exogener Faktoren (d.h. selektiven Drücke) innerhalb der Phylogenie und Ontogenie einer untersuchten Gruppe verstanden werden kann (RADINSKY 1985, AIELLO und DEAN 1990, HERRING 1993, RAE und KOPPE 2004). Bezüglich der exogenen Einflussfaktoren und integrativen Verhältnisse kranialer Strukturen äußern RAE und KOPPE (2004, S. 218): „Given the fact that all of these morphological entities are influenced by genetic and epigenetic factors and that they influence each other, elucidation of the importance of each cranial entity is a very difficult task“. In den folgenden Unterkapiteln werden einige dieser Einflüsse auf die spezielle Schädelmorphologie der Hominoidea angerissen; es werden jedoch angesichts der Fülle von Publikationen und Arbeiten aus diesem Bereich nur ausgewählte Ansätze angesprochen. Die Abfolge der Besprechung richtet sich nach der hier dargestellten aktuellen Systematik von GROVES (2001, aus dem Englischen übersetzt).

Reich:	Zoa (Tiere)
Unterreich:	Metazoa (Vielzeller)
Stamm:	Chordata (Rückenseitentiere)
Klasse:	Mammalia (Säugetiere)
Unterklasse:	Eutheria (Plazentatiere)
Ordnung:	Primates (Herrentiere)
Unterordnung:	Haplorrhini (Haarnasenenaffen)
Infraordnung:	Simiiformes/Anthropoidea (eigentliche Affen)
Teilordnung:	Catarrhini (Schmalnasen- oder Altweltaffen)
Überfamilie:	Hominoidea (Menschenartige, Menschenaffen)
Familie:	Hylobatidae (Gibbons oder Kleine Menschenaffen)
Gattung:	<i>Hylobates</i> (eigentliche Gibbons)
Art:	<i>Hylobates (Symphalangus) syndactylus</i> (Siamang) <i>Hylobates sp.</i>
	Hominidae (Große Menschenaffen und Menschen)
Unterfamilie:	Ponginae (Südostasiatische Menschenaffen)
Gattung:	<i>Pongo</i> (Orang-Utan)
Art:	<i>Pongo sp.</i>
	Homininae (Afrikanische Menschenaffen und Menschen)
Tribus:	Gorillini (Gorillas)
	<i>Gorilla</i> (Gorilla) <i>Gorilla sp.</i>
	Panini (Schimpansen)
	<i>Pan</i> (Schimpanse) <i>Pan sp.</i>
	Hominini (Menschen)
	<i>Homo</i> (Mensch) <i>Homo sapiens</i> (vernunftbegabter Mensch)



Tab. 3.2: Desmale bzw. chondrale Herkunft der Knochen des Schädels (nach MOLL und MOLL 2000, SCHÜNKE ET AL. 2006)

Desmokranium	Chondrokranium
<ul style="list-style-type: none">• Os nasale• Os lacrimale• Maxilla• Os zygomaticum• Os frontale• Os parietale• Os occipitale (oberes Teil der Squama)• Os temporale (Pars squamosa, Pars tympanica)• Os palatinum• Vomer• (Mandibula)	<ul style="list-style-type: none">• Os ethmoidale• Os sphenoidale (bis auf mediale Lamelle des Proc. pterygoideus)• Os temporale (Pars petrosa, Proc. styloideus)• Os occipitale (bis auf oberen Anteil der Squama)• Concha nasalis inferior• Os hyoideum

Jedem größeren Abschnitt wird ein kurzes Kapitel zur Biologie der betreffenden Gruppe vorangestellt. Die Vorläufer bzw. Fossilfunde in der Stammlinie aller besprochenen Menschenaffen werden, wenn überhaupt, nur marginal erwähnt, da die Studie ausschließlich an rezentem Material durchgeführt wurde.

Die von GRAY 1825 etablierte Überfamilie Hominoidea zeichnet sich generell durch eine große Heterogenität in Morphologie, Ökologie und Verhalten aus, welche vermutlich durch die bereits im unteren Miozän erfolgte erste große Radiation, das sukzessive Aussterben etlicher Gattungen und den Verbleib der Reliktgruppen Hylobatidae und Hominidae zu erklären ist (FLEAGLE 1998, WHITEHEAD und JOLLY 2000). Rezent leben fünf Gattungen nicht-menschlicher Hominoidea in den tropischen Wäldern Südostasiens und Afrikas (*Hylobates*, *Symphalangus*, *Pongo*, *Gorilla*, *Pan*). *Homo* als sechste Gattung mit nur einer Spezies hat sich nahezu weltweit verbreitet und zeigt auffällige Autapomorphien (siehe unten). Eine röhrenförmige Pars tympanica des Os temporale, eine Zahnformel von 2.1.2.3, relativ einfach gestaltete bunodonte Molaren und breite Incisivi sind die gemeinsamen kranialen Merkmale der Hominoidea, welche sie von den übrigen Altweltaffen unterscheiden. Weitere wichtige kraniodentale Unterschiede und phylogenetisch relevante Synapomorphien (s), in Abgrenzung zu den Cercopithecoidea, sind im Folgenden gelistet (nach FLEAGLE 1998, HENKE und ROTHE 1998):



- vordere Prämolaren niedrig (s)
- geringe Heteromorphie der oberen Prämolaren (s)
- Breite der oberen Molaren reduziert (s)
- obere innere Incisivi breit (s)
- relative Vergrößerung des Hirnschädelvolumens (s)
- Canini variabler als bei Cercopithecoidea
- relativ breites Palatinum
- breite Nase, breiter Interorbitalpfeiler
- einfaches Molarenmuster (*Dryopithecus*-Y5-Muster)
- kein Schwanz
- lange Vorderextremitäten
- voluminöse Nasennebenhöhlen (Sinus paranasales)

AIELLO und DEAN (1990) sprechen dem mastikatorischen Komplex den größten Einfluss auf die Gestalt von Ober-, Mittel- und Untergesicht und damit auch auf die Verbindung des Fazial- mit dem Neurokranium zu. Die deutlich ausgeprägte Prognathie der nicht-menschlichen Hominoidea und insbesondere der Hominini steht der Orthognathie des anatomisch-modernen Menschen gegenüber. Die graduelle Reduktion und der funktionelle Umbau des Kauapparates können anhand der homininen Fossilien abgeleitet und in eine zeitliche Abfolge gebracht werden (DEMES und CREEL 1988).

Ein weiterer Faktor, welcher die Schädelgestalt maßgeblich beeinflusst, ist die Hirnschädelpkapazität, welche bei Hylobatidae 90-160 cm³, den nicht-menschlichen Homininae 275-752 cm³ und *Homo* 1100-1700 cm³ beträgt (HARVEY ET AL. 1986, FALK 2007). Letzteres ist bedingt durch die enorme Zunahme des zum Cortex cerebri gehörigen Neopallium und des Telencephalon (speziell Lobus frontalis/okzipitalis) in der Evolution des Menschen (HENNEBERG und MIQUEL 2004); Differenzen in der absoluten Hirngröße zwischen Hylobatidae und Großen Menschenaffen sind rein allometrisch begründet. Letzteres betrifft jedoch nicht die neuronale Dichte und die Bildung von Gyri und Sulci (RADINSKY 1975, FALK 2007).



3.1 Kranialmorphologie der Hylobatidae und Ponginae

3.1.1 Biologie der Hylobatidae und Ponginae

Die Familie Hylobatidae (Gibbons und Siamang/lesser apes/Kleine Menschenaffen, GRAY 1870) und die Unterfamilie Ponginae (Orang-Utans [indonesisch ‚orang hutan‘ = Waldmensch], ELLIOT 1913) sind die in Südostasien endemischen Gruppen; letztere ist auf die Inseln Borneo (*Pongo pygmaeus* mit drei Unterarten *P. p. pygmaeus*, *P. p. wurmbii*, *P. p. morio*) und Sumatra (*Pongo abelii*) beschränkt. Die Gattung *Hylobates* vereint drei Spezies, *H. concolor*, *H. hoolock* und alle übrigen, deren taxonomische Unterscheidung trotz allopatrischer Populationen diskutabel bleibt (z.B. *H. klossii*, *H. lar*, *H. agilis*, *H. pileatus*, *H. moloch*, *H. muelleri*). GROVES (2001) führt in diesem Zusammenhang zwei weitere Untergattungen auf: *Bunopithecus* (syn. *H. hoolock*) und *Nomascus* (syn. *H. concolor*), deren jeweiliger Status bis *dato* jedoch ungeklärt ist. Die Zuordnung des Siamang mit dem Artnamen *syndactylus* zu den Gattungen *Hylobates* bzw. der Untergattung *Symphalangus* ist aufgrund seiner distinkten Morphologie noch ungeklärt (BRUCE und AYALA 1979; CREEL und PREUSCHOFT 1976; PREUSCHOFT 1984; contra GROVES 1972; HAIMOFF ET AL. 1982, 1984; GEISSMANN 2002, 2003; Darstellung diverser Gibbon-Phylogenien von GEISSMANN auf www.gibbons.de).

Während die Hylobatidae vorwiegend in Regenwäldern leben und mit Gewichten von ca. 6-12 kg zu den leichtesten Menschenaffen gehören, leben die Orang-Utans in Fluss- und Sumpfwäldern und an Berghängen und erreichen mit bis zu 100 kg bei männlichen Tieren die zweithöchsten Gewichtswerte nach den Gorillas (FLEAGLE 1998, KNOTT 1999, KAPPELER ET AL. 2003, ZIMMERMANN und RADESPIEL 2007). Die Kleinen Menschenaffen und *Pongo* ernähren sich hauptsächlich frugivor/herbivor (Ausnahme: Siamang meist folivor) mit einem sehr breiten Spektrum an Futterpflanzen. Hylobatidae und Ponginae sind fast ausschließlich arborikol, wobei sich Gibbons und Siamang durch langsames Hangeln, fakultative Bipedie und echte Brachiation (d.h. Schwinghangeln mit langen Flugphasen) und die Orang-Utans durch stabile Suspension (Quadrumanie) fortbewegen. Diese spezialisierten Lokomotionsformen lassen sich primär an den Vorderextremitäten (lange Arme und Hände mit hakenartigen Fingern) diagnostizieren (GEISSMANN 2003, www.gibbons.de). Hylobatidae zeichnen sich durch einen geringen Sexualdimorphismus und monogame Familienverbände mit relativ großen Streifgebieten (20-40 ha) aus. Ponginae zeigen sehr starke morphologische Unterschiede



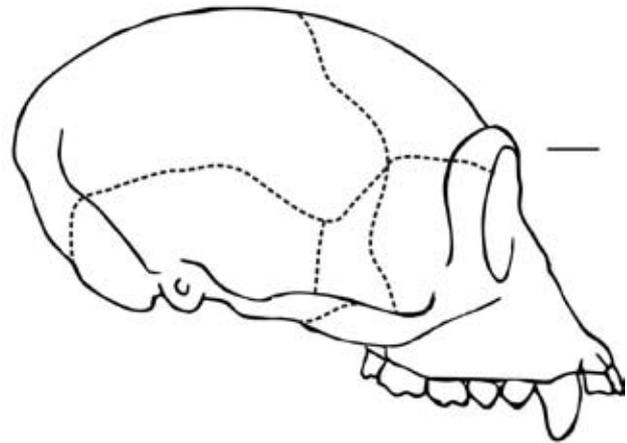
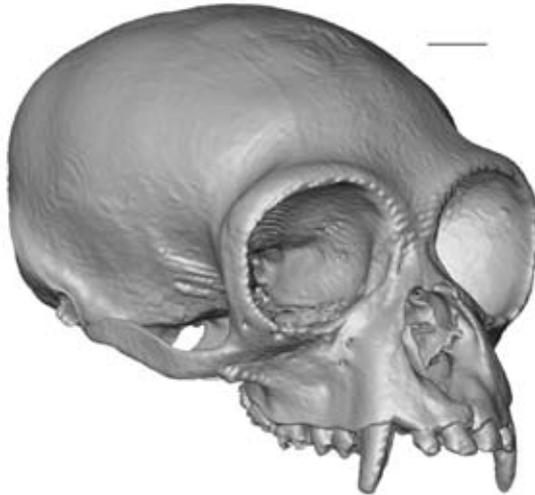
zwischen den Geschlechtern; männliche Orang-Utans (hier auch ausgeprägter Bimaturismus; WINKLER ET AL. 1988) leben meist solitär und besetzen sehr große Streifgebiete (> 2000 ha), wohingegen die weiblichen Tiere eine Mutter-Kind-Gruppe („noyau“) mit dem noch unreifen Nachwuchs bilden und kleinere Gebiete (70-900 ha) okkupieren (SMUTS ET AL. 1987, VAN SCHAİK und VAN HOOFF 1996, MEDER 2007).

3.1.2 Spezielle Schädel-Anatomie

Hylobatidae

Allgemein ist der Schädel der Hylobatidae eine Leichtbaukonstruktion, welche in ihrer Gesamtgröße weit hinter den massiven Schädeln der Großen Menschenaffen zurückliegt (vgl. Abb. 3.1). Das Gesichtsskelett der ‚lesser apes‘ ist relativ zu dem die Schädelgestalt dominierenden Neurokranium klein. Das Os frontale reicht in der Mediansagittalen zwischen den Ossa parietalia weit nach posterior, was auch den Bregmapunkt nahezu auf die Höhe des Porus acusticus externus verlagert. Der interorbitale Pfeiler ist breit mit kurzen breiten Nasalia über der ovoiden Nasenöffnung. Supraorbitale Tori und massive Sagittal- und Okzipitalkämme fehlen bei den Hylobatidae im Vergleich mit den Großen Menschenaffen gänzlich. Unter den rechteckigen und lateral stark veränderten Orbitae sind leichte horizontale Grate zu erkennen, welche sich über der Nasenöffnung mit den ausgeprägten vertikalen Pfeilern der Canini vereinen. Das Basikranium ist lang und schmal mit deutlich hinter dem Porus acusticus externus liegenden Foramen magnum und Condyli occipitales. Computertomografisch lassen sich die paarig angelegten großen Sinus maxillares und Sinus sphenoidales rekonstruieren (vgl. Abb. 12.35 bis 12.39), während Sinus frontalis und Cellulae ethmoidales gänzlich fehlen (KOPPE und OHKAWA 1999). Der nach anterior lange Unterkiefer ist schlank und niedrig, der Ramus mandibulae ist kurz und breit mit einer leichten posterioren Ausziehung des Gonion (BILSBOROUGH und RAE 2007). Der Zahnbogen ist anterior breiter als posterior, was funktionsmorphologisch der primär frugivoren Ernährung zugesprochen werden kann. Die Canini sind lang und dolchartig und zeigen wie der übrige Schädel nur einen minimalen Sexualdimorphismus.

Der wesentlich größere und schwerere Siamang oder *Hylobates (Symphalangus) syndactylus* zeigt eine von der generellen Gibbon-Morphologie abweichende Gestalt. Der Schädel ist



Kraniale Merkmale *Hylobates*:

- Leichtbaukonstruktion
- rechteckige und lateral scharf geränderte Orbitae
- ovoide Nasenöffnung
- Incisivi klein und heterodont
- supraorbitale Strukturen schwach
- Basikranium lang und schmal
- Bregmapunkt weit nach posterior verlagert
- geringer Sexualdimorphismus

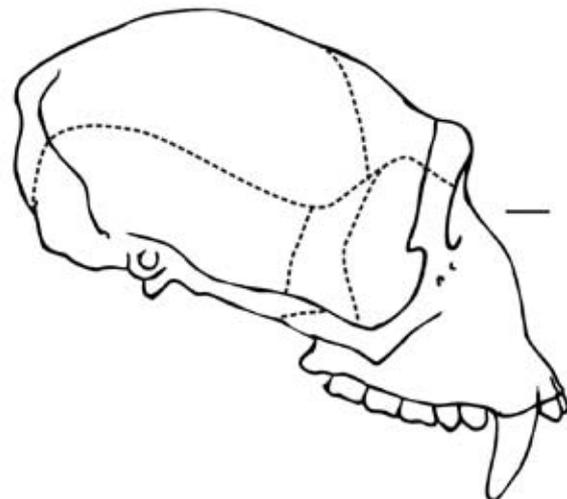


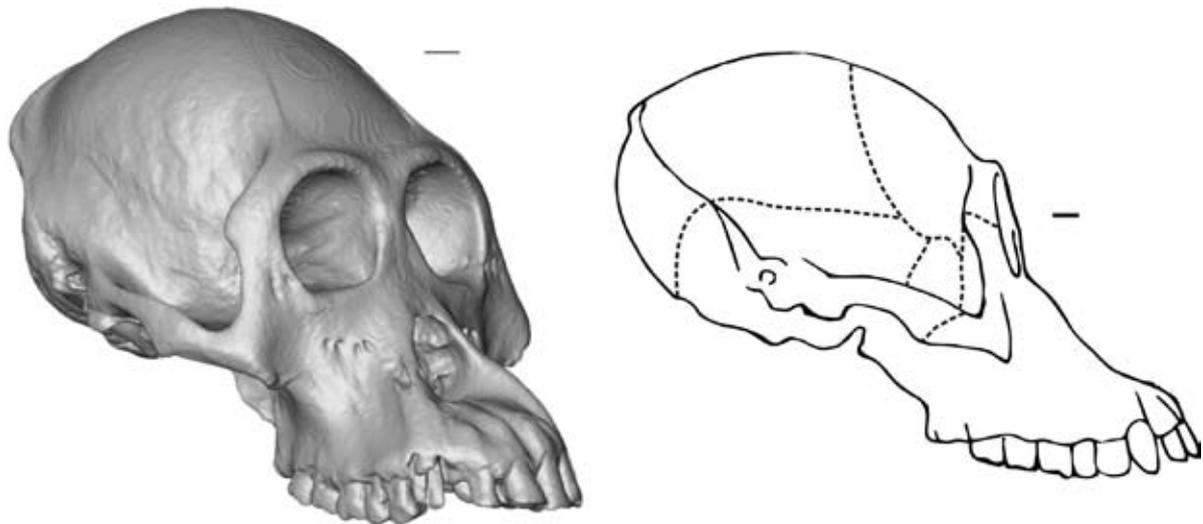
Abb. 3.1: Schädelmerkmale *Hylobates*: oben = feminin, unten = maskulin, Maßstab = 1,0 cm; Erklärungen und Ergänzungen im Text



generell robuster und massiver in den knöchernen Strukturen, das faziale Profil wird als wellenförmig beschrieben, die Hirnschädelkapazität ist größer, die postorbitale Einschnürung deutlicher ausgebildet und die Dentition mit ausgeprägten Scherkanten an eine folivore Ernährungsweise angepasst (KAY und UNGAR 1997, TEAFORD und UNGAR 2007).

Ponginae

Pongo zeigt eine einzigartige Schädelgestalt (vgl. Abb. 3.2) unter den Hominoidea (VOGEL 1968; RÖHRER-ERTL 1984, 1988; SHEA 1985a b; BROWN und WARD 1988; GROVES 1986; SCHWARTZ 1988, 2005; SENCK 2007). Auffällig ist die ausgeprägte Airorhynchie, welche durch einen konvexes Rostrum, einen ausgeprägten alveolaren Clivus und eine deutliche Prognathie gekennzeichnet ist (HOFER 1952; SHEA 1985a, 1988; GEISSMANN 2003). Airorhynchie ist nach Ansicht einiger Primatologen als plesiomorphes Merkmal innerhalb der Catarrhini bzw. Hominoidea zu sehen, so dass die relativ zum Neurokranium stärker ventral ausgerichteten Fazialkranien der Homininae (sog. Klinorhynchie) als Synapomorphie und damit phylogenetisch relevantes Signal charakterisiert werden könnten (ROSS und RAVOSA 1993, ROSS und HENNEBERG 1995). Der Hirnschädel ist relativ zu den Hylobatidae kleiner und liegt postero-superior der Maxilla. Der interorbitale Abstand und damit das Ethmoid und die bis auf die Glabellaregion ausgezogenen Nasalia sind extrem schmal, die Orbitae klein und elliptisch geformt mit ihrer größten Ausdehnung in der Vertikalen. Das Obergesicht ist als ‚fliehend konkav‘ zu bezeichnen, die Tori supraorbitales aufgrund ihrer schwachen Ausprägung eher als Arcus zu charakterisieren (RAVOSA 1991, BILSBOROUGH und RAE 2007). Das Mittelgesicht ist flach, die Jochbögen sind breit, tief und lateral ausgestellt. Der Eckzahnpeiler ist massiv ausgeprägt und endet ungefähr auf halber Höhe der Nasenöffnung. Die Schädelbasis ist breiter als bei den Homininae, der Processus mastoideus nur schwach ausgeprägt, Foramen magnum und Hinterhauptskondylen sind weit nach posterior verlagert. Die Sinus paranasales von *Pongo* (vgl. Abb. 12.35 bis 12.39) sind auf die immens ausgedehnten Lufträume Sinus maxillares und die Sinus sphenoidales beschränkt, ein Sinus frontalis ist nicht vorhanden und das Vorhandensein von Cellulae ethmoidales strittig (KOPPE und OHKAWA 1999). Ein Nackenkamm ist bei allen adulten Individuen ausgeprägt, ein Sagittalkamm zeigt sich bei den männlichen Tieren über dem Hinterhaupt. Ein charakteristisches Merkmal ist das Fehlen des



Kraniale Merkmale *Pongo*:

- Airorhynchie (konvexes Rostrum)
- konvexer nasoalveolarer Clivus
- Nuchal- und Sagittalkämme stark ausgeprägt (maskuline Individuen)
- schmale Interorbitalregion
- längsovale Orbitae
- supraorbitale Strukturen schwach
- Incisivi breit und heterodont
- stark ausgeprägter Sexualdimorphismus (Bimaturismus der maskulinen Tiere)
- Neurokranium klein

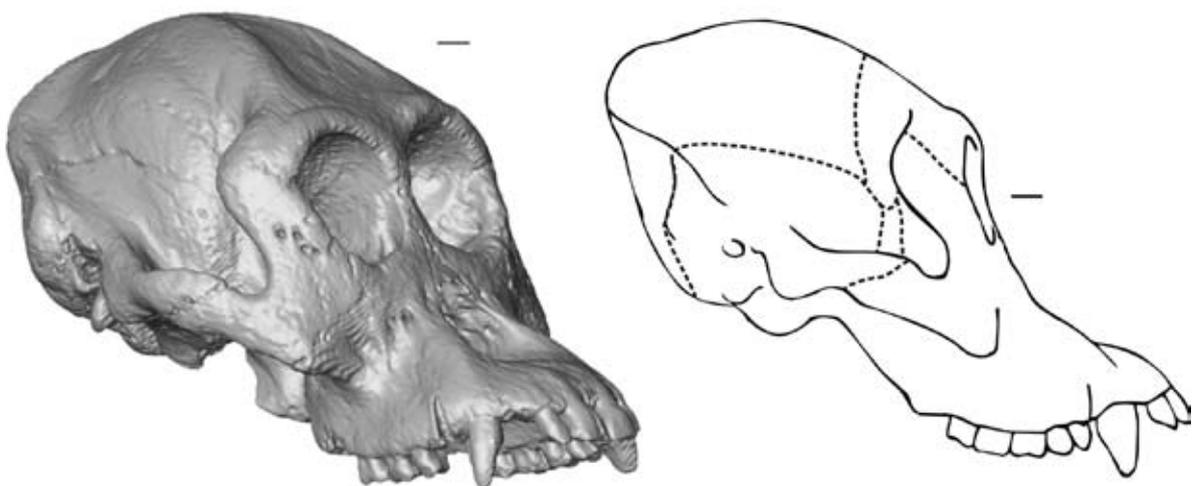


Abb. 3.2: Schädelmerkmale *Pongo*: oben = feminin, unten = maskulin, Maßstab = 1,0 cm; Erklärungen und Ergänzungen im Text



anterioren M. digastricus und damit assoziiert die Trennung des posterioren Muskelanteils von Hyoid und Stylohyoid (BROWN and WARD 1988).

Die Oberkieferbezahnung zeigt breite, spatelförmige I¹ und wesentlich schmalere und kürzere I². Der Zahnschmelz der ersten Incisivi weist randliche und mediane Grate auf, welche auf hohe Beißkräfte im terminal-rostralen Bereich schließen lassen (HYLANDER 1975). Die Canini sind konisch geformt und deutlich sexualdimorph (TÄNZER 2004). Im Vergleich zur Körpergröße sind die Molaren relativ groß und mit deutlichen Schmelzrunzeln auf den niedrigen Kronen in Anpassung an die Zerkleinerung harter und kleinteiliger Nahrung (MAIER 1980, MAIER und SCHNECK 1981, HENKE und ROTHE 1997, PFRETZSCHNER 1997) ausgestattet. Molare Scherkanten sind in Anpassung an die gemischte Ernährungsweise (Früchte und Blätter) deutlicher ausgeprägt als bei *Pan* aber weniger stark als bei *Gorilla*. Trotz einer hohen intragenerischen Variabilität unterscheiden sich sumatranische Orangs in einigen spezifischen kraniodentalen Merkmalen von ihren Verwandten auf Borneo (UCHIDA 1998, GROVES 2001, BILSBOROUGH und RAE 2007). Diesem Unterschied soll hier nicht weiter nachgegangen werden, da die in der Stichprobe enthaltenen Orang-Utans nahezu ausschließlich der Borneo-Spezies *P. pygmaeus* angehören.



3.2 Kranialmorphologie der Homininae

3.2.1 Biologie der Homininae (Gorillini, Panini, Hominini)

Die Vertreter der Homininae (GRAY 1925) und insbesondere der Gattungsgruppen (= Tribus) Gorillini und Panini leben ohne Ausnahme in den tropischen Wäldern Afrikas. Die Gattung *Gorilla* wird nach GROVES (2001) taxonomisch in zwei geographisch voneinander isolierte Arten separiert: ***G. gorilla*** (Westlicher Gorilla) mit den Unterarten *G. g. gorilla* und *G. g. diehli* und ***G. beringei*** (Östlicher Gorilla) mit den Unterarten *G. b. beringei* (Berggorilla) und *G. b. graueri* (Östlicher Flachlandgorilla). Das Genus *Pan* vereint zwei anerkannte Spezies: ***P. troglodytes*** ([gemeiner] Schimpanse) und ***P. paniscus*** (Bonobo, Zwergschimpanse, graziler Schimpanse), wobei *P. troglodytes* mit drei geographisch separierten Unterarten *P. t. verus*, *P. t. troglodytes* und *P. t. schweinfurthii* geführt wird.

Gorillas bewohnen ausschließlich subsaharische Waldhabitate und sind mit Körpergewichten von 70-90 kg für weibliche Tiere und bis zu 200 kg bei männlichen Individuen (in Gefangenschaft deutlich höhere Gewichte) die schwersten rezenten Primaten. Schimpansen erreichen Körpergewichte von 30-60 kg und bewohnen sowohl humide Regenwald- als auch aride Savannen-Habitate (FLEAGLE 1998, GEISSMANN 2003). Berggorillas ernähren sich strikt folivor; Flachlandgorillas dagegen zeigen ein breites Nahrungsspektrum und ernähren sich von Früchten, Blättern, Rinde, Bambus und Krautpflanzen. Schimpansen ernähren sich hauptsächlich frugivor (ca. 60%), verzehren daneben aber auch Blätter und Kräuter (ca. 20%), Insekten (z.B. Termiten und Ameisen) und kleinere Säugetiere (inkl. Schlank- und Stummelaffen), welche sie in regelrechten Jagdzügen erbeuten (GOODALL 1986, BLUMENSCHINE 1987, BOESCH 1994, WRANGHAM und PETERSON 2001, NEWTON-FISHER 2007). Gorillas und Schimpansen bewegen sich überwiegend quadruped terrestrisch im Knöchelgang (knuckle-walking) und temporär suspensorisch arborikol fort. Zur Nahrungsaufnahme ziehen sich Schimpansen in Ausnutzung ihres geringeren Körpergewichtes im Gegensatz zu Gorillas meist in die Bäume zurück.

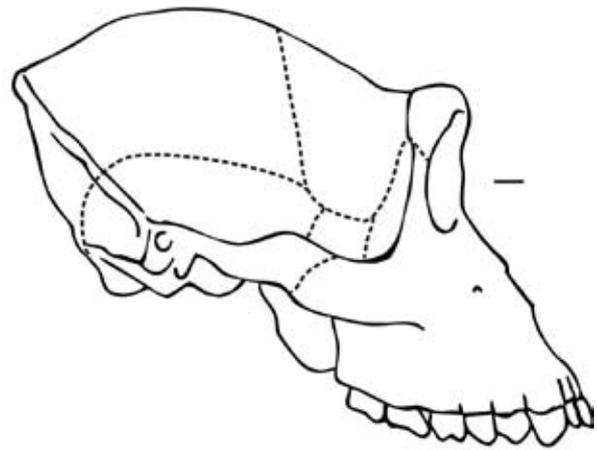
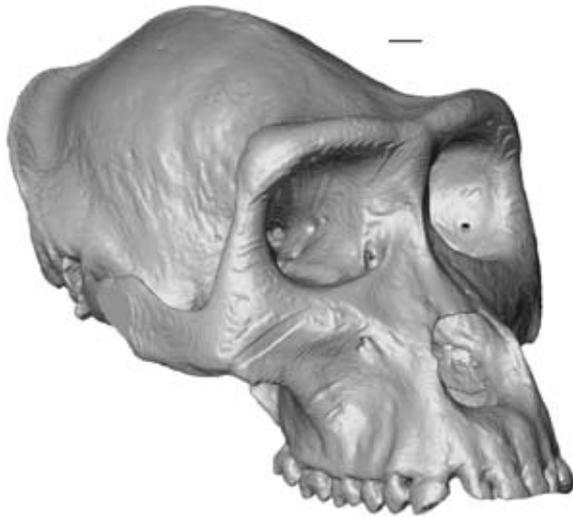
Gorillas zeigen einen ausgeprägten Sexualdimorphismus in Gewicht und Größe sowie der Skelettanatomie und leben in hierarchisch gegliederten Haremsgesellschaften von neun bis zehn Tieren mit einem dominanten maskulinen Tier (Silberrücken), einigen subadulten Männchen und adulten Weibchen mit ihrem Nachwuchs (GATTI ET AL. 2004). Mit 8-40 km² sind



die Streifgebiete der Gruppen relativ überschaubar und zeigen zudem kaum Überlappungen. Schimpansen zeichnen sich durch einen moderaten Geschlechterunterschied aus, sind in sogenannten *fission-fusion-groups* organisiert und bewohnen sich überschneidende Territorien mit einer mittleren Größe von ca. 22 km² (MEDER 2007).

3.2.2 Spezielle Schädel-Anatomie

Afrikanische Menschenaffen (hier *Gorilla* und *Pan*) zeigen mehr oder weniger skalierte Varianten eines nahezu identischen gemeinsamen Schädelbauplans und besetzen auf parallel verlaufenden ontogenetischen Trajektorien unterschiedliche Positionen (SHEA 1985a, b; ACKERMANN 2002, 2004; ACKERMANN und CHEVERUD 2004; BERGE und PENIN 2004). Auf die Schädelgestalt bezogen verlaufen die Trajektorien der juvenilen Individuen nahezu parallel, während die der adulten Tiere dergestalt abweichen, dass adulte Gorillas eine Prolongation der Größe-vs.-Gestalt-Kurve bewirken. Dies bedeutet, dass es basierend auf allometrischen Faktoren eine deutliche intragenerische Abweichung in der Entwicklung der Schädelgestalt gibt. Des Weiteren ist erkennbar, dass Bonobos juvenilen Schimpansen und diese wiederum juvenilen Gorillas ähneln; adulte Gorillas wären im Sinne einer Peramorphose (SHEA 1983) demzufolge ‚übermäßig gewachsene Schimpansen‘ mit einer doppelt so hohen Wachstumsrate wie *Pan* (FLEAGLE 1998, BOOKSTEIN ET AL. 2003, MITTEROECKER ET AL. 2004). Morphologische Unterschiede lassen sich allein auf die Adaptationen an verschiedene Ernährungstypen bzw. -strategien und differierende ökologische Nischen zurückführen (BILSBOROUGH und RAE 2007). Dies trifft sicherlich nicht für den Menschen zu, denn die oben angesprochenen Analysen zeigen, dass bereits die juvenile Schädelgestalt die morphologische Einzigartigkeit von *Homo* widerspiegelt. Die angesprochene Homogenität führt dazu, dass *Gorilla* und *Pan* im Folgenden gemeinsam und *Homo* wegen der distinkten Morphologie isoliert erörtert werden. *P. paniscus* wird trotz der Abweichungen vom generellen Schädelbauplan bei *Pan* nicht gesondert aufgeführt, da die hier bearbeitete Stichprobe ausschließlich *P. troglodytes* enthält.



Kraniale Merkmale *Gorilla*:

- massive Balken- und Strebenkonstruktion
- Klinorhynchie
- Nuchal- und Sagittalkämme massiv ausgeprägt (maskuline Individuen)
- breite pfeilerartige Interorbitalregion
- eckige Orbitae
- supraorbitaler Torus ausgeprägt
- Incisivi relativ klein, Canini sexualdimorph
- stark ausgeprägter Sexualdimorphismus

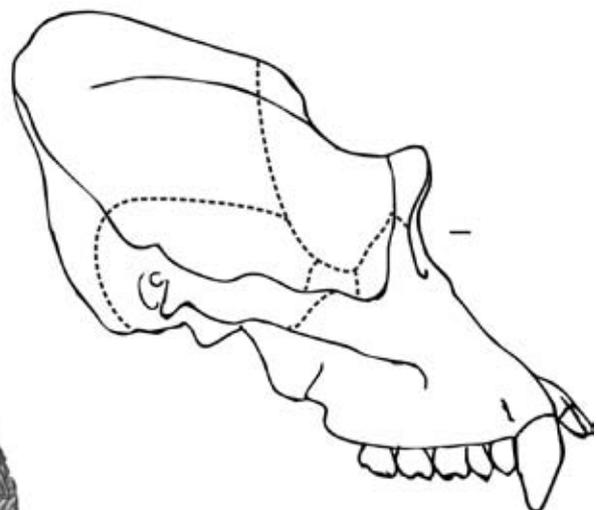
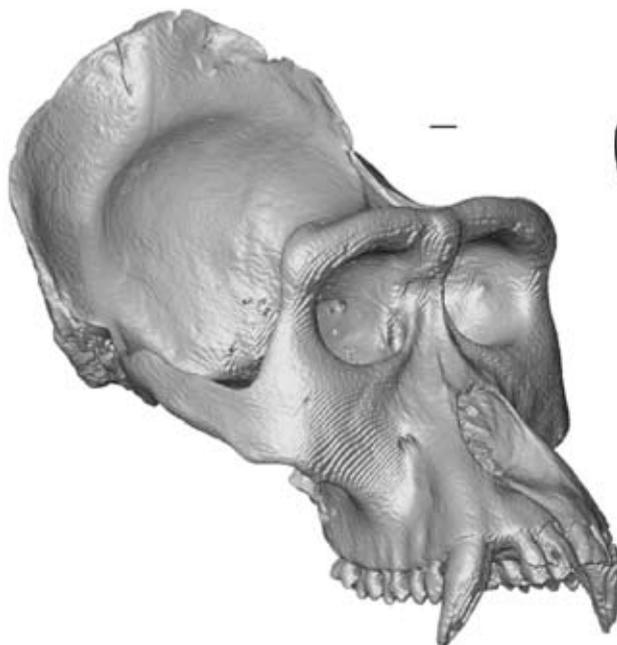
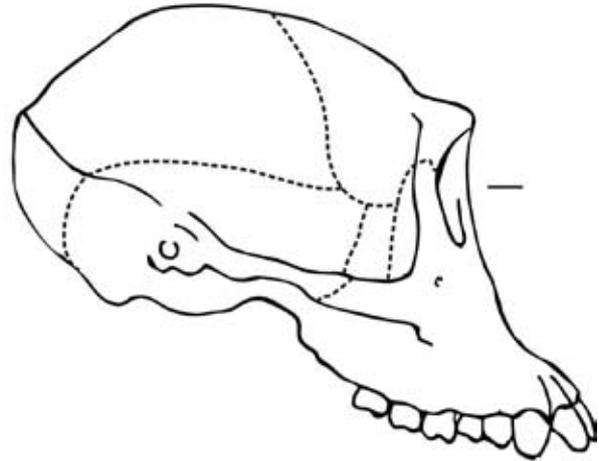


Abb. 3.3: Schädelmerkmale *Gorilla*: oben = feminin, unten = maskulin, Maßstab = 1,0 cm; Erklärungen und Ergänzungen im Text



Gorilla und *Pan* (vgl. Abb. 3.3 und 3.4)

Beiden Gattungen gemeinsam ist ein im Profil niedriges Os frontale, eine flache Parietal- und eine gerundete Okzipitalregion sowie ein massiver supraorbitaler Torus, welcher den superioren Rand der Augenöffnungen und die Glabella gestaltet. Die Orbitae sind rechteckig geformt und im Gegensatz zu denen von *Pongo* eher breit als hoch. Lateral ausgedehnte Ossa ethmoidales, Maxillae, Ossa nasalia und Ossa lacrimales formen die breite Interorbitalregion. Die Schädelseitenwand zeigt einen frontotemporalen Kontakt bei *Gorilla* und *P. troglodytes*, während *P. paniscus* einen sphenoparietalen Kontakt aufweist (FLEAGLE 1998). Im Profil zeigt sich die typische Klinorhynchie mit einem relativ zum Neurokranium nahezu vertikalen Ober- und einem sonst eher konvex-konkaven Untergesicht sowie eine deutliche Prognathie, welche bei *Gorilla* durch Versteifungsstrukturen im Bereich der incisivalen Alveolen charakterisiert ist. Auch im Bereich der Überaugenstrukturen, der anterioren Anteile der Jochbögen und der postorbitalen Region zeigen sich bei *Gorilla* massive Verdickungen aller vertikalen und horizontalen knöchernen Strukturen (Pfeiler und Balken), welche den im Bereich des Gesichtes und Gaumens auftretenden Biege-, Dreh- und Scherkräften bei der Mastikation entgegenwirken. Die größere faziale Breite von *Gorilla* wird funktionsmorphologisch einem stärkeren Zug der anterioren Anteile des M. masseter zugeschrieben (RAK 1983, PREUSCHOF 1989). Der Hirnschädel bei *Gorilla* ist lang und flach mit deutlich ausgeprägtem Sagittal- und Nuchalkamm bei den männlichen Individuen, welche posterosuperior einen schnabelähnlichen Fortsatz bilden. Bei *Pan* ist das Neurokranium etwas kürzer und ragt in lateraler Ansicht weiter über den Torus supraorbitalis hinaus; die Ansatzstellen von Nacken- und temporalis-Muskulatur formen deutliche Grate auf dem Hirnschädel, welche jedoch in keinem Fall die Massivität von *Gorilla* erreichen. Die Gestalt des Os temporale, die Konfiguration der glenoidalen Grube und des Entglenoid weisen bei *Pan* deutlich abgeleitete Merkmale auf (LOCKWOOD ET AL. 2004). Die Schädelbasis ist kürzer und posterior breiter als bei *Hylobates*, der anteriore Rand des Foramen magnum befindet sich unmittelbar in Höhe des Porus acusticus externus. Der postglenoidale Fortsatz ist relativ schwach ausgeprägt, ein Processus mastoideus nicht vorhanden. *Gorilla* und *Pan* zeigen klar abgrenzbare Nasennebenhöhlen (vgl. Abb. 12.35 bis 12.39) mit dem größten und in benachbarte Knochen expandierenden Sinus maxillaris, einem paarig angelegten Sinus frontalis, einem das Sphenoidale pneumatisierenden Sinus sphenoidalis und drei kleinen ethmoidalen Zellen, welche interorbital entlang der Schädellängsachse von anterior nach posterior ausgerichtet sind (KOPPE und



Kraniale Merkmale *Pan*:

- leichtere Balken- und Strebenkonstruktion
- Klinorhynchie
- Nuchal- und Sagittalkämme selten ausgeprägt (wenn dann maskuline Individuen)
- breite Interorbitalregion
- Orbitae quadratisch
- supraorbitaler Torus ausgeprägt
- Incisivi relativ klein und heterodont, Canini sexualdimorph

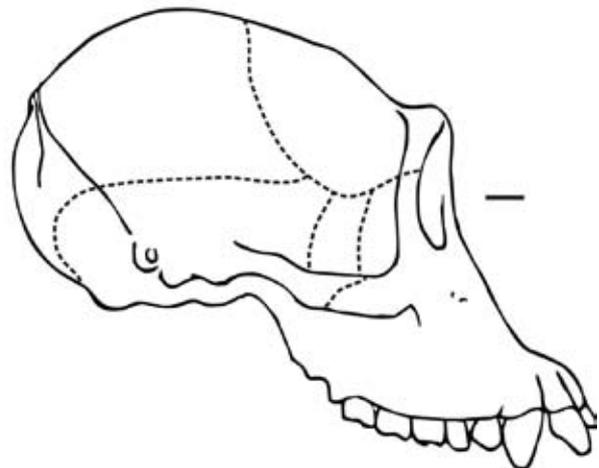


Abb. 3.4: Schädelmerkmale *Pan*: oben = feminin, unten = maskulin, Maßstab = 1,0 cm; Erklärungen und Ergänzungen im Text



Tab. 3.3: Kraniodentale und sonstige Merkmale sowie Biologie des rezenten *Homo* vs nicht-menschliche Hominoidea

Merkmale	Homo	übrige Hominoidea
kraniodental		
Hirnvolumen	stark erhöht (1.100 – 1.700 cm ³)	erheblich geringer (90 – 750 cm ³)
Neopallium/ Telencephalon	extrem vergrößert, v. a. Lobus frontalis	wesentlich kleiner
Gesichtsschädel	klein	groß
Hirnschädel	groß	klein
mastikatorischer Komplex	stark reduziert	dominant ausgeprägt
Position Facial- vs Neurocranium	darunter liegend	davor liegend
Kinn	vorhanden	nicht vorhanden
Schädelkämme	nicht vorhanden	ausgeprägt v. a. bei maskulinen Individuen
Muskelansatzstellen	schwach	stark ausgeprägt
Fusion der Suturen	verzögert	relativ schnell
Zahnbogen	parabolisch	u-förmig
Praemaxillare	zum Os intermaxillare reduziert	vorhanden
Canini/-dimorphismus	klein/nicht vorhanden	groß/bis auf Hylobatidae stark ausgeprägt
rostrale Konfiguration	Orthognathie	Prognathie
Processus mastoideus	v. a. bei maskulinen Individuen stark ausgeprägt	schwach oder nicht vorhanden
Schädelbasisknickung	ca. 112°	gemittelt ca. 150°
Orientierung des Foramen magnum	nach anterior	nach posterior
sonstige		
Behaarung	größtenteils unbehaart	komplett behaart
Hallux	nicht opponierbar	opponierbar (Greiffuß)
Pollux	extrem opponierbar	weniger gut opponierbar
Becken	breit und flach	schmal und hoch
Fußgewölbe	vorhanden	weniger stark ausgebildet
subkutanes Fettgewebe	vorhanden	nicht vorhanden
Nase	prominent	flach
Nares	nach unten gerichtet	nach vorn gerichtet
biologische		
Spezies und Subspezies pro Gattung	eine einzige	etliche
Verbreitung	kosmopolitisch	tropische Wald- und Savannenhabitats Afrikas und Südostasiens
Lebensweise	terrestrisch	arborikol/ terrestrisch
Lebenserwartung	ca. 80 Jahre	ca. 30-50 Jahre
Life-History-Phasen	z. T. extrem verlängert	deutlich kürzer
postreproduktive Phase	extrem verlängert	kurz
Vergesellschaftung	hochdivers	intraspezifisch relativ wenig variabel

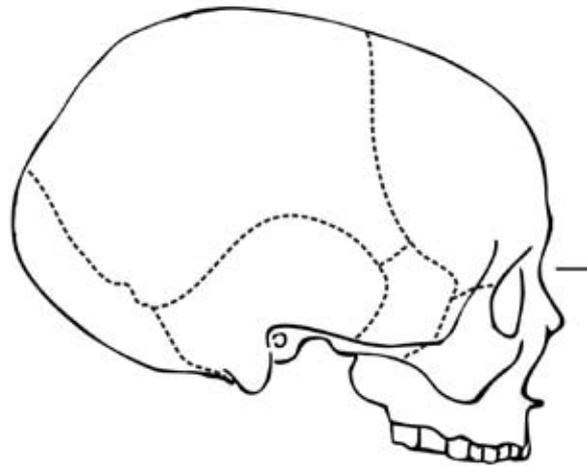
**Tab. 3.3 (Fortsetzung):** kraniodentale und sonstige Merkmale sowie Biologie des rezenten *Homo* vs nicht-menschliche Hominoidea

Merkmale	Homo	übrige Hominoidea
Ernährungsweise	omnivor	hauptsächlich frugivor und/oder folivor/herbivor
Nahrung	zubereitet	naturbelassen
Soziale Organisation	hohe Variabilität	speziesspezifisch mit geringer Variabilität
Lokomotion	obligat biped	quadruped/suspensorisch/brachiatorisch/fakultativ biped
Sprachgebrauch	intensiv	weniger intensiv
Werkzeuggebrauch	extrem ausgeprägt und hochvariabel	weniger variable beobachtet bei <i>Pongo</i> , <i>Gorilla</i> und <i>Pan</i>
Kriege	meist von Männchen organisiert und durchgeführt	selbst die ‚Raubzüge‘ von <i>Pan</i> ähneln nur annähernd menschlichen Kriegen
Religionen	mannigfaltig	bisher nicht bekannt

Zusammengestellt aus: AIELLO und DEAN 1990, ROSS und RAVOSA 1993, HENKE und ROTHE 1998, FLEAGLE 1998, diverse Beiträge aus HENKE und TATTERSALL 2007.

OHKAWA 1999). Sinus maxillaris und Sinus frontalis/Sinus sphenoidalis verschmelzen bei maturaen Tieren teilweise zu einer einzigen labyrinthartigen Höhle. Die Cellulae ethmoidales fusionieren bisweilen mit dem Sinus maxillaris und sind dann selbst in der computertomografischen Rekonstruktion nicht mehr zu identifizieren.

Abgesehen von kleineren und weniger sexualdimorphen Zähnen bei *P. paniscus* ähnelt sich die Dentition aller Spezies und Subspezies der Gattung *Pan*. Die Canini sind bei maskulinen Tieren etwas größer, M¹ und M² sind die größten Zähne im Oberkiefer, der M³ ist reduziert. Die bunodonten Molaren in Ober- und Unterkiefer zeigen den abgeleitet trituberkularen Bautyp, ein Y-5-Muster und Schmelzrunzeln, die allerdings nicht so ausgeprägt sind wie bei *Pongo*. *Gorilla* zeigt eine in allen Dimensionen deutlich sexualdimorphe Bezahnung, M³ ist der gewöhnlich größte Molar des Oberkiefers, Schmelzrunzeln wie bei *Pan* oder *Pongo* fehlen gänzlich. Generell sind die post-caninen Zähne von *Gorilla* größer als die der übrigen Homininae. Im Unterkiefer zeigt sich bei *Pongo*, *Gorilla* und *Pan* ein auffälliger erster Prämolare, dessen anterolaterale Fläche mit dem oberen Caninus in Okklusion tritt und diesen schärft (‚sectorial lower first premolar‘ [AIELLO und DEAN 1990]).



Kraniale Merkmale *Homo*:

- extrem vergrößertes Neurokranium
- kleines Viszerokranium
- Orthognathie (faziale Retraktion)
- supraorbitale Strukturen schwach
- Orbitae relativ groß und rund
- Kinn ausgeprägt
- Zahnbogen parabolisch
- Praemaxillare stark reduziert (Intermaxillare)
- Sexualdimorphismus moderat ausgeprägt

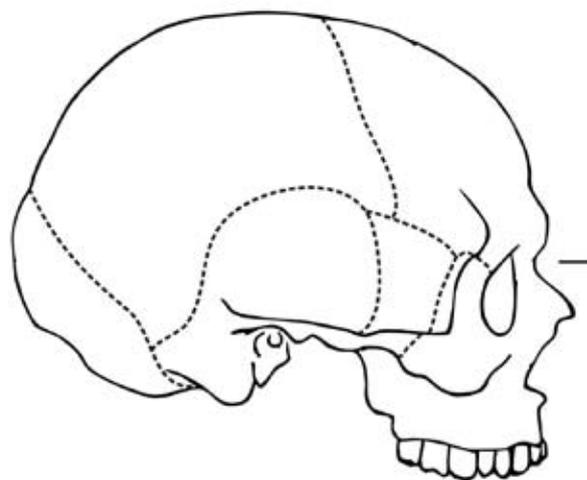


Abb. 3.5: Schädelmerkmale *Homo*: oben = feminin, unten = maskulin, Maßstab = 1,0 cm; Erklärungen und Ergänzungen im Text



Homo (vgl. Abb. 3.5)

Die taxonomisch-morphologische Definition des Genus *Homo* initiiert bei primatologisch und (paläo)anthropologisch arbeitenden Wissenschaftlern lang anhaltende und hoch kontroverse Diskussionen (TATTERSALL 1986, 2007; HENKE und ROTHE 1994, 1998, 2003; COLLARD und WOOD 2000, 2007a; WOLPOFF 1999; STRAIT und GRINE 2004; u. v. a.). Diesen soll hier nicht *en détail* nachgegangen werden; an dieser Stelle wird vielmehr eine tabellarische Darstellung / Gegenüberstellung der wichtigsten kraniodentalen sowie weiterer somatischer Merkmale und der Biologie des rezenten Menschen versucht, welche uns von den nicht-menschlichen Hominoidea unterscheiden (vgl. Tab. 3.3). Dieser Katalog kann sicherlich nicht den Anspruch auf Vollständigkeit erheben, denn gerade im Bereich unserer Art ist ein hoher Anteil selektiver Subjektivität zu erwarten.



3.3 Enkephalisation und Umgestaltung des Kauapparates in der Evolution zum rezenten Menschen

Die beiden folgenden Exkurse bieten einen Einblick in die Komplexität kranialer Funktionssysteme und sollen verdeutlichen, dass evolutionsmorphologische Interpretationen eine exakte Kenntnis der betreffenden Strukturen, ihrer phylogenetischen Entwicklung und ihrer morphologischen Manifestationen voraussetzen. Vollständigkeit kann kein Ziel dieser Darstellung sein, denn schon die biologischen Aspekte allein würden eine Vielzahl von Merkmalsdarstellungen, ihrer Funktionen und darauf basierenden Konsequenzen für die Evolution erfordern. Es wird infolgedessen versucht, umfassend und prägnant darzustellen, wie sich Enkephalisation und Umformungen des mastikatorischen Systems innerhalb der menschlichen Evolution auf die Schädelgestalt ausgewirkt haben. Aufgrund der extremen systematischen Unsicherheiten und der erheblichen taxonomischen Distanz werden folgende Genera nicht einbezogen: *Sahelanthropus*, *Orrorin*, *Ardipithecus*.

3.3.1 Enkephalisation

Die Frage nach den Auslösern für eine Vergrößerung des Gehirnvolumens von ca. 300 auf über 1300 cm³ und die damit einhergehenden kraniofazialen Umgestaltungen sind sicherlich eines der zentralen Themen der paläoanthropologischen Disziplin (LIEBERMAN 1998, SPOOR ET AL. 1999). Die Umgestaltungen des knöchernen Schädels haben mannigfaltige Studien hervorgerufen, welche unter Verwendung der gegenwärtig modernsten Methoden funktions- und evolutionsmorphologische sowie physiologische und paläoneurologische Hypothesen im Hinblick auf die Enkephalisation testen. FALK (2007) postuliert einen rapide beginnenden, im Verlauf jedoch stetigen Anstieg der relativen und absoluten Hirngröße in der Homininenlinie während der letzten drei Millionen Jahre. Ergänzend gibt sie zu bedenken, dass die Vergrößerung des Hirnvolumens allein keine Erklärung für die verschiedenartigen Verhaltensmuster und die Intelligenz-Diversität innerhalb der Primaten sein könnte; vielmehr müssten neurologische Reorganisation und morphologische Differenzen zwischen Hirnpartien zusätzlich in den Fokus gerückt werden (PREUSS 2001, HOLLOWAY ET AL. 2004). Nach DUNBAR (1992, 1997) und BYRNE (2007) sind soziale Komplexität und systemisches



Verstehen ausschlaggebende Faktoren für die evolutive Vergrößerung des Hirns insbesondere des Neocortex höherer Affen. Die Entwicklung einer hoch komplexen Symbolsprache wurde ebenso diskutiert, wie Bipedie (DE WINTER 2004), Wechsel der Ernährungsgewohnheiten (MCHENRY 1982) und genetische Divergenzen (VARKI 2004, BRADBURY 2005). Aus rezenten Studien ist bekannt, dass cerebrales Gewebe große Energiemengen verbraucht und die Investition in dieses Organ letztlich einen selektiven Vorteil für *Homo sapiens* gebracht haben muss.

275-752 cm³ beträgt die Spannweite der absoluten kranialen Kapazitäten bei Großen Menschenaffen, davon ausgehend steigert sich auf einer Linie *Australopithecus/Paranthropus spp.* (400-530 cm³) ➤ *H. (A.) habilis* (500-620 cm³) ➤ *H. ergaster/erectus* (800-910 cm³) ➤ arch. *H. sapiens* (1.150-1.400 cm³) ➤ mod. *H. sapiens* (1.100-1.700 cm³) die Hirngröße stetig (KROGH 1959, PILBEAM und GOULD 1974, AIELLO und DEAN 1990, MIGUEL und HENNEBERG 2001, FALK 2007, HEMMER 2007). Streng voneinander zu trennen, aber oft falsch synonym gebraucht, sind die Begriffe kraniale Kapazität, Hirnmasse und Hirnvolumen. Nun haben absolute Hirngröße/-masse und endokraniale Kapazität wegen des enormen Einflusses allometrischer Faktoren (Primaten als große Säugetiere) auf die externe und interne Morphologie nur eine begrenzte Aussagekraft, gerade dann, wenn es um neuronale Querverbindungen, Dichte der Neuronen, Fältelung (Gyri und Sulci) und synaptische Signaloptimierung geht. Infolgedessen versucht man mittels diverser Indizes allometrisch skalierende Faktoren auszuschließen (HEMMER 1974, GODFREY und SUTHERLAND 1995, FALK 2007). Der Enkephalisations-Quotient (EQ) bzw. die klassische Formel nach JERISON (1973) ist die in den vergangenen Dezennien meistgebrauchte Gleichung, die das interspezifische Verhältnis zwischen Quotienten aus Hirn- und Körpergewicht für ein fragliches Individuum (bzw. eine Spezies) mit den prognostizierten Werten für eine Vergleichsgruppe ermittelt. Es zeigt sich allerdings, dass die Auswahl der Vergleichsgruppe, Modifikationen der ermittelten Exponenten und die Anwendung auf Fossilfunde einen erheblichen Einfluss auf die Berechnungen des EQ haben. HEMMER (1971, 2007) wendet aus Gründen der Reliabilität die auf intraspezifisch-allometrischen Berechnungen basierende sogenannte ‚Konstante der Cephalisation (CC)‘ an und kalkuliert diese aus errechneten/geschätzten und gemessenen Parametern für Körper- und Hirngewichte für Spezies der fossilen und rezenten Hominoidea (vgl. Tab. 3.4).

**Tab. 3.4:** Cephalisationskonstanten (CC) der Hominoidea (inkl. fossile Formen der Hominini)

Spezies	CC
<i>Hylobates</i>	ca. 13-15
<i>Pongo</i>	ca. 37
<i>Gorilla</i>	ca. 34
<i>Pan</i>	ca. 33-36
<i>A. afarensis</i>	ca. 35
<i>A. africanus</i>	ca. 38-40
<i>P. aethiopicus</i>	ca. 34
<i>P. boisei</i>	ca. 42
<i>P. robustus</i>	ca. 44
<i>A. (H.) habilis</i>	ca. 48-51
<i>A. (H.) rudolfensis</i>	ca. 58
<i>H. ergaster</i>	ca. 64
<i>H. erectus</i>	ca. 74
arch. <i>H. sapiens</i>	ca. 91
<i>H. (s.) neanderthalensis</i>	ca. 104
<i>H. sapiens</i>	ca. 98-100

nach MCHENRY (1982), HARVEY ET AL. (1986), HEMMER (2007), ZIMMERMANN und RADESPIEL (2007)

Hirnwachstum und -größe scheinen eng mit nahezu sämtlichen *Life-History*-Merkmalen verknüpft zu sein. Diese Verbindung brachte vier Hypothesen auf: (1) „Maturational Constraint Hypothesis“, (2) „Cognitive Buffer Hypothesis“, (3) „Brain Malnutrition Hypothesis“ und (4) „Delayed Benefits Hypothesis“ (DEANER ET AL. 2003). Eine evolutive Vergrößerung des Gehirns bedinge nach Hypothese (1) eine Verzögerung der körperlichen Reife, nach Hypothese (2) weisen größere Hirne höhere Lernkapazitäten und Fähigkeiten zur Verhaltensflexibilität, also einen Puffer gegen ökologische Gefahren auf. Hypothese (3) fußt auf der Überlegung, dass große Hirne aufgrund des hohen Energieaufwandes

langsam wachsen müssen und somit eine allgemeine Reifeverzögerung nach sich ziehen, während Hypothese (4) die Verlängerung der Lebensspanne aufgrund von erlernten Fähigkeiten, welche die Kosten der vorangehenden Hirnvergrößerung aufwiegen, postuliert.

Gründe für die Zunahme der Hirngröße oder die von FALK (1980) besprochenen „prime movers“ in der menschlichen Evolution sind immer assoziiert mit Aspekten von kognitiver Leistungsfähigkeit (wie auch immer diese im Einzelnen definiert ist). Die „Warfare Hypothesis“ rekonstruiert eine Sequenz von Ereignissen, welche mit intelligenter Kriegsführung im weiteren Sinne in Zusammenhang stehen und das ‚Gewinnen‘ von aggressiven Konflikten als selektiven Druck für eine Hirnvergrößerung definiert. Die Entwicklung einer Symbolsprache sowie Herstellung und Verwendung lithischer Werkzeuge (Technologie, Erfindungen) stehen schon seit Jahrzehnten in der Diskussion als möglichen Auslöser für eine Hirnvergrößerung. Kooperatives Jagen in größeren Gruppen wäre nach Ansicht einiger Wissenschaftler weder ohne Sprache noch ohne ein spezifisches Gedächtnis für Jagdmethoden und Beuteverhalten möglich gewesen. Beides erfordert bzw. fördert nach ihrer Ansicht die Vergrößerung des Gehirns und seiner kognitiven Leistungsfähigkeit. Prähistorische Lauerjäger wären aufgrund defizitärer thermoregulatorischer Systeme dem Risiko einer zu hohen Bluttemperatur und damit verbundenen Schädigungen cerebraler Neuronen ausgesetzt gewesen. Demzufolge



wären große Hirne mit weniger dicht gepackten Neuronen aber einer weitverzweigten Vernetzung derselben selektiv im Vorteil gewesen. FALK (1980) gibt zu bedenken, dass Jagd, Werkzeugherstellung und Krieg primär maskulinen Individuen zugesprochene Aktivitäten sind und, dass nur der Sprache ein geschlechterübergreifender Einfluss auf die Hirngröße nachgesagt werden könne. Jede der hier kurz angerissenen Hypothesen kann nur hinreichende Erklärungen liefern und selbst die Vernetzung der Ansätze erzielt keine befriedigende Erklärung, daneben sind viele der genannten Verhaltensweisen auch bei nicht-menschlichen Primaten zu beobachten und demnach keineswegs typisch menschlich (BREUER ET AL. 2005). Auch die Suche nach einer Verbindung zwischen kritischer Hirnmasse und komplexen kognitiven Denkvorgängen (großes Gehirn = hoher Intelligenzgrad) des Menschen und/oder eines anders gearteten ‚cerebralen Rubikons‘, welcher die übrigen Hominidae vom Menschen trennt, blieb bisher erfolglos.

Abgesehen von den physiologischen und sozioökologischen Ursachen für die Enkephalisation führen die Veränderungen des Hirnvolumens zu dramatischen Umbauten des Hirnschädels und assoziierter Strukturen. Simpel ausgedrückt haben nicht-menschliche Homininae kleine Neuro- und große Viszerokranien, während es sich beim anatomisch modernen Menschen genau umgekehrt verhält. Archaische und anatomisch-moderne Menschen trennen nach LIEBERMAN ET AL. (2002, S. 1134) zwei Autapomorphien: „...facial retraction and kranial globularity“. Primär auffällig ist in diesem Kontext die ‚Aufrollung‘ des Neurokraniums durch die Vergrößerung des Telencephalon (v. a. Frontalhirn und Neopallium) und die posteroinferiore Verlagerung des Gesichts- unter den Hirnschädel (BIEGERT 1963, AIELLO und DEAN 1990). Damit verbunden sind die Erhöhung der Kalvaria, die Verkleinerung des Schädelbasiswinkels, die anteroinferiore Verlagerung des Foramen magnum, eine posteriore Verkürzung der Schädelbasis und eine Vertikalisierung des Os frontale (SPOOR 1997). Die Kalvaria des modernen Menschen ist kugelförmig und domartig gegenüber der ovoid-elliptischen und eher platycephalen Form bei den übrigen Hominidae. Die Okzipitalregion ist im Bereich des Ansatzes der Nackenmuskulatur gerundet und nicht abgeknickt, in Okzipitalansicht zeigt sich die größte Schädelbreite auf den Parietalknochen und nicht in der Region der Ohröffnung.

Im Bereich der internen Morphologie und speziell der Fossae kranii zeigen sich erhebliche Unterschiede zwischen Menschen und Menschenaffen (LIEBERMAN ET AL. 2000, STRAIT 2001). Die über den Orbitae gelegene vordere Schädelgrube wird primär von Os frontale und Os sphenoidale geformt und trägt die Frontallappen des Gehirns. Beim Menschen ist



sie groß und flach, die vom Ethmoid gebildete Lamina cribrosa als Ort des Durchtritts der olfaktorischen Nervenfasern liegt auf einer Ebene mit dem orbitalen Dach. Bei den übrigen Hominidae ist sie kleiner und tiefer, die Siebbeinplatte liegt am Grund der olfaktorischen Grube und das Dach der Augenhöhlen ist nach posteroinferior geneigt. Die mittlere Schädelgrube des Menschen wird anteilig von Os sphenoidale und Os temporale (Pars squamosa, Pars petrosa) gebildet, ist lateral weit ausgedehnt und zeigt mediansagittal die zentral erhöhte Sella turcica, welche die Hypophyse trägt. Posterior der Sella bildet das Os sphenoidale die Synchrondrosis sphenobasilaris mit dem Hinterhauptsbein, die ein wichtiges Wachstumszentrum innerhalb der kraniofazialen Ontogenese der Primaten darstellt. Posterior des Dorsum sellae liegt der sogenannte Clivus, welcher beim Menschen kurz ist und Teile des Mesencephalon (z.B. Pons) trägt. Im 45° Winkel laufen zwei massive pyramidenförmige Grate auf das Dorsum sellae zu, die Partes petrosae; sie beherbergen das Gehör- und Gleichgewichtsorgan, stellen die stabilste Struktur der Schädelbasis dar und bilden die posteriore Begrenzung der mittleren zur hinteren Schädelgrube. Letztere wird hauptsächlich vom Os occipitale gebildet und trägt das Kleinhirn (Cerebellum) sowie das mittig gelegene Foramen magnum, durch welches das Stammhirn, speziell die Medulla oblongata, in das Rückenmark zieht. Bei den Menschenaffen ist die Fossa kranii media wesentlich schmaler, die Fossa hypophysialis deutlich weniger erhöht und eingetieft sowie teilweise stufenlos mit dem langen und flachen Clivus verbunden. Die posteriore Fläche der Pars petrosa des Os temporale ist weniger vertikal als beim Menschen (Schädelbasiskyphose geringer!), der Winkel zur Mediansagittalen beträgt 60°, das Foramen magnum ist nach posterior und die Eminentia cruciformis nach superior verlagert. Erhöhte basikraniale Flexion, supraorbitale Expansion, anteroinferiore Verlagerung der vorderen Schädelgrube und des Foramen magnum (AHERN 2005), Verkürzung und Lateralisierung des Basioccipitale sind *in toto* auf die massive Zunahme der Endhirnmasse und –größe zurückzuführen (HOFER und SPATZ 1963, STARCK 1975).

Die oben aufgeführten Modifikationen sind in graduellen Stadien und eher mosaik- oder palimpsestartig als kontinuierlich an den Fossilien der Hominini zu erfassen (BILSBOROUGH 1978, BILSBOROUGH und RAE 2007). Die Elevation der Schädelkalotte über dem superioren Orbitalrand in Norma lateralis ist bei *Homo* doppelt so hoch wie bei den afrikanischen und asiatischen Menschenaffen sowie Australopithecinen und frühen *Homo*-Fossilien. Ein deutlich ausgeprägter Hinterhauptsknick ist noch bei *H. erectus* und partiell den Neandertalern



erkennbar. In Norma verticalis zeigt sich, dass die Umrisslinie bei *Pongo* und *Gorilla* von Temporal- und Nuchalkämmen sowie den lateral ausladenden Jochbögen gekennzeichnet ist, während sie bei *Homo* ausschließlich durch die Kalvaria geprägt ist. Eine starke postorbitale Einschnürung und wenig expandierte Parietal- und Okzipitalregionen zeigen sich bei Großen Menschenaffen, den robusten Paranthropinen, *H. habilis* und *H. erectus*. Letztere weisen jedoch schon eine deutliche Vergrößerung der parietalen und okzipitalen Anteile des Schädels auf. Erst im mittleren Pleistozän gleicht die Konfiguration der vorderen Schädelgrube der des anatomisch-modernen Menschen, wohingegen die Hypophysengrube bereits bei den Paranthropinen modern-menschlich geformt ist (AIELLO und DEAN 1990). Die Fossa cerebellaris des Os occipitale ist bei *Homo erectus* im Vergleich mit der Fossa cerebralis noch klein (WEIDENREICH 1943). Die posteriore Fläche der Pars petrosa ist bei *Australopithecus* und *H. erectus* geringer vertikalisiert als beim rezenten Menschen. Die Konfiguration der posterioren Schädelgrube ist mannigfaltig und die Wechselwirkungen zwischen diversen funktionalen Systemen in diesem Bereich erschwert die Interpretation des Fossilreports erheblich.

3.3.2 Umgestaltung des Mastikationssystems

Für eine vergleichend-morphologische Betrachtung der evolutiven Modifikationen an einem Organ- bzw. Funktionssystem muss dieses mit allen dazugehörigen Komponenten bekannt sein. Dies sind im Falle des mastikatorischen Apparates im Wesentlichen starre und bewegliche Strukturen wie Knochen, Muskulatur, Sehnen und Bänder. Originär rechnet man zur Kaumuskelkultur *s. str.* vier Muskeln: M. masseter, M. temporalis, M. pterygoideus medialis und M. pterygoideus lateralis, die alle vom dritten Ast des V. Hirnnerven (Nervus trigeminus [motorische Fasern des N. mandibularis]) innerviert werden. Der Temporalis ist primär für Mundschluss und 50% der gesamten Beißkraft zuständig, der Masseter adduziert und schiebt den Unterkiefer nach vorn während die beiden Pterygoidmuskeln eher laterale Mahlbewegungen ausführen. Zudem bilden Masseter und M. pt. medialis eine muskuläre Aufhängung für den Unterkiefer und eine biomechanische Funktionseinheit für kraftvolles Zubeißen (SCHÜNKE ET AL. 2006). Für die Kieferöffnung zuständige Muskeln (M. digastricus, M. geniohyoideus, M. mylohyoideus) ziehen aus dem Bereich des Mastoidfortsatzes und vom Zungenbein in die anterioren Anteile des Corpus mandibulae. Tabelle 3.5 listet sämtliche



Tab. 3.5: Strukturen und Funktionen des mastikatorischen Systems

	beteiligte knöcherne Strukturen	Muskulatur/ Sehnen/ Bänder	Funktion(en)	
Oberschädel	Arcus zygomaticus	M. masseter (U)	Kieferadduktion (Kieferschluss) Unterkieferprotrusion (Vorschieben)	
	Schädelseitenwand/ Planum temporale (Fossa temporalis, Linea temporalis) <ul style="list-style-type: none"> ○ Os frontale ○ Os parietale ○ Os sphenoidale (Ala major) ○ Os temporale (Pars squamosa) 	M. temporalis (U)	Kieferadduktion Unterkieferretrusion (Zurückziehen) einseitige Kontraktion (Mahlbewegung)	
	Os sphenoidale <ul style="list-style-type: none"> ○ Fossa pterygoidea/Lamina lateralis ○ Ala major ossis sphenoidalis (Crista infratemporalis) ○ Proc. pterygoideus (Lamina lateralis) ○ Incisura mastoidea 	M. pterygoideus medialis (U) M. pterygoideus lateralis (U) dito M. digastricus (Venter posterior) (A)	Unterkieferadduktion Unterkieferprotrusion einseitige Kontraktion (Mahlbewegung) dito Unterkieferabduktion (Kieferöffnung)	
Mandibula	Ramus mandibulae <ul style="list-style-type: none"> ○ Angulus mandibulae (Tuberositas masseterica) ○ Proc. coronoides mandibulae ○ Angulus mandibulae (Tuberositas pterygoidea) ○ Discus articularis des Kiefergelenks ○ Proc. condylaris mandibulae 	M. masseter (A) M. temporalis (A) M. pterygoideus medialis (A) M. pterygoideus lateralis (A) dito	s. o. s. o. s. o. s. o.	
	Corpus mandibulae <ul style="list-style-type: none"> ○ Fossa digastrica ○ Linea mylohyoidea ○ Spinae mentalis 	M. digastricus (Venter anterior) (U) M. mylohyoideus (U) M. geniohyoideus (U)	s. o. Unterkieferabduktion Hebung des Os hyoideus Hyoidprotrusion	
	Hyoid	Corpus ossis hyoidei	M. mylohyoideus (A) M. geniohyoideus (A)	s. o. s. o.
	Articulatio temporomandibularis (Kiefergelenk)	Fossa mandibularis Caput mandibulae	Ligamentum laterale Lig. sphenomandibulare Lig. stylomandibulare	Verhinderung der Luxation des Kiefergelenks, Sicherung der Capsula articularis

Muskulatur: U= Ursprung, A= Ansatz



Strukturen geordnet auf, dabei wurde aus Gründen der Übersichtlichkeit auf die Separierung der Muskelanteile in Untereinheiten (superficialis- und profunda-Anteile) verzichtet.

Die Kompartimente des mastikatorischen Systems sind bei nicht-menschlichen Hominoidea (exklusive Hylobatidae) wesentlich größer ausgebildet als beim anatomisch-modernen Menschen. Muskelstrukturen und -anordnungen sowie die spezifische Form ihrer knöchernen Ansatzstellen unterscheiden sich in erheblichem Maße, was durch die Massivität des Kauapparates einerseits und die Größe des Hirnschädels andererseits determiniert ist (VOGEL 1966, SWINDLER und WOOD 1973, RAVOSA 1991, SPENCER 1999). Ausgeprägte Sagittal- und Nuchalkämme/ -kiele als Ansatzstelle für den M. temporalis bei maskulinen Individuen fehlen *Homo* gänzlich. Auch die typischen den Beißdruck kompensierenden supraorbitalen Strukturen der Primaten (JACOBESHAGEN 1981, HILLOOWALA und TRENT 1988, HYLANDER und PICQ 1991, HYLANDER ET AL. 1991), welche bei *Gorilla* und *Pan* besonders prominent sind, sind bei *Homo* wesentlich schwächer ausgebildet. Die postorbitale Einschnürung wird geformt durch den M. temporalis und die Position der Orbitae relativ zum Neurokranium ist bei den Großen Menschenaffen deutlich tiefer und ‚spaltartiger‘ als beim Menschen. Die Jochbögen der nicht-menschlichen Hominoidea laden deutlich lateral aus und sind wegen der auftretenden hohen Torsions- und Biegekräfte wesentlich robuster gestaltet. Der Unterkiefer ist kürzer und weist einen parabolischen Zahnbogen auf. Das Kiefergelenk von *Homo* zeigt eine tiefere Fossa glenoidalis und damit eine optimierte ‚knöcherne Führung‘ während des Kauvorgangs. Die Liste der funktionalen Unterschiede ließe sich erweitern, allerdings soll hier der stammesgeschichtlichen Entwicklung deutlich mehr Raum gegeben werden. Auf die taxonomischen Feinheiten bzw. Kontroversen innerhalb der Hominini-Systematik und der phylogenetischen Stammlinienrekonstruktionen soll hier nicht eingegangen werden. Aus dem Kontext wird deutlich um welche Fossilien bzw. Fossilgruppen es sich handelt.

Generell sind bei fossilen Hominini ähnliche, wenn auch in ihrer Ausprägung abgeschwächte, Strukturen des Schädels in Verbindung mit dem mastikatorischen System zu finden wie bei den Großen Menschenaffen (BOOKSTEIN ET AL. 1999 contra RAVOSA ET AL. 2000). Massive Knochenkämme, welche sich im Hinterhauptsbereich zu einem temporo-nuchalen Kamm vereinigen sind bei robusten Australopithecinen nachweisbar. Vergrößerungen der anterioren Anteile des M. temporalis und des Masseter- Pterygoideus medialis-Komplexes durch erhöhte Beiß- und Mahlkraftanforderungen führten bei *Paranthropus* zu einer extremen lateralen Aufweitung der Jochbögen (RAK 1983, HYLANDER 1988, WOOD und LIEBERMAN 2004).



Die Ansatzstellen des Masseter sind weit nach lateral und anterior verlagert, so dass die vorderen Anteile gegenüber den Prämolaren und nicht den Molaren wie bei den übrigen Hominidae liegen. Der ‚diamantartige‘ Umriss des Fazialkranium („sad ape“) in frontaler Ansicht resultiert aus dieser Vorverlagerung und der biomechanischen Kompensation des nach vorn unten gerichteten Muskelzugs (RAK 1983, 1985, 1987). Mittel- und Untergesicht sind stark erhöht, die Schädelbasisknickung zeigt einen steileren Winkel, der Unterkiefer ist massiv gestaltet und die Kauflächen der postcaninen Zähne stark vergrößert (Megadontie) bzw. die Prämolaren extrem molarisiert (DUBRUL 1977, CACHEL 1996). Die Prognathie ist schwächer ausgeprägt als bei den Panini, der Zahnbogen ist bereits parabolisch, die Canini in ihrer Gestalt bereits incisiviform, d. h. der Form der Schneidezähne angeglichen. Lateral der Nasenöffnung finden sich massive anteriore Pfeiler, welche im biomechanischen Kontext mit erhöhter Okklusalkraft und Vertikalisierung des Mittelgesichts stehen. Auch wenn die robusten Formen der Hominini einen ‚blinden‘ Seitenzweig am Stammbaum zum modernen Menschen darstellen, ist eine mosaikartige Entwicklung der kranialen Merkmale in Anpassung an extreme Lebensbedingungen insbesondere harte und kleinteilige Nahrung auf einer Linie von *Australopithecus sp.* zu *Paranthropus* erkennbar, die auch für die Rekonstruktion der spezifischen Adaptationen auf der Linie zum anatomisch-modernen Menschen von Belang ist (GRINE 1988; HENKE und ROTHE 1994, 1998; UNGAR 1998; TEAFORD und UNGAR 2007).

Die grazilen Australopithecinen (v. a. *A. africanus*) zeigen bereits einen deutlichen Trend zur Reduktion des gesamten Gesichtsskeletts. Die Crista sagittalis ist durch Lineae temporales ersetzt, die Ansatzstellen der Mm. temporales liegen weiter lateral, die Fossa glenoidalis ist tiefer, eine Eminentia articularis ausgeprägt und der Gesichtsschädel deutlich weniger prognath als bei den Panini. Der Torus supraorbitalis ist weniger prominent, die Jochbögen weit ausladend und der Unterkiefer massiv. Die sogenannte „Affenlücke“ (Diastema) ist bei *A. africanus* selten, die Canini sind kürzer und kaum sexualdimorph. Die Bezahnung weist mit einer postcaninen Molarisierung der Prämolaren auf spezifische mastikatorische Adaptationen ähnlich der von Paranthropinen hin. *A. afarensis* dagegen zeigt eine Anzahl ursprünglicher Schädel- und Zahnmerkmale, welche die Abgrenzung als eigenständige Homininenform rechtfertigen (TOBIAS 1985, SKELTON und MCHENRY 1992, SPOOR 1997).

Die Vormenschenformen *Homo habilis* und *H. rudolfensis*, als älteste Spezies des Genus *Homo* an der Grenze vom Plio- zum Pleistozän, weisen noch deutlich australopithecine Merkmale auf, zeigen aber gleichwohl einige apomorph-hominine Kennzeichen (COLLARD und



WOOD 2007a, SCHRENK ET AL. 2007). Muskelmarken im Bereich der Kalvaria sind schwach bis stark ausgebildet, die Überaugenregion ist wenig strukturiert, das Mittelgesicht eher niedrig und eine alveoläre Prognathie mäßig ausgebildet; *H. rudolfensis* besitzt sogar ein ausgeprägt orthognathes Gesicht. Die Jochbögen laden weniger weit aus als bei *Australopithecus*, Ober- und Unterkiefer sind größengleich mit *H. erectus* bzw. *H. sapiens* und der Zahnbogen ist parabolisch geformt. Incisivi und Canini sind relativ zu *Australopithecus* und *H. erectus* groß, die Okklusalfächen der Molaren deutlich kleiner und mit dünnem Zahnschmelz ausgestattet. *In toto* lassen diese Merkmale trotz ihrer intra- und interspezifisch polymorphen Zustände auf einen Wandel der Ernährungsweise hin zur Omnivorie schließen.

H. erectus als mutmaßlich erste Menschenform, die den afrikanischen Kontinent verließ und deren Populationen bis nach Europa und in die östlichsten Regionen Asiens migrierten, stellt ein hochpolymorphes und vieldiskutiertes Hypodigma innerhalb der Hominini dar. Die Fossilfunde umspannen einen Zeitraum von 1,5 MJ und weisen deutliche geografische Unterschiede auf, so dass die systematische Zuordnung zu Subspezies oder sogar eigenständigen Arten diskutiert wird (TATTERSALL 1986, 2007; RIGHTMIRE 1990, 1998; WOOD und COLLARD 1999, ANTON ET AL. 2007). So wird beispielsweise eine afrikanische Art *H. ergaster* von einigen Autoren präferiert. Am Schädel lassen sich folgende Merkmale bestimmen: ein prominenter supraorbitaler Torus, eine anteriore Aufwölbung der Lineae temporales und ein schwach ausgebildeter Torus sagittalis. Die Frontalia und Parietalia formen eine kielartige Aufwölbung in der Mediansagittalen, während das Scheitelbein parasagittale Vertiefungen aufweist; ein Torus angularis kann im Bereich des Zusammentreffens der Nuchal- mit den Sagittallinien entwickelt sein. Das Mittelgesicht ist flach und relativ kurz, eine alveolare Prognathie vorhanden und die Kinnpartie fliehend ohne *Homo*-typische Kinnbildung. Ober- und Unterkiefer sind sehr robust, die Fossa glenoidalis eher panin ausgebildet und der Zahnbogen parabolisch. Die Größenverhältnisse der Zähne sind *sapiens*-ähnlich, ein Diastema noch teilweise vorhanden, die Molaren eher klein, rund und taurodont. Dieser Merkmalskanon kann nur als plesiomorph hominoid oder zumindest homoplastisch gekennzeichnet werden, denn tendenziell weist er eher auf einen ‚reversen‘ Morphokline in Richtung der Großen Menschenaffen als den anatomisch-modernen Menschen hin. Nach HUBLIN (1986) sind nur einige wenige Merkmale als klar abgeleitet oder sogar autapomorph für *H. erectus* zu charakterisieren, was v. a. für die asiatischen Funde zutrifft (Merkmale *Sinanthropus* WEIDENREICH 1943):



- Hirnschädelkapazität zwischen 700 und 1250 cm³
- Neurokranium dickwandig
- Torus sagittalis bzw. sagittale Kielung (Frontale und Parietale)
- parasagittale Vertiefung
- Torus angularis
- Os occipitale in Norma lateralis scharf gewinkelt
- starker transversaler Torus occipitalis
- Torus und Sulcus supratoralis occipitalis
- Eminentia juxtamastoidea
- Pars tympanica stark entwickelt und langgestreckt

H. erectus teilt vereinzelte Synapomorphien (z.B. vergrößertes Gehirn, Bezahnung, Orthognathie) mit *H. sapiens*, so dass einige Autoren die taxonomische Kategorie ‚archaischer *H. sapiens*‘ bzw. die Fusion mit *H. sapiens* in einem ‚lumping-Ansatz‘ als gerechtfertigt sehen (WOLPOFF 1999). Andere wiederum halten ein ‚Splitting‘ auf Speziesniveau (z.B. *H. rhodesiensis*, *H. heidelbergensis*, *H. georgicus*, *H. antecessor*) aufgrund geographischer und vermeintlich gefundener morphologischer Unterschiede für angebracht. An dieser Stelle offenbaren sich bereits die Konfusionen einer anagenetisch-gradualistischen vs. punktualistisch-kladistischen Sichtweise bezüglich der Artbildungsprozesse und Merkmalsauslegungen, welche zu vollkommen konträren Evolutionsmodellen (Out-of-Africa-Modell, Multiregionales Modell) und Migrationsszenarien beitragen (DELSON ET AL. 1977, BRÄUER 1984, WOLPOFF 1999, HARDT und HENKE 2007, HENKE und HARDT 2007).

Sind Evolution, Artstatus und Verbreitung von *H. erectus* schon Grund für extreme wissenschaftliche Divergenzen, so werden diese von den Diskussionen um Auftreten und Entwicklung des *H. sapiens* weit übertroffen. Involviert hierin ist das sogenannte ‚Neandertaler-Problem‘ um die stammesgeschichtliche Stellung des am längsten bekannten Vormenschen und seine Beziehung zu den Sapien (STRINGER 1982, PONCE DE LEÓN und ZOLLIKOFER 2001). Aufgrund dieser Uneinigkeiten und des mittelpleistozänen ‚Muddle in the middle‘ (RIGHTMIRE 1998, WOLPOFF 1999) wird es schwierig, die für mastikatorische Modifikationen typischen Merkmale ‚herauszufiltern‘. Der archaische *H. sapiens*, sofern man diesem anagenetischen Konzept folgen möchte, zeigt Plesiomorphien, welche sich in massiven Überaugenstrukturen, einem breiten Basikranium, massiven kinnlosen Unterkiefern und relativ großen Zähnen manife-



stieren. Es macht Sinn, an dieser Stelle die wichtigsten kranialmorphologischen Unterschiede und Gemeinsamkeiten zwischen Neandertaliden und modernen Sapiënten tabellarisch aufzuzeigen (vgl. Tab. 3.6).

Diese Merkmale stellen zweifelsohne nur einen kleinen Ausschnitt dessen dar, was an Schädel und Postkranium diagnostiziert werden kann (MCHENRY 1982). Ergänzend erwähnenswert ist die biomechanische Erklärung des vorspringenden Mittelgesichts der Neandertaler von SMITH (1983), der den paramastikatorischen Einsatz der Frontzähne als Grund für die spezifischen Nasen- und rostralen Alveolarstrukturen betrachtet („teeth-as-tool-Hypothese“). Jenen Merkmalskomplex anderweitig als Adaptation an hochglaziale Verhältnisse zu erklären, scheitert daran, dass keine derartigen Anpassungen in jungpaläolithischen Populationen zu finden sind.

Tab. 3.6: Merkmale und Synapomorphien von Neandertaler und modernem Menschen

Merkmale Neandertaler	Synapomorphien	Merkmale moderner <i>H. sapiens</i>
große Apertura piriformis relativ zum Gesicht	großes Gehirn	langgestreckte und midsagittal gewölbte Parietalia
vorspringendes Mittelgesicht	dünne Schädelwandknochen	Schädel kurz und hoch (domförmig)
prominente Ossa zygomatica	schwache Prognathie	größte Schädelbreite nach superior verlagert, parietaler Bogen in der Coronalebene hoch und weit
brotlaibförmiger Umriss des Hirnschädels	scharfer Nasenrand	schwache Supraorbitalstrukturen
occipitomastoidaler Wulst	gerundete Occipitalregion	prominentes Kinn
Fossa suprainiaca (Lambda-Depression)	schwacher Torus supraorbitalis	graziles Postkranium
robustes Postkranium (Kälteadaptation?)	graziles Becken	Fossa canina ausgeprägt
spitzes Gesicht aufgrund fehlender Wangenbeingruben		steiler Krümmungswinkel des Stirnbeins
expandierte Sinus paranasales (Kälteadaptation?)		

nach STRINGER 1984, HENKE und ROTHE 1994, LIEBERMAN ET AL. 2002



3.3.3 Anmerkung

Können schon die Vergrößerung des Gehirnvolumens und der Umbau des Kauapparates morphogenetisch unmöglich voneinander getrennt werden, so trifft dies offensichtlich für alle assoziierten anatomischen Strukturen und Funktionen aber auch evolutionsökologische und soziokulturelle Aspekte in der Menschwerdung zu (HENKE und ROTHE 1998). Viele Hypothesen bezüglich der Wechselbeziehungen von passiver Integration und aktiver Modularität von Schädelkompartimenten sind bisher unbeantwortet (vgl. Kap. 4.4; POLANSKI und FRANCISCUS 2006). Biomechanische Modelle erfordern *in vivo* aufgenommene Daten z.B. bezüglich Muskelkraft und –funktion, Knochenspannung und Reizweiterleitung (WEIJS 1980, HERRING 2007) und konzise mathematische Modelle (ENDO 1965, 1970; PICQ und HYLANDER 1989). Für die phylogenetische Rekonstruktion mittels Fossilien sind die Unterscheidung homoplastischer von homologen und plesiomorpher von (syn)apomorphen Merkmalen sowie ein valides Spezieskonzept evident (STRAIT und GRINE 2004, BRUNER 2004, BEGUN 2007, COLLARD und WOOD 2007, STRAIT ET AL. 2007). Adaptationen sind immer ‚Antworten‘ auf selektive extrinsische Faktoren und die daraus abgeleiteten Modelle können nur Entwürfe für die real-historischen Ereignisse sein. Es ist außerdem zu bedenken, dass aus rezentem Material gewonnene Erkenntnisse nur eine mittelbare aktualistische Projektion zulassen und die heute existenten Formen eigenständige Radiationen und demnach autonome phänotypische Gestaltwandelprozesse durchlaufen haben. *Pan* als dem Vorläufer des Menschen ähnlich zu definieren ist demzufolge fundamental falsch; nur der Vergleich mit dem fossilen Merkmalsmosaik und die Anwendung funktions- und konstruktionsmorphologischer Prinzipien im Sinne von Form-Funktions-Analysen (BOCK und VON WAHLERT 1965) innerhalb eines biologischen Rahmenwerks können im Bereich des kraniodentalen Komplexes Erhellung bringen. Die hypothetische Rekonstruktion der ancestralen Morphologie eines ‚panoiden‘ Urahns am Nodus der Verzweigung von Mensch und Schimpanse wäre ein Ziel solcher Untersuchungen (COBB 2008).



4. Morphologie und Morphometrie

4.1 Kurzer historischer Exkurs

Bereits lange bevor die Basreliefs der Ägypter in den Gräbern der Pharaonen und die Werke von DA VINCI und MICHELANGELO Zeugnis von den Studien der Formen und Proportionen der unbewegten und der bewegten Natur ablegten, beschäftigten sich Menschen mit der künstlerischen Darstellung ihrer Umwelt in Form von Felsmalereien und Figürchen (BOYD 1980, STINI 1997, LÖTHER 2000). Die ältesten bisher bekannten Funde dieser Art liegen etwa 40000 Jahre zurück und fallen damit in das Jungpaläolithikum und den Übergang vom Moustérien zum Aurignacien. Die eiszeitlichen Jäger- und Sammlerpopulationen der jüngeren Altsteinzeit stellten überwiegend Jagdszenen und Lebensbilder bzw. deren Protagonisten (Menschen und Tiere) dar (ANATI 1991). Noch heute ist das Jagdwild anhand der Illustrationen und Statuetten in den Höhlen Südwesteuropas teilweise bis zur Art bestimmbar (CONARD 2003, vgl. Abb. 4.1). *Homo sapiens* hat seit seinem Auftauchen vor ca. 500000 Jahren die Fähigkeit,



Abb. 4.1: Felszeichnungen in der Höhle von Lascaux/Frankreich (Quelle: www.nationalgeographic.com)



Abb. 4.2: Epikur

Formen und Gestalten nicht nur wahrzunehmen sondern diese bildhaft zu reproduzieren und darüber hinaus künstlerisch zu abstrahieren und interpretieren. Im Folgenden soll nun dargelegt werden, wie die Fähigkeit der Wahrnehmung von Formen und die Interpretation und Messung von Unterschieden zwischen Gestalten seit der Antike noch heute wissenschaftliches Arbeiten im Bereich der vergleichenden Anatomie bestimmt.

ΕΠΙΚΟΥΡΣ (341-270 v. Chr., vgl. Abb. 4.2) Korpuskulartheorie besagt, dass die uns umgebenden Dinge (unbelebt wie belebt) aus temporär lose verbundenen Masseteilchen bestünden und Ergebnis der Abweichungen deklinierender Atome seien. ΑΡΙΣΤΟΤΕΛΕΣ (384 v. Chr.-322 n. Chr., vgl. Abb. 4.3) definierte die Form aller Lebewesen als die Verwirklichung (Entelechie) ihrer Seele, welche sich als *Principium formans* in körperlicher Variabilität, diversen Gestalten und Lebensäußerungen der Organismen offenbart (HARIG und KOLLESCH 2000). Die Aktivierung (Aktualität) der spezifischen Form setzte einen unbewegten Bewegter (göttliches Prinzip) voraus, welcher die Materie in die möglichen Formen (Potenzialität) transformiert. Die niederen Entwicklungsstadien der unbelebten Stofflichkeiten ordnete ΑΡΙΣΤΟΤΕΛΕΣ in Form einer kontinuierlichen Stufenfolge (*scala naturae*) den höheren Graden (Pflanze > Tier > Mensch) der belebten Materie unter (RIEDL 1975, MAHNER und BUNGE 2000, HERRGEN 2008). Die sinnliche Wahrnehmung dieser Dinglichkeiten bzw. der Grundbestandteile alles Seienden (Elemente) und ihre Zuordnung zu den drei Naturreichen (Mineral-, Pflanzen- und Tierreich) war für ΑΡΙΣΤΟΤΕΛΕΣ Quelle jeglicher objektiver Erkenntnis (HARIG 1983, JAHN 2000). Als Grundlage biologischer Wissenschaft betrachtete er folgerichtig die Darstellung der Erscheinungsformen, auf denen die theoretischen Fragen nach Ursache und Entstehung derselben basieren sollten. ΓΑΛΕΝ (129-216 n. Chr.) erarbeitete sich in der Blütezeit des Römischen Reiches großes anatomisches Wissen und eine explizite Formenkenntnis durch die Sektion von Mammalia. Er verband zudem die aristotelische Potenzialität der vier Elemente und deren Primärqualitäten mit der Vier-Säftelehre des ΗΙΠΠΟΚΡΑΤΕΣ zu einem umfassenden Schema, welches zur theoretischen Grundlage von

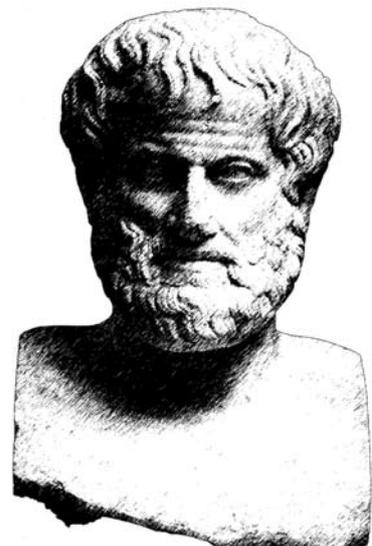


Abb. 4.3: Aristoteles

**Abb. 4.4:** Gessner

Medizin und Biologie der kommenden Jahrhunderte wurde (HARIG und KOLLESCH 2000). Im von zunehmendem Monotheismus geprägten Mittelalter wurden die Prinzipien von Erzeugung und Veränderung der Natur nicht als autarke Notwendigkeit sondern vielmehr als Resultat des Willen Gottes (*voluntas dei*) im platonischen Sinne betrachtet. Im arabisch-islamischen Spätmittelalter wurde der unergründliche Ratschluss Gottes allmählich von den physiologisch-physikalischen Gegebenheiten natürlicher Vorgänge abgekoppelt und der Eigenständigkeit der Natur ein höherer Stellenwert zugeschrieben (NABIELEK 2000). Roger BACON (1214-1292) vertrat die Meinung, dass induktive *scientiae experimentales* notwendig seien, um eine produktive Erfahrungswissenschaft unter Erforschung der Kausalitäten zu betreiben. Es herrschte jedoch noch immer die Auffassung einer ziel- und zweckbestimmten Ordnung (Teleologie) des Geschehens in der Natur vor, nach der die Morphologie bzw. das bloße Vorhandensein eines Organs allein durch seine Funktion determiniert werde. Artkonstanz und Urzeugungsglaube waren festverwurzelte Vorstellungen, welche zu ungeordneten und unreflektierten Sammlungen rein deskriptiver Tierdarstellungen führten. Der im 13. Jh. entbrannte noch rein philosophisch geprägte Universalienstreit zwischen Realisten und Nominalisten stieß erste Überlegungen zur biologischen Definition von Arten, Gattungen und Populationen an (MAYR 1984). Primär zoologisch geprägte Werke entstanden erst im 15. Jh., wobei der Beginn der eigentlichen Zoologie mit dem Schweizer Arzt und Naturforscher Conrad GESSNER (1516-1565, vgl. Abb. 4.4) verbunden wird (NABIELEK

**Abb. 4.5:** da Vinci

2000). Die reformatorischen Bemühungen und Thesen LUTHERS und CALVINS führten im 16. Jh. zu einer drastischen Einbuße des Einflusses der Geistlichkeit und nachfolgend der empirischen Naturwissenschaften. GUTENBERGS Erfindung des Buchdrucks mit beweglichen Lettern im Jahre 1447 wurde nun intensiv zur Verbreitung naturkundlicher Reiseberichte verwendet, deren Holzschnittillustrationen noch heute von der ausgeprägten Beobachtungsgabe der Autoren zeugen. Im Zuge der Entdeckerreisen und der damit verbundenen Exploration exotischer Lebensräume



mehrten sich die Berichte über fremdländische Flora und Fauna und erste größere Sammlungen wurden angelegt. Albrecht DÜRER (1478-1528) schuf detailgetreue Aquarelle von Landschaften, Tieren und Pflanzen, zudem maß und interpretierte er die Körperproportionen des Menschen in verschiedenen Lebensaltern. Leonardo DA VINCI (1452-1519; vgl. Abb. 4.5) verknüpfte die rein darstellende Form naturalistischer Diversität mit Fragen nach der internen Funktionsweise und den Wechselwirkungen von natürlichen Konstruktionen. Die Einzelteile eines Organs und den gesamten bewegungsfähigen Organismus erklärte DA VINCI als Maschine im Sinne der Ingenieurskunst, die durchaus als



Abb. 4.6: von Linné

Grundlage für die Entwicklung künstlicher Apparaturen dienen konnten. Demzufolge könnte man ihn als Vordenker der Funktions- und Konstruktionsmorphologie sowie der Bionik bezeichnen. Die vom Humanismus geprägte Renaissance einschließlich der Wiederbelebung antiker Traditionen generalistischer Bildung stellt offensichtlich den Startpunkt einer durch Homogenität der philologisch-literarischen Methoden geprägten empirischen Naturwissenschaft dar.

Methodologische Schriften zur Tier- und Pflanzenkunde des 16. Jh. kategorisierten Organe und Organsysteme nach Anzahl und Größe (*quantitas*), spezifischen Qualitäten (*qualitas*: Gestalt, Farbe, Oberflächenstruktur, Gesamthabitus) und Beziehungen zueinander (*relatio*: Lage und Anordnung). Bis zu den die Systematik revolutionierenden Werken (*Species plantarum* [1753] und *Systema naturae* [1758]) des schwedischen Naturforschers Carl VON LINNÉ (1707-1778, vgl. Abb. 4.6) und der damit einhergehenden Einführung einer binominalen Nomenklatur sollten jedoch noch etliche Jahrzehnte vergehen, in denen mehr oder minder aristotelisch geordnete systematische Enzyklopädien und Monographien entstanden (JAHN 2000a). Eingehende systematische Beschreibungen wissenschaftlicher Sammlungen stießen vor allem im Bereich der Botanik bereits im 17. Jh. Diskussionen um die Wahl von ‚wesentlichen‘ Merkmalen zur Bildung von Verwandtschaftsgruppen an. Der englische Botaniker John RAY (1628-1705) und der Vorsteher des Pariser Botanischen Gartens Joseph Pitton DE TOURNEFORT (1656-1708) diagnostizierten anhand botanischer Merkmalskataloge ein hierarchisches Ordnungssystem aus Klassen, Gattungen und Arten, die Vorbild für die späteren Ausführungen LINNÉs waren. Sein nach Beobachtungen auf nordeuropäischen Forschungsreisen entwickeltes enkaptisch-hierarchi-



Abb. 4.7: von Goethe

ches System mit konstanten Benennungen sowie Schlüsselmerkmalen der Taxa publizierte er erstmals in Holland, dem Mutterland der Aufklärung. LINNÉ begriff Arten bereits als lückenlose Reihen von Nachkommen, die ihren Vorfahren in spezifischen Merkmalen gleichen. Fossilfunde wurden noch in der zweiten Hälfte des 18. Jh. als temporäre Stadien zwischen immer wieder auftretenden globalen „Erdrevolutionen“ und sukzessiven Neuschöpfungen nachfolgender Arten gesehen (JAHN 2000b). Ende des 18. Jh. studierte J. W. VON GOETHE (1749-1832, vgl. Abb. 4.7) Schädel von Wirbeltieren, entdeckte das Intermaxillare des Menschen und suchte nach einem 'Ur- oder Idealtypus' *sensu* BUFFON, den er als „...Leitfaden durch das Labyrinth der Gestalten“ (GOETHE 1790, S. 76) sah. GOETHE führte 1796 nach seinen Überlegungen zur Gestalt- und Verwandlungslehre der Organismen erstmals den Begriff der *Morphologie* (i. e. S. ‚idealistische Morphologie‘) ein. George CUVIER (1769-1832, vgl. Abb. 4.8) und Jean Baptiste DE LAMARCK (1744-1829) entwickelten mit ihren Ideen zur allmählichen Aufeinanderfolge und Transformation organismischer



Abb. 4.8: Cuvier



Abb. 4.9: Darwin

Formen und weiter der Entwicklung voneinander unabhängiger Linien bereits erste Ansätze einer ‚Evolutionstheorie‘. Charles DARWIN (1809-1882, vgl. Abb. 4.9) veröffentlichte im Jahre 1859 sein revolutionäres Werk *“The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life”* und leitete damit einen Paradigmenwechsel (von der Teleologie zur Teleonomie) in der biologischen Forschung und die von Arthur SCHOPENHAUER (1788-1860)

und später auch von Sigmund FREUD (1856-1939) postulierte zweite große Kränkung¹ der

¹(1) Kosmologische oder Kopernikanische Kränkung, welche die Sonne als Mittelpunkt des Universums fixiert und somit das anthropozentristische Weltbild auflöst; (2) die biologische oder Darwinische Kränkung, die den Menschen als dem Tierreich zugehörig und aus ihm hervorgegangen klassifiziert und (3) die psychologische oder Freudsche Kränkung, welche den vermeintlichen ‚Freien Willen‘ des ‚Ich‘ dem Prinzip des Unterbewussten ‚Es‘ unterwirft.



Abb. 4.10: Gegenbauer

Menschheit ein. Basierend auf DARWINs evolutionsbiologischen Prinzipien erfuhr die Morphologie in Deutschland und England eine radikale Neuformierung (REMANE 1952, JUNKER 2000, HENKE 2007). Carl GEGENBAUR (1826-1903, vgl. Abb. 4.10) forderte im Zuge dieser Rekonstruktionen die Vernetzung von Anatomie, Embryologie und Paläontologie sowie eine analytische Beschränkung auf homologe Merkmale und den uneingeschränkten Ausschluss von Analogien aber auch funktionellen Aspekten. Nach den

Experimenten des Augustinermönches Gregor Johann MENDEL (1822-1884, vgl. Abb. 4.11) zur Hybridisierung und der damit verbundenen Entdeckung der genetischen Vererbungsregeln kam es nach deren ‚Wiederentdeckung‘ im Laufe des 20. Jh. zur Entwicklung einer ‚Synthetischen Theorie der Evolution‘, welche zusammenfassend von Theodosius DOBZHANSKY (1900-1945) im Jahre 1937 („*Genetics and the origin of species*“) beschrieben wurde. Die Einbeziehung diverser naturwissenschaftlicher Disziplinen (z.B. Anthropologie, Ökologie, Molekularbiologie, Populationsgenetik) führte von 1940-1970 zur modernen Synthese nach MAYR und PROVINE (1998).

Zusammenfassend ist festzuhalten, dass vom Jungpaläolithikum bis zur Entwicklung der Schrift in Mesopotamien die Weitergabe ‚morphologischen Wissens‘ rein verbal und/oder mittels Malereien und figürlicher Darstellungen geschah. Von der Antike bis zur Anerkennung der LINNÉschen Systematik Mitte des 18. Jh. beherrschten rein deskriptive und ungeordnete Sammlungen naturalistischer Beobachtungen und Exponate die biologische Wissenswelt. Nach der Einführung einer allgemeingültigen nomenklatorischen Ordnung gewannen empirisch vergleichende Naturbeobachtungen und das hypothetiko-deduktive Experiment als Methode immer mehr an Bedeutung. Die Synthese der Theorien von DARWIN mit den Erkenntnissen aus genetischen Experimenten und die spätere Einbeziehung mannigfaltiger Disziplinen führten letztendlich zur sogenannten modernen Synthese.



Abb. 4.11: Mendel



4.2 Aufgaben und Ziele morphometrischer Forschung

Morphometrie ist das Verfahren, welches visuelle Information in numerische Werte übersetzt und quantitative Analysen ermöglicht (READ 1990); morphometrische Studien „...generate reports of variations within a collection of specimens“ (O’HIGGINS 2000, S. 105). Die Erfassung der Variabilität dient offensichtlich dem Zweck der Erstellung eines Erklärungsansatzes für morphologische Differenzen. LESTREL (2000, S. 135) sieht als Grundlage eines solchen Modells, welches morphogenetische Prozesse erklären soll, die Quantifizierung bzw. Messung der Form. Er formuliert, dass ein solches Modell „...should act as a bridge between measurement and process. Moreover, it should shed light on the nature of the underlying processes, which are ultimately responsible for the form“. Die Frage: „Ist Morphometrie noch zeitgemäß?“ (HENKE 1997) scheint damit beantwortet. Angesichts einer stetig steigenden Anzahl molekularbiologischer Arbeiten in allen Bereichen der organismischen Naturwissenschaften und der Annahme, dass diese einen Großteil der Systematik, Verschiedenartigkeit und Diversität von Lebewesen abschließend zu klären vermögen, müssen sich morphologisch/morphometrisch arbeitende Wissenschaftler gegen einen vermeintlichen Paradigmenwechsel in der evolutionsbiologischen Arbeit abgrenzen (SCHWARTZ 2004, WILL und RUBINOFF 2004, ROTHE und HENKE 2006), denn „for despite the intense focus on genetics in the last century, it is clear that morphology still stands at the heart of comparative biology“ (BUDD und OLSSON 2007, S. 1). Letzteres bestätigt und erweitert STARCK (1978, S. VII) in der Einleitung zu seinem dreibändigen Werk der vergleichenden Wirbeltieranatomie: „Alle Spezialdisziplinen der Biologie beruhen letzten Endes auf dem festen Fundament der Systematik und Morphologie. [...] Eine wissenschaftliche Formenkunde kann sich nicht auf das Beschreiben und Ordnen von Fakten beschränken. Sie erfordert eine Theorie, die der Verifizierung und Falsifizierung ausgesetzt werden muss und, wenn sie sich bewährt, zum Verständnis von Zusammenhängen führt.“ Weiter erklärt er, dass die Verknüpfung darwinischer Erkenntnisse mit denen aus Cytologie, Populationsbiologie und Molekularbiologie zur sogenannten ‚Synthetischen Evolutionstheorie‘ eine solche Theorie sei und klassische Morphologie durch ‚Evolutionsmorphologie‘ zu ersetzen wäre. Der stammesgeschichtliche Kontext wird durch Letzteres somit als wichtigstes Element in der Beurteilung der Organismenvielfalt gekennzeichnet. Vielfalt ist erzeugt durch Variabilität und diese muss auf dem Weg zum Verständnis der Zusammenhänge gemessen bzw. messbar gemacht werden, denn nur so werden vor-



dergründig deskriptive Merkmalsdarstellungen quantitativ interpretierbar (HOWELLS 1973, 1989; LESTREL 2000). Die durch Adaptationen verursachten Überformungen genetisch determinierter Phänotypen und damit ihrer Merkmale ist in die phylogenetische Deutung bzw. Stammlinienrekonstruktion unbedingt einzubeziehen. Gleichwohl haben die durch selektive Prozesse manifestierten evolutiven Neuheiten ein hohes Potential für phylogenetische Analysen (ROTHE und HENKE 2006, MENKE 2007).

Die Ziele kranialmorphometrischer Analysen liegen im Bereich der intra-, inter- und transspezifischen ‚Typologisierung‘ durch gemessene Daten. *Typus* (grch. *typos* = Gepräge) ist in diesem Zusammenhang und abgelöst von allen philosophischen Betrachtungen dieses Begriffes als Form bzw. Gestalt des untersuchten Materials – in diesem Falle des Schädels – zu verstehen. Ähnlichkeiten und im weiteren Sinne Verwandtschaften können ebenso untersucht werden wie die funktionsmorphologischen und biomechanischen Regelmäßigkeiten welche die spezifische Morphoformen (HENKE 1997). Ontogenetische Reihen geben Auskunft über den Formwandel, welcher sich in der Individualentwicklung vollzieht, während phylogenetische Betrachtungen die Rekonstruktion der adaptiven Morphogenese in der Zeit dokumentieren. Entscheidend für valide Schlussfolgerungen sind immer (1) ein gültiges Spezieszkonzept, (2) eine begründete Merkmalsauswahl und (3) die geeignete Analysemethode (HENNIG 1950, AX 1997, WÄGELE 2001, WIESEMÜLLER ET AL. 2003). LINNÉ systematisierte Arten auf Basis morphologischer Übereinstimmungen, MAYR (1942) definierte die biologische Art als Fortpflanzungsgemeinschaft, SIMPSON (1951) führte das evolutionäre Artkonzept ein, welches durch eine Reihe von Systematikern modifiziert wurde und Arten als Linien mit einzigartigen Entwicklungstendenzen im Lauf der Zeit betrachtet. Merkmale müssen primär als solche definiert und sekundär in ihrem jeweiligen Zustand erfasst und interpretiert werden. Darüber hinaus sind – bezüglich der Ähnlichkeiten/Unterschiede – herkunfts- (homologe) und funktionsgleiche (analoge) sowie parallel und mehrfach unabhängig evolvierte (konvergente/homoplastische) Merkmale klar voneinander zu trennen. Ausschließlich Synapomorphien, also gemeinsame abgeleitete Merkmale, können als Grundlage für die Analyse verwandtschaftlicher Beziehungen dienen (HENNIG 1959), was die Bestimmung eines Morphokline und damit einer Richtung vom ursprünglichen (plesiomorphen) zum abgeleiteten (apomorphen) Zustand in einem relativen System obligat macht. Nach MINELLI (1993) lässt sich ein Merkmal als Variable und der Merkmalszustand als Wert dieser Variablen auffassen; dies bedeutet für die Morphometrie, dass ein Maß als Variable des Merkmals und der jeweilige



Messwert als Wert der Variablen zu verstehen sind. Qualität und Quantität der einbezogenen Merkmale sind durch den Untersucher präzise zu prüfen und an die gegebenen Bedingungen anzupassen. Unter den mannigfaltigen Analysemethoden, welche sich von rein deskriptiver Beschreibung bis hin zur dreidimensionalen digitalen Rekonstruktion erstrecken, ist die für die Fragestellung förderlichste auszuwählen. Für die drei angesprochenen Bereiche sind in Ermangelung standardisierter Prozeduren und der Fülle morphometrischer Analysen auch heute noch keine schlüssigen methodischen Wege vorgezeichnet. Für den Bereich der statistischen Morphometrie zeichnet sich bedauerlicherweise ein Trend zu immer komplizierteren multivariater Analysen ab, welche sich kaum oder nur nach zeitaufwendiger Aneignung der zugrundeliegenden Mathematik erschließen.



4.3 Was ist Form, was ist Gestalt und was ist Größe?

Die nachfolgenden Kapitel bieten einen kurzen Einblick in die vielfältigen Definitionen der Begriffe Form, Gestalt und Größe, welche für das Verständnis der Landmarkmorphometrie wesentlich sind. Hierbei soll deutlich werden, welche ‚Strömungen‘ zur sogenannten morphometrischen Revolution und damit den Geometric Morphometrics *sensu* ROHLF und MARCUS (1993) in den 1990er Jahren führten. Form und Gestalt sind weder von der Wortbedeutung noch im wissenschaftlichen Sinne klar definiert, so dass diese gemeinsam abgehandelt werden.

4.3.1 Form und Gestalt?

In seiner philosophischen Begründung der Deszendenztheorie schreibt DINGLER (1959), dass beobachtbare Dinge Eigenschaften oder *Formen* besitzen, wobei in der Biologie nahezu alle Formen empirisch singulär und nicht universal seien. Jene singulären *Formen* in einen kausalen Zusammenhang zu stellen sei für ihn die Basis der Abstammungs- oder Evolutionslehre. Für STARCK (1978, S. 3) ist „vergleichende Anatomie [...] ein wesentlicher Teil der *Formenkunde* der Organismen, der Morphologie“. Mittelbare phylogenetische Rekonstruktionen auf Basis der vergleichenden Anatomie sieht STARCK immer im Verbund mit der präzisen Abgrenzung analoger (funktionsgleicher) von homologen (herkunftsgleichen) Strukturen. In ihren Ausführungen zu Adaptation und dem Form-Funktions-Komplex formulieren BOCK und VON WAHLERT explizit (1965, S. 272-273): „In any sentence describing a feature of an organism, its *form* would be the class of predicates of material composition and the arrangement, shape or appearance of these materials, provided that these predicates do not mention any reference to the normal environment of the organism. In morphology, the form would be the shape of the structure“. Die Autoren lösen damit die reine Form von externen Einflüssen ab, vermengen jedoch sukzessiv die Begriffe Gestalt und Form miteinander. ‚Shape‘ ist in diesem Kontext eher als beobachtbarer Zustand einer spezifischen Struktur bzw. synonym für BOCK und VON WAHLERT eines spezifischen Merkmals zu interpretieren. Für den Bereich der Weichteilmorphologie äußern BOCK und VON WAHLERT (1965, S. 273) Zweifel daran, dass ein einziger Zustand für Merkmale zu bestimmen sei und dass „...the worker

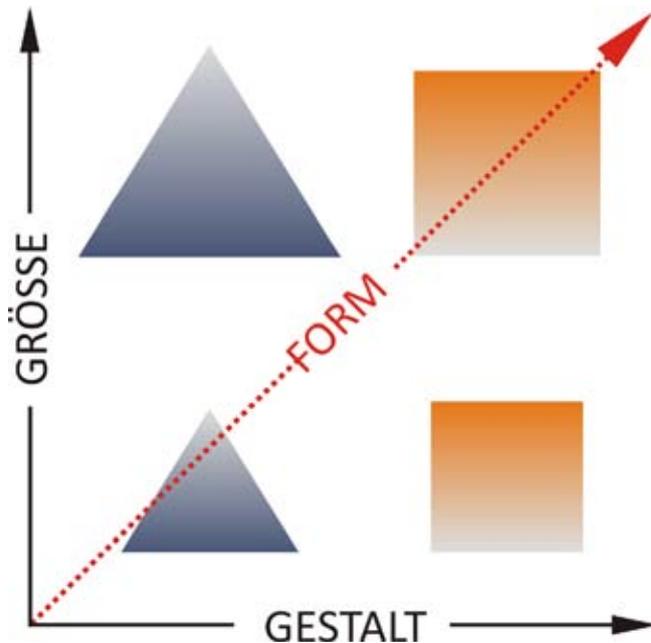


Abb. 4.12: Zusammenhang von Form, Gestalt und Größe (umgezeichnet nach RICHTSMEIER ET AL. 2002, S. 63)

must consider the entire spectrum of shapes that can be assumed by the structure and must ascertain the exact function at each point in this spectrum of forms“. Es wird deutlich, dass die Autoren zwar eine klare Vorstellung eines Formbegriffs haben, dass dieser jedoch permanent mit der Idee der Fakultät und ihrer biologischen Rolle verknüpft bleibt.

HOWELLS (1973) assoziiert die Form mit der Erfassung der intraspezifischen Variationsbreite, der taxonomischen Verwandtschaftsanalyse an Populationen und der präzisen Lokalisierung musterhafter Unterschiede zwischen Individuen und/oder Gruppierungen derselben. Er führt weiter aus, dass „...important aspects of cranial form [...] are genetically persistent over considerable periods of time...“ (1973, S. 4) und statuiert damit eine Konstante (Genotyp), welche der externen Erscheinung (Phänotyp) zugrunde liegt. Eine jüngere Publikation von HOWELLS (1989) führt im Titel bereits den Begriff ‚shape‘ und der Autor macht hierin deutlich, dass nur eine Eliminierung des Faktors Größe und damit des allometrischen Einflusses (vgl. Kap. 4.3.2) die Beurteilung der relativen Unterschiede zwischen kranialen Merkmalen und der Gesamtkonfiguration von Populationen möglich macht.

NEEDHAM (1950) und PENROSE (1954) sowie der Biomathematiker KENDALL (1977) beschreiben Form in einer Gleichung schlicht als:

$$\text{Form} = \text{Gestalt} + \text{Größe}$$

Dies beschreibt nach Meinung der Autoren die analyserelevante Gesamtheit der geometrischen Information eines Objektes (vgl. Abb. 4.12). Gestalt ist nach KENDALLS Definition die verbleibende geometrische Information nach Eliminierung der Faktoren ‚Größe‘, ‚Translation‘ und ‚Rotation‘, das heißt, das Herausrechnen des Größenfaktors und der betreffenden Parameter für die räumliche Zuordnung in einem Datensatz. Mit seinen Arbeiten schaffte er die Voraussetzungen für solcherart Störfaktoren eliminierende Zugänge in der auf



Landmarks (im Folgenden als **LM** abgekürzt) basierenden dreidimensionalen Morphometrie. Dass Freiheitsgrade immer relativ zu einer gewählten Konsensuskonfiguration entfernt werden, lässt für ZOLLIKOFER und PONCE DE LÉON (2005, S. 249) den Schluss zu, das Gestalt immer „...its deviation from the consensus“ ist. Zur Erklärung: Berechnet man den Mittelwert zwischen Schädelmesswerten von *Pan* und *Homo*, so würde in der Einzelbetrachtung sowohl der Schädel eines Menschen als auch der eines Schimpansen in ihrer individuellen Gestalt von diesem abweichen; diese Abweichungen sind mathematisch erfassbar. Das rechnerische ‚Herauslösen‘ der reinen Gestalt und der Erhalt der geometrischen Information werden als zielführend für statistische Analysen innerhalb der auf Messpunkten basierenden Geometric Morphometrics (GMM) gesehen (BOOKSTEIN 1989, DRYDEN und MARDIA 1998, RICHTSMEIER ET AL. 2002, ZOLLIKOFER und PONCE DE LEON 2005). LESTREL (2000, S. 139) dagegen konstatiert, dass „all forms consist of a large number of shared aspects that include size, shape, color, structure, patterning, etc“. Dem folgend weist er darauf hin, dass die Kontroversen um Begrifflichkeiten bis heute ungelöst seien was gerade für den Bereich biologischer Organismen die Erfassung mittels metrischer Merkmale erschweren würde; er geht sogar soweit, die Begriffsdefinitionen als „...hopelessly muddled...“ zu kennzeichnen. Der Autor sieht eine Fragmentierung in der von der GMM präferierten Formgleichung und möchte die Begriffe ‚state‘ (Aggregatzustand), ‚size‘ (räumliche Dimension), ‚shape‘ (Abgrenzung nach außen), ‚orientation‘ (Lokalisation im Raum), ‚surface‘ (Textur und Farbe der Oberfläche), ‚interior‘ (Textur und Farbe auch in die Tiefe gehend) und ‚substance‘ (physikalische Eigenschaften) darin vereinigt sehen. Dieser Idee kann in der vorliegenden Arbeit nicht nachgegangen werden, da die Verknüpfung all dieser Faktoren in ein zweckdienliches mathematisches Modell unmöglich wären.

4.3.2 Größe?

Nach SLICE (2005, S. 4) ist Größe „...any positive, real-valued measure of an object that scales as a positive power of the geometric scale of the form“. Morphometriker der modernen Richtung messen der größenbedingten Variabilität zwischen Geschlechtern, Populationen und Spezies keine analytische Bedeutung bei, sie sind an den größenunabhängigen Auslösern der Gestaltbildung interessiert. *De facto* beeinflusst die Größe im Falle einer PCA die erste



Hauptkomponente in extremem Maße (FROST ET AL. 2003, MITTEROECKER ET AL. 2004) und ist in die Diskussionen um die Gestaltvariabilität unbedingt einzubeziehen. Größe oder ‚size‘ ist also ein entscheidender Faktor für die Beurteilung der Gestalt, denn eine Änderung der Größe führt unweigerlich zu einem Gestaltwandel, sei dieser nun iso- oder allometrisch (HEMMER 1967, 2007). Allometrie untersucht den direkten linearen Zusammenhang (Regression) zwischen einer Merkmalsvariablen y und einem Vergleichsmaß x (z.B. Hirngröße vs. Körpergewicht) mittels der Lineargleichung $y = bx^a$. b ist dabei eine von *a priori* gewählten Einflussgrößen abhängige Konstante (allometrischer Koeffizient) und a der sogenannte Wachstumsfaktor (allometrischer Exponent), welcher Werte zwischen +1 (positive Allometrie) und -1 (negative Allometrie) annehmen kann ($a = 0$ entspricht Isometrie). Offensichtlich sind die aus

dieser Formel resultierenden Werte extrem durch das Größenmaß bestimmt, so dass eine klare Bestimmung der Größe vorab zu leisten ist. Größe kann verschiedenste Maße erfassen: Strecken-, Winkel-, Flächen-, Raum- und Hohlmaße (z.B.

Volumina) sowie Gewichtsmaße. Die Dimension des jeweiligen Raumes in welchem gemessen wird, bestimmt die Art der Maßdifferenzen. In einem 1D-Raum wären dies Längen von verschiedenen Vektoren, in 2D die Multiplikation zweier Vektoren zu Flächenmaßen und in 3D die berechneten Volumina aus je drei Werten. Nur in der relativen Betrachtung innerhalb einer untersuchten Stichprobe ist zu ermitteln, ob ein Wert als ‚überdurchschnittlich/größer als...‘, ‚durchschnittlich/so groß wie...‘ oder ‚unterdurchschnittlich/kleiner als...‘ zu kategorisieren ist. Folglich ist Größe ein von der Auswahl und Art der untersuchten Objekte extrem abhängiges Maß.

Die GMM hat die sogenannte ‚Schwerpunktgröße‘ oder ‚centroid size‘ als interobjektives Maß für die Größe einer Konfiguration gewählt (vgl. Abb. 4.13). Zur Eliminierung des Größenfaktors während einer Superimposition wird der Schwerpunkt für jede LM-Konfiguration bzw. jedes Individuum separat bestimmt, danach werden die berechneten Schwerpunkte kongruent aufeinander gebracht und die LM in mehreren Schritten so lange angeglichen, bis die Summe der quadrierten Abweichungen am kleinsten ist (ZELDITCH ET AL. 2004).

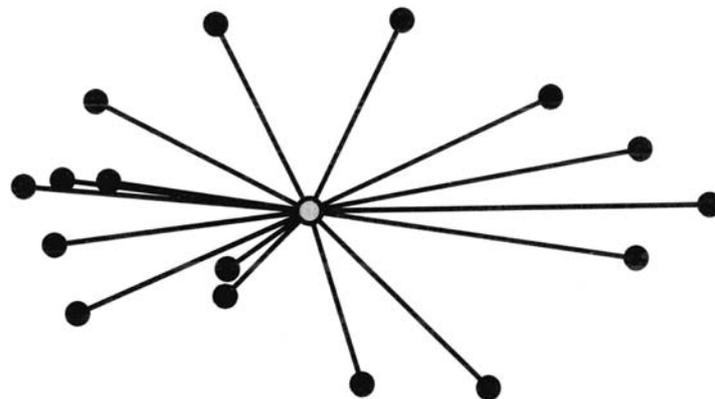


Abb. 4.13: Visualisierung der Centroid Size (offener Kreis repräsentiert den Centroid der Konfiguration) von 16 LM (ZELDITCH ET AL. 2004 S. 13)



4.4 Integrativer Gestaltwandel und Modularität als zu analysierende Prozesse in der Entwicklung und Ausprägung der Morphe

HEMMER (1967, S. 1) betont im ersten Satz seiner Einleitung: "Die Gesamtgestalt eines Organismus ist bekanntlich nicht die Summe unabhängiger Einzelbausteine, die beliebig verändert werden könnten, sondern in hohem Maße durch Interkorrelationen seiner Teile bestimmt". HLUSKO (2004, S. 2653) schreibt in einem Artikel zur Integration phänotypischer mit genotypischen Erkenntnissen „...individual morphological traits can be conceptualized as parts of sets. These sets need to be identified before their development, function, and/or evolution can be studied“. Damit warnen beide Autoren vor einer Zergliederung und Isolation kleiner und kleinster anatomischer Strukturen und konstatieren zudem einen integrativen Zusammenhang zwischen Merkmalen innerhalb eines größeren Systems, welcher im Folgenden näher beleuchtet werden soll. „It would seem logical that the degree of interdependency of any two or more morphological components in development and function would bear a direct relationship to the extent of their particular morphological integration“ (OLSON und MILLER 1958, S. ix). Dieses Konzept betrachten OLSON und MILLER als Basishypothese ihres Werkes zu den quantitativ-mathematischen Methoden, welche Kovarianzen zwischen Messwerten testen. Die Messwerte selbst betrachten sie als Merkmale, deren Einordnung in Gruppen entweder auf der Basis mathematischer Korrelationskoeffizienten (p -groups) oder der biologischen Funktion (F-groups) fußt. Eigentliches Objekt der Analysen sind die Schnittmengen (p F-groups) und damit kovariierend integrierten Gruppierungen dieser Messwerte. Interessanterweise sind die Messungen laut den Autoren die direkte Wiedergabe der Form bzw. Morphologie des betreffenden Organismus. Die Herangehensweise kennzeichnet den Ansatz der Integration dergestalt, dass sie die direkte Interaktion morphologischer Kompartimente (z.B. Mastikatorischer Komplex, Neurokranium) in einem größeren System (Oberschädel) kalkuliert; Veränderungen eines Teilsystems führen zu Modifikationen in assoziierten Strukturen (CHEVERUD 1982, 1984, 1995; LIEBERMAN ET AL. 2000). Die Resultate sollen individual- und stammesgeschichtlich aufzeigen, welche Strukturen stark und welche nur schwach miteinander wechselwirken (MAGWENE 2001). Konträr hierzu steht das Konzept der Modularität (DASSOW und MUNRO 1999) und damit der Identifikation funktional und phylogenetisch abhängiger Komponenten, welche als Bausteine der eigentlichen morphologischen Module dienen, die untereinander keine Wechselbeziehungen im Sinne der

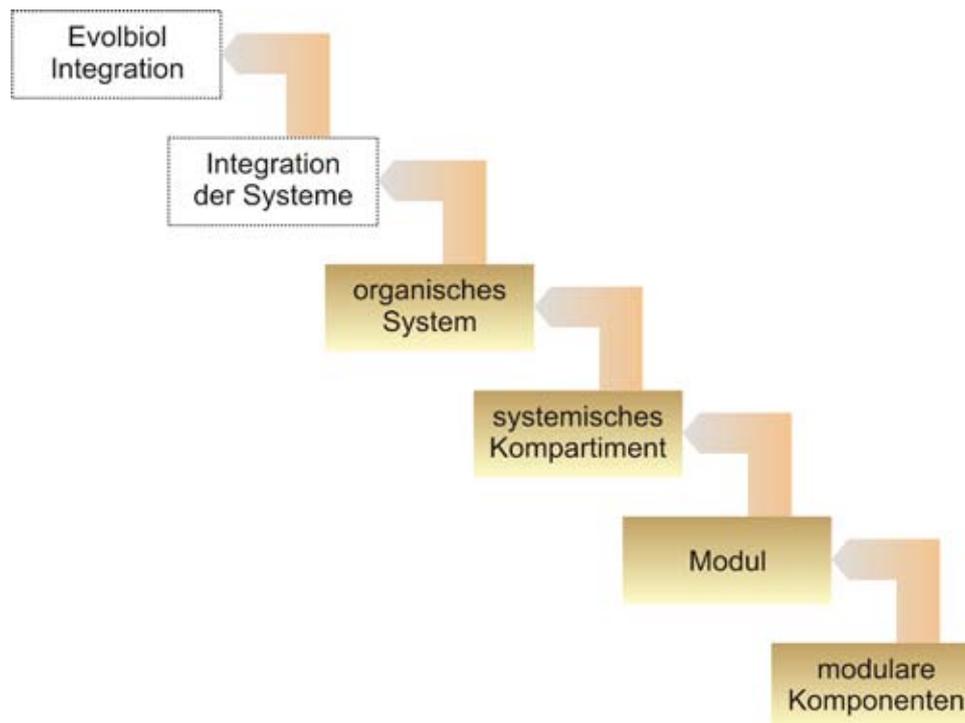


Abb. 4.14: Vierstufige Hierarchie des Systems modularer Wechselwirkungen

Integration aufweisen (KLINGENBERG ET AL. 2001, 2003). Demzufolge zeichnet sich eine vierstufige Hierarchie ab, welche in Abbildung 4.14 dargestellt ist. Die Stufen des Systems und damit auch die semantischen Begriffsdeutungen überlappen sich teilweise stark (WAGNER und ALTENBERG 1996). Terminal sollten als letzte Stufen die funktionale Integration organischer Großsysteme und die evolutionsbiologische Eingliederung des Organismus in seine Lebenswelt selbst stehen. Es zeichnet sich ab, dass die Analyse morphologisch integrativer Prozesse in hohem Maße von der verfügbaren Information über den betreffenden Organismus, die Abgrenzung der hierarchischen Stufen und die Auswahl der Merkmale abhängig ist. Bedauerlicherweise ist das Wissen um biologisch relevante Systeme limitiert; willkürliche Einteilungen morphologischer Kompartimente sind die Folge, was zu einer subjektiven Beschränkung der zu testenden *a priori*-Hypothesen führt (ZELDITCH 1987, LEAMY ET AL. 1999, BOLKER 2000, KLINGENBERG und ZAKLAN 2000).

CHEVERUD (1996) unterscheidet drei Formen morphologischer Integration: (1) Funktionale/ontogenetische Integration, (2) genetische Integration und (3) evolutionäre Integration, welche mittels Korrelations- bzw. Varianz/Kovarianz-Analysen experimentell untersucht werden können. Die funktional/ontogenetische Integration beleuchtet die Interaktionen morphologischer Elemente im Kontext mit deren Funktionen und/oder innerhalb der Individualentwicklung. Die gemeinschaftliche Vererbung von Merkmalen im Sinne der



Pleiotropie oder Polyphänie wird als genetische Integration bezeichnet. Die verknüpfte Evolution diverser Elemente in einem funktionalen Komplex ist Gegenstand der evolutionären Integration. Alle drei Integrationsformen sind miteinander verknüpft. Funktionale oder ontogenetische Integration auf der Ebene des Individuums führt zur genetischen Integration in der Population und damit der phylogenetischen Integration in der Stammlinie (CHEVERUD 1996, MARROIG und CHEVERUD 2001). Integrative Muster komplexer Merkmale scheinen speziesspezifisch persistent zu sein, um den langfristigen Erhalt einer durch selektive Einflüsse entstandenen ontogenetischen Homöostase zu gewährleisten. Funktionale selektive Einflüsse dagegen etablieren sich relativ kurzfristig am Phänotyp, so dass hier eine Balance zwischen internen und externen Einflüssen geschaffen werden muss (MARROIG und CHEVERUD 2001, PIGLIUCCI und PRESTON 2004, YOUNG 2004, YOUNG und BADYAEV 2006). In diesem Kontext verwundert es nicht, wenn ontogenetische Integration meist die embryonalen Stadien und funktionale Integration fetale und juvenile Stadien betrifft (ZELDITCH und CARMICHAEL 1989, GOSWAMI 2006, RICHTSMEIER ET AL. 2006). Interspezifische Unterschiede zwischen strukturellen phänotypischen Korrelationen scheinen von Ernährungsgewohnheiten und einander ähnlichen Speziationen beeinflusst zu sein (ACKERMANN and CHEVERUD 2000, MARROIG und CHEVERUD 2001).

Funktionale Komplexe zeigen eine hohe Sensibilität gegenüber äußeren Einflüssen, bleiben in ihrer phylogenetischen Konfiguration jedoch beständig und kanalisieren stress-induzierte morphologische Abweichungen, so dass ein Individuum unter extremen Bedingungen weiterexistieren kann und eine generelle Stressresistenz in der Population evolviert (BADYAEV und FORESMAN 2004, BADYAEV ET AL. 2005). HALLGRÍMSSON ET AL. (2004) verglichen die kraniofazialen Strukturen transgener Mäuse mit denen von Makaken und konnten zeigen, dass Veränderungen in der (onto)genetischen Entwicklung gleichartige phänotypische Varianzen erzeugen. Desgleichen errechneten BOOKSTEIN ET AL. (2003) ähnliche integrative Muster für die mediansagittale Ebene zwischen zwei Stichproben von *Homo*, die nach evolutionärer (inkl. fossile Hominini) und ontogenetischer Integration sortiert waren. GOSWAMI (2007) konnte dagegen keinen Zusammenhang zwischen evolutionären und ontogenetischen Modulen (Stichwort: Heterochronie) bei Mammalia finden, was durch die Analysen von BININDA-EMONDS ET AL. (2003) gestützt wird. RICHTSMEIER ET AL. (2006) untersuchten die phänotypische Integration von Hirn und Schädel *via* 3D-Rekonstruktion der kraniosynostotischen Vorgänge während des kindlichen Wachstums und stellten fest, dass der prämatu-



Verschluss von Suturen (hier auch Fontanellen) keinen Einfluss auf die Integration von Neuro- und Viszerokranium hat. Diese Resultate übertragen die Autoren modellhaft auf die Evolution des synapsiden Säugetierschädels und damit einhergehenden Reduktionen von neurokranialen Knochen. GUNZ und HARVATI (2007) berechneten *via* GMM, dass integrative Muster innerhalb der Knochen des Hirnschädels von Neandertalern und anatomisch-modernen Menschen nahezu gleichartig ausgeprägt und phylogenetisch fest verankert sind. Allerdings machen die Autoren deutlich, dass diese Affinitäten keine taxonomischen Rückschlüsse und damit die Rekonstruktion einer engen Verwandtschaft zwischen Neandertalern und modernen Menschen zuließen sondern nur Derivate einer ähnlich verlaufenden Ontogenese seien. Den Einfluss der Individualentwicklung auf die Morphe des gesamten Schädels betonte schon ENLOW (1968, 1982) in seinen Werken zum kraniofazialen Wachstum, in denen er zu Analyse Zwecken ‚kraniofaziale Level‘ der Schädelentwicklung einteilte, die den Differenzen in der Maturation skelettaler Komponenten entsprechen sollten (ENLOW und HANS 1996). Bezüglich integrativer Analysen von Schädelstrukturen mahnen PAN und OXNARD (2002), dass Analysen an Teilen des Schädels, wie bei den meisten Fossilfunden üblich, irreführende Schlussfolgerungen erzeugen müssten und strukturelle Integration sowie Morphogenese nur am gesamten Schädel erfasst werden könnten.

Zusammenfassend ist festzuhalten, dass es bezüglich der Definition der Begriffe Integration und Modularität sowie der Interpretation analytischer Ergebnisse im Hinblick auf onto- und phylogenetische Fragestellungen bisher keinen Konsens unter den Wissenschaftlern gibt. Hinzu kommen die Unsicherheiten, welche die Merkmalsauswahl und korrekten mathematischen Prozeduren sowie die Einbeziehung assoziierter Forschungsgebiete anbelangen. Nichtsdestotrotz können diese Analysen in ihrer Gesamtheit ein Verständnis der Prozesse innerhalb der morphogenetischen Entwicklung von strukturalen Systemen forcieren.



4.5 Geometric Morphometrics (GMM) und Landmarkanalysen

Nach SLICE (2005, S. 4) vereinigt GMM „...the suite of methods for the acquisition, processing, and analysis of shape variables that retain *all* of the geometric information contained within the data“. Die Konservierung der geometrischen Information über alle Analyseschritte hinweg ist der tatsächliche Vorteil der GMM gegenüber der traditionellen Morphometrie, welche die Form/Gestalt in einzelne Längen-, Winkel- und Bogenmaße zergliedert (ROHLF und MARCUS 1993; BOOKSTEIN

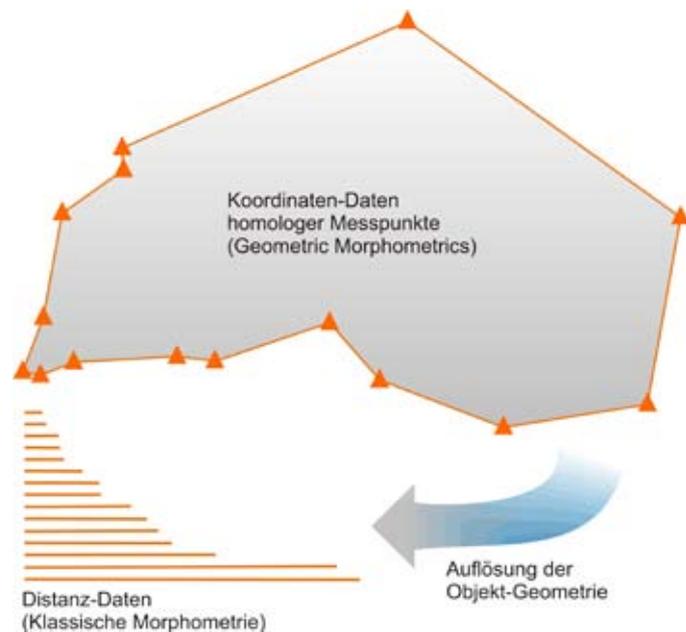


Abb. 4.15: Geometrische vs. klassische Morphometrie; Eliminierung der räumlichen Information durch Streckenmaße: oben = mediansagittale LM, unten = Distanzmaße ohne räumliche Information

1996, 1997; DRYDEN und MARDIA 1998; BOOKSTEIN und ROHLF 2004; vgl. Abb. 4.15). Letzteres verhindert nicht nur die korrekte räumliche Rekonstruktion eines untersuchten Objektes sondern auch die Vergleichbarkeit konfigurativer Gestaltveränderungen per Visualisierung. Diverse Gründe sprechen jedoch dafür, auch heute noch ‚klassische‘ Distanzmaße zu verwenden (vgl. Kap. 7.6). GMM beinhaltet nicht nur Analysen von LM-Koordinatendaten (s. u.), sondern ebenso den multivariat-statistischen Vergleich von Umrissen („outlines“), Kurvaturen und Flächen („surfaces“) sowie sogenannte Distanzmatrixanalysen (**E**uclidean **D**istance **M**atrix **A**nalysis = EDMA; LELE und RICHTSMEIER 2001; RICHTSMEIER ET AL. 2002, 2005; WILLMORE ET AL. 2007), welche Strecken-Konfigurationen als Datengrundlage nutzen. Im Vergleich mit der traditionellen Morphometrie haben sich die mathematischen Methoden, im Gegensatz zu den eigentlichen Messmethoden, nur unwesentlich verändert und wurden lediglich an die Erfordernisse dreidimensionaler Daten angepasst und durch Visualisierungsmethoden ergänzt (Übersicht in ADAMS ET AL. 2004, MÜLLER 2005, HARDT und HENKE 2006). Dies bezeichnet BOOKSTEIN (1996a, b) als die „Morphometrische Synthese“, welche die sogenannte „Morphometrische Revolution“ (ROHLF und MARCUS 1993) induzierte.

Im Folgenden soll nun die Aufnahme von Koordinatendaten in drei Dimensionen *via* LM als



Kernmethode der statistischen Analysen dieser Arbeit näher beleuchtet werden.

Morphometrie im Sinne der Landmarkanalyse definiert abstrakte Gestalträume, welche auf Koordinatendaten basieren, die mittels homologer zwei- oder dreidimensionaler LM auf den jeweils untersuchten Objekten gemessen wurden (ROHLF und MARCUS 1993, ZELDITCH ET AL. 2004, WILEY ET AL. 2005). Homolog meint hier innerhalb und zwischen Individuen einer Population auf ‚phylogenetisch bauplanidentischen‘ Strukturen lokalisiert und als mathematisch kongruent zu betrachten. Die drei Homologiekriterien (Kriterium der Lage / der spezifischen Qualität und Struktur / der Kontinuität) nach REMANE (1952) sind auch bei rein konstruierten LM unbedingt strikt einzuhalten. Nach ZELDITCH ET AL. (2004) sind zudem drei weitere Kriterien für ‚ideale‘ 3D-LM zu berücksichtigen

1. LM bleiben (relativ zu den umgebenden LM) in ihrer Position konstant;
2. LM erfassen, durch eine homogene Verteilung über die gemessene Struktur, adäquat die Morphologie des Objektes;
3. LM müssen Reliabilität (Zuverlässigkeit) gewährleisten und reproduzierbar sein.

Ein Individuum entspricht in der Datenmatrix der Gesamtkonfiguration aller diskreten Koordinatenpunkte, welche an diesem einen Exemplar aufgenommen wurden. Die erhaltene Konfiguration wird mit denen sämtlicher gemessener Individuen verglichen und erzeugt einen multidimensionalen nicht-kartesischen Gestaltraum (‚Kendall’s shape space‘ oder ‚Hypersphäre‘ nach KENDALL 1984, 1985), in welchem ein Exemplar an einem einzigen Ort (Punkt) lokalisiert ist. Infolgedessen verändert sich der Gestaltraum je nach Anzahl und Eigenschaften der einbezogenen Objekte, so dass statistische Befunde bzw. deren Interpretation die spezifische Zusammensetzung der Stichprobe unbedingt berücksichtigen müssen. Bei einer 3D-Analyse hat dieser ‚Shape Space‘ $3k-7$ Freiheitsgrade, wobei k der Anzahl von LM und -7 der mathematischen Reduktion von Freiheitsgraden² durch die Superimpositionsprozedur entspricht (SLICE 2005). Es ist unabdingbar, diesen Raum auf eine kartesische Fläche (‚Kendall’s Tangent Space‘) abzubilden, denn lineare statistische Berechnungen lassen sich nur in diesem durchführen (DRYDEN und MARDIA 1998). Das Prinzip entspricht der Projektion von dreidimensionalen Kontinenten, welche real auf der

²3 FG Translation, 3 FG Rotation, 1 FG Größe – durch Überlagerung der LM-Konfigurationen und die Ermittlung der Zentro- idgröße, per „...square root of the sum of squared distances of the landmarks in a configuration to their average location“ (Slice 2007, S. 263).



sphärischen Planetenoberfläche liegen, auf eine zweidimensionale geographische Karte. Die Rekapitulation einer Landmarkanalyse durch einen zweiten Untersucher erfordert: (1) die präzise Beschreibung der Messpunkte, (2) den Ausschluss systematischer Fehler durch eine exakte Fehlermessung und (3) ein geeichtes und präzises Messinstrument. Weitere Erläuterungen zu diesen Punkten:

1. enthält die Nummerierung, die Bezeichnung, die jeweilige Abkürzung und eine Typologisierung nach Zuverlässigkeit (BOOKSTEIN 1991);
2. Messfehler, welche intra- und intersubjektiv über 2% Abweichung zeigen, sollten ausgeschlossen werden (zu addieren ist dabei die Abweichung des Messgeräts!);
3. die Abweichung sollte bekannt sein und das Gerät geeignet für das zu untersuchende Material.

Die in (1) angesprochene Typologisierung erlaubt die Zuordnung von LM in einer graduellen Hierarchie von I-III, wobei I präzise definierbare LM, II Maxima/Minima von Kurvaturen sowie Endpunkte von Suturen o.Ä. und III konstruierte oder projektivische LM zugeordnet werden:

Typ I: (anatomische LM) sind diskrete, lokal präzise definierte LM (z.B. der Schnittpunkt zwischen drei knöchernen Strukturen)

Typ II: (anatomische/ mathematische LM) LM, die Maxima/ Minima von Kurvaturen oder Endpunkte einer Struktur kennzeichnen und keine Information über die umgebende Strukturen enthalten

Typ III: (Pseudo-LM) konstruierte LM, z.T. auf projektivischen Maßen basierend, zwischen Typ I-LM liegende Punkte oder Endpunkte der „größten Breite“ oder des „größten Durchmessers“

Die Prozessierung der Rohdaten erfolgt nach einem strikten Protokoll, welches in MÜLLER (2005) ausführlich beschrieben ist und hier nur stichpunktartig wiedergegeben wird.



- Bereinigung der Datenmatrix je nach angestrebter Statistik;
- Superimposition der LM-Konfigurationen per 'Generalized Least Squares Procrustes Analysis (GPA)' (GOWER 1975) unter Verwendung der Methode der kleinsten Quadrate und damit Erhalt der sogenannten 'Procrustes Residuals' oder 'Shape variables', welche die Differenz der Einzelkoordinaten von den kongruenten Koordinaten der Mittelwertgestalt repräsentieren (vgl. Abb. 4.16);
- Multivariate Datenanalyse und Visualisierung der Resultate (vgl. Abb. 4.17, hier für eine 2D-Analyse)

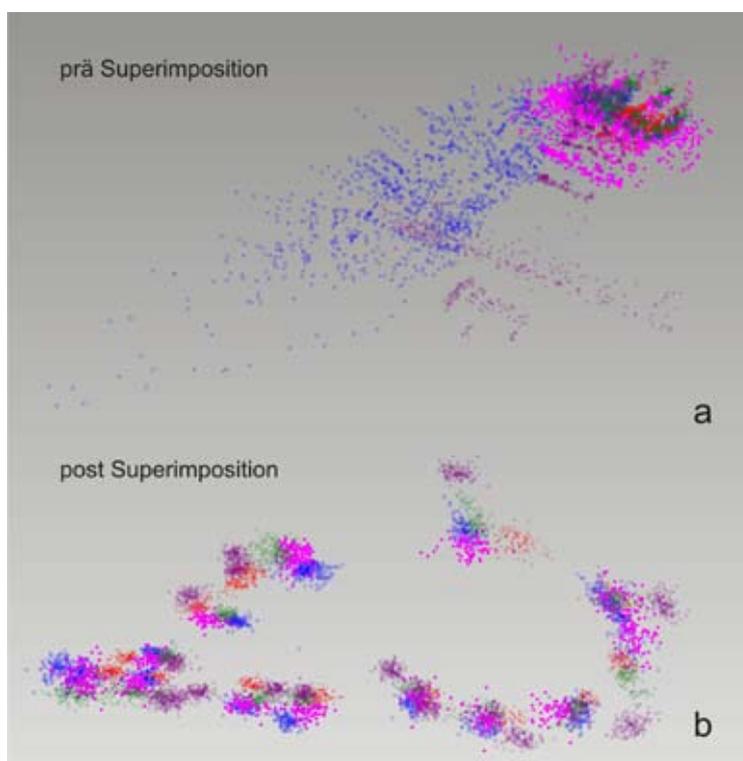


Abb. 4.16: 3D-Datensatz der mediansagittalen LM; **a** vor Superimposition, **b** nach Superimposition

Die Visualisierung dreidimensionaler Ergebnisse ist auf einem zweidimensionalen Medium (Papier) erheblich erschwert, denn die Darstellung erfordert in jedem Fall Ansichten aus mehreren Perspektiven. Zudem ist es nicht möglich, eine Präsentation in Form eines Deformationsnetzes (THOMPSON 1917) – hier als Thin-Plate-Spline (TPS) bezeichnet (vgl. Kap. 5.2.1) – zu verwenden, denn diese sind

auf 2D-Daten beschränkt und nur koplanar (auf einer Ebene lokalisiert) anwendbar (ZELDITCH ET AL. 2004, MÜLLER 2005). Folglich ist es ratsam, auf die digitale virtuelle Darstellung der Daten zurückzugreifen und diese per Bildschirm zu betrachten; diese dynamischen Bilder wiederum erschweren allerdings die schriftliche Beschreibung der Beobachtungen.

Die Anwendungsgebiete der GMM sind mannigfaltig und die bearbeiteten Hypothesen desgleichen. So erstrecken sich die Analysen von Gestaltvergleichen des gesamten Kraniaum und Teilen desselben (ZOLLIKOFER und PONCE DELEON 2002; GUY ET AL. 2003; HARVATI 2003; BRUNER ET AL. 2003, 2004; BERGE und PENIN 2004; O'HIGGINS und PAN 2004; ROSAS und

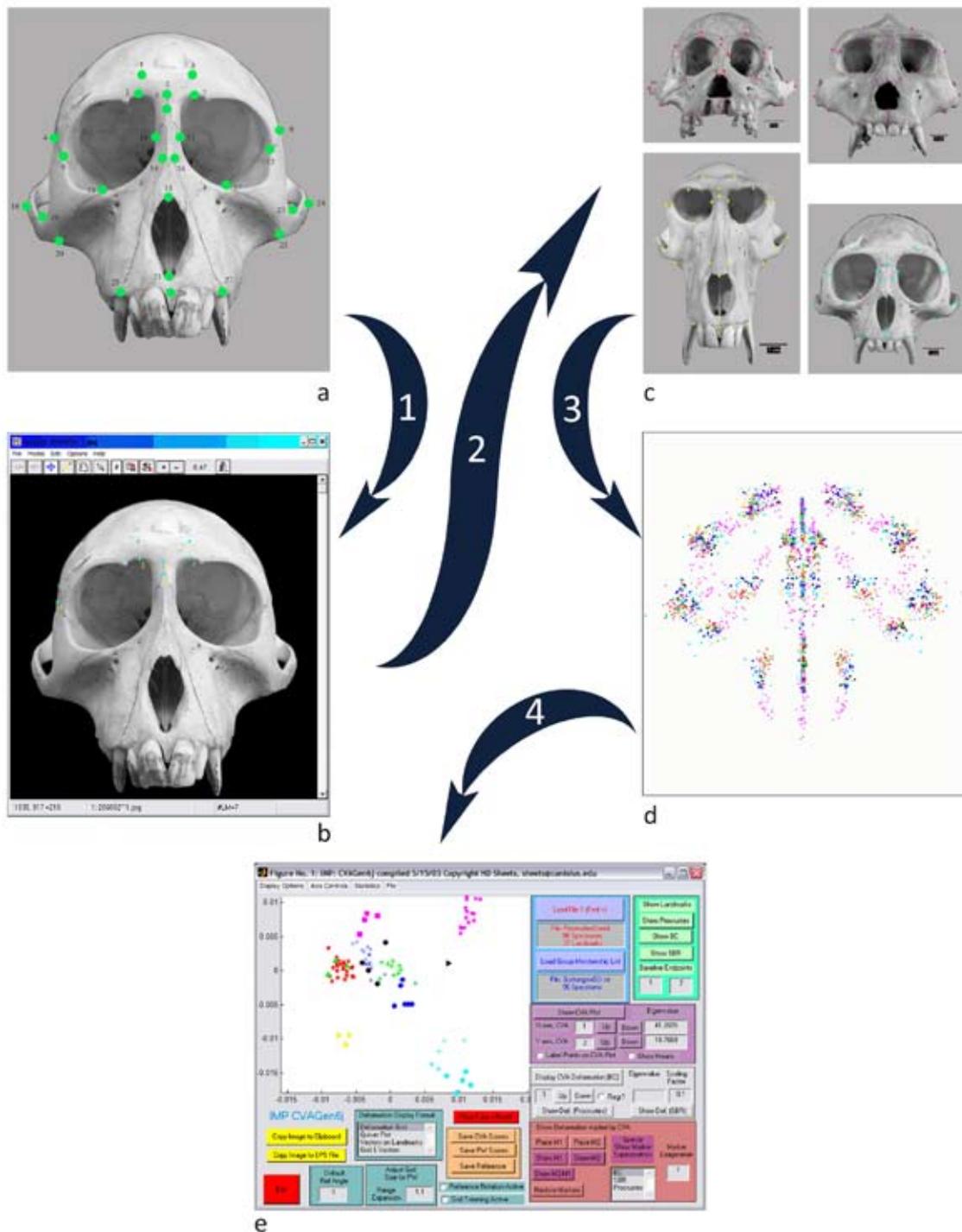


Abb. 4.17: Ablauf einer zweidimensionalen Landmarkanalyse. **a** Festlegung und Nummerierung der Landmarks für die betreffende Form, **b** Akquisition der Koordinatenwerte, **c** Datenaufnahme bei mehreren Objekten, **d** Superimposition der homologen Landmarks; farbliche Kennzeichnung der jeweiligen Gruppierungen, **e** multivariate Datenanalyse; Zahlen 1-4 geben die Reihenfolge für die einzelnen Schritte an



BASTIR 2004; SINGLETON 2005; BASTIR ET AL. 2006, 2008; JONKE ET AL. 2007; BRUNER und RIPANI 2008; BAAB 2008; BRUNER und MANZI 2008) über prozessuale Aspekte von Heterochronie, Allometrie und Ontogenie (BOOKSTEIN ET AL. 2003, ZUMPANO und RICHTSMEIER 2003, COBB und O'HIGGINS 2004, MITTEROECKER ET AL. 2004, VIDARSDÓTTIR und COBB 2004, BULYGINA ET AL. 2006, LEIGH 2006, McNULTY 2006, McNULTY ET AL. 2004) bis hin zu phylogenetischen Analysen (HARVATI 2003, GONZÁLES-JOSÉ ET AL. 2008). Die genannten Publikationen stellen nur einen kleinen Ausschnitt der jüngeren Arbeiten dar; interessanterweise werden die Methoden der GMM insbesondere von physischen Anthropologen und Primatologen eingesetzt (O'HIGGINS 2001).



4.6 Weiterführende Analysemethoden und assoziierte Techniken

Interpretationen, die auf den Resultaten einer morphologischen Analyse beruhen, müssen zwangsläufig in das Netzwerk der biologischen Bedingungen, welche auf die untersuchten Organismen oder Organsysteme einwirken, integriert werden. Diese Eingliederung erfolgt vorwiegend mittels der Erkenntnisse aus unmittelbar assoziierten oder doch zumindest benachbarten Disziplinen. In den folgenden zwei Unterkapiteln sollen einige dieser Forschungsrichtungen bzw. -techniken vorgestellt werden.

4.6.1 Virtuelle Rekonstruktion oder Morphologie in drei Dimensionen

„ [...] **Virtual Reality** must create perceptual *and* interactive equivalence of at least some aspects of the physical world. Perceptual equivalence requires that the computer generate and emit signals that emulate the physical world and match the characteristics of our sensory perception“ (ZOLLIKOFER und PONCE DE LÉON 2005, S. 8). Die Autoren drücken damit aus, dass schon reale Objekte ein geschlossenes Feedback-System, bestehend aus dem sensomotorischen System des Benutzers/Anwenders und dem Objekt selbst, erfordern. Die Rekonstruktion und Manipulation virtueller Objekte in einer artifiziellen Wirklichkeit verlangt nach einer gleichartigen Rückkopplung mit einer äquivalenten digitalen Schnittstelle (vgl. Abb. 4.18).

Die Datenaufnahme für virtuelle Rekonstruktionen erfolgt gegenwärtig mittels nicht-invasiver Schichtaufnahmeverfahren wie CT (Computertomografie), μ CT (Mikro-Computertomografie) und/oder MRT (Magnetresonanztomografie). Letztere nutzt die Ablenkung eines starken Magnetfeldes und die unterschiedlichen Dichten von organischen Geweben zur Erzeugung des Bildes, erstere basieren auf Röntgenstrahlung und durchleuchten das Objekt aus verschiedenen Richtungen, um anschließend ein Bild zu errechnen. In beiden Fällen ist das Bild computergeneriert und damit schon dieser erste Schritt anfällig für systematische Fehler (ZOLLIKOFER und DE LÉON 2005). *Via* Segmentationssoftware (z.B. amira™) werden die erhaltenen seriellen zweidimensionalen Aufnahmen in dreidimensionale Objekte überführt und diese weiter verfeinert, bis das gewünschte Resultat erreicht ist. Sowohl zwei- als auch dreidimensionale Daten können während dieser Phasen mittels morphometrischer Methoden

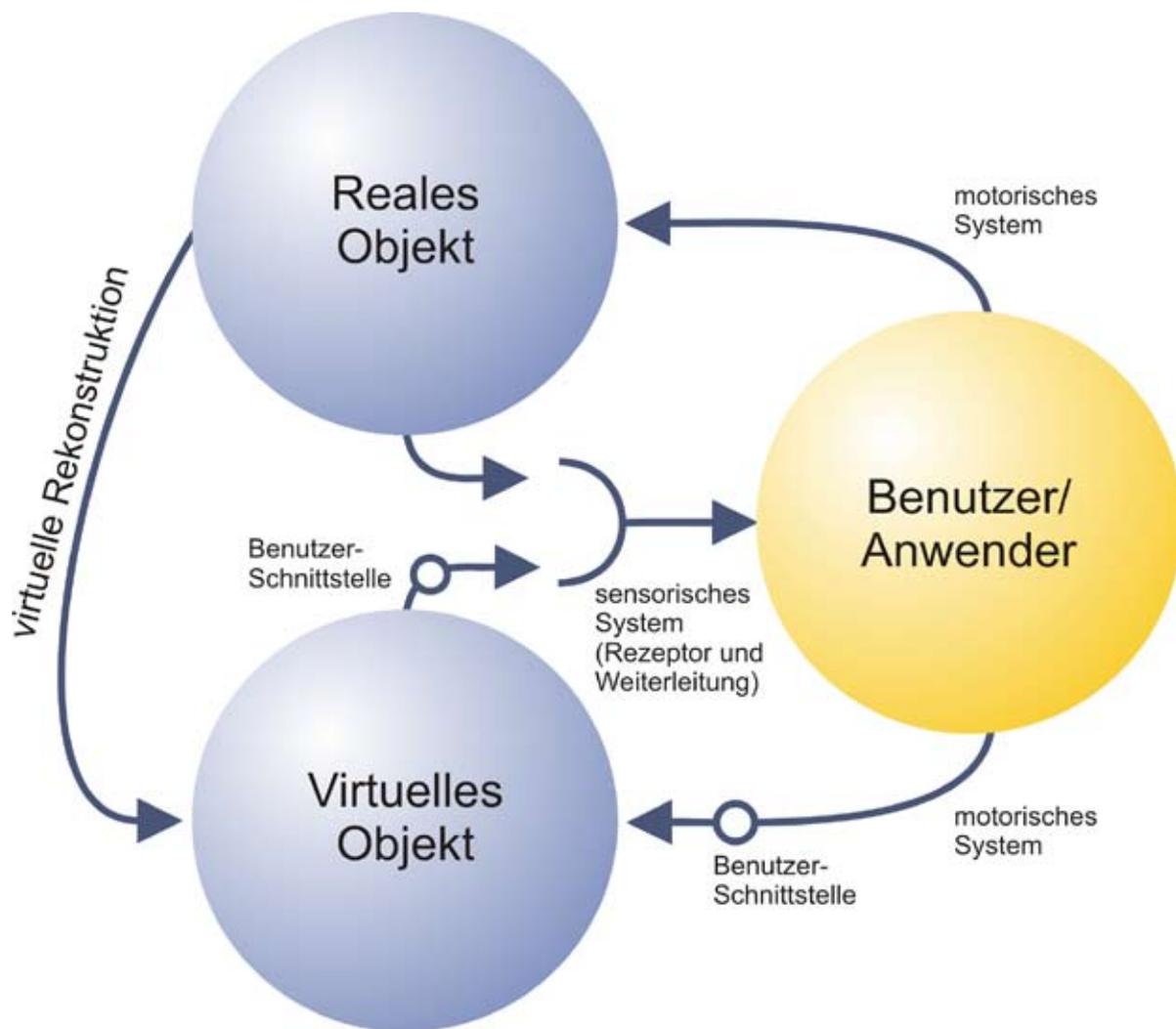


Abb. 4.18: Rückkopplungssystem zwischen realem und virtuellem Objekt sowie dem Subjekt des Betrachters (umgezeichnet nach ZOLLIKOFER und PONCE DE LÉON 2005)

analysiert werden, so dass sich verschiedene Ebenen der statistischen Aufarbeitung anbieten (ULHAAS 2007, LAZENBY ET AL. 2008). Des Weiteren bieten die meisten Programme die Anfertigung von Schnitten in allen möglichen Ebenen an, so dass eine 2D-Analyse auch nach Abschluss der Modellierung noch möglich ist. Das finale 3D-Modell kann mittels Rapid Prototyping (RP) Technologie (z.B. Stereolithografie) in ein reales Objekt überführt werden, welches dann für weitere Analysen und/oder zu Präsentationszwecken zur Verfügung steht. Einige der großen Vorteile dieser Vorgehensweise sind: (1) die nicht-invasive Anfertigung von Modellen, welche die Originale unberührt lässt, (2) die Möglichkeit der wiederholten Anfertigung realer Modelle mittels RP (Stichworte: ‚real virtuality‘ und ‚blueprint‘), (3) die statistische Analyse mittels GMM, (4) der Aufbau und/oder die Kombination objektbezogener Datenbanken, die einen komparativen Zugang ermöglichen. In jüngerer Zeit nutzen Wissenschaftler die Möglichkeit des ‚Morphings‘, bei der die eine Gestalt mittels kontinuier-



licher Transformation in eine andere Gestalt überführt wird, um eine evolutive oder ontogenetische Trajektorie zu visualisieren (WILEY ET AL. 2005, SPECHT ET AL. 2007). Diese Art der ‚virtuellen Evolution‘ sollte jedoch mit Vorsicht betrachtet werden, denn sie bilden rein äußerliche Vorgänge eines hoch komplexen Vorgangs ab und können nur als Anschauungsmaterial für einen möglichen Gestaltwandel gesehen werden.

Im Bereich der Paläontologie insbesondere der Paläoanthropologie hat sich die beschriebene computer-assistierte Methodik in den vergangenen Jahren etabliert (PONCE DE LÉON und ZOLLIKOFER 1999; WEBER 2001; WEBER ET AL. 2001; BRÄUER ET AL. 2004; KONO 2004; MAFART ET AL. 2004; BRUNER und MANZI 2005; WILEY ET AL. 2005; ZOLLIKOFER und PONCE DE LÉON 2002, 2005; ZOLLIKOFER ET AL. 1998, 2005; CABANIS ET AL. 2007; SPECHT ET AL. 2007; ULHAAS 2007; LAZENBY ET AL. 2008). Das nicht-invasive Herauslösen eines Fossils aus der sedimentären Matrix sowie die Möglichkeit der Entzerrung taphonomisch und diagenetisch bedingter plastischer Deformationen und die Visualisierung kleinster Strukturen (z.B. knöcherne Trabekel) machen virtuelle Rekonstruktionen in Kombination mit den zuvor besprochenen morphometrischen Methoden zu einem elaborierten Werkzeug der progressiven vergleichenden Morphologie. Dynamische Analysen digitaler Modelle werden die virtuelle Analyse morphologischer Strukturen und Systeme in näherer Zukunft komplettieren (ULHAAS 2007). Alleine der Zugang zu relevantem Material, hochauflösenden Scannern und die Verfügbarkeit leistungsstarker Computersysteme mit adäquater und benutzerfreundlichen Software limitieren die vielfältigen Möglichkeiten der virtuellen Beantwortung naturwissenschaftlicher Fragestellungen aus diesem Bereich.

4.6.2 Ergänzende Zugänge für GMM-Analysen

Konstruktionsmorphologie

Während eines Symposiums zum Thema Konstruktionsmorphologie schlugen SCHMIDT-KITTLER und VOGEL (1991, S. 1) folgende Definition vor: „Constructional morphology is the study of organisms and their parts as coherent systems and subsystems that obey statically and dynamically (at rest and in movement) physical principles and processes“. Diese rein mechanistische Sichtweise organischer Systeme als regelhaft geordnete (bionome) Systeme geht zurück auf die Überlegungen DA VINCI im 15. Jh, der den Körper ebenfalls als mecha-



nisches System miteinander wechselwirkender Untersysteme verstand. Auf der Webpräsenz des Frankfurter Institutes für Evolutionswissenschaften der Morphisto GmbH (<http://www.morphisto.de/forschung/index.html>) ist Folgendes zu lesen: „Konstruktions-Morphologie ist die Untersuchung der Bauweise (der Körper-Konstruktion) unter biomechanischen und physikalischen Aspekten. Wissenschaftstheoretisch gesehen, werden Organismus-Modelle konzipiert“. In ihrem Gesamtkonzept folgen die Wissenschaftler der *Hydroskelett-Theorie* nach GUTMANN (1972a, b) und SEILACHER (1970), welche die hydraulischen Gegebenheiten flüssigkeitsgefüllter Hohlräume beschreibt und diesen sogenannten ‚Pneus‘ formbildende und damit die evolutive ‚Optimierung‘ bestimmende Eigenschaften zuschreibt. In der Betrachtung evolutiv morphogenetischer Vorgänge sind infolge endogener ‚konstruktiver Sachzwänge‘ demnach ausschließlich hydrotechnische Veränderungen in eine Richtung zu beobachten, die den gesamten Funktionsapparat (Organismus als Funktionseinheit) berücksichtigen und nicht Einzelmerkmale wie bei kladistischen Analysen üblich (GUTMANN 1991, GUDO 1997). Seit der Bildung erster Lipidmembranen bis zur Radiation der Eukaryoten seien evolutive Vorgänge *in toto* mittels hydrophysikalischer Gesetzmäßigkeiten und in einer irreversiblen Abfolge zu erklären³. Die Prinzipien des ‚Reverse-Engineering‘, also der Re-Konstruktion, kommen bei den Analysen innerhalb der Frankfurter Organismus- oder Modelltheorie zur Anwendung. Dabei werden die Konstruktionselemente in ihrer Bauweise untersucht und isoliert, ihre Funktion analysiert und der ‚Fertigungsprozess‘ rekonstruiert. Letzteres verdeutlicht, warum die Frankfurter Schule eine Trennung von Funktions- und Konstruktionsmorphologie strikt ablehnen muss.

Funktionsmorphologie

NACHTIGALL (1991, S. 32) beschreibt die Ziele der Funktionsmorphologie folgendermaßen: „The functional morphologist tries to understand a structure from its functional aspects, or to describe and explain functional correlation between individual structural elements“. ETTER (1994, S. 15) formuliert zwei Fragen der Funktionellen Morphologie: (1) „Wozu dient die untersuchte Struktur“ und (2) „Wie funktioniert die Struktur?“. Hier wird die Morphologie als primär adaptiv verstanden und die durch selektive Drücke kanalisierte Anpassung der Organismen an ihre Umwelt untersucht. In diesem Zusammenhang interessieren ferner die ‚Vorteile‘ bzw. der selektive Gewinn einer funktionellen Komponente für das Überleben des

³An dieser Stelle ist auf die argumentative Nähe zum aristotelischen *scala naturae*-Prinzip hinzuweisen.



Tieres und die Anwendung der daraus gewonnenen Erkenntnisse auf systematische und phylogenetische Fragestellungen (LAUDER 1990, SZALAY 2000, TURNER 2000). So wären beispielsweise die Fragen nach dem adaptiven ‚Nutzen‘ der Airorhynchie bei *Pongo* oder der aberranten Nasen- und Nebennasenraummorphologie der Neandertaler solche, die noch immer nach einer die Funktion betreffenden Antwort verlangen. REIF (1975, S. 154) beschreibt „bautechnische Limitierungen“ für den „biologischen Apparat“, die er in: (1) physikalische, (2) chemische und (3) geometrische Gesetzmäßigkeiten gliedert. Physikalische Naturgesetze begrenzen seiner Meinung nach den Größenbereich der Konstruktionen, die Fähigkeit zur oxidativen Energiegewinnung seien die chemischen Grenzen eines Lebewesens und schließlich würden die Formbildungsprozesse nur innerhalb einer begrenzten Anzahl von Grundmustern ablaufen. Er fordert die ganzheitliche funktionelle Betrachtung des Organismus und insbesondere seiner Ontogenese als „Maschinen-Analogon“ in biophysikalischer und -chemischer Hinsicht. Diese rein adaptionsistische Sichtweise wird, unter dem Vorwurf des Reduktionismus, zum Teil heftig kritisiert (GOULD 1970, 1973; GOULD und LEWONTIN 1979). Dass die Funktion direkt die Form determinieren würde (form follows function) ist als These des ‚Funktionalismus‘ zu charakterisieren, dem einerseits die Hypothese der selektiven Neutralität von Strukturen (Neutralismus, KIMURA 1983) und andererseits das „function-follows-form-Konzept“ des Strukturalismus (LAMBERT und HUGHES 1984) entgegensteht.

Evolutionsmorphologie

Die Synthese der Erkenntnisse von biomechanischen Form-Funktions-Analysen und Konstruktionsmorphologie sowie ihre Interpretation im Rahmen der Phylogenese ist die Aufgabe der Evolutionsmorphologie (HENKE und ROTHE 1994, BUDD und OLSSON 2007, SARGIS und DAGOSTO 2008).

Biomechanik

Grundsätzlich ist Biomechanik die Wissenschaft von der mechanischen Beschreibung und Erklärung der Erscheinungen und Ursachen der Bewegung unter Berücksichtigung der biologischen Bedingungen des Organismus. Dazu bedient sie sich mechano-physikalischer Gesetze aus den Teildisziplinen Statik, Dynamik, Kinetik und Kinematik. Organische Strukturen reagieren im Sinne eines Feedbacksystems auf mechanische Belastungen oder Entlastungen mit Umbauten der strukturellen Matrix, z.B. Zu- oder Abnahme der Knochendicke, Verdichtung



oder Lockerung der Knochen trabekel (WOLFF 1892, 1899; KUMMER 1975). Es lassen sich aus den strukturellen Gegebenheiten, d.h. der äußeren und inneren Gestaltung einer Struktur, Rückschlüsse auf die Richtung und Stärke der einwirkenden Kräfte und ihre anatomische Kompensation schließen. Besonders in der Sportmedizin und -anthropologie spielen die Erkenntnisse dieser Forschungsrichtung zur Optimierung athletischer Bewegungsabläufe, für die Verletzungsprävention und die Rehabilitation nach Verletzungen eine große Rolle (BERNHARD und JUNG 1998, RASCHKA 2006).

Für den Bereich der evolutionsmorphologischen Analysen an Fossilien und rezentem Material hat sich die Biomechanik als wertvolles Werkzeug zur Untersuchung der möglichen Funktion und Leistungsfähigkeit einer diskreten Struktur erwiesen (RAFFERTY ET AL. 2003). So bedienen sich paläoanthropologisch arbeitende Funktionsmorphologen dieser Technik um „...den anthropogenetischen Formenwandel des Schädels durch gezielte Hypothesen auf den Grundlagen biomechanischer Gesetzmäßigkeiten vollständig als Konsequenz veränderter mechanischer Anforderungen zu erklären“ (HENKE und ROTHE 1998, S. 163).

Finite Elemente Methode

Die Finite Elemente Methode (FEM) ist eine dem mechanischen Ingenieurwesen entlehnte Analyseverfahren, welche mathematisch gesehen ein numerisches Verfahren zur Lösung von Differentialgleichungen darstellt. Eine zu untersuchende Struktur bzw. das Zielgebiet wird dazu in eine beliebig große Anzahl von polygonen Teilgebieten (z.B. Tetraeder, Polyeder) eingeteilt, welche in ihrer Ausdehnung und Anzahl endlich – also finit – sind (vgl. Abb. 4.19). Die Deformationen dieser finiten Elemente können anschließend unter diversen Randbedingungen (z.B. Höhe und Art der Krafteinwirkungen [thermisch und/oder mechanisch], Richtung der Krafteinwirkung, Elastizität der untersuchten Struktur) simuliert und kalkuliert werden (STEINKE 2007).

Bereits in den 70er Jahren fand die FEM als Methode in den Ingenieurwissenschaften und der orthopädischen Medizin ihre Anwendung (RAYFIELD 2007), die Integration in die organismische Morphologie erfolgte allerdings erst in den 90er Jahren. Besonders für die morphologischen Fragestellungen in der Anthropologie und Paläontologie bietet sich die FEM als laborierte Technik zur Analyse der strukturellen Kompensation von Druck-, Zug- und Torsionskräften sowie die Adaptation knöcherner Systeme in Abhängigkeit von organomechanischen Zwängen an (FASTNACHT 2001; PREUSCHOFT ET AL. 2002; WITZEL 2002;



WITZEL ET AL. 2004; PREUSCHOFT und WITZEL 2004a, b, 2005; WITZEL und PREUSCHOFT 2002, 2005; METZGER ET AL. 2005; RICHMOND ET AL. 2005; RAYFIELD 2007; MORENO ET AL. 2008). Zudem können aus ‚Rohlingen‘ oder sogenannten ‚Hüllvolumina‘ durch simulierte speziesspezifische Belastungsmuster (z.B. Kaudruck bei *Gorilla*) virtuelle Schädel herausgearbeitet werden, in denen die Spannungsmuster mit den knöchernen Strukturen nahezu kongru-

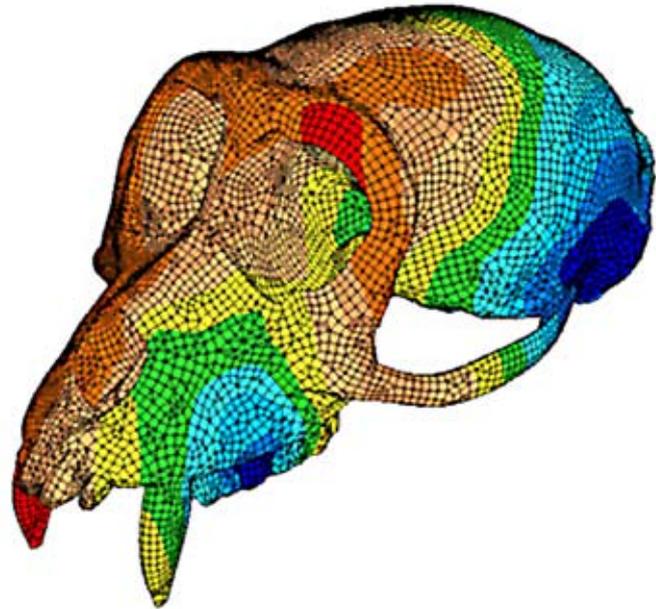


Abb. 4.19: Finite Elemente Modell eines *Macaca*-Kranium (Quelle: www.algor.com/news_pub/cust_app/monkey_skull/default.asp)

ent erscheinen (WITZEL 2002, PREUSCHOFT und WITZEL 2004b). Bedauerlicherweise sind *in vivo*-Messungen der wirkenden Muskelkräfte und auch die Elastizitätsmodi der beteiligten Strukturen selten Gegenstand der Forschung, so dass die Datenlage als mangelhaft zu bezeichnen ist.



5. Material und Methoden

Nachfolgend soll detailliert dargestellt werden, welche Materialien verwandt wurden und welche Techniken bzw. Methoden zur Anwendung kamen. Eingangs werden das untersuchte Material, die Messmethode und das Messgerät sowie die Fehlermessung vorgestellt. Für die weitere strukturierte Übersicht ist es erforderlich die Methoden der *geometrisch-statistischen Analysen* und *dreidimensionalen Rekonstruktionen* ausführlich zu beschreiben. Der erstgenannte Bereich beinhaltet die Erfassung und Verrechnung dreidimensionaler Koordinatendaten, letzterer die Erstellung virtueller 3D-Modelle mittels der interaktiven Segmentations-Software amira™. Ergänzend und abschließend werden die fotografische und radiometrische Erfassung ausgewählter Individuen mit allen für die Rekapitulation relevanten Parametern vorgestellt.

In den nachfolgenden Kapiteln werden für diverse Begrifflichkeiten Abkürzungen verwendet, die aus Verständnisgründen an dieser Stelle eingeführt werden müssen:

- | | |
|--|-------|
| ▪ Kraniofazialer Komplex | KFK |
| ▪ Fazialkranium | FK |
| ▪ Faziales Modul | FM |
| ▪ Neurokranium | NK |
| ▪ Neurokraniales Modul | NM |
| ▪ Basikranium | BK |
| ▪ Basikraniales Modul | BM |
| ▪ Landmark | LM |
| ▪ Hauptkomponentenanalyse (Principal Component Analysis) | PCA |
| Hauptkomponente (Principal Component) | PC |
| ▪ Diskriminanzanalyse (Canonical Variate Analysis) | CVA |
| Canonical Variate | CV |
| ▪ Erklärte Varianz | EV |
| ▪ Mittelwertsgestalt | MWG |
| ▪ (Grand) Consensus Mean (Mittelwert der Gattungs-Mittelwerte) | (G)CM |



5.1 Material

Eine Gesamtstichprobe von $n = 522$ ausgewählten Kranien aus den fünf Gattungen der Überfamilie Hominoidea wurde in verschiedenen naturwissenschaftlichen Sammlungen bzw. Instituten akquiriert und dreidimensional gemessen, teilweise fotografiert und partiell radiometrisch aufgenommen. Einen Überblick über die Institutionen und die exakte Anzahl an Exemplaren pro Gattung bietet Tabelle 5.1. 78 Individuen der Gattung *Pongo* aus der Selenka-Sammlung wurden im Jahre 2007 durch den ehemaligen Mainzer Diplomanden Sascha SENCK unter Verwendung des oben beschriebenen Messprotokolls in der Zoologischen Staatssammlung München *via* MicroScribe-3D aufgenommen. Diese Messungen wurden in den vorliegenden Datensatz integriert.

Tab. 5.1: Material nach Sammlungen/Instituten und Gattungen geordnet

Gattungen ► Sammlung/Institut ▼	<i>Hylobates</i>	<i>Pongo</i>	<i>Gorilla</i>	<i>Pan</i>	<i>Homo</i>	gesamt
Mainzer mammalogische Sammlung des Instituts für Paläontologie	1	2	1	2	-	6
Mainzer osteologische Sammlung des Instituts für Anthropologie	-	-	-	-	58	58
Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin	100	33	63	99	-	295
Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg in Frankfurt am Main	-	-	12	-	-	12
Naturhistorisches Museum Wiesbaden	-	6	1	1	17	25
Rechtsmedizinisches Institut der Johannes Gutenberg-Universität Mainz	-	-	-	-	48	48
Zoologische Staatssammlung München*	-	78	-	-	-	78
Gattungen gesamt	101	119	77	102	123	522

* Daten erhoben von Dipl.-Biol. Sascha SENCK (vgl. SENCK 2007)

Ein Hauptkriterium für die Auswahl der Schädel war deren völlige Unversehrtheit (dies gilt besonders für die zehn per CT aufgenommenen Schädel) respektive das Vorhandensein derjenigen morphologischen Strukturen, auf welchen Messpunkte lokalisiert sind (vgl. Abb. 5.1 bis 5.3). Ferner wurde zum Zwecke inter- und intrasexueller Vergleiche darauf geachtet, ein ausgewogenes Verhältnis zwischen den Geschlechtern innerhalb der Gattungen zu erhalten. Es war nicht möglich den Datensatz – wie vorgesehen – auf adulte Exemplare zu beschränken, so dass ein Anteil von 18,97% juveniler Tiere miteinbezogen wurde. Die Altersbestimmung erfolgte (sofern nicht deutlich am Individuum ersichtlich) auf dem Wege der gängigen beobachtbaren Merkmale (Zahndurchbruch, Zahnabrasion, Sphenobasilarfuge, Nahtverschluß).



Aufgrund dessen, dass der Diskussion um die ontogenetische Komponente innerhalb der Analysen eine geringe Bedeutung zukommt, wurden sämtliche Kranien den übergreifenden Alterstadien „juvenil“, „juvenil-adult“ und „adult“ zugeordnet (vgl. Tab. 5.2), wobei Infans I und II (< 1%) der juvenilen und mature Tiere der adulten Gruppe zugeordnet wurden. Diese Altersgruppendaten werden nur indirekt in die Diskussion eingebracht und haben keine oder kaum Relevanz für die vorgenommenen Analysen. Die Gattungen wurden ebenso nach Geschlecht klassifiziert (vgl. Tab. 5.3).

Tab. 5.2: Material nach Gattungen und Altersgruppen geordnet

Altersgruppen ➤ Gattungen ▼	juvenil	juvenil- adult	adult	Gattung gesamt
<i>Hylobates</i>	16	1	84	101
<i>Pongo</i>	29	-	90	119
<i>Gorilla</i>	13	-	64	77
<i>Pan</i>	37	3	62	102
<i>Homo</i>	4	-	119	123
Altersgruppe gesamt	99	4	419	n = 522
in % von 522	18,97	0,77	80,27	100

Tab. 5.3: Material nach Gattungen und Geschlecht geordnet

Altersgruppen ➤ Gattungen ▼	feminin	maskulin	indet.	Gattung gesamt
<i>Hylobates</i>	31	27	43	101
<i>Pongo</i>	65	47	7	119
<i>Gorilla</i>	30	47	-	77
<i>Pan</i>	43	43	16	102
<i>Homo</i>	40	83	-	123
Geschlecht gesamt	209	247	66	n = 522
in die Analysen einbezogen	209	247	-	n = 456



5.2 Methoden

5.2.1 Landmarks und Messvorgang

Allgemeines

Sämtliche statistischen Analysen und Grafiken wurden mit Hilfe der Programme PAST v 1.75b (HAMMER ET AL. 2001), Microsoft Excel® (2002) und SPSS® v 15.0 durchgeführt. PAST ist ein extrem benutzerfreundliches Programm, welches einer Tabellenkalkulationssoftware ähnelt und eine Fülle uni- und multivariat-statistischer Methoden miteinander vereint, welche partiell dem Repertoire der GMM entnommen und in intuitiv erfassbarer Form präsentiert sind. Excel® ist ein weithin bekanntes Tabellenkalkulationsprogramm aus dem Office-Paket von Microsoft®. SPSS® ist eine reine Statistiksoftware, welche eine Fülle stochastisch-mathematischer Operationen auf einer matrixartigen Oberfläche vereint. Die Nutzung dieser drei Programme ermöglicht ein Optimum im Hinblick auf diverse Analysemethoden.

Landmarks

Landmarks sind im Falle der vorliegenden Arbeit diejenigen ektokraniellen osteologischen Messpunkte, welche nach Ansicht des Untersuchers den kompletten Schädel in allen analytisch relevanten Bereichen bestmöglich repräsentieren. Die in Kapitel 4.5 für Landmarks aufgeführten Kriterien der Homologie, Konstanz, Adäquanz, Wiederholbarkeit und Lage in derselben Ebene wurden bei der Wahl der Messpunkte berücksichtigt. Einschränkungen ergeben sich offensichtlich in den Teilbereichen des Schädels, welche sich durch „fehlende Feinstrukturen“ auszeichnen; so weist beispielsweise der Hirnschädel relativ zum Gesichtsschädel oder der Schädelbasis deutlich weniger klar abzugrenzende Strukturen auf. Nachfolgend bedeutet dies für die Messungen eine Unter-Repräsentation eines Teilbereiches im Gegensatz zu einer Über-Repräsentation anderer Bereiche. Dem muss entweder durch eine Ausweitung der „Regeln“ für Landmarks oder eine Reduktion der in die Analyse eingehenden Messpunkte der überproportional repräsentierten Bereiche entgegen gearbeitet werden. Letzteres fand Anwendung für die vorgestellte Arbeit.

Die Erfassung des gesamten Schädels erfolgte mittels eines maximal 85 Landmarks umfassenden Messprotokolls (vgl. Abb. 5.1 bis 5.3 und Tab. 5.4). Landmarks 82-85 sind die

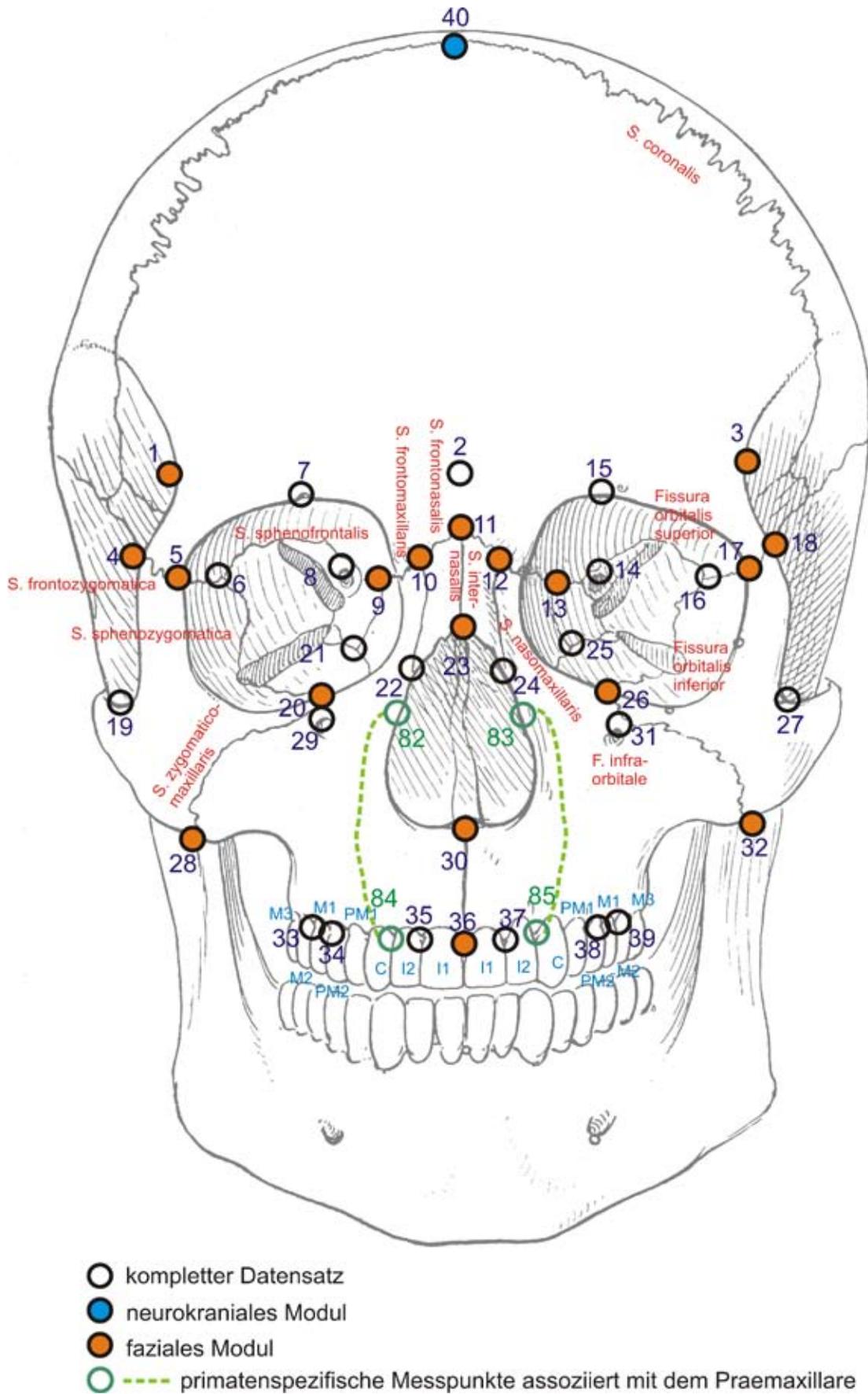


Abb. 5.1: Landmarks *Norma frontalis*

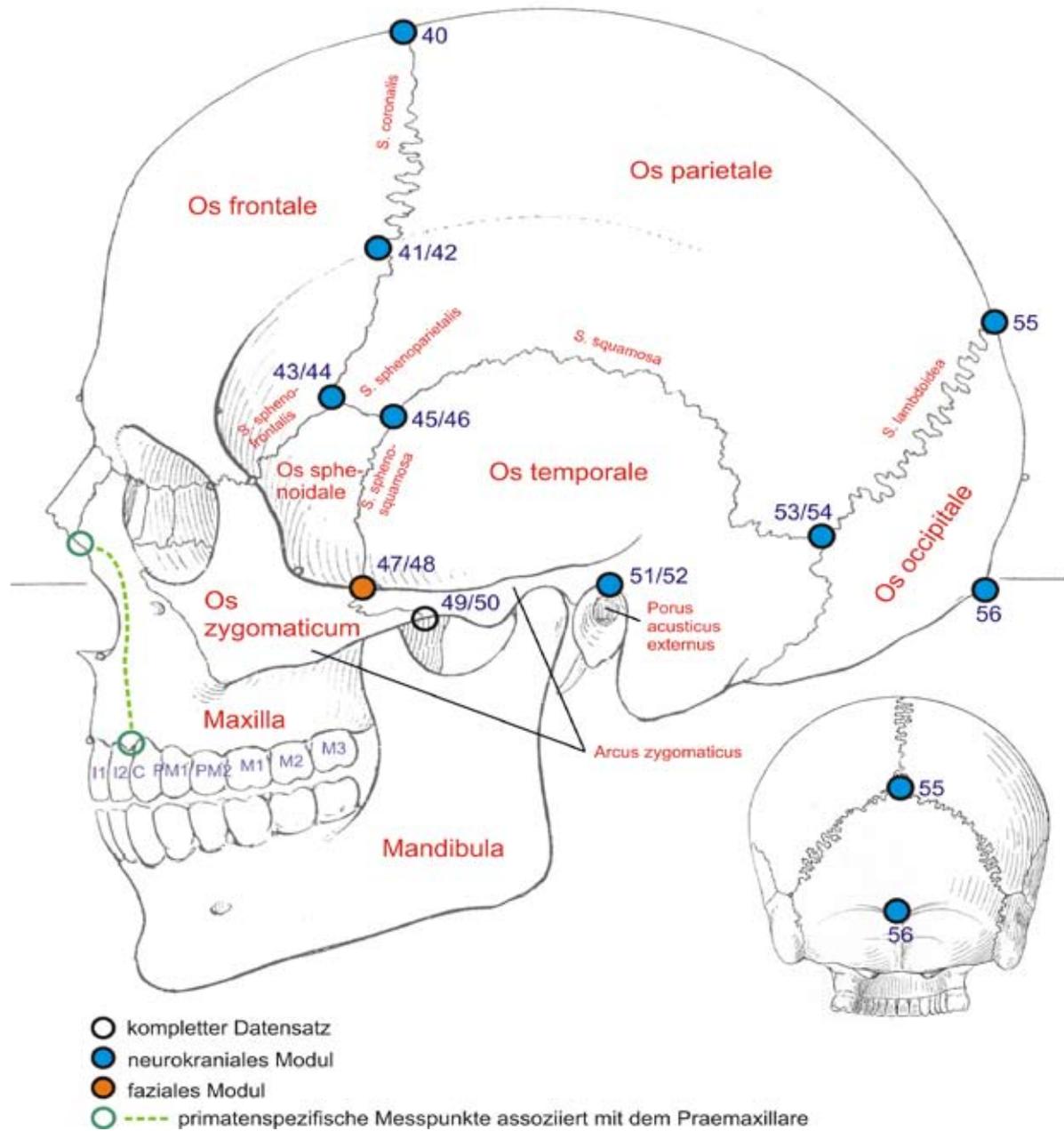


Abb. 5.2: Landmarks *Norma lateralis sinister* und *Norma occipitalis*

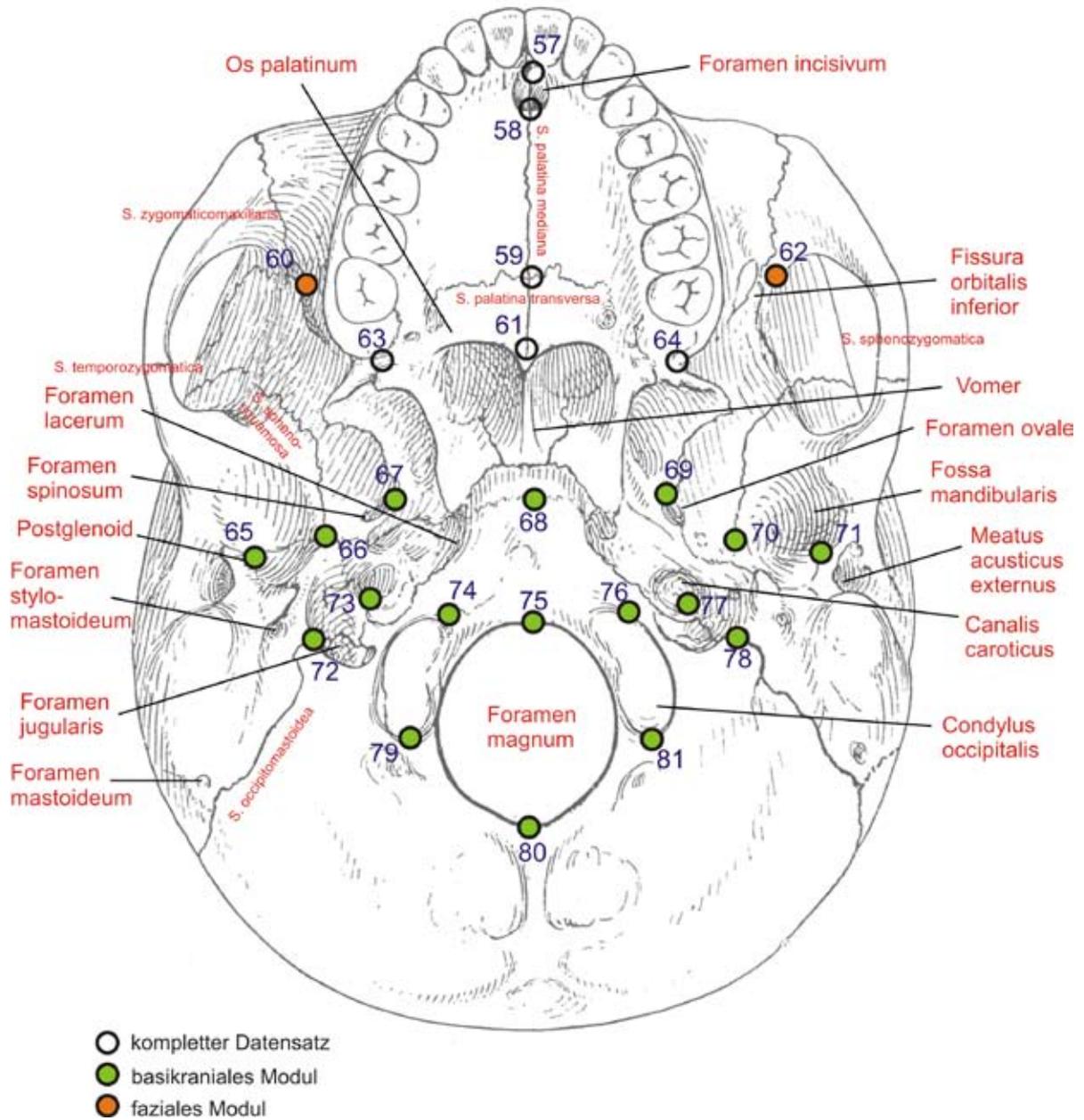


Abb. 5.3: Landmarks *Norma basilaris*



Tab. 5.4: Definitionen der Landmarks

Nr.	Punkt	FM	NM	BM	Abk.	Martin/ Howells	Typ	Definition
Mediansagittal								
<i>Facial</i>								
2	Glabella				G	g	II	Am unteren Rand des Os frontale gelegener Punkt, der oberhalb der Nasenwurzel und zwischen den <i>Arcus superciliares</i> liegt, von lateral der am weitesten nach vorn ragende Punkt
11	Nasale	X			N	n	II	Punkt, an welchem sich die Nasalia mit dem Frontale in der Mediansagittalebene treffen (<i>Sutura nasofrontalis</i>)
23	Rhinion	X			RHI	rhi	II	Der mediane untere Endpunkt der <i>Sutura internasalis</i> am Vorderrand der <i>Ossa nasalia</i>
30	Infranasale	X			IN	ns	II	Infranasaler Punkt zwischen den Öffnungen des <i>Foramen incisivum</i>
36	Prosthion	X			PR	pr	II	Der am meisten nach anterior ragende Punkt in der Mediansagittalen zwischen den zentralen Incisivi
<i>Sagittal</i>								
40	Bregma		X		B	b	I	Kreuzungspunkt der <i>Sutura coronalis</i> mit der <i>Sutura sagittalis</i>
<i>Occipital</i>								
55	Lambda		X		L	l	I	Punkt, an welchem die <i>Sutura lambdoidea</i> , <i>occipitomastoidea</i> und <i>parietomastoidea</i> zusammentreffen
56	Inion		X		I	i	II	Derjenige Punkt in der Mediansagittalebene, in dem sich die beiden <i>Lineae nuchae superiores</i> vereinigen. Mitte des <i>Tuberculum linearum</i> bzw. auf der dort auftretenden Rauigkeit
<i>Basilar</i>								
57	Orale				OL	ol	II	Kreuzungspunkt einer die Hinterränder der Alveolen der zentralen Incisivi verbindenden Linie mit der Mediansagittalen
58	Incisivion				IV	-	II	Kreuzungspunkt einer Linie am posterioren Rand des <i>Foramen incisivum</i> mit der Mediansagittalen
59	Palatina mediana & transversa				PMT	-	I	Kreuzungspunkt der längsverlaufenden <i>Sutura palatina mediana</i> mit der querverlaufenden <i>Sutura palatina transversa</i>
61	Staphylion				STA	sta	II	Punkt am Hinterrand des harten Gaumens, an welchem eine zwischen den tiefsten Einziehungen der <i>Conchae</i> -Öffnungen gezogene Linie auf die Mediansagittalen trifft



Tab. 5.4 (Fortsetzung): Definitionen der Landmarks

Nr.	Punkt	FM	NM	BM	Abk.	Martin/ Howells	Typ	Definition
68	Sphenobasion			X	SPHBA	sphba	II	Schnittpunkt der <i>Synchondrosis sphenooccipitalis</i> mit der Mediansagittalen
75	Basion			X	BA	ba	II	Punkt auf der Umschlagkante des <i>Foramen magnum</i> am Schnittpunkt mit der Mediansagittalen
80	Opisthion			X	OP	op	II	Derjenige Punkt, an welchem der Hinterrand des <i>Foramen magnum</i> von der Mediansagittalebene geschnitten wird
Bilateral								
Facial								
1/3	Frontotemporale	X			FT	ft	II	Anterioinferiorer Punkt der <i>Linea temporalis superior</i> , direkt über dem <i>Processus zygomaticus ossis frontalis</i>
4/18	Frontomalare-temporale	X			FMT	fmt	II	Der am meisten lateral gelegene Punkt der <i>Sutura frontozygomatica</i> am Übergang zur Hinterfläche des <i>Processus zygomaticus</i> des Os frontale
5/17	Frontomalare-orbitale	X			FMO	fmo	II	Schnittpunkt der <i>Sutura frontozygomatica</i> mit dem lateralen Orbitarand
6/16	Frontale/Zygomatium/Sphenoidale	X			FZS	-	I	Kreuzungspunkt der intraorbitalen Suturen von Frontale, Zygomatium und Sphenoidale
7/15	Torus inferior				TI	-	III	Tangentiale „höchster“ Punkt einer Horizontalen am superioren Orbitarand
8/14	Canalis opticus				CO	-	II	oberer vorderer Rand (Umschlag) des Canalis und hier der „höchste“ Punkt in der oberen Kurvatur
9/13	Dacryon	X			DAC	d	I	Medialer Rand der Orbita, an diesem Punkt treffen sich Frontale, Lacrimale und Maxilla (aufsteigende <i>Sutura lacrimomaxillaris</i> trifft auf fast quer verlaufende <i>Sutura frontomaxillaris</i>) bei ausgebrochenem Lacrimale sitzt der Punkt an der Spitze des Winkels, der von <i>Sutura frontolacrimalis</i> und <i>Sutura lacrimomaxillaris</i> gebildet wird
10/12	Frontale/Nasale/Maxillare				FNM	-	I	Derjenige Punkt, an dem sich die aufsteigende <i>Sutura nasomaxillare</i> mit der querlaufenden <i>Sutura nasofrontalis</i> kreuzt



Tab. 5.4 (Fortsetzung): Definitionen der Landmarks

Nr.	Punkt	FM	NM	BM	Abk.	Martin/ Howells	Typ	Definition
19/27	Jugale				J	j	II	Scheitelpunkt des Winkels, welcher vom hinteren vertikalen Rand des <i>Os zygomaticum</i> und dem oberen horizontalen Rand des Jochbogens gebildet wird
20/26	Zygoorbitale	X			ZO	zo	II	Der am meisten inferior gelegene Punkt der <i>Sutura zygomaticomaxillaris</i> am Übergang zur Hinterfläche des Jochbogens
21/25	Lacrimale/ Ethmoidale/ Maxillare				LEM	-	II	Kreuzungspunkt der intraorbitalen Suturen zwischen Lacrimale, Ethmoidale und Maxillare
22/24	S. nasomaxillaris/ Apertura piriformes				SNA	-	II	Punkt, an welchem die <i>Sutura nasomaxillaris</i> auf die <i>Apertura piriformes</i> trifft
28/32	Zygomaxillare	X			ZM	zm	II	Punkt, an dem die <i>Sutura zygomaticomaxillaris</i>
29/31	Foramen infraorbitale				FI	-	II	Scheitelpunkt am oberen Rand des <i>Foramen incisivum</i>
33/39	Kontakt M1-2				M12	-	II	Auf den Alveolarrand projizierter Punkt zwischen M ¹ und M ²
34/38	Praemolar 3 mesial				P3M	-	II	Auf den Alveolarrand projizierter Punkt am mesialen Rand des P3
35/37	Prosthion2				PR2	-	II	Anteroinferiorer Punkt zwischen I ¹ und I ²
Lateral								
41/42	Stephanion		X		ST	st	I	Derjenige Punkt, an dem die <i>Sutura coronalis</i> von der <i>Linea temporalis</i> geschnitten wird; fällt stets in das Niveau der <i>Linea temporalis inferior</i>
43/44	S. sagittalis trifft auf Sphenoidale bzw. Temporale		X		SAG	-	II	Anteriorer Endpunkt der <i>Sutura sphenoparietalis</i>
45/46	Krotaphion		X		K	k	II	Posteriorer Endpunkt der <i>Sutura sphenoparietalis</i> (Gegenstück: Sphenion 43/44-> vorderer Endpunkt)
47/48	Zygotemporale superior	X			ZTS	-	II	Superiorer Punkt der <i>Sutura zygomaticotemporalis</i> auf dem lateralen Rand des Jochbogens



Tab. 5.4 (Fortsetzung): Definitionen der Landmarks

Nr.	Punkt	FM	NM	BM	Abk.	Martin/ Howells	Typ	Definition
49/50	Zygotemporale inferior				ZTI	-	II	Inferiorer Punkt der <i>Sutura zygotomaticotemporalis</i> auf dem lateralen Rand des Jochbogens
51/52	Porion	X			PO	po	II	Punkt am Oberrand des <i>Porus accuscicus externa</i> , der senkrecht über der Mitte gelegen ist (liegt meist tiefer als posterior auslaufender Jochbogen)
53/54	Asterion		X		AST	ast	I	Punkt, an welchem die <i>Sutura lambdaidea</i> , <i>occipitomastoidea</i> und <i>parietomastoidea</i> zusammentreffen
Basilar								
60/62	S. sphenozygomatica trifft auf Fissura orbitalis inferior	X			SZFO	-	II	Derjenige Punkt, an dem die <i>Sutura sphenozygomatica</i> auf den Umschlag zur <i>Fissura orbitalis inferior</i> trifft.
63/64	Maxilla distal				DM	-	II	Punkt, an dem das distale Ende des maxillaren Zahnbogens auf die quer-verlaufende Suture des Palatinum bzw. Os sphenoidale trifft
65/71	Postglenoid			X	PG	-	II	Spitze des postglenoidalen Processus
66/70	Stenion			X	STE	ste	II	Derjenige Punkt der <i>Sutura sphenosquamosa</i> , der am weitesten medialwärts gelegen ist. Meist in der Nähe des <i>Foramen spinosum</i>
67/69	Foramen ovale ant.			X	FO	-	II	Punkt am anterioren Rand des <i>Foramen ovale</i>
72/78	Sutura occipitomastoidea – Eintritt in F. jugulare			X	SOFJ	-	II	Derjenige Punkt, an dem die <i>Sutura occipitomastoidea</i> auf den Rand des <i>Foramen jugulare</i> trifft.
73/77	Canalis caroticus posterior			X	CC	-	II	Punkt am posterioren Rand des <i>Canalis caroticus</i> in Richtung des Processus mastoideus
74/76	Condylus occipitalis anterior			X	COA	-	II	Punkt an der anterioren Spitze der Gelenkfläche des <i>Condylus occipitalis</i>
79/81	Condylus occipitalis posterior			X	COP	-	II	Punkt an der posterioren Umschlagkante der Gelenkfläche des <i>Condylus occipitalis</i>



Tab. 5.4 (Fortsetzung): Definitionen der Landmarks

Nr.	Punkt	FM	NM	BM	Abk.	Martin/ Howells	Typ	Definition
<i>primatenspezifisch</i>								
82/83	Praemax-Maxillare superior				PMS	-	I	Punkt, an welchem die <i>Sutura praemaxillomaxillaris</i> auf die Nasalia, bzw. den lateralen Rand der <i>Apertura piriformis</i> trifft
84/85	Praemax-Maxillare inferior				PMI	-	II	Schnittpunkt der <i>Sutura praemaxillomaxillaris</i> mit dem Alveolarrand (zwischen I ² und C)

FM = faciales Modul, NM = neurocraniales Modul, BM = basicraniales Modul; KD1: 85 LM x 3 Dimensionen = 255 Variablen (Hominoidea inkl. *Homo*); KD2: 81 LM x 3 Dimensionen = 243 Variablen (Hominoidea inkl. *Homo*); RD: 52 LM x 3 Dimensionen = 156 Variablen (inkl. *Homo*).



für nicht-menschliche Primaten spezifischen Messpunkte, welche an die prämaxillo-maxillare Suture gebunden sind, so dass alle Berechnungen inklusive *Homo* auf 81 Landmarks basieren. Dementsprechend wurde der Datensatz mit *Homo* als „Kompletter Datensatz 1 (KD1)“ und der rein nicht-menschliche Hominoidea umfassende Datensatz als „Kompletter Datensatz 2 (KD2)“ gekennzeichnet. 85 Landmarks erzeugen bei einer dreidimensionalen Messung eine Anzahl von $85 \times 3, i = 255$ Variablen für die Einzelkoordinaten respektive $81 \times 3, i = 243$ für den Datensatz exklusive *Homo*. Die Anzahl der Variablen ist für die spätere Anwendung diverser statistischer Methoden von Bedeutung. Auf welchen Strukturen bzw. Schädelknochen die LM lokalisiert sind zeigt Tabelle 5.5.

Für die Berechnung der morphologischen Integration wurde eine Dreiteilung des Schädels in so genannte „kraniale Module“ vorgenommen (vgl. Kap. 4.4) und der Datensatz auf insgesamt 52

Tab. 5.5: Lokalisation der LM in Bezug zu den knöchernen Anteilen des Fazial, Neurokranial- und Basalkranium

Knochen	Landmark(s)
<i>faziale Landmarks</i>	
Os frontale	1-3 7 15
Os frontale/Os zygomaticum	4+5 17+18
Os frontale/Os zygomaticum/Os sphenoidale (Ala major)	6 16
Os frontale/Maxilla/Os nasale	10 12
Os frontale/Ossa nasalia	11
Os frontale/Os lacrimale/Os ethmoidale	9 13
Os zygomaticum	19 27
Os zygomaticum/Maxilla	20 26 60+62
Maxilla, Os lacrimale, Os ethmoidale	21 25
Canalis opticus	8 14
Maxilla/Os zygomaticum	28 32
Foramen infraorbitale	29 31
Maxilla	30
Dentes	33-39
Maxilla	57+58
Maxilla/Os palatinum	59 63+64
Os palatinum	61
<i>neurokraniale Landmarks</i>	
Os frontale/Os parietale	40 41+42
Os frontale/Os parietale/Os sphenoidale	43+44
Os parietale/Os sphenoidale/Os temporale	45+46
Os zygomaticum/Os temporale (Proc. zygomaticus)	47+48 49+50
Meatus acusticus externus	51+52
Os parietale/Os temporale/Os occipitale	53+54
Os parietale/Os occipitale	55
Os occipitale	56
<i>basikraniale Landmarks</i>	
Os temporale	65 71
Os temporale/Os sphenoidale	66 70
Os sphenoidale (Foramen ovale)	67 69
Os occipitale (Condylus occipitalis)	68 74 76 79 81
(Foramen magnum)	75 80
Os temporale/Os occipitale	72 78
Os temporale (Canalis caroticus)	73 77
<i>primatenspezifische Landmarks</i>	
Maxillare/Praemaxillare	82-85



Landmarks beschränkt, von denen 22 dem **Fazialen Modul (FM)**, 13 dem **Neurokranialen Modul (NM)** und 17 dem **Basikranialen Modul (BM)** zugeordnet sind (vgl. Abb. 5.1 bis 5.3). Der Datensatz aus dem die Module hervorgehen wird im Folgenden als „**Reduzierter Datensatz (RD)**“ bezeichnet (vgl. Tab. 5.4 ; Spalten FM, NM und BM). Primäres Ziel von RD ist die Verhinderung der Überdeterminierung eines spezifischen Kompartiments, die durchgeführten Faktoren- und Clusteranalysen dienen der Abschätzung von Variabilität und Trenngüte relativ zu KD1 (ebenfalls inkl. *Homo*).

Zwei letzte Datensätze enthalten ausschließlich die 15 Koordinaten der mediansagittale LM in drei bzw. zwei Dimensionen. Diese werden in den Analysen als „**medianLM 3D bzw. -2D**“ bezeichnet. Der 3D-Datensatz ist aus KD1 generiert und enthält demzufolge Koordinaten für jedes Individuum, während der 2D-Datensatz je einen Koordinatensatz für den Mittelwert einer Gattung enthält (s. u.).

Zur Visualisierung der Gestaltunterschiede zwischen den Gattungen mittels Thin-Plate-Spline Methode (TPS) werden die 15 mediansagittalen LM von KD1 aus dem bereits mittels Superimposition prozessierten Datensatz extrahiert, die Gattungsmittelwerte ermittelt und eine laterale Ansicht im 3D-viewer von PAST erzeugt. Dieses Bild wird anschließend in die Software tpsDIG2[®] (ROHLF 2004) geladen und zweidimensionale LM für die mediansagittalen LM ermittelt. Aus Gründen der Erfassung von Trenneigenschaften und deren Signifikanz wurden eine PCA/CVA und eine NPMANOVA (s. u.) für die dreidimensionalen Koordinaten sowie eine Clusteranalyse für die daraus generierten 2D-Daten durchgeführt (s. u.). Weder PCA noch CVA wären für medianLM-2D ein sinnvoller Analyseansatz, denn es würde sich in den Scatterdiagrammen nur ein einziger Punkt pro Gattung abbilden. Die erhaltenen 2D-Koordinaten werden über die geometrischen Analysefunktionen des PAST-Programms analysiert und Transformationen zwischen Genera als TPS-Deformationsnetze visualisiert. Dabei wird die Deformation einer dünnen Metallplatte simuliert, welche die Konfiguration der Mittelwertsgestalt (Mean Shape = MS) errechnet und diese als Basis zugrundelegt. Wird die Lage der LM des MS zur Lage der LM eines Gattungsmittelwertes verändert, so krümmt sich die virtuelle Platte und zeigt Expansionen und Kontraktionen mittels der Veränderungen eines darüber gelegten Gitters. Diese Deformation geschieht unter einer mathematisch vorgegebenen Biege- bzw. Krümmungsenergie.

Zur Veranschaulichung des mathematischen Effektes einer Procrustes Superimposition (vgl. Kap. 4.5) werden die Koordinatenpunkte von KD1 vor und nach einer solchen Prozedur



grafisch präsentiert. In ähnlicher Weise erfolgt eine Darstellung des Grand Consensus Mean Shapes für KD1 und der Mean Shapes für die einzelnen Gattungen, selbstverständlich nach einer Superimpositionsprozedur. Hier zeigt sich erneut das Problem der Darstellung dreidimensionaler Daten auf einem 2D-Medium. Bedauerlicherweise bietet keines der oben genannten Programme die Möglichkeit einer interaktiven dreidimensionalen Animation, so dass die grafische Darstellung verschiedene Aspekte/Perspektiven umfassen muss.

Messvorgang/Datenakquisition

Geometrisch-morphometrisch arbeitende Wissenschaftler können in jüngster Zeit auf ständig optimierte Hard- und Software zugreifen, die es ihnen ermöglicht, wiederholt diskutierte Fragestellungen der Morphologie mit Hilfe eines modernen Methodeninventars erneut zu bearbeiten. Welche dabei die Methode der Wahl ist, ist abhängig von den konkreten Hypothesen und sollte im besten Fall eingehend begründet sein.

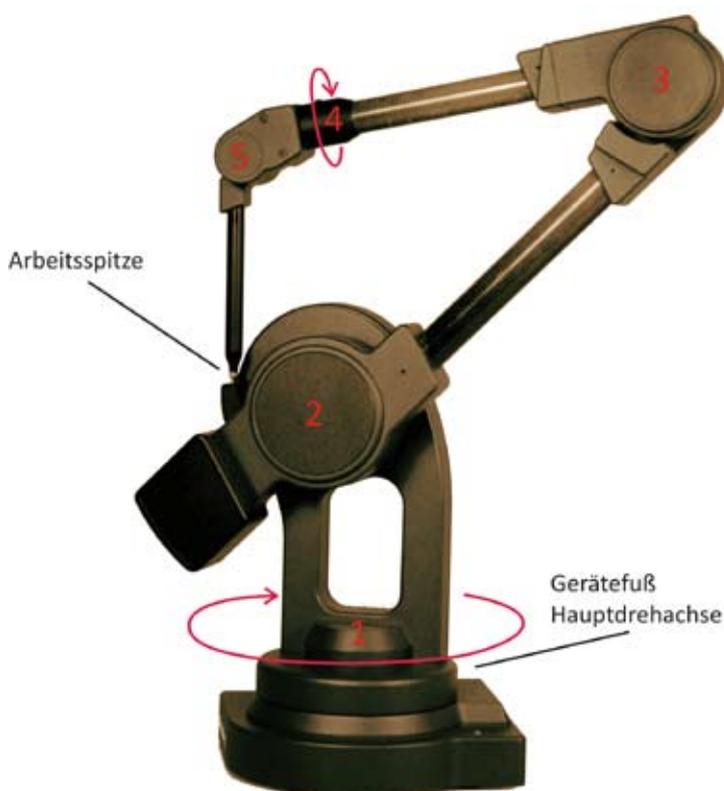


Abb. 5.4: MicroScribe; rote Zahlen bezeichnen die Gelenke/Freiheitsgrade

Messinstrument

Die vorliegende Arbeit stellt einen ausschließlich dreidimensionalen Ansatz vor, wodurch die Wahl der Messmöglichkeiten bereits erheblich eingeschränkt ist. Aufgrund der immer noch vorhandenen Unsicherheiten bei virtuell erstellten und vermessenen 3D-Modellen (vgl. Kap. 4.6.1) wird der ektokraniellen Messung klar der Vorzug gegeben. Die Wahl zwischen einem Magnetfeld- (z.B. Polhemus) und einem mechanischen Messgerät wurde aufgrund der geringeren

Störanfälligkeit zugunsten einer portablen mechanischen Koordinaten-Messmaschine der Marke MicroScribe® G2 (Immersion Corp./San José/CA/USA) entschieden (vgl. Abb. 5.4).



Der MicroScribe® ist ein in fünf Achsen (fünf Freiheitsgrade) beweglicher mechanischer Arm, dessen Gelenke mit digitalen optischen Sensoren ausgestattet sind, die eine exakte Positionsbestimmung der Aufnahmeeinheit (Arbeitsspitze) im Raum ermöglichen. Der Begriff „Raum“ umschreibt hier den dreidimensionalen Bereich, welchen das Gerät automatisch aufgrund der gemessenen Koordinaten abgrenzt. Hierbei fallen die Koordinaten 0/0/0 exakt auf die Mitte der vertikalen Drehachse des Gerätefußes. Die Präzision der G2-Generation liegt bei 0,38 mm und der sphärische Arbeitsbereich ist mit einem Durchmesser von 1,27 m auch für große Objekte (z.B. männlicher *Gorilla* Schädel) ausreichend. Aufgrund seiner Robustizität und einfachen Bedienung eignet sich der MicroScribe® zusammen mit einem Notebook hervorragend als Messeinheit für unterschiedlichste Einsatzorte.

Datenaufnahme

Die eigentliche Datenaufnahme erfolgte direkt am Objekt durch das Aufsetzen der Arbeitsspitze des MicroScribe® an die entsprechende Stelle (Messpunkt). Die Koordinatenwerte ($X_1, Y_1, Z_1, \dots, X_n, Y_n, Z_n$) werden mittels eines Handschalters und einer Interface-Software



Abb. 5.5: Schädelhalterung (Tripod)

(Microscribe Utility Software MUS 4.0) direkt in ein Excel®-Tabellenblatt übertragen. Dieser Urdatensatz konnte nach einigen vorbereitenden Arbeiten dank der Ähnlichkeit zwischen den Oberflächen der unten aufgeführten Programme relativ problemlos transferiert und verrechnet werden.

Damit der komplette Schädel in einem Arbeitsschritt gemessen werden konnte, wurde eine Halteapparatur entwickelt, welche den Schädel an drei Punkten des Okzipitalbereiches fixiert, so dass der Gesichtsschädel nach superior ausgerichtet ist und sämtliche Messpunkte frei zugänglich sind (vgl. Abb. 5.5 und 5.6). Dieser Tripod wurde nach

Entwürfen des Bearbeiters von der Feinmechanikerwerkstatt im Fachbereich Biologie der Universität Mainz angefertigt.

Es ist unabdingbar, den zu messenden Schädel während des Messvorgangs nicht aus seiner Arretierung zu lösen, denn jede Lageveränderung bedeutet eine Verschiebung und damit

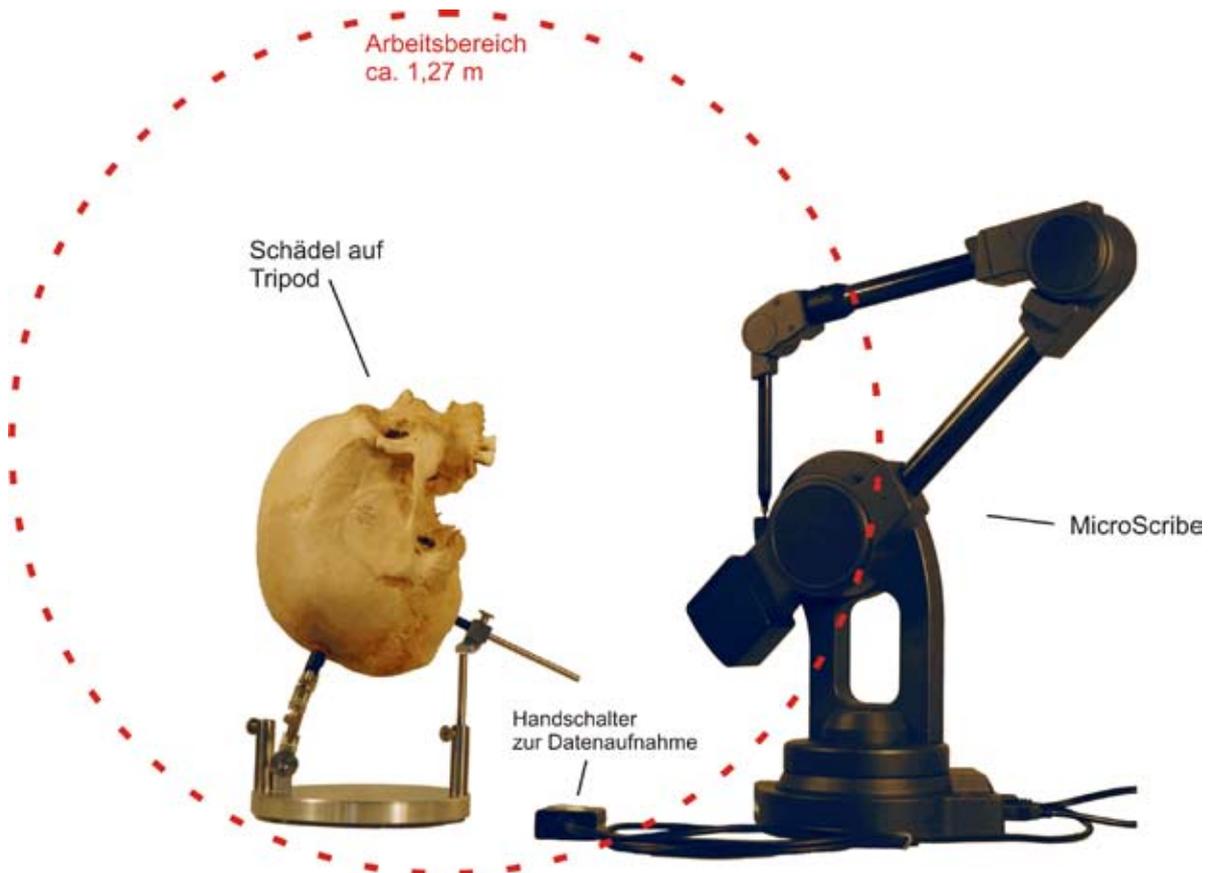


Abb. 5.6: Messaufbau mit Tripod und MicroScribe; der rote Kreis zeigt den Durchmesser des Arbeitsbereiches. Fehlmessung aller weiteren Landmarks bzw. ihrer Konfiguration im Raum. Folglich wurde ein Messvorgang abgebrochen und neu begonnen, sobald sich eine solche Verrückung ereignete.

5.2.2 Fehlermessung

Die Güte der Messwerte, aus denen die vorgestellte Stichprobe zusammengesetzt ist, ergibt sich aus der Exaktheit der Beschreibung der zu nehmenden Messpunkte, der Präzision des verwendeten Messgeräts und der Akkuratess mit welcher der jeweilige Untersucher arbeitet. Um dieser Güte ein ‚Maß‘ zu geben, wurde der Messfehler eines Untersuchers (intrasubjektiv) ermittelt, indem zwei Schädel (weiblicher *Pongo* und männlicher *Symphalangus*) über einen Zeitraum von mehreren Wochen je einmal pro Woche (insgesamt 20 Messungen) gemessen wurden. Dieser recht lange Zeitraum wurde gewählt, um ein ‚Erinnern‘ an einzelne Messpunkte zu erschweren, bzw. ein objektives Maß für die tatsächlichen Abweichungen zu erhalten. Der 20 Messungen umfassende Datensatz musste zur Beseitigung von



Störparametern vor dem Berechnen der Abweichungen einer Procrustes Superimposition unterzogen werden. Der Messfehler bzw. die Abweichung gegenüber dem Mittelwert wurde für jeden Einzelwert (X_n, Y_n, Z_n) aller Koordinaten berechnet; anschließend wurde aus diesen Einzelfehlern der gemittelte Fehler für den gesamten Messpunkt und daraus der Gesamtmittelwert der Abweichung in Prozent bestimmt, eine Übersicht zeigt Tabelle 5.6.

Tab. 5.6: Univariate Statistik der Messfehlerwerte für *Symphalangus* und *Pongo*

Univariate Statistik	<i>Symphalangus</i>	<i>Pongo</i>
N	85	85
Min	0,00043936	0,00387628
Max	31,9623	16,4535
Mittelwert	1,00454	1,36956
Std. Fehler	0,457819	1,73005
Stand. Abw.	4,22088	15,9503
Median	0,15698	0,179401

Mittelwert der Mittelwerte: 1,18705

de für jeden Einzelwert (X_n, Y_n, Z_n) aller Koordinaten berechnet; anschließend wurde aus diesen Einzelfehlern der gemittelte Fehler für den gesamten Messpunkt und daraus der Gesamtmittelwert der Abweichung in Prozent bestimmt, eine Übersicht zeigt Tabelle 5.6.

5.2.3 Geometrisch-statistische Analysen

Zum Ausschluss von Fehlmessungen bzw. extremen Ausreißern wurde vor sämtlichen weiteren Analysen für jede Gattung gesondert eine heuristische Hauptkomponentenanalyse durchgeführt, was zur Streichung von sieben Messungen aus dem Urdatensatz führte. Ferner wurden zusätzlich drei Individuen wegen Unvollständigkeit aus dem Datensatz entfernt, d.h., sie wiesen Nullwerte für einige Messpunkte auf. Folglich reduzierte sich die Stichprobengröße um zehn Messungen von $n = 522$ auf $n = 512$; für alle weiteren Berechnungen standen demzufolge 98% aller gemessenen Individuen zur Verfügung.

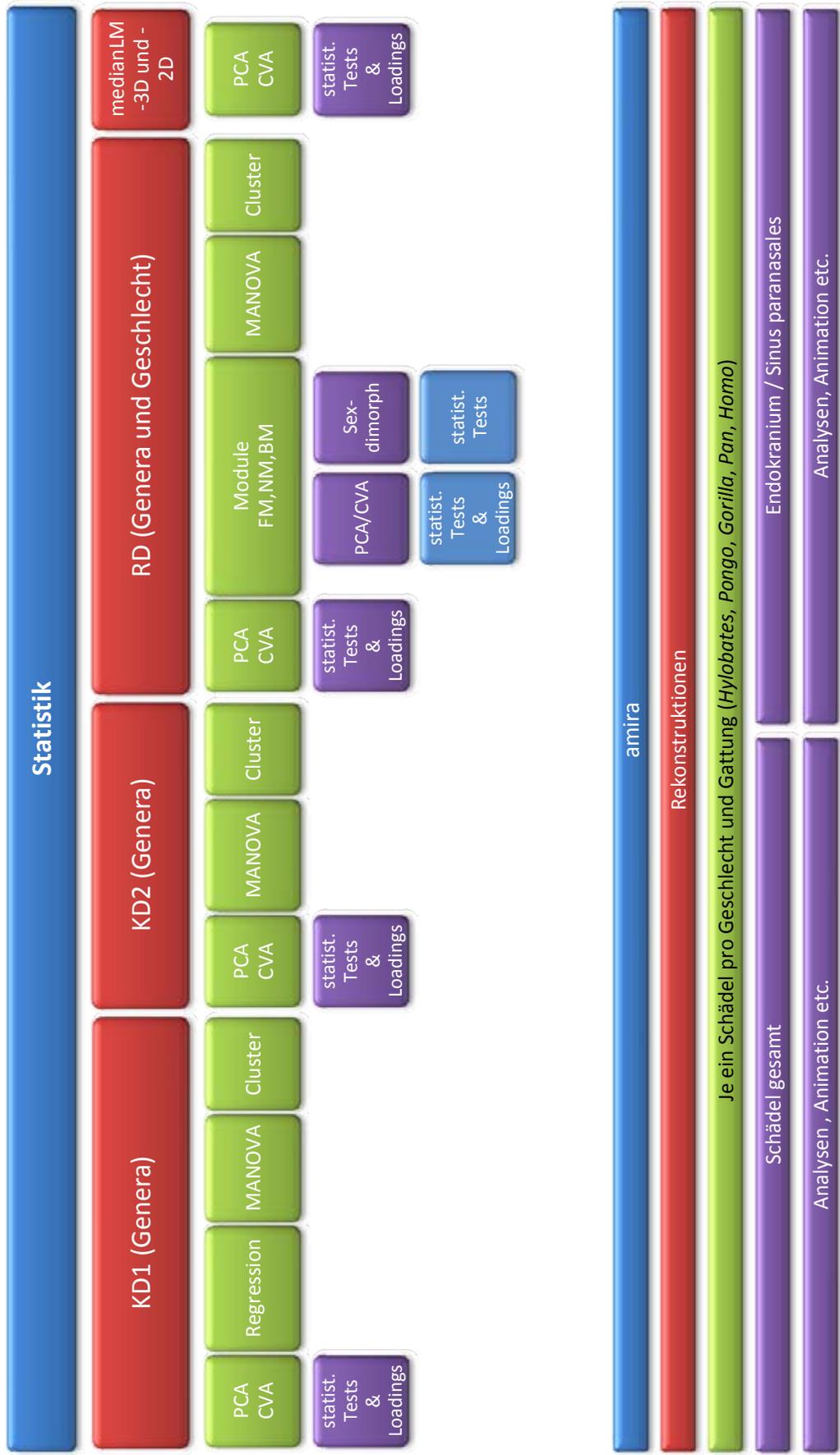
Welche Gruppierungen untersucht und welche statistischen Analysen und Tests im Einzelnen durchgeführt wurden, zeigt ein Organigramm (vgl. Abb. 5.7). Eine kurze Erläuterung der theoretischen Grundlagen zu den wichtigsten mathematisch-analytischen Methoden wird im Folgenden gegeben.

Hauptkomponentenanalyse und Gewichtungen

Die Hauptkomponentenanalyse (engl. **Principal Component Analysis = PCA**) gehört zu den Faktorenanalysen und reduziert die Dimensionen eines stetigen und normalverteilten multivariaten Datensatzes durch die Festlegung einiger neuer Linear(Haupt-)komponenten bzw.



Abb. 5.7.: Organigramm der statistischen Analysen und amira-Arbeitsgänge für sämtliche Datensätze





Vektoren. Die erste Hauptkomponente wird dabei entlang der größten Streuung (Varianz) der Werte ausgerichtet, jede weitere Komponente ist sukzessive einem immer kleineren Teil der verbleibenden Varianz genähert, so dass sich die erklärte Varianz schließlich auf einige wenige relevante Hauptkomponenten verteilt. Diese Methode fordert keine Einteilung von Gruppen *a priori*, sie stellt eher ein hypothesengenerierendes Verfahren dar, welches die Unterschiede zwischen Individuen berechnet und Gruppierungen erst nach der Analyse „aufdeckt“. Somit stellt die PCA ein „mustersuchendes“ bzw. heuristisches Verfahren dar, welches große Datensätze oder -matrizes übersichtlich strukturiert und vereinfacht (DYTHAM 2003, ZELDITCH ET AL. 2004). Die grafische Veranschaulichung erfolgt durch das Auftragen der Eigenwerte zweier Hauptkomponenten in sogenannten Punktwolkendiagrammen (Scatterplots). Diese Analyse wurde für KD1, KD2, RD, die Module und medianLM-3D durchgeführt.

In einem weiteren Schritt wurde für all diese Datensätze kalkuliert, welche Landmarks den größten Einfluss (d.h. Gewichtung) auf die ersten drei Hauptkomponenten haben. Für diese Analyse wurden die LM einer Schädelhälfte isoliert, so dass eine Anzahl von 48 LM für KD1, 50 LM für KD2 und 31 LM für RD zur Verfügung standen; auch die mediansagittalen LM wurden in diese Datensätze einbezogen. Die LM-Gewichtungen innerhalb der kranialen Module aus RD wurden anhand der halbierten Moduldatensätze ermittelt, so dass für das FM 12, das NM 8 und das BM 10 LM in die Analyse eingebracht wurden. Nach erfolgter Superimposition (gilt nicht für die Module!) und anschließender PCA kann PAST die Gewichtungen der Einzelkoordinatenwerte pro Hauptkomponente ermitteln. In einem weiteren Schritt wurden diese Werte (X, Y, Z) entsprechend der dazugehörigen LM addiert und die absoluten Werte ermittelt, wobei dieses Resultat nun als ‚Gewicht der LM‘ selbst betrachtet wurde. Die ersten zehn LM mit den höchsten Werten wurden anschließend grafisch festgehalten. Die Begrenzung der Datensätze auf eine Hälfte gründet darin, dass keines der Programme Möglichkeiten für eine ‚absolute Symmetrierung‘ der Koordinaten entlang der Mediansagittalen bietet. Dies bedeutet für die Ermittlung der Gewichtungen, dass bilateralen LM unterschiedliche Gewichtungen zukommen und folglich falsche Schlussfolgerungen gezogen werden. Unter der schlüssigen Hypothese, dass die Gewichtungen beidseits nahezu homogen sein müssten, wurde der Datensatz wie beschrieben reduziert.



Diskriminanzanalyse

Die kanonische Diskriminanzanalyse (engl. **C**anonical **V**ariate **A**nalysis = CVA) arbeitet als Faktorenanalyse ähnlich wie die PCA, mit einem entscheidenden Unterschied: Gruppen müssen *a priori* festgelegt werden. Die Analyse berechnet nun die Gewichte derjenigen Variablen, welche die Unterschiede zwischen Gruppierungen (und nicht Individuen wie bei der PCA!) maximieren. Aufgrund der *a priori* Gruppenwahl stellt dieses Analyseverfahren ein hypothesentestendes dar. Die Darstellung erfolgt in grafischer Form wie bei der PCA beschrieben. Diese Analyse wurde ebenfalls für KD1, KD2, RD, die Module und medianLM-3D durchgeführt.

Mantel-Test

Der Mantel-Test ist ein Permutationsverfahren, welches die Korrelation zwischen zwei multivariaten Matrizes gleichen Ranges berechnet, indem die Werte der einen Matrix per Zufall innerhalb einer vorgegebenen Anzahl von Austauschen (Bootstraps) miteinander vertauscht werden (Bootstrapping-Verfahren). Dieser Test wird in der vorliegenden Arbeit dazu verwendet, die morphologisch integrativen Wechselbeziehungen zwischen zuvor ausgewählten Koordinaten-Matrizes für die kranialen Module (Fazialkranium, Neurokranium, Basikranium) der fünf Gattungen zu analysieren. Die Ergebnisse (Rangkorrelation und Signifikanz [R und p -Werte]) werden in tabellarischer Form präsentiert.

Ausschließlich die Derivate (kraniale Module) des reduzierten Datensatzes wurden einem Matrixkorrelationstest unterzogen. Es ist außerdem zu beachten, dass der Mantel-Test nur intragenerisch zur Anwendung kommen kann, da eine intergenerische Analyse bezüglich des integrativen Einflusses von Schädelkompartimenten innerhalb einer Gattung mathematisch keinen Sinn machen würde.

Lineare Regressionsanalyse

Die einfache lineare Regressionsanalyse dient der Aufdeckung von Beziehungen zwischen einer unabhängigen und einer abhängigen metrisch skalierten Variablen, deren Beziehung zueinander *a priori* bestimmt werden muss. Bei einer bivariaten Analyse dieser Art ist es sinnvoll, den Korrelationskoeffizienten nach Pearson (R^2) als Bestimmtheitsmaß sowie die Regressionsgleichung ($y = ax+b$ / a = Steigung; b = Achsenabschnitt y -Achse) anzugeben und in der Visualisierung mittels Scatterplot eine Regressionsgerade (Trendlinie) zu inte-



grieren. R^2 kann Werte zwischen +1 (positiver linearer Zusammenhang) und -1 (negativer l. Z.) annehmen (allometrischer Zusammenhang), wobei der Wert „0“ die absolute lineare Unabhängigkeit (Isometrie) der Variablen voneinander anzeigt.

Für KD1 wurden mittels PAST die erste Hauptkomponente (nach Procrustes Superimposition) und die Centroid Size (vor Procrustes Superimposition) für alle Individuen berechnet. Die erhaltenen Werte wurden in Excel® in ein zweidimensionales Regressionsdiagramm integriert, wobei die logarithmierte Centroid Size die abhängige und PC1 die unabhängige Variable darstellt. Anschließend wurde zu Vergleichszwecken eine Trendlinie für die Gattungen generiert und diese mit der Lineargleichung, dem Pearson Bestimmtheitsmaß R^2 und dem Korrelationskoeffizienten r versehen.

Clusteranalyse

Clusteranalysen generieren ‚Dendrogramme‘ auf der Grundlage von Ähnlichkeiten oder Unähnlichkeiten mittels eines zuvor gewählten Differenzmaßes. Im vorliegenden Fall werden die euklidischen Distanzen zwischen den Koordinatenkonfigurationen der Individuen von KD1, KD2 und RD sowie der Moduldatensätze und der 3D-Koordinaten für die mediansagittalen LM nach der Methode von Ward berechnet, wodurch eine minimale Innergruppenvarianz erreicht wird. Im Weiteren werden diese Baumtopologien synonym auch als Phenogramme bezeichnet.

Signifikanztests

Signifikanzen zwischen Gruppierungen der Datensätze (hier: Gattung und Geschlecht) wurden mittels der von PAST zur Verfügung gestellten Tests berechnet. Für die Gattungen in KD1 und KD2 wurde ein nicht-parametrischer MANOVA-Test eingesetzt, welcher einen F - und einen p -Wert auf der Grundlage des Vergleichs der Inner- und Zwischengruppenvarianz ausgibt. Es wird davon ausgegangen, dass die Stichproben normalverteilt und varianzhomogen sind. Weiter werden die Messwerte als Ziel- oder abhängige Variablen behandelt, während die Gruppeneinteilung nach Gattungen als kategoriale oder unabhängige Variable betrachtet wird, deren Einfluss auf die Zielvariable zu überprüfen ist. Auf diesem Wege ist nachweisbar, ob eine vorgenommene Gruppeneinteilung signifikant und damit valide ist.

Die Software PAST testet bei einer vorgenommenen MANOVA/CVA die Trenngüte zwischen



den Gruppen mittels eines generalisierten Hotellings- T^2 -Test, dem sogenannten Wilks Lambda mit einem inversen Gütemaß (niedriger Wert = hohe Trenngüte) und einem weiteren multivariaten Test, dem Pillai trace-Test (hoher Wert = hohe Trenngüte). Sofern die Unterschiede zwischen sämtlichen Gruppierungen durch die MANOVA als signifikant diagnostiziert wurden, wird ein paarweiser Vergleich in Form eines Hotelling's Tests mit tabellarischer Darstellung der entsprechenden p-Werte durchgeführt. Diese Tests fanden ebenfalls Anwendung bei der Berechnung von Signifikanzen zwischen den Gattungen und den Geschlechtern innerhalb der Gattungen (RD und Module). Zur Überprüfung der auf diese Weise erhaltenen Resultate kam ein weiterer nicht-parametrischer Test für die Geschlechtertrennung zur Anwendung: ANOSIM (Analysis of Similarities). Basierend auf einem vorgegebenen Distanzmaß vergleicht dieser Test nahezu analog zu einer Varianzanalyse Inner- mit Zwischengruppendistanzen und berechnet basierend auf Ähnlichkeiten zwischen den betreffenden Gruppierungen einen statistischen *R*- sowie einen Signifikanzwert. Es ist zu beachten, dass ein *R*-Wert von nahe +1 ‚Unterschiedlichkeit‘ und ein Wert nahe -1 ‚Gleichartigkeit‘ anzeigt.

5.2.4 Dreidimensionale Rekonstruktionen

Computertomografische Aufnahmen (CT)

Es wurden zehn in Tabelle 5.7 aufgeführte Individuen aus den Sammlungen des Senckenberg Museums und der Universität Mainz computertomografisch aufgenommen. Computertomografie ist ein radiologisches Verfahren, welches durch die Auswertung einer Vielzahl von aus verschiedenen Richtungen aufgenommenen Röntgenschnittbildern (Slices) dreidimensionale Rekonstruktionen erstellt. Folglich erzeugt ein CT-Scanner kein unmittelbares (direktes) sondern ein berechnetes (indirektes) Bild. Volumeninformationen können durch ein auf Dichtegradienten beruhendes Rückprojektionsverfahren wieder gewonnen werden, so dass eine diagnostische Auswertung auch in ‚die Tiefe‘ und in allen Ausrichtungen (frontal, coronal, sagittal) möglich wird.

Die den 3D-Modellen zugrunde liegenden Aufnahmen wurden im Institut für Radiologie an der Universitätsklinik der Johannes Gutenberg-Universität Mainz angefertigt. Hierfür stand ein Philips Brilliance CT 64-channel Helix-Scanner zur Verfügung, der bei sämtlichen Scans mit den in Tabelle 5.8 aufgeführten Parametern gefahren wurde. Die im Rotationsverfahren

**Tab. 5.7:** Radiologisch aufgenommene und zur Rekonstruktion verwandte Individuen

Gattung/Spezies	Geschl.	Sammlungs-Nr.	Sammlung	CT-Slices (gesamt)
<i>Hyl. sp.</i>	♀	59127	S	661
<i>Hyl. sp.</i>	♂	1105	S	777
<i>Pongo pyg.</i>	♀	59149	S	700
<i>Pongo pyg.</i>	♂	6992	S	815
<i>Gorilla sp.</i>	♀	1134	S	799
<i>Gorilla sp.</i>	♂	3044	S	1052
<i>Pan troglodytes</i>	♀	S343	M	600
<i>Pan troglodytes</i>	♂	1129	S	760
<i>Homo sapiens</i>	♀	315	M	656
<i>Homo sapiens</i>	♂	E1	M	651

S = Sammlung Senckenberg; M = Sammlung Mainz

Tab. 5.8: Parameter für den Philips Brilliance CT 64-channel Helix-Scanner

Parameter	Wert
Schichtdicke:	0,67 mm
Inkrement:	0,33 mm
Kollimation:	20 x 0,625 mm
Resolution:	ultra high
kV:	140
mAs:	350
Filter:	D
C:	600
W:	4095
Pitch:	0,348
Rotationszeit:	0,75

Scans im "Felsenbein-Modus"
(extrem hoch auflösend, sehr geringe Schichtdicke)

erzeugten Einzelschnittbilder (Slices) wurden temporär auf dem Server der Radiologie im mit vielen Programmen kompatiblen *.DICOM-Format zwischengespeichert und anschließend zur weiteren Verwendung dauerhaft auf CDs/DVDs kopiert.

Rekonstruktion per amira™-Software

Sämtliche virtuellen Rekonstruktionen wurden interaktiv mittels amira™ (v 4.1.1) Software aus den zuvor akquirierten CT-Daten erstellt. Das Organigramm (vgl. Abb. 5.7) zeigt die wesentlichen Arbeitsschritte. Das Programm präsentiert sich als ein aus Fenstern zusammengesetztes Interface, welche einen sogenannten „pool“ (Datenobjekte und Modul-Netzwerk), eine „properties area“ (Eigenschaften der gewählten Module), eine „console“ (System Nachrichten und Eingabe spezifischer Befehle) und einen „3D-viewer“ (Visualisierung der Rekonstruktionsergebnisse) vereint (vgl. Abb. 5.8). Die in das pool-Fenster geladenen Daten werden mit Hilfe der verschiedensten Werkzeuge (hier als „Module“ bezeichnet) prozessiert und das Ergebnis im viewer wiedergegeben. Die Steuerung der Moduleinstellungen erfolgt mittels sogenannter „ports“, welche als Optionsebene der Module definiert werden kann. Die Module eines zusammenhängenden Arbeitsganges können als sogenannte Network-Datei (*.hx), aber auch in isolierte amira™-spezifische Dateien gespeichert werden. Den exakten Ablauf mit sämtlichen Parametern

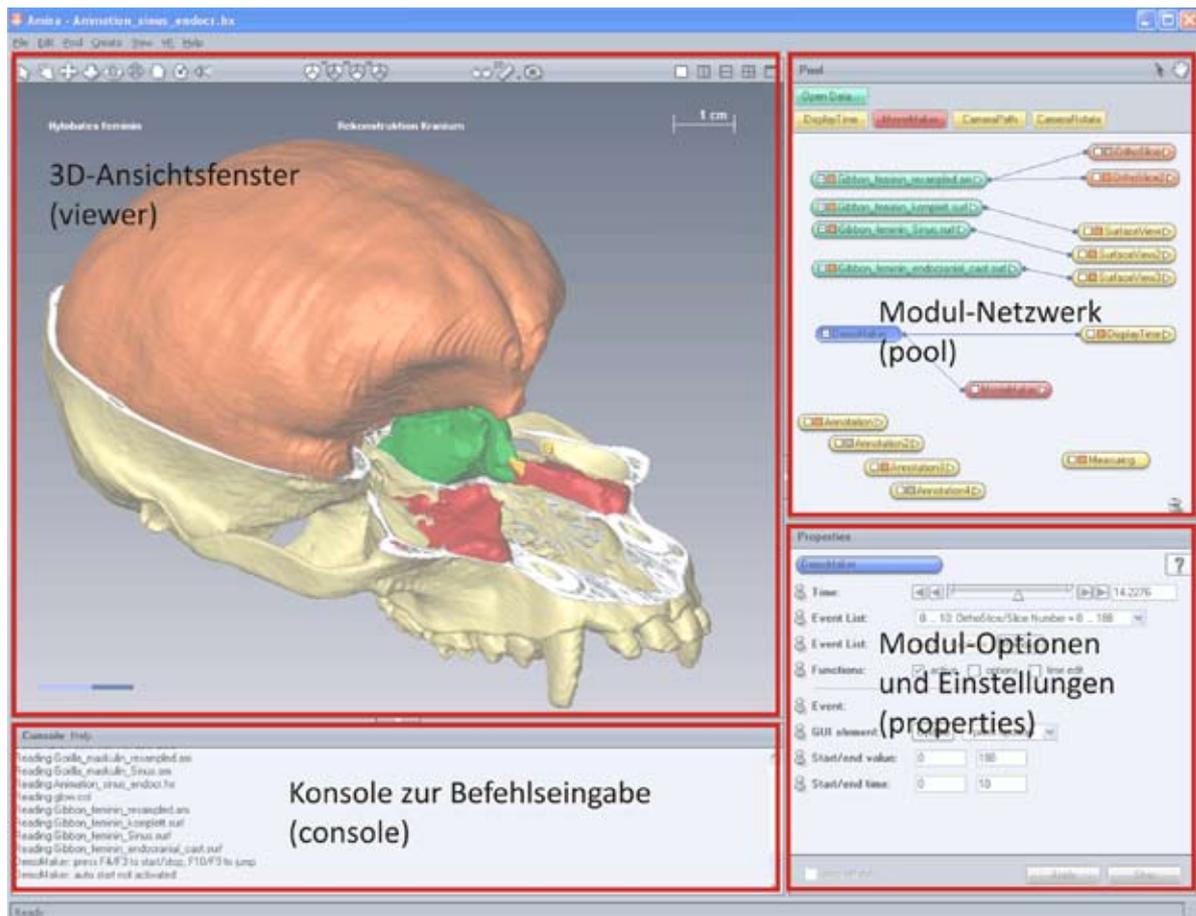


Abb. 5.8: Screenshot der amira™-Oberfläche mit dem aus Fenstern bestehenden Interface, Erläuterungen siehe Text

Dies beeinträchtigt zweifelsohne die Qualität und Feinstruktur der Rekonstruktionen – betrachtet man jedoch die Fragestellungen, so sind die erhaltenen Rekonstruktionen durchaus hinreichend für die Diskussion von Modularität und Integration.

Relevante amira™-Module

Im folgenden Abschnitt sollen einige der wichtigsten amira™-Module in Kürze dargestellt werden, da diese fundamental für die in der Arbeit vorgestellten Rekonstruktionen sind.

1. Isosurface:

Dieses Modul kreiert basierend auf kartesischen Koordinaten mittels Triangulation aus Polygonen bestehende Oberflächen innerhalb eines dreidimensionalen Skalarfeldes. Die Anwendung dieses Moduls erlaubt eine „Schnellansicht“ des ge-

⁴ Voxel ist die Bezeichnung für ein „Volumen-Pixel“ und kombiniert die zwei- mit der dreidimensionalen Information im Sinne der Addition von Fläche + Volumen.



ladenen Datensatzes und gibt Auskunft über Datengüte und -menge. Dieses Modul wurde herangezogen, um sich einer „bearbeitbaren“ Datenmenge und -form zu nähern (s. o.). Es werden dabei sowohl eine äußere als auch eine innere Oberfläche auf dem Viewer ausgegeben, welche separat aus- oder eingeblendet werden können und somit eine gute erste Einschätzung der rekonstruktiven Möglichkeiten gestatten.

2. Segmentation Editor

Der Segmentation Editor stellt eine eigenständige Plattform mit vielfältigen Möglichkeiten dar, die eine interaktive Gliederung eines Datensatzes in verschiedene Subregionen (sogenannte Segmente) mittels mannigfaltiger Werkzeuge zulässt. Ein großer Vorteil besteht darin, dass Materialien unterschiedlicher Dichte (d.h. mit unterschiedlichen Grauwerten im CT-Scanbild) unter Zuhilfenahme eines Grauwertistogramms fast automatisch voneinander getrennt werden können, wodurch Artefakte (z.B. unter dem Schädel platzierte Tücher, Geräteteile o. Ä.) entfernt

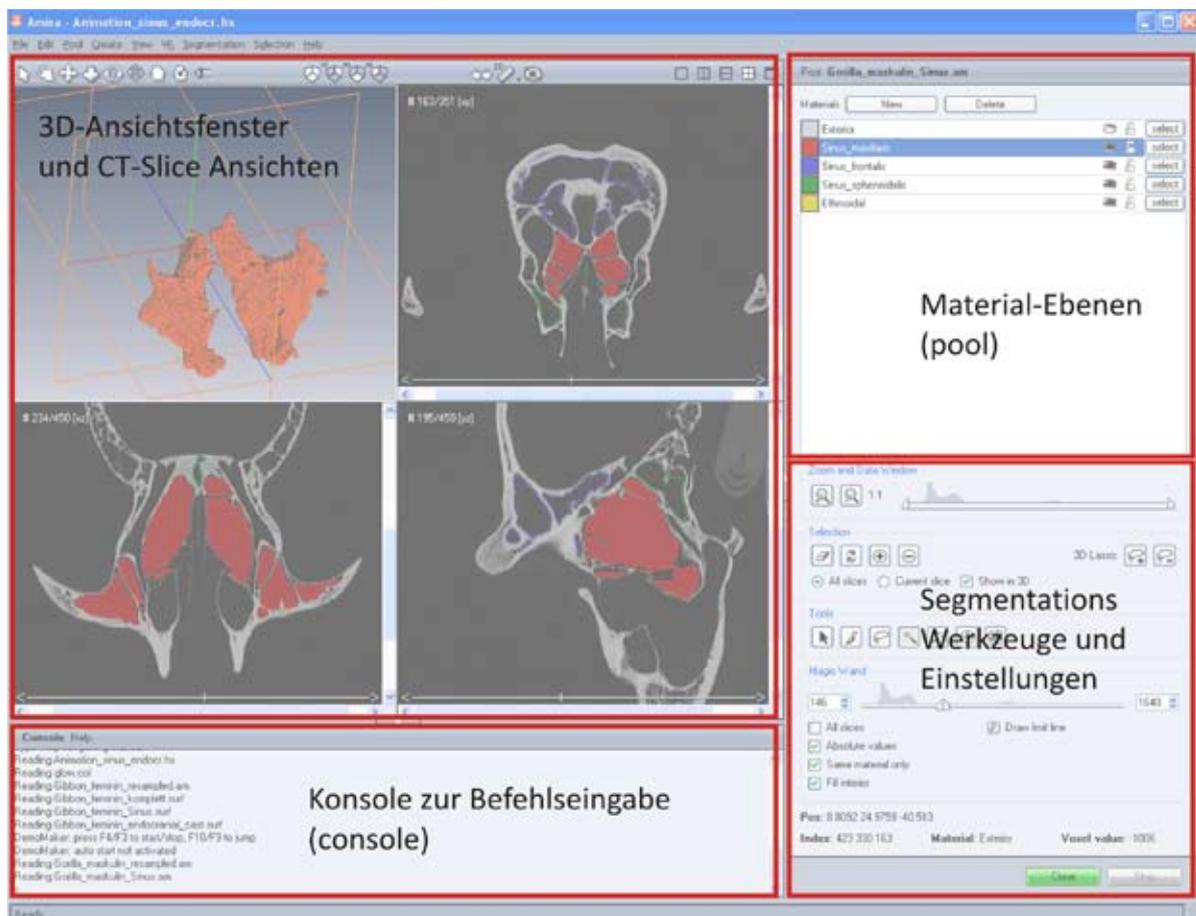


Abb. 5.9: Screenshot der amira™-Oberfläche (Segmentation Editor), Erläuterungen siehe Text



und knöcherne Strukturen von diesen separiert werden konnten. In einem relativ zeitaufwändigen Prozess wurden Gesichts-, Hirn- und Basisschädel segmentiert und mit je eigener Färbung angelegt, so dass intra- und interspezifische Vergleiche optimal visualisiert werden konnten. Die Rekonstruktion der präsentierten Modelle erfolgte ausschließlich mit Hilfe dieses Werkzeugs.

Stichwortartig soll hier ein Arbeitsgang im Segmentation Editor mit den nachfolgenden Schritten bis zur endgültigen Visualisierung im *viewer* dargestellt werden (vgl. Abb. 5.9):

- a) Innerhalb des Pools auf das Image-Modul (in diesem Fall das resampled XXX.TIF) Rechtsklicken und Labelling > LabelField anwählen;
- b) von der 4-*viewer* auf die 2-*viewer* (horizontal respektive vertikal) Ansicht umschalten, so dass links das *viewer*- und rechts das slice-Fenster zu sehen sind; dies dient der besseren Übersichtlichkeit und der Möglichkeit der starken Vergrößerung von Teilbereichen;
- c) *via* „Magic Wand“ Tool und den verfügbaren Graustufenhistogrammen werden in allen möglichen Ebenen die knöchernen Strukturen des betreffenden kranialen Segmentes (z.B. fazial, neurokranial, basikranial) ausgewählt und mittels „+“ als Label innerhalb eines Materials festgelegt bzw. einem bereits bestehenden Label hinzugefügt; diese Prozedur wird für alle Segmente fortgeführt, wobei jedes Material im Ebenenmanager mit einer spezifischen Farbe (*via* ColorDialog) gekennzeichnet wird; ferner können intrakraniale Höhlungen *via* „Blow“-Tool ausgewählt und wie oben beschrieben als weiteres Material der Auswahl hinzugefügt werden;
- d) das Ergebnis der Segmentierung kann als separate *.am-Datei abgespeichert werden; es ist wegen der hohen Hauptspeicherbelastung ratsam, während des Segmentationsprozesses fortwährend zwischenspeichern;
- e) mittels „close“-Button wird der Editor geschlossen und man kehrt in den normalen Viewer-Modus zurück; nun wird an das mit dem Suffix „-labels“ versehene Modul ein „SurfaceGen“-Modul geschaltet, welches aus den zuvor editierten Materialien und unter Einstellung diverser Parameter (z. B. smoothing der Surface) Oberflächen („Surfaces“) generiert; diese Oberflächen können als



- *.surf-Dateien separat gespeichert werden;
- f) die Surfaces werden im Viewer mittels eines „SurfaceView“-Moduls sichtbar gemacht;
- g) alle nun folgenden Schritte dienen der Ausrichtung und Darstellung (z.B. Stereo 3D, Transparenz, SurfacCut) der so erhaltenen Rekonstruktionen mittels des SurfaceView-Moduls und werden, sofern entbehrlich, hier nicht weiter erläutert;
- h) die Speicherung der im *viewer* abgebildeten Rekonstruktionen in Form von Bilddateien (hier meist im *.eps Format) erfolgte mittels des Screenshot-Werkzeugs am oberen Rand des *viewer*-Fensters.

3. DemoMaker und MovieMaker

Das DemoMaker-Modul dient dazu, eine animierte Sequenz zuvor angefertigter Operationen zu erstellen. Über ein Scroll-Menü können sämtliche in den Modulen vorgenommenen Schritte aus dem *pool* bzw. Modul-Netzwerk als sogenannte GUI-elements aufgerufen und anschließend animiert werden. Dies geschieht auf einer durch den Benutzer festzulegenden Zeitleiste, auf welcher die Animationen in Form einer Event-list zeitgleich oder nacheinander ablaufen. Verbindet man dieses Modul mit dem MovieMaker, so ist es möglich die editierte Animationssequenz als *.MPG oder *.AVI-Datei zur weiteren Verwendung mit allen gängigen Multimedia-Playern abzuspeichern. Dazu müssen zuvor Dateiname, Framerate, Farbraum und Größe der Videodatei in den ports festgelegt werden.

Animationen, welche aus den Modellen der vorliegenden Arbeit entstanden, finden sich auf der beiliegenden DVD im Rückendeckel dieser Arbeit.

Des Weiteren wurden aus Gründen der komparativen Untersuchung *via amira*[™] die Volumina de Endokranien, der Sinus paranasales und des fazialen sowie des neurokranialen Moduls erfasst.



5.2.5 Fotografische Aufnahmen

Nicht normierte Aufnahmen

Während der Messungen wurden von sämtlichen Kranien nicht normierte fotografische Aufnahmen aus sechs Normen (frontal, beidseits lateral, okzipital, basikranial, vertikal) angefertigt, die eine Identifikation eines spezifischen Individuums über den gesamten Analyseprozess hinweg ermöglichen sollen. Eventuelle ‚Ausreißer‘ lassen sich hierdurch im Nachhinein visuell auf morphologische Besonderheiten/Anomalien/ggf. Pathologien hin untersuchen, wobei letztere – sofern offensichtlich – von vorne herein ausgeschlossen wurden. Diese Fotografien sind der Dissertation aufgrund der Irrelevanz für die quantitativ-statistischen Fragestellungen nicht beigefügt.

Normierte Aufnahmen selektierter Exemplare

Exemplarisch wurden für die Gattungen und das jeweilige Geschlecht diejenigen Kranien *in Norma* fotografiert, die zuvor radiologisch gescannt wurden (vgl. Tab. 5.7). Die Aufnahmen wurden mit Hilfe einer

Tab. 5.9: Einstellungen für LEICA Digilux 1 Kamera

Parameter	Einstellung
Empfindlichkeit	200 ASA
Weißabgleich	Halogenbeleuchtung
Auflösung	2240 x 1680 Pixel
Komprimierung	Niedrig
Blitz	Aus
Focus	Variabel (meist Mehrfeldmessung, z.T. Mittelfeldmessung)
Zoom	Voller Zoom (ohne Digitalzoom)
Blende/ Belichtungszeit	Automatik

Digitalkamera (LEICA Digilux 1/Objektiv: Leica DC Vario-Summicron 1:2-2,5/ 7-21 mm ASPH) mit den in Tabelle 5.9 gelisteten Einstellungen angefertigt. Per Focusfeld und mittels eines Stativs wurde die Kamera senkrecht und mittig zum Objekt ausgerichtet, um bei vollem Zoom ein möglichst unverzerrtes Bild zu erhalten. Es ist zweckmäßig, fünf Normen zu fotografieren (MARTIN 1928, KNUSSMANN 1988) die im Folgenden als (1) *Norma frontalis*, (2) *Norma lateralis* (2x), (3) *Norma occipitalis*, und (4) *Norma basilaris* geführt werden. Die Ausrichtung der Schädel erfolgt in der sogenannten Ohr-Auge-Ebene auch bekannt unter der Bezeichnung Frankfurter Horizontale oder Porion-Orbitale-Ebene nach der Frankfurter Verständigung von 1884 (KNUSSMANN 1988). Diese Fotografien sind in Kapitel 12 abgebildet.



6. Ergebnisse

Die Gliederung des folgenden Kapitels entspricht den in Kapitel 2 beschriebenen Abteilungen. **Bereich I** umfasst sämtliche multivariat-statistischen Analysen und wird der Art des Datensatzes und dem statistischen Organigramm folgend (vgl. Abb. 5.7) strukturiert. In **Bereich II** werden die Resultate der statistischen Berechnungen modularer Integration präsentiert und **Bereich III** widmet sich der virtuellen Rekonstruktion mittels amira™. Soweit möglich, werden die einander jeweils zugehörigen Analysen nebeneinander gestellt, um eine optimal geordnete Darstellung der Resultate für die anschließende Diskussion zu erreichen.

6.1 Morphologische Differenzierung (Geometrisch-statistische Analysen)

Die in Kapitel 5.2.2 dargestellte Fehlermessung ergab eine gemittelte Abweichung von ca. 1,2 % für einen Untersucher (vgl. Tab. 5.6), was auch unter Einbeziehung der geräteinternen Abweichung des MicroScribe von 0,38 mm als valide betrachtet werden kann (SINGLETON 2002). Ausführliche Tabellen bzw. Berechnungen finden sich in Kapitel 12 (Tab. 12.1 und 12.2).

6.1.1 Kompletter Datensatz 1 (KD1) und 2 (KD2)

Die kompletten Datensätze werden kombiniert abgehandelt, während der reduzierte Datensatz separat besprochen wird, damit eine deutliche Trennung zwischen Fragestellungen der Separierung und Differenzierung von denen der morphologischen Integration besteht. Um eine Einheitlichkeit für die Besprechung der Genera zu erreichen, werden diese in der folgenden Reihenfolge benannt bzw. besprochen: *Hylobates* ➤ *Pongo* ➤ *Gorilla* ➤ *Pan* ➤ *Homo*.



Mittelwertsgestalten (MWG) für KD1 und Consensus Mean (CM)

Wie andernorts wiederholt diskutiert (vgl. Kap. 4.5), offenbaren sich bei der grafischen Präsentation der dreidimensionalen MWG die Einschränkungen auf einem 2D-Medium deutlich (vgl. Abb. 6.1 bis 6.6). Die hier vorgenommene Wiedergabe verschiedener Ansichten (je drei aus unterschiedlichen Perspektiven – vertikal, lateral links, schräg oben links) kann nur einen Ausschnitt der Abweichungen zwischen den Datensätze zeigen, so dass die schriftliche Ergebnisdarstellung von der grafischen z. T. erheblich abweicht. Eine perspektivische Verzerrung im Ansichtsfenster des PAST Programms ist neben einer begrenzten Möglichkeit der Transformation (Rotation, Translation, Skalierung) zu beachten. Dargestellt werden im Folgenden die Unterschiede zwischen den Gattungs-MWG (total und pro Gattung) und dem Consensus Mean (CM), das bedeutet, der über alle gemessenen LM gemittelten Landmarkkonfiguration. Zwischen den LM gezogene Linien (sogenanntes ‚Linking‘) haben keine analytische Relevanz, sie dienen ausschließlich der Orientierung und Sichtbarmachung von Strukturen. Gezielt angesprochene LM werden in Klammern mit der jeweiligen Nummer aus dem Messprotokoll versehen aufgeführt.

CM und sämtliche Gattungen

Abbildung 6.1 gibt eine Übersicht, welche MWG einander annähernd „ähnlich“ und welche gänzlich verschieden sind. In der vertikalen Aufsicht ist die Ausprägung der Prognathie „stufenartig“ (anterior nach posterior) von *Pongo* über *Gorilla* zu *Hylobates*, *Pan*, CM und *Homo* zu beobachten, wobei der rostrale Bereich des CM relativ zu *Homo* noch weit anterior liegt. Der circumorbitale Bereich bzw. der superiore Gesichtsschädel zeigt eine ähnliche graduelle „Abnahme“ (anterior nach posterior) von *Hylobates* über *Homo*, *Pan*/CM (nahezu kongruent), *Gorilla* zu *Pongo*. Das Foramen magnum (LM 75, 79, 80 und 81) weist bei *Homo* relativ zur einheitlichen Lage bei den übrigen Gattungen und dem CM eine Positionsänderung nach anterior und inferior auf. Die laterale Ansicht zeigt klar, dass der Bregmapunkt (LM 40) von *Homo* weit superior und leicht okzipital dem der restlichen Gattungen (ausgenommen *Hylobates*) und dem CM liegt. Lambda (LM 55) und Inion (LM 56) sind bei *Homo* deutlich nach posterior und inferior verlagert, ferner weisen die Punkte Rhinion (LM 23), Nasospinale (30) und Prosthion (LM 36) eine starke Verlagerung nach posterior auf. Abgesehen von *Homo* und *Hylobates* zeigen alle weiteren Gattungen eine dezente Verlagerung dieser letztgenannten LM im Schnauzenbereich nach superior, wobei *Pongo* die deutlichste Verschiebung nach

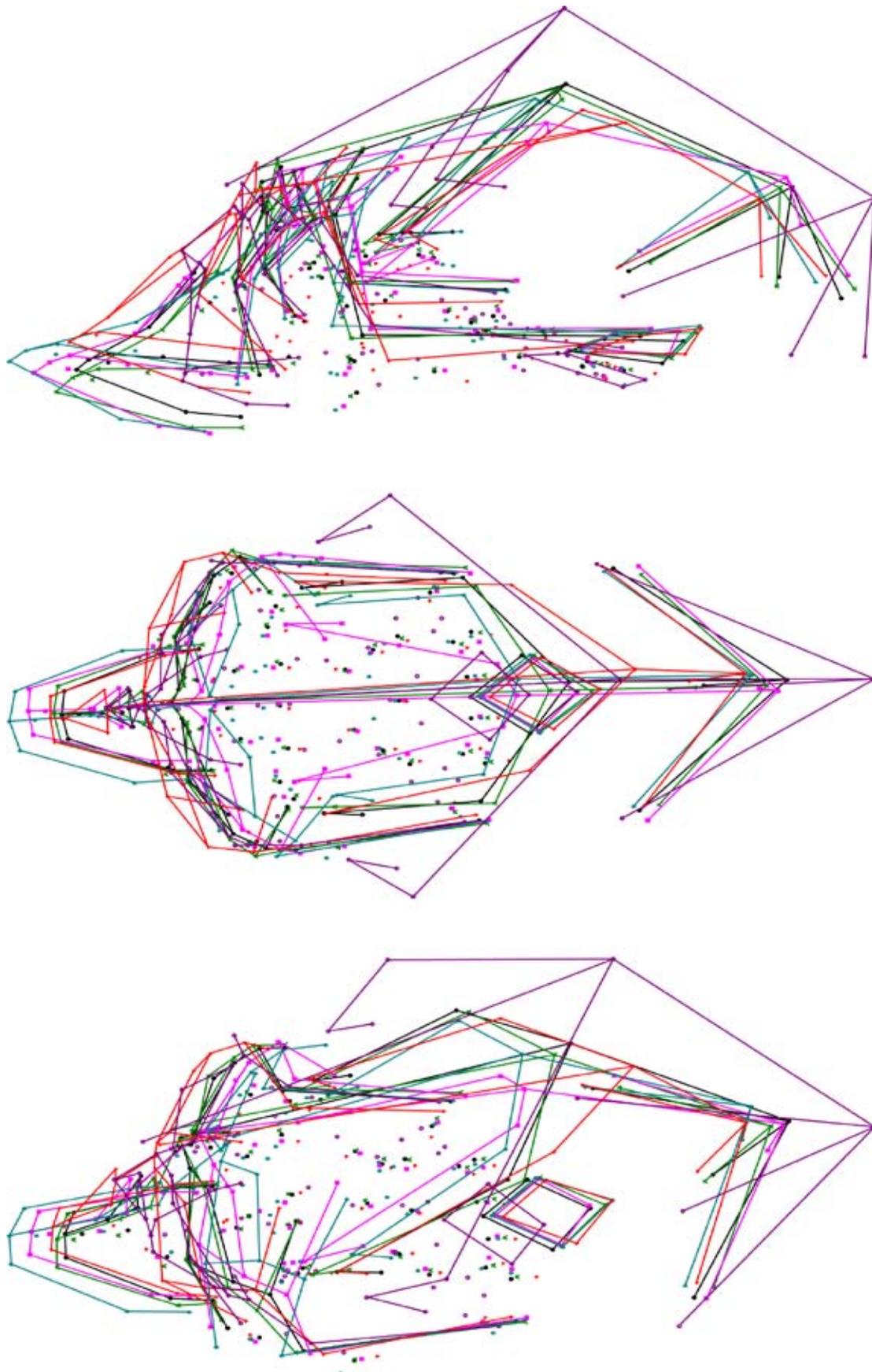


Abb. 6.1: Mittelwertgestalten (MWG) sämtlicher Gattungen und Consensus Mean (CM); oben = von lateral links, mitte = von vertikal, unten = von schräg oben links; Farbcodierung: *Hylobates* = rot; *Pongo* = blau; *Gorilla* = pink; *Pan* = grün; *Homo* = violett; CM = schwarz



superior aufweist. *Hylobates* weist im Bereich der Nasenöffnung eine Abweichung der besprochenen LM (ausgenommen LM 36) nach vorn oben auf. Weiter zeigt die laterale Ansicht eine Verlagerung der Messpunkte der Schädelseitenwände (LM 43/44 und LM 45/46) von *Homo* nach superior, zusätzlich sind in der vertikalen Aufsicht starke laterale Abweichungen zu beobachten. Für die gleichen LM und das Stephanion (LM 41/42) zeigen sich bei *Gorilla* auffällige Abweichungen in Richtung der Mediansagittalen. Die Messpunkte der Jochbögen (LM 19/27, 47/48 und 51/52) sind für alle Gattungen in allen Ansichten nahezu deckungsgleich. Abgesehen von *Homo* weisen die LM der Schädelbasis für die verbleibenden vier Gattungen eine relativ einheitliche Verortung auf.

Pongo und *Gorilla* scheinen, bis auf die Abweichungen im Bereich der Schädelseitenwand und des Bregmas (s. o.), einander ähnliche MWG aufzuweisen. Rein visuell scheint *Pan* dem CM am nächsten zu sein, während *Homo* die größten Abweichungen vom CM aufweist. *Hylobates* zeigt gegenüber den anderen Gattungen Kongruenzen im Bereich des Neurokranium aber auch deutliche Abweichungen für die LM des Fazialskeletts.

CM und *Hylobates*

Drei klare Tendenzen lassen sich bei der Betrachtung des CM und der MWG von *Hylobates* (vgl. Abb. 6.2) abgrenzen: (1) eine Verlagerung des Gesichtsschädels nach anterosuperior mit einer fazialen Retraktion relativ zu den übrigen nicht-menschlichen Gattungen; (2) eine Verlagerung des mittleren oberen Hirnschädels nach posteroinferior und (3) eine dezente Verlagerung des okzipitalen Hirnschädels nach anteroinferior. Das Foramen magnum und damit die Schädelbasis sind leicht nach posterosuperior verlagert.

CM und *Pongo*

Die Präsentation der MWG von *Pongo* gegen den CM in Abbildung 6.3 lässt eine Verlagerung der LM in der Schnauzenregion nach anterosuperior erkennen. Des Weiteren sind die Schädelseitenwände zur Mediansagittalen und das Bregma nach anterior verlagert. Der okzipitale Abschnitt ähnelt dem CM und auch die Jochbögen sind nahezu deckungsgleich. Die Orbitae sind deutlich posterior verlagert, so dass der gesamte Fazialschädel eine typisch airorhynche Gestalt aufweist. Die LM der Schädelbasis und der Kalvaria, welche der Mediansagittalen am nächsten liegen, sind dieser mehr angenähert als bei CM.

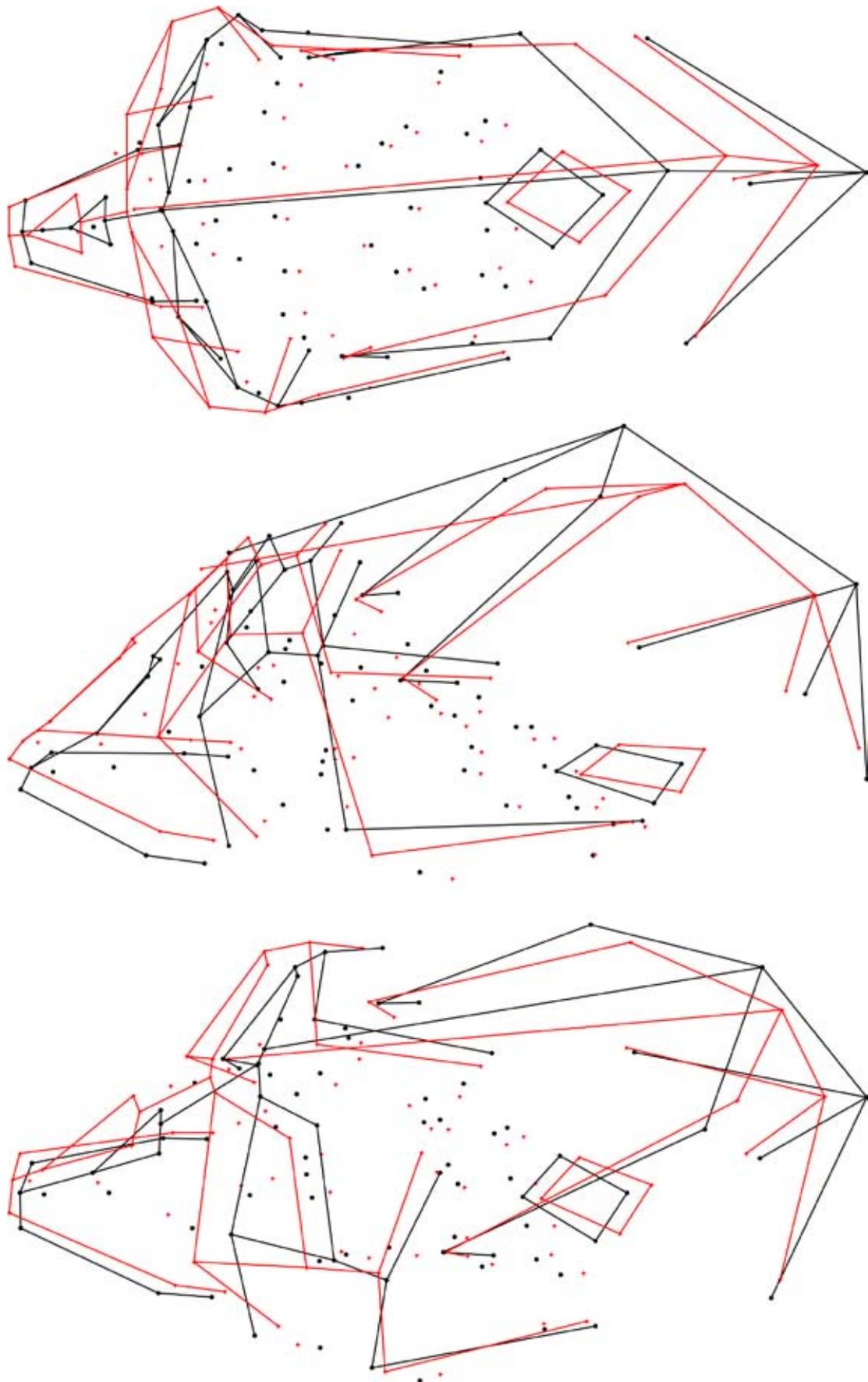


Abb. 6.2: Mittelwertsgestalt von *Hylobates* im Vergleich mit dem Consensus Mean (CM); Legende wie bei Abb. 6.1

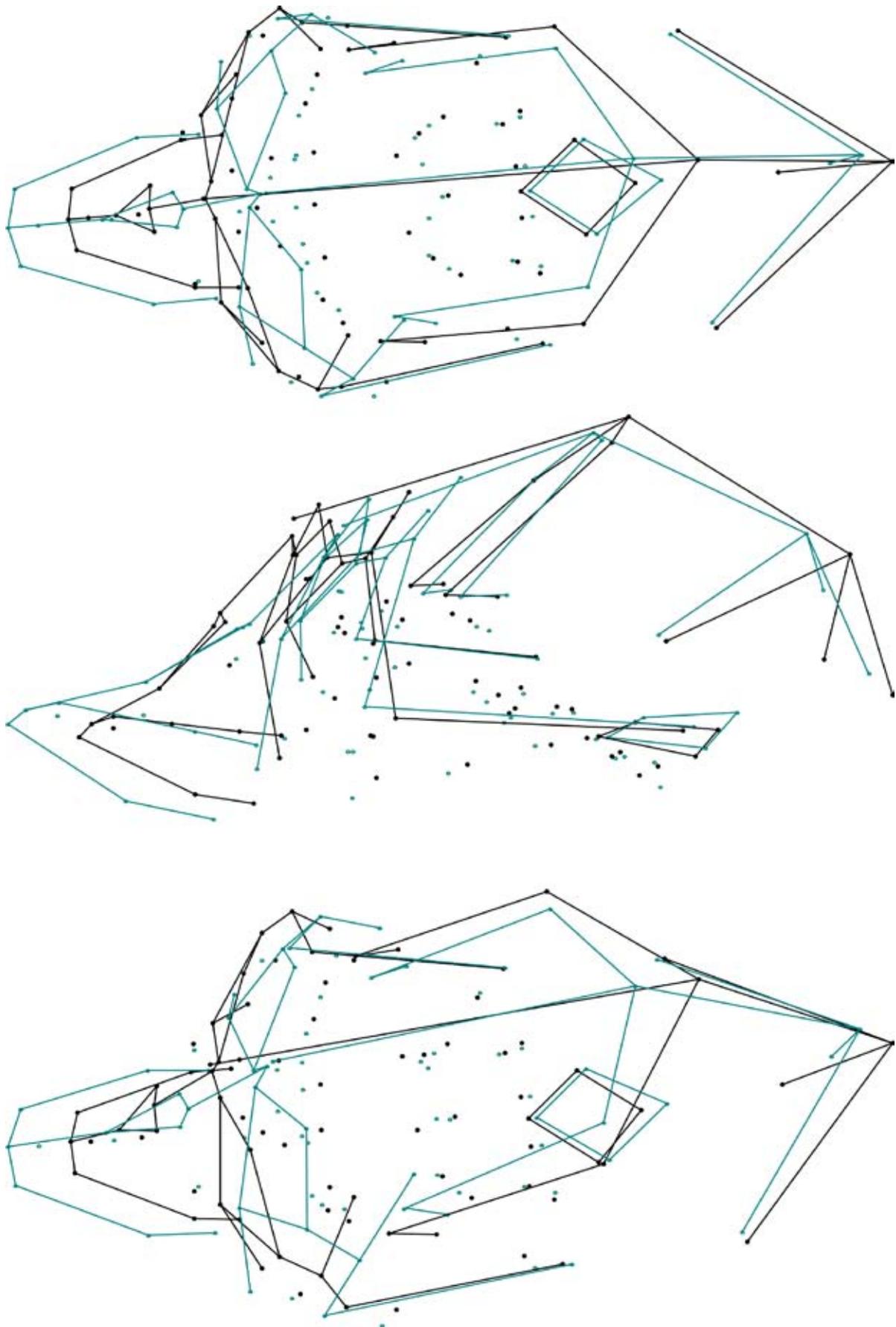


Abb. 6.3: Mittelwertgestalt von *Pongo* im Vergleich mit dem Consensus Mean (CM); Legende wie bei Abb. 6.1

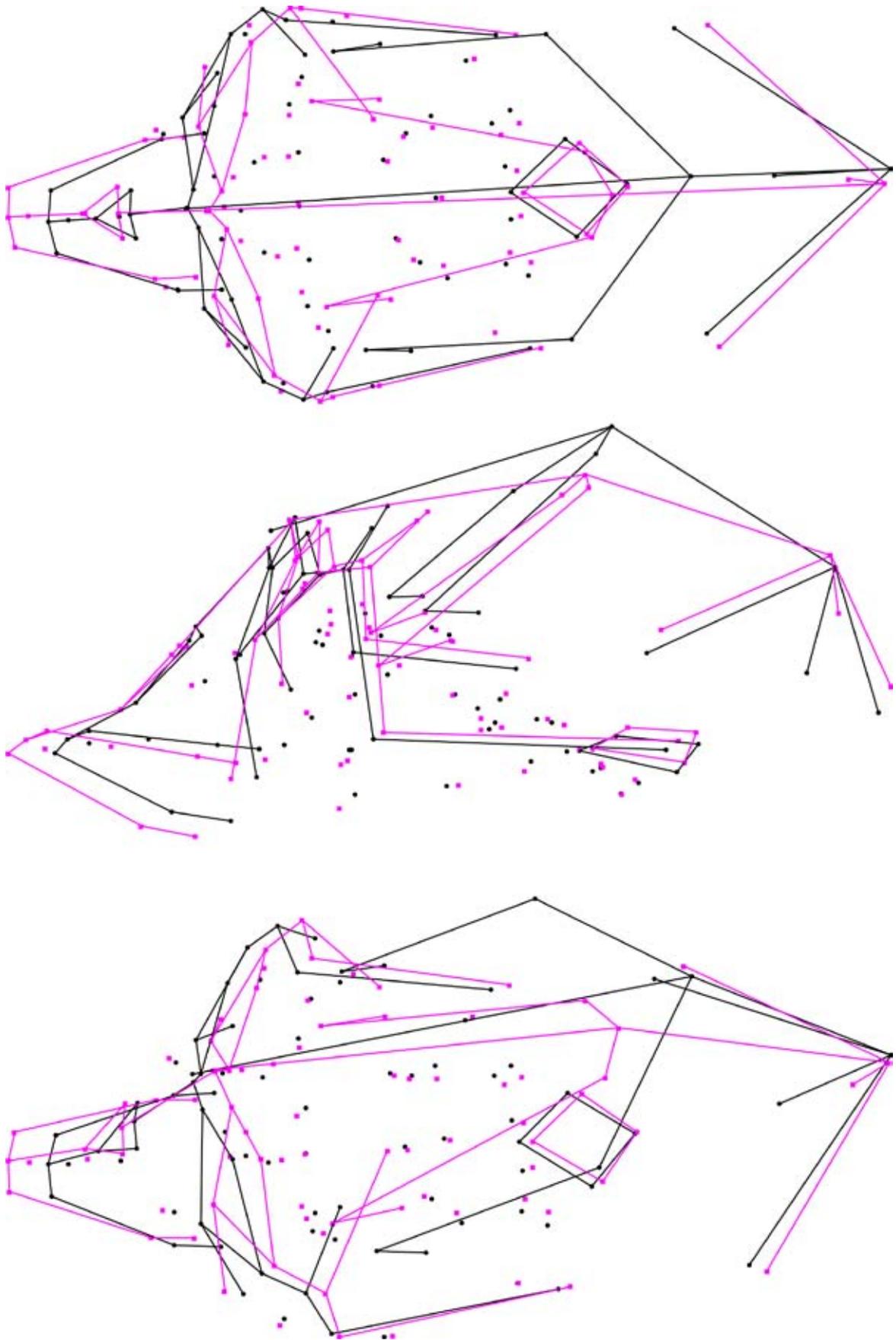


Abb. 6.4: Mittelwertsgestalt von *Gorilla* im Vergleich mit dem Consensus Mean (CM); Legende wie bei Abb. 6.1

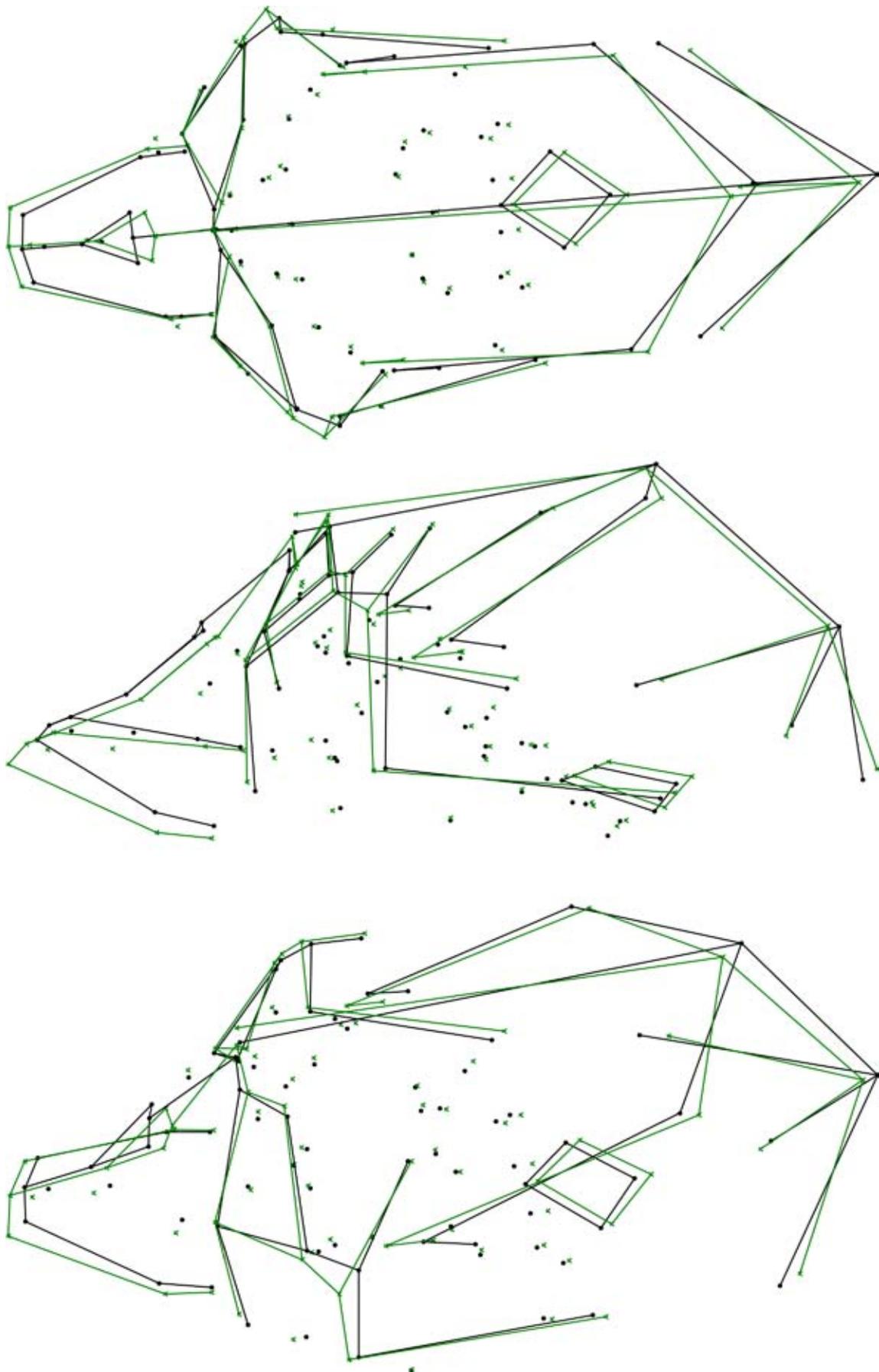


Abb. 6.5: Mittelwertsgestalt von *Pan* im Vergleich mit dem Consensus Mean (CM); Legende wie bei Abb. 6.1

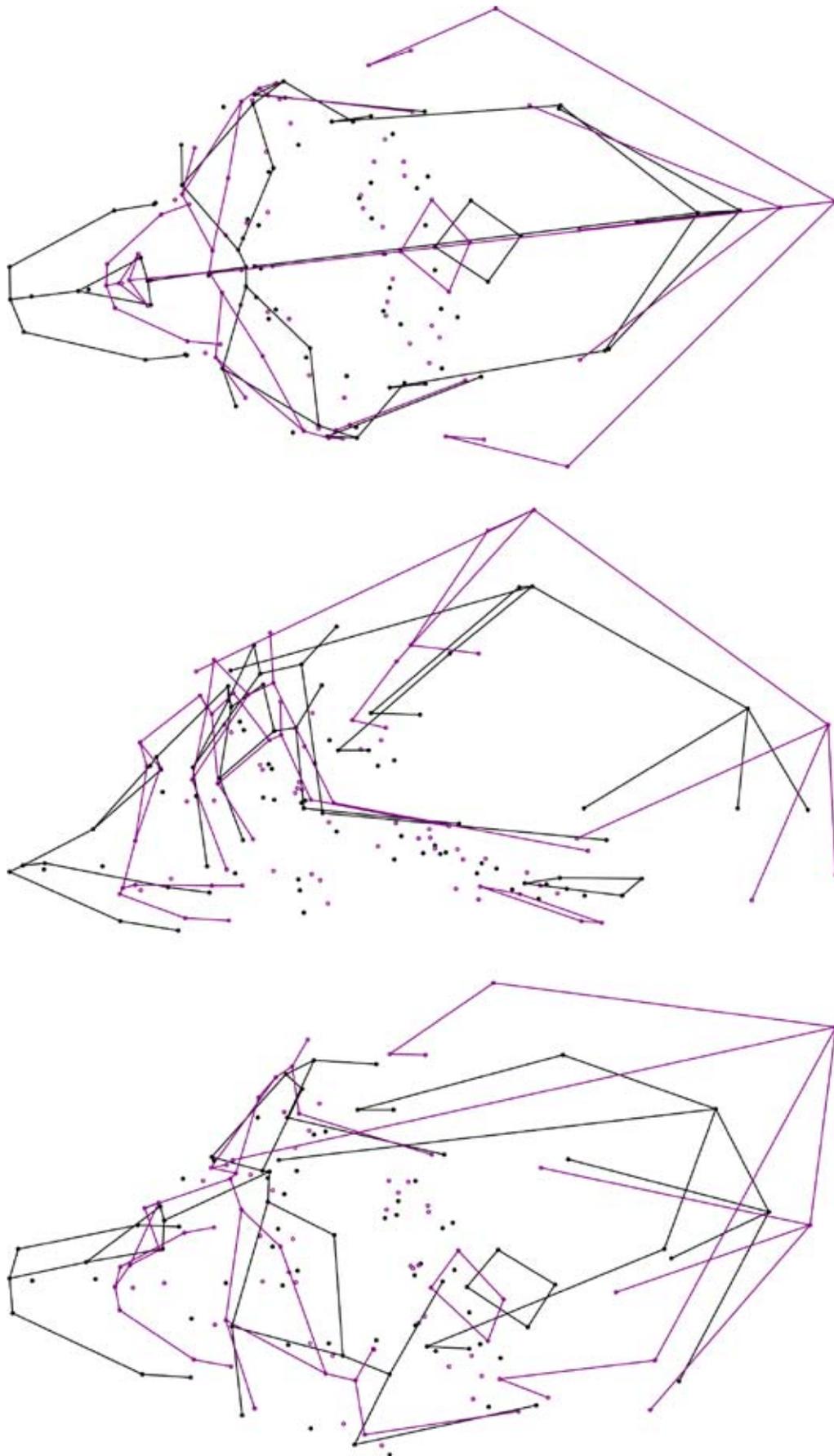


Abb. 6.6: Mittelwertsgestalt von *Homo* im Vergleich mit dem Consensus Mean (CM); Legende wie bei Abb. 6.1



CM und *Gorilla*

In Abbildung 6.4 ist eine offensichtliche Verlagerung der LM im Bereich der Linea temporalis und der Schläfengrube in Richtung der Mediansagittalen am auffälligsten. Es scheint eine ‚Verschmälerung‘ des gesamten vorderen oberen Bereichs des Hirnschädels vorzuliegen. Das Bregma ist zudem leicht nach inferior verlagert, während der Hinterhauptsbereich mit dem CM nahezu konform geht. Das Fazialkranium weist eine Verlagerung der LM der Schnauze nach anteroinferior auf, die Orbitae dagegen zeigen eine Abweichung nach posterior. Das Zygomaxillare (LM 18/32) ist leicht nach anterior verschoben. Die Schädelbasis ist relativ zum CM schmaler, wobei das Hinterhauptloch nahezu ähnlich positioniert ist.

CM und *Pan*

Augenscheinlich bestehen zwischen der MWG von *Pan* und dem CM keine oder kaum Diskrepanzen (vgl. Abb. 6.5). Einzig eine sehr diskrete Verlagerung der LM des Foramen magnum und eine nach anteroinferior gerichtete Varianz der terminalen rostralen LM sind differentialdiagnostisch festzuhalten.

CM und *Homo*

Die MWG von *Homo* zeigt die größten Divergenzen relativ zum CM (vgl. Abb. 6.6). Es lassen sich vier Hauptunterschiede diagnostizieren: (1) Der untere Gesichtsschädel ist weit nach posterior und leicht nach superior verlagert, während (2) der obere Gesichtsschädel (oberer Orbitalrand und supraorbitaler Bereich) deutlich frontalisiert, d. h. nach anterosuperior ‚gekippt‘ ist. (3) Der Hirnschädel weist eine starke Lateralisierung des Frontale und der Parietalia, eine domartige Aufwölbung median superior und eine okzipitale Ausweitung nach posterior auf, so dass ein globulär ellipsoides Neurokranium beschrieben werden kann. (4) Das Foramen magnum und die hintere Schädelbasis zeigen entgegen der Tendenz des Hirnschädels eine Verlagerung nach anteroinferior. Die Schädelbasis ist zudem lateral ausgehnter als bei den übrigen Hominoidea. Weitere diskrete Differenzen zeigen sich im Bereich des Mittelgesichts an der Nasenwurzel (LM 10/12, 11 und 23), die nach anterosuperior ausgerichtet ist. Die LM der Jochbögen sind nahezu deckungsgleich.



Hauptkomponentenanalysen (PCA)

Im Folgenden werden die Hauptkomponentenanalysen für die Datensätze dargestellt. Um dabei, auch für die weiter unten dargestellten Diskriminanzanalysen, einem einheitlichen Schema folgen zu können, wird die Abfolge der Gattungen (s. o.) eingehalten; zudem folgt die Beschreibung der Scatterplots und Signifikanzen einer Reihenfolge für die Datensätze KD1 ➤ KD2 und Analysen PCA ➤ CVA ➤ Regression. Der Farb- und Symbolcode in den Legenden der Punktdiagramme wurde für alle Analysen uniform gestaltet: *Hylobates* = hellgrüne Quadrate; *Pongo* = dunkelgrüne Rauten; *Gorilla* = weinrote Rechtecke; *Pan* = rote Kreuze; *Homo* = orange Dreiecke. Die Darstellung der Plots auf einer Seite erfolgt ebenfalls in einem gleichartigen Layout: oben = erste gegen zweite Komponente (b); unten = zweite gegen dritte Komponente. Die erklärten Varianzen für die ersten fünfzig Hauptkomponenten von KD1, KD2 und RD sind in Tabelle 12.1 aufgeführt, wobei den ersten drei PCs der größte Einfluss bzw. der Hauptteil erklärter Varianz (EV) und damit auch die größte Bedeutung für die Ergebnisdarstellung und -diskussion zukommt. Letztere sind zu Vergleichszwecken in Tabelle 6.1 gesondert aufgeführt.

PCA KD1

Im Allgemeinen lässt sich festhalten, dass die PCA klar voneinander verschiedene und in sich homogene Gruppen differenziert hat, wobei *Homo* und *Hylobates* die deutlichsten Cluster repräsentieren. Abbildung 6.7a zeigt klare Abgrenzungen zwischen einer Gruppierung aus *Pongo*, *Gorilla* und *Pan* und zwei auch voneinander separierten Clustern aus *Hylobates* und *Homo*. PC1 mit einer EV von 55,88% trennt hierbei *Homo* von den nicht-menschlichen Primaten, während PC2 (EV 13,93%) *Hylobates* von den übrigen Gattungen separiert. PC3 (vgl. Abb. 6.7b) lässt erkennen, dass *Homo* zwischen einer Gruppierung aus *Gorilla* und *Pan* einerseits und *Pongo* andererseits lokalisiert ist, somit also eine Trennung der afrikanischen Menschenaffen bei einer EV von 6,46% bewirkt. Über alle Plots ist eine diskrete tendenzielle Nähe zwischen *Pan* und *Homo* zu erkennen.

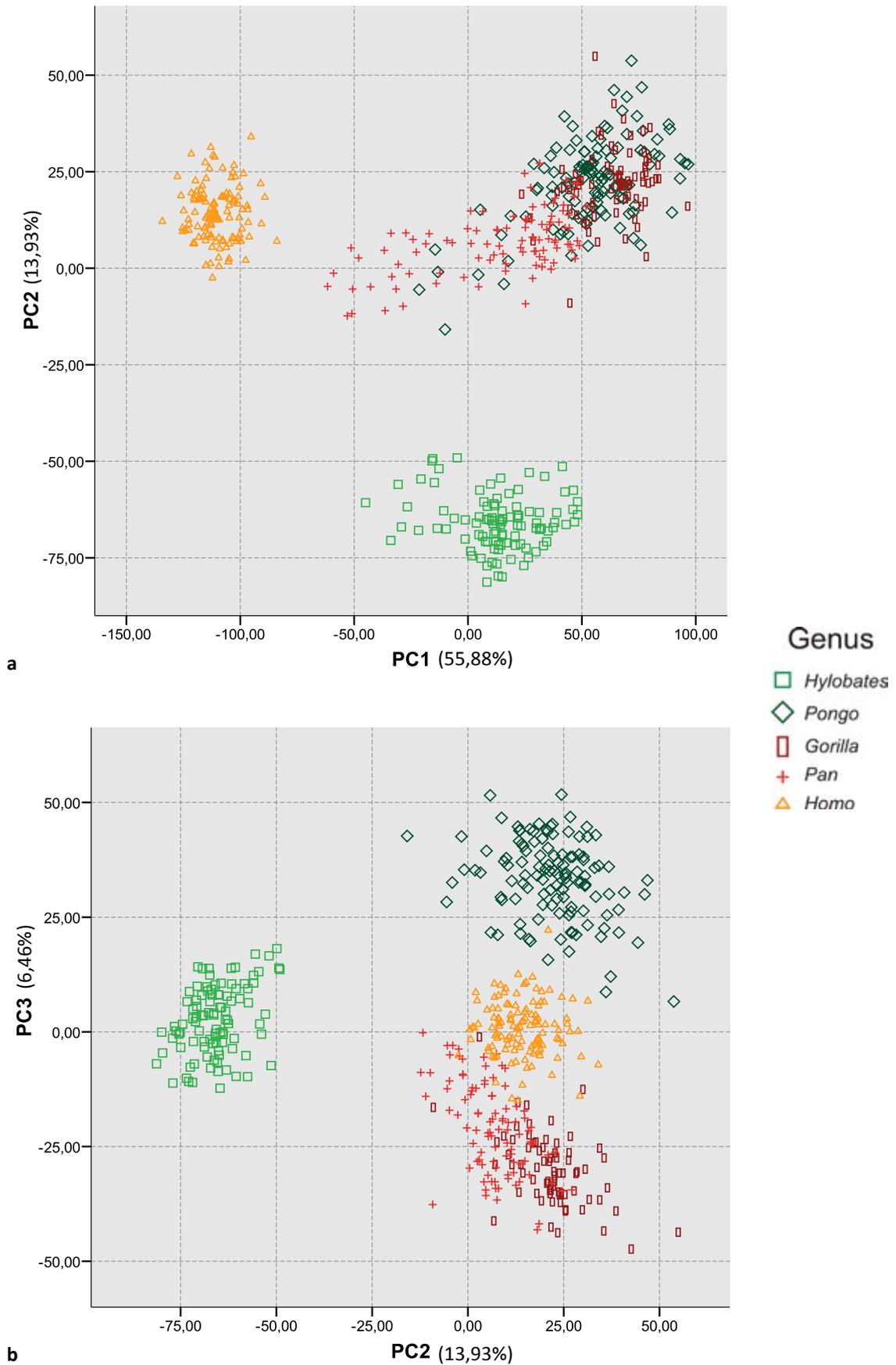


Abb. 6.7: PCA für KD1; a = PC1 gegen PC2, b = PC2 gegen PC3

**Tab. 6.1:** Vergleich der ersten drei PCs mit erklärter Varianz in Prozent / Prozente kumulativ für die Datensätze KD1, KD2, RD, sämtliche Module und LM mediansagittal

Datensatz	PC	Eigenwert	Erklärte Varianz in %	Prozente kumulativ
KD1 (81 LM)	1	4642,53	55,876	55,876
	2	1156,97	13,925	69,801
	3	536,636	6,4588	76,2598
KD2 (85 LM)	1	1945,79	38,736	38,736
	2	787,779	15,683	54,419
	3	588,469	11,715	66,134
RD (52 LM)	1	2990,54	58,164	58,164
	2	615,919	11,979	70,143
	3	305,918	5,9499	76,0929
FM (22 LM)	1	996,256	54,627	54,627
	2	300,772	16,492	71,119
	3	128,944	7,0703	78,1893
NM (13 LM)	1	1667,77	65,72	65,72
	2	234,444	9,2384	74,9584
	3	165,832	6,5347	81,4931
BM (17 LM)	1	477,743	61,242	61,242
	2	85,5597	10,968	72,21
	3	41,2732	5,2908	77,5008
medianLM-3D (15 LM)	1	1394,95	69,409	69,409
	2	259,604	12,917	82,326
	3	108,289	5,3882	87,7142
medianLM-2D (15 LM)	1	268219	75,735	75,735
	2	57397,3	16,207	91,942
	3	19386,6	5,4741	97,4161

PCA KD2

Relativ zu KD1 lässt die Abbildung 6.8a-b klar voneinander getrennte Cluster erkennen, denen es jedoch an Homogenität mangelt. PC1 separiert bei einer EV von 38,74% eine *Pongo*, *Gorilla*, *Pan*-Gruppe vom Genus *Hylobates*, während PC2 (EV 15,68%) lang gestreckte Punktwolken aufweist und oberflächlich betrachtet nur dezente Separierungen zwischen juvenilen und adulten Exemplaren generiert (vgl. Abb. 6.8a). Betrachtet man allerdings die Individuen, so zeigt sich eine Trennung der links gelegenen juvenilen von den rechts befind-

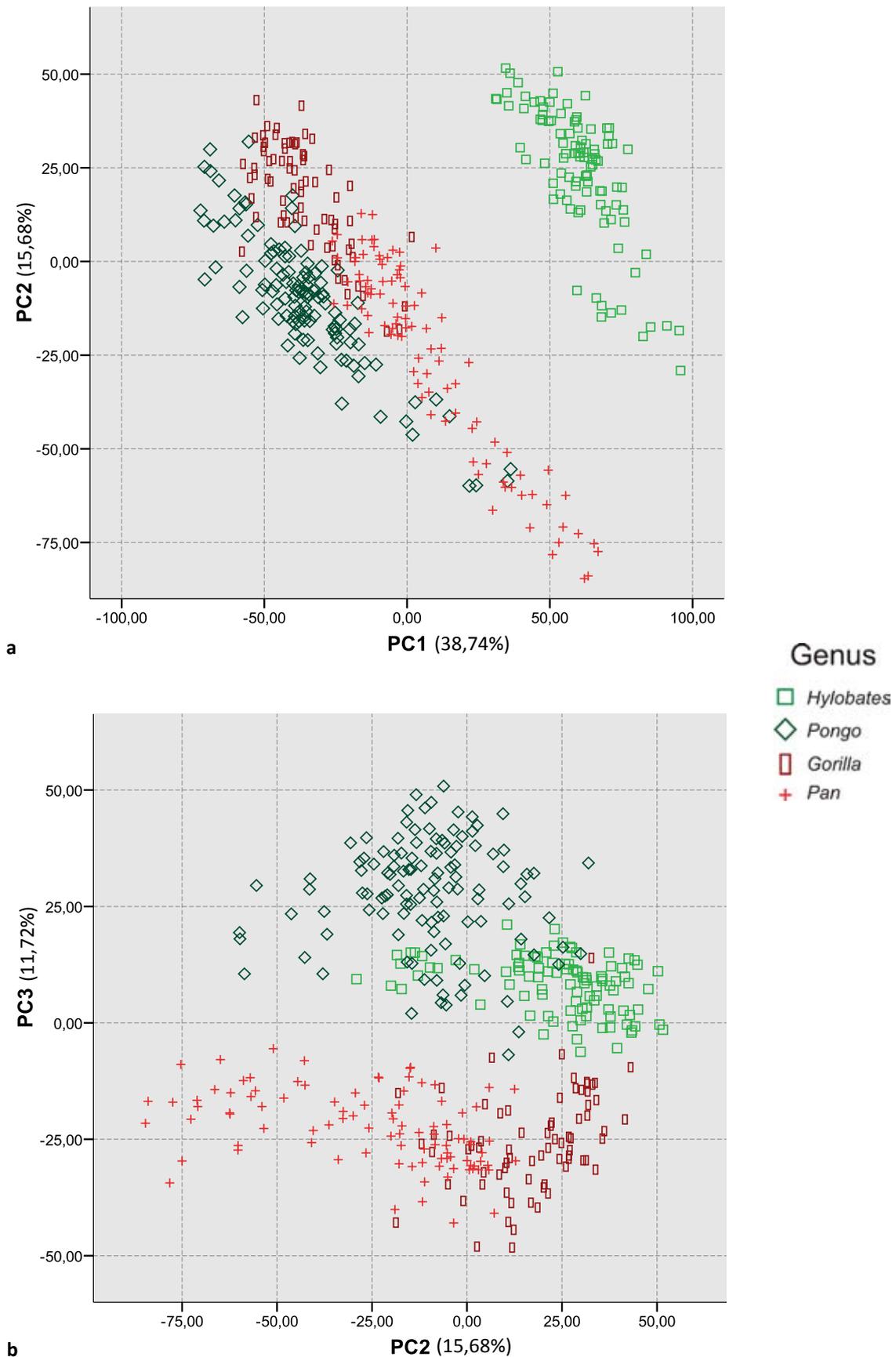


Abb. 6.8: PCA für KD2; a = PC1 gegen PC2, b = PC2 gegen PC3



lichen adulten Tieren. Über PC3 (EV 11,72%) zeigt sich eine angedeutete Trennung der südostasiatischen (*Hylobates* und *Pongo*) von den afrikanischen (*Gorilla* und *Pan*) Formen (vgl. Abb. 6.8b).

Betrachtung der PCAs *in toto*

Betrachtet man die PCAs im Überblick, zeigen sich diverse Trends. *Gorilla* und *Pan* weisen über nahezu alle Analysen breite Überlappungen auf, während *Homo* und *Hylobates* fast immer klar isolierte Cluster zeigen. Die juvenilen Individuen sind den adulten Tieren der eigenen Gattung zwar assoziiert, spalten sich aber als lose Gruppierungen im Randbereich der betreffenden Cluster ab. Eine Separierung der Geschlechter innerhalb der Gruppierungen ist nicht deutlich erkennbar. Die erklärte Varianz für die ersten PCs nimmt von KD1 zu KD2 deutlich ab; oder anders formuliert, der ausschließlich nicht-menschliche höhere Primaten (Hominoidea) umfassende Datensatz weist eine geringere Gesamtvariabilität auf.

Gewichtungen der Landmarks für die Hauptkomponenten (KD1)

Abbildung 6.9 zeigt die ersten zehn nach Höhe der Gewichtung (rote Nummerierung) geordneten Landmarks, welche für die erste bis dritte Hauptkomponente ermittelt wurden (vgl. Tab. 6.1). Für PC1 ist eine klare Gewichtung der Messpunkte im rostralen Bereich und frontolateral sowie okzipital am Neurokranium auszumachen. Letztere zeigen, abgesehen von LM 45/46 (Krotaphion), die deutlich höchsten Werte, wobei LM 41/42 (Stephanion) den höchsten Wert annimmt, gefolgt von den mediansagittal gelegenen Punkten Lambda und Inion. Bis auf die an siebter Stelle stehenden laterofrontal gelegenen LM 1/3 sind alle weiteren gewichtigen LM im Bereich der Frontbezahnung und des harten Gaumens zu finden. Für PC2 zeigt sich eine Akkumulierung der gewichtigen LM im frontalen Bereich des Schädels. LM 40 (Bregma) weist den mit Abstand höchsten Wert auf. Nahezu alle weiteren LM zeigen sich im Mittelgesichtsbereich, vor allem zirkumorbital und um die Nasenöffnung herum. An sechster respektive achter Stelle stehen die LM des Jochbogens (LM 47/48 und 49/50). Die LM mit den höchsten Gewichtungen für PC3 zeigen sich sporadisch am Neurokranium, hauptsächlich aber rostral und intraorbital. Das höchste Gewicht kommt LM 41/42 (Stephanion) zu, an zweiter Stelle stehen LM 34/36 (PM3 mesial) und an dritter Stelle LM 8/14 (Canalis opticus). Glabella, Nasion und Dacryon belegen die Plätze vier bis sechs.

Vergleichend betrachtet, lässt sich feststellen, dass die LM mit dem größten Einfluss auf die

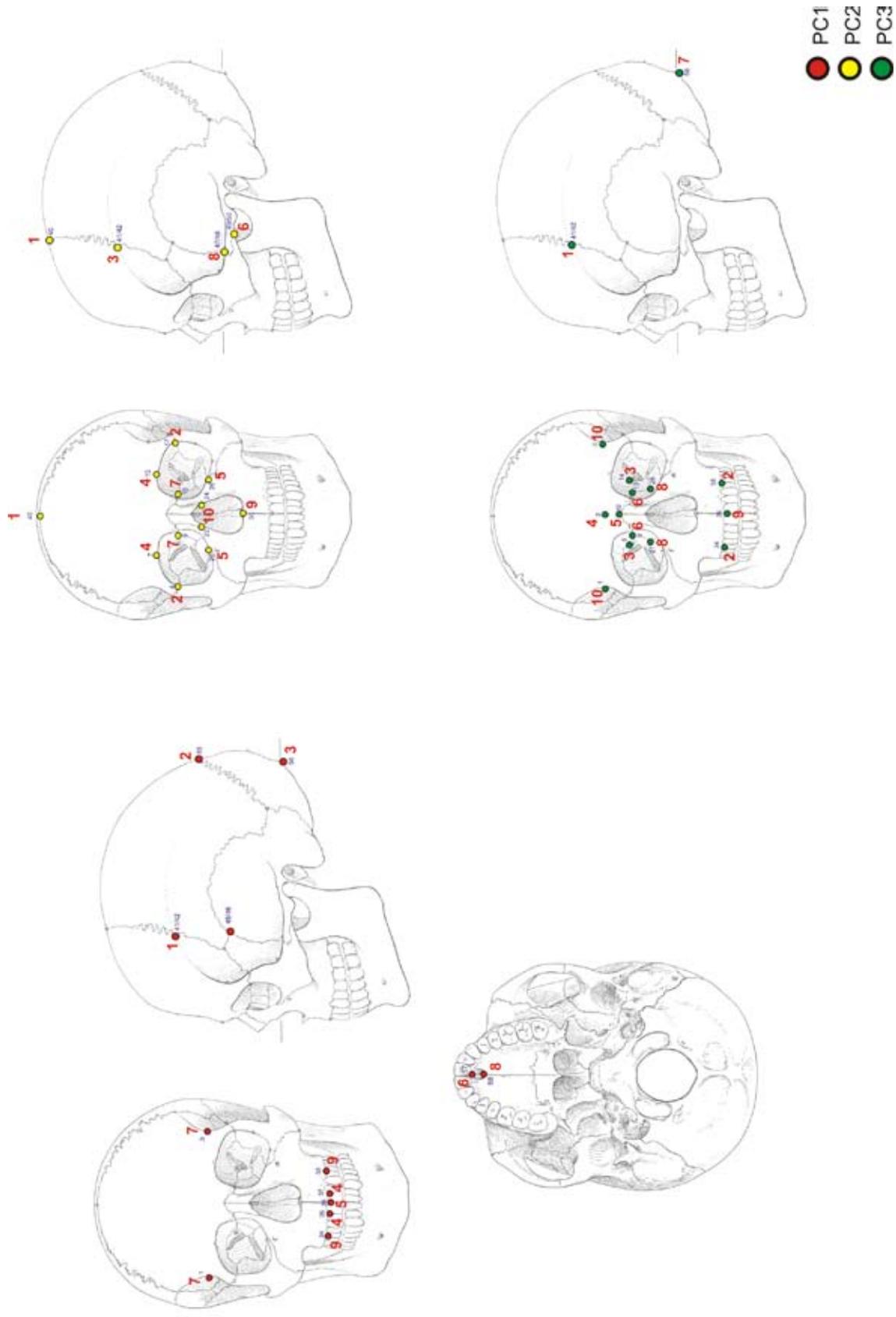


Abb. 6.9: Einflussreiche LM für die ersten drei Hauptkomponenten von KD1; rote Zahlen bezeichnen die Reihenfolge der Gewichtung von 1 = hoch zu 10 = niedrig

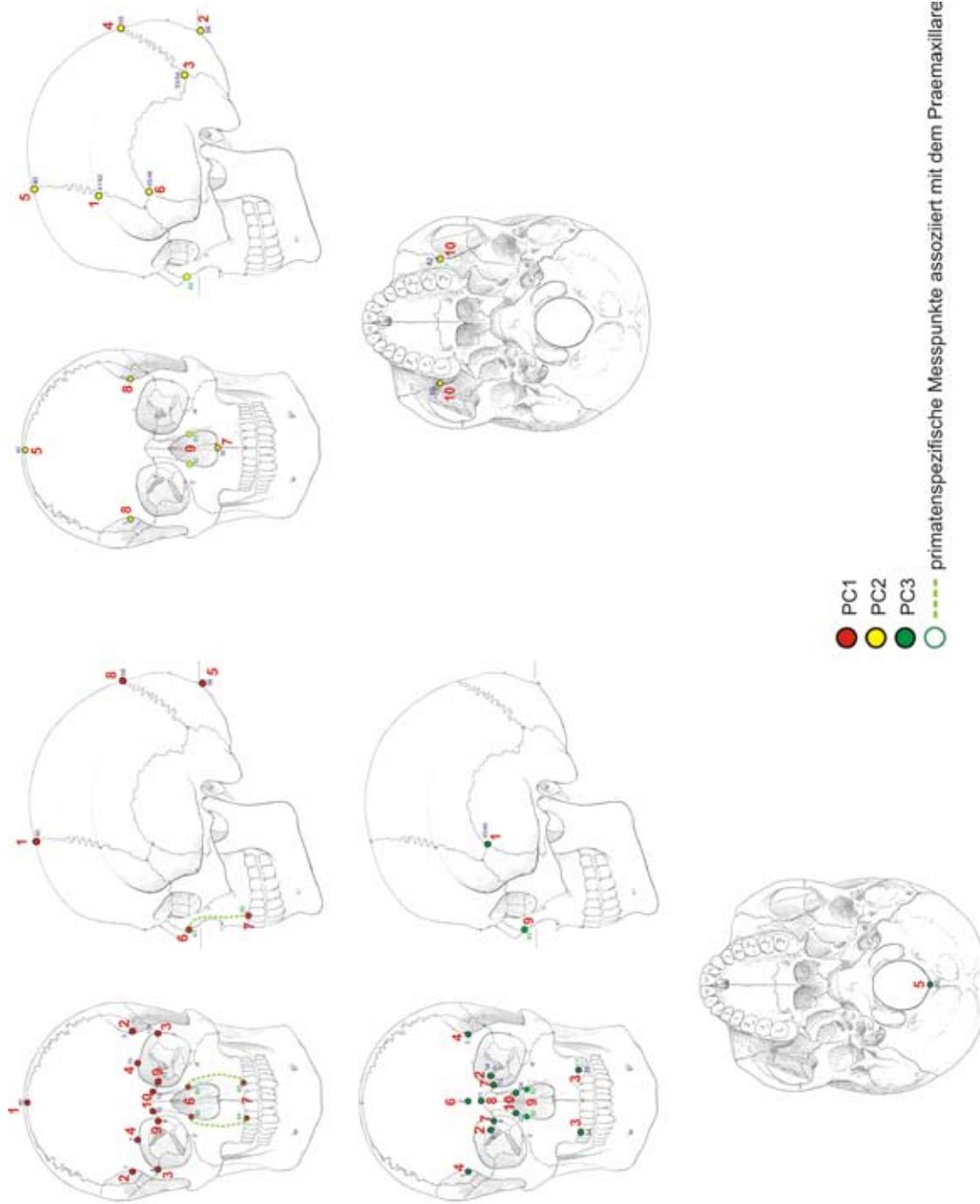


Abb. 6.10: Einflussreiche LM für die ersten drei Hauptkomponenten von KD2; rote Zahlen bezeichnen die Reihenfolge der Gewichtung von 1 = hoch zu 10 = niedrig



ersten drei Hautkomponenten hauptsächlich im fazialen und weniger häufig im neurokranialen Bereich lokalisiert sind. Allerdings zeigen die LM auf dem Neurokranium die deutlich höchsten Werte innerhalb der Analyse.

Gewichtungen der Landmarks für die Hauptkomponenten (KD2)

Die für KD2 in der Hauptkomponentenanalyse ermittelten LM mit den zehn höchsten Gewichtungen für die ersten drei Hauptkomponenten sind in Abbildung 6.10 grafisch dargestellt (vgl. Tab. 6.1). Für PC1 zeigen sich die am höchsten gewichteten LM hauptsächlich im Bereich des Ober- und Mittelgesichts. Drei LM sind auf dem Neurokranium in der Mediansagittalen lokalisiert, wobei LM 40 (Bregma) den höchsten Wert aufweist. Für PC2 zeigen sich die gewichteten LM hauptsächlich im Bereich des Neurokranium (lateral und okzipital); lediglich drei LM des Gesichtsschädels (Nasospinale, Frontotemporale, Praemaxillare-Maxillare superior) zeigen sich unter den ersten zehn LM. LM mit hoher Gewichtung für PC3 sind im Bereich des Ober- und Mittelgesichts nahe der Mediansagittalen lokalisiert. Die am höchsten gewichteten LM 41/42 liegen allerdings lateral an der Kreuzung von Linea temporalis und Sutura coronalis auf dem Hirnschädel. Die einzige auf dem Basikranium lokalisierte LM (Opisthion) in KD1 und KD2 ist für PC3 an fünfter Stelle zu finden.

Prinzipiell zeigt sich, dass PC1 und PC3 von LM des Fazialkranium und PC2 von LM des Neurokranium beeinflusst werden. Ferner lässt sich feststellen, dass die primatenspezifischen LM in Assoziation mit dem Praemaxillare für die ersten drei Hauptkomponenten in jedem Fall einflussreich sind.

Diskriminanzanalysen (CVA)

CVA KD1

Der alle fünf Gattungen umfassende Datensatz zeigt nach der Diskriminanzanalyse deutlich voneinander abgegrenzte Einheiten (vgl. Abb. 6.11), in denen die Individuen wenig streuen. Die erste kanonische Variable (CV1) separiert *Homo* von der Gruppe aller übrigen Gattungen. CV2 trennt eine Gruppierung aus *Gorilla*, *Pan* und *Pongo*, einen *Hylobates*-Cluster und einen isolierten *Homo*-Cluster. *Gorilla* und *Pan* weisen hier leichte Überlappungen miteinander auf. Des Weiteren ist, wie bereits bei den PCAs besprochen, eine lose randliche Versprengung ju-

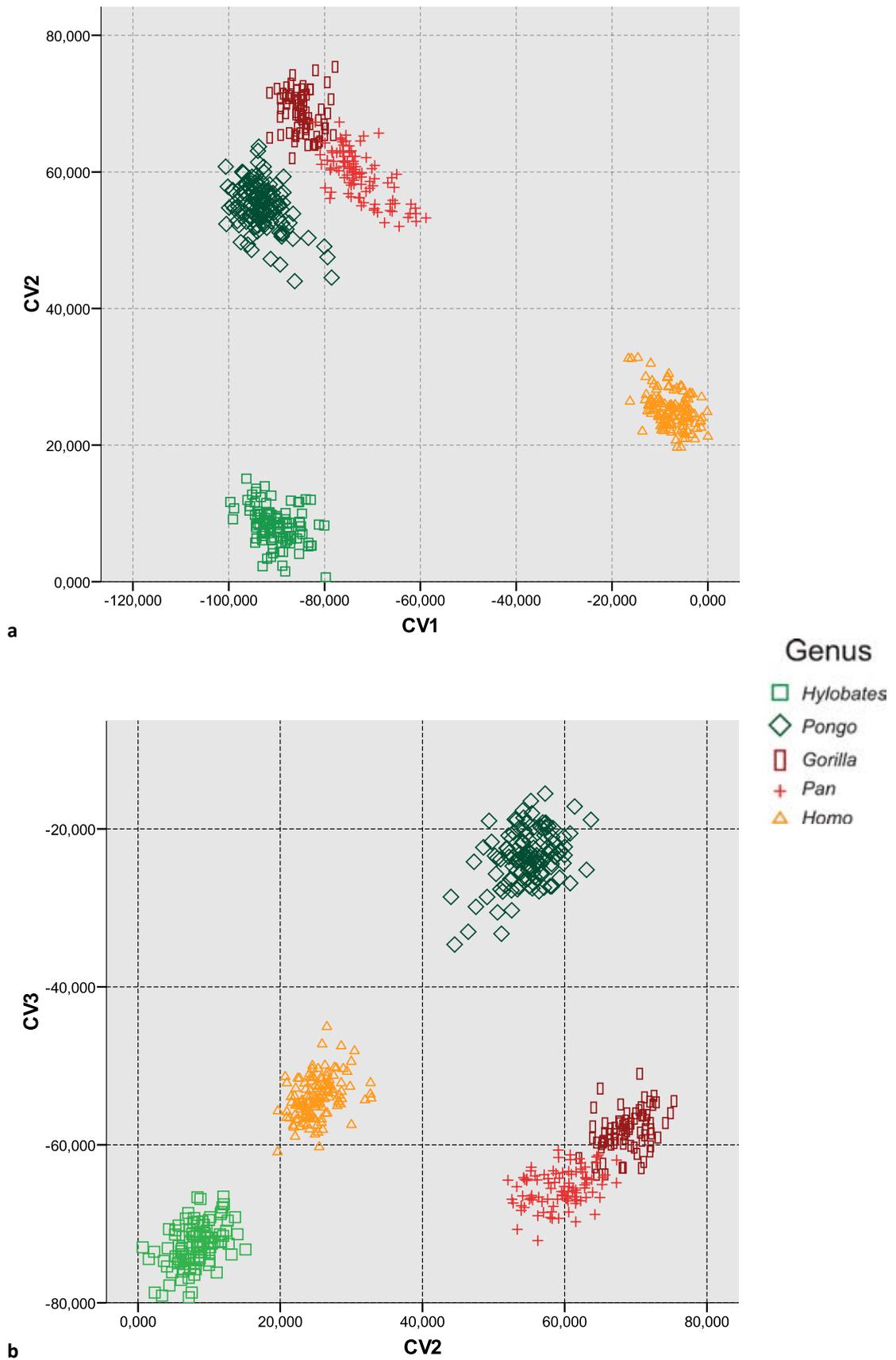


Abb. 6.11: CVA für KD1; a = CV1 gegen CV2, b = CV2 gegen CV3

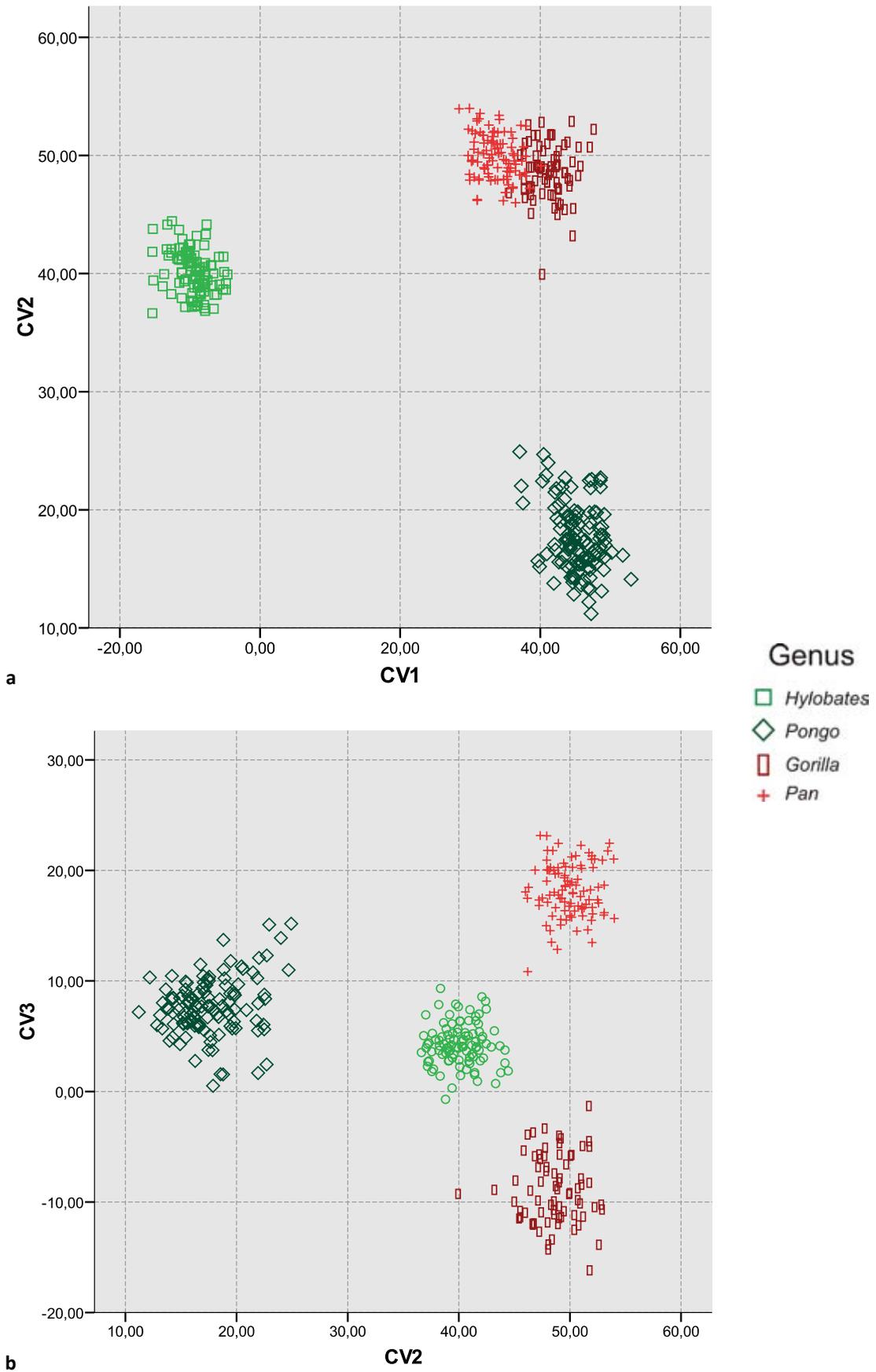


Abb. 6.12: CVA für KD2; a = CV1 gegen CV2, b = CV2 gegen CV3



veniler Individuen bei *Pan* und *Pongo* zu beobachten. Über die dritte Variable ist eine mittig gelegene Fraktion aus afrikanischen Menschenaffen inklusive *Homo* zu erkennen; darüber befinden sich ein *Pongo*-Cluster und darunter ein *Hylobates*-Cluster.

CVA KD2

Abbildung 6.12a-b zeigt klar getrennte Punktwolken ohne Überschneidungen für die vier analysierten Gattungsdatensätze. *Pongo*, *Gorilla* und *Pan* werden von *Hylobates* durch die erste Variable getrennt. Über CV2 (vgl. Abb. 6.12a) zeigt sich eine Gruppierung aus *Gorilla* und *Pan* mit großer Schnittmenge, *Pongo* und *Hylobates* bilden gänzlich autonome Cluster. CV3 aufgetragen gegen CV2 (vgl. Abb. 6.12b) scheint die bei dieser Analyse am besten trennende Kombination von Variablen darzustellen, da sich die Gattungen als vollkommen freie Cluster ohne Überschneidungen zeigen. Mittig angeordnet sind die kleinen Menschenaffen und *Pongo*, darüber liegt *Pan*, darunter *Gorilla*.

Lineare Regressionsanalyse (nur KD1)

Trägt man die Werte der ersten Hauptkomponente sämtlicher Gattungen auf der Ordinate und die logarithmierte Centroid Size auf der Abszisse auf, so erhält man das in Abbildung 6.13 dargestellte zweidimensionale Diagramm. Vordergründig lässt sich erkennen, dass *Hylobates* und *Homo* isolierte Cluster bilden, während *Pongo*, *Gorilla* und *Pan* einander überlappende lang gezogene Punktwolken zeigen. Die Streuung der Datenpunkte um die Trendlinie ist bei *Hylobates* am höchsten und *Pan* am niedrigsten. Die Regressionsgeraden weisen für sämtliche Gattungen einen positiv korrelativen Zusammenhang auf. Auf einer Skala der Produkt-Moment-Korrelationen von ‚kein Zusammenhang = 0‘ hin zu ‚perfekt positiver Zusammenhang = +1‘ reihen sich die Gattungen wie folgt: *Homo* ($r = 0,2489$; keine Korrelation), *Hylobates* ($r = 0,781$), *Gorilla* ($r = 0,7991$), *Pongo* ($r = 0,8791$), *Pan* ($r = 0,9485$). Betrachtet man die Steigungen der Geraden, so zeigt *Pan* die mit Abstand am steilsten ansteigende, *Hylobates*, *Pongo* und *Gorilla* weisen relativ dazu parallele Trendlinien mit nahezu identischen Steigungswerten auf, während *Homo* die deutlich flachste Gerade aufweist. Entlang der Geraden reihen sich, bei näherer Betrachtung der Einzelindividuen innerhalb der Gattungscluster von unten nach oben (d.h. von ‚klein, nach ‚groß‘), juvenile, feminine

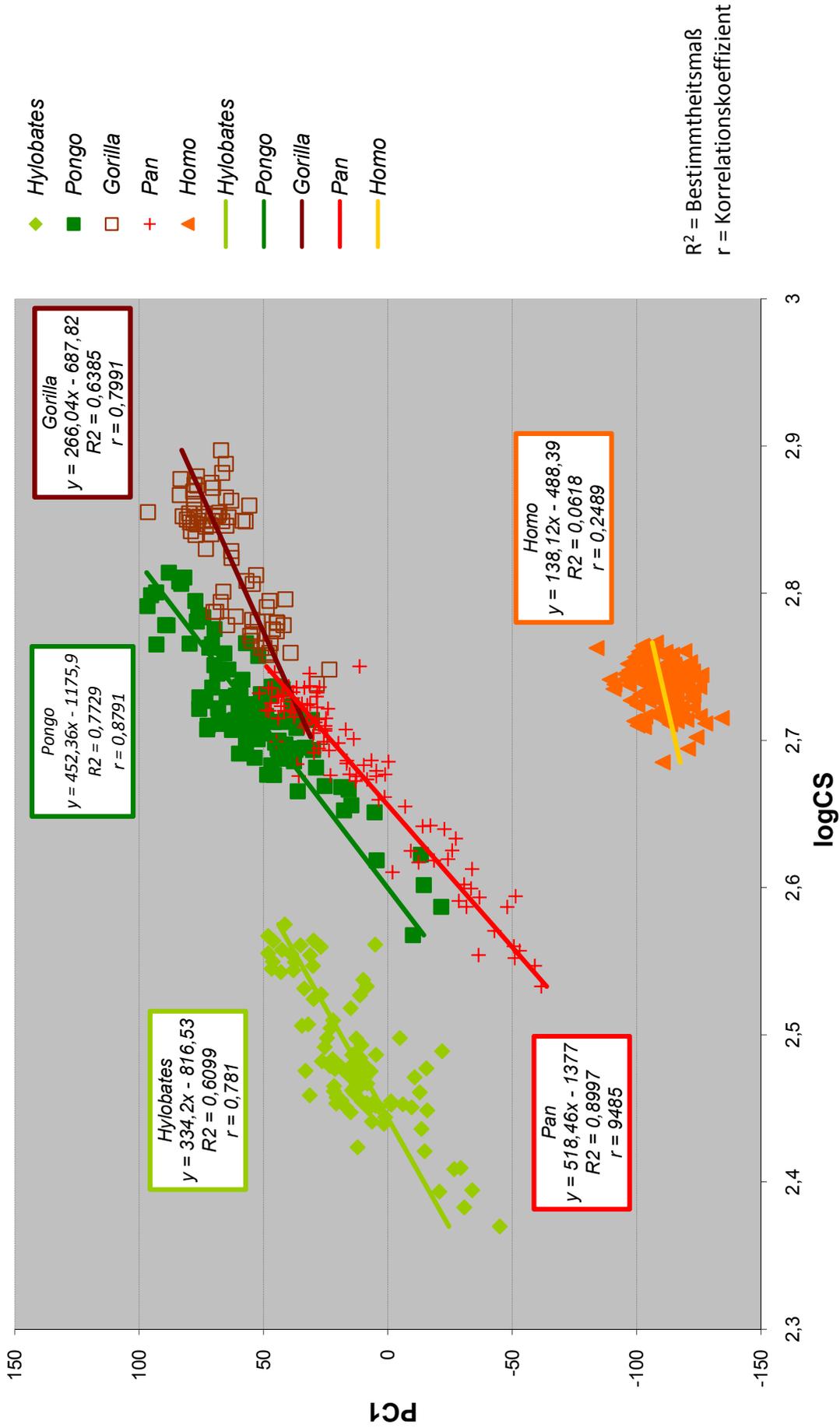


Abb. 6.13: Regressionsanalyse KD1 log Centroid Size (CS) gegen die erste Hauptkomponente (PC1)



und maskuline Tiere in einem Kontinuum ohne Unterbrechungen auf. *Homo* ist davon ausgenommen, hier ist keine klare Separation zu erkennen. Würde man die Gattungen für diese Regressionsanalyse nach dem Faktor ‚Größe‘ von klein nach groß sortieren, ergäbe sich folgende Reihenfolge: *Hylobates*, *Pan*, *Homo*, *Pongo*, *Gorilla*.

Clusteranalysen nach Ward

KD1 (gesamt)

Abbildung 6.14 zeigt eine nach Ward berechnete Clusteranalyse für KD1. Es lassen sich klar voneinander abgegrenzte Gruppierungen (‚Äste‘) erkennen, welche die Individuen einer Gattung miteinander vereinen. Betrachtet man das Dendrogramm von links nach rechts und folgt den Hauptverzweigungen, so erkennt man, dass *Homo* eine isolierte Gruppe bildet, während die übrigen Gattungen zunächst über einen Hauptzweig vereint sind. Die sekundäre weitere Splittung zeigt einen Großcluster aus *Hylobates* und *Pan* neben einer Gruppierung aus *Pongo* und *Gorilla*. Es lässt sich eine auffällige Diskontinuität feststellen, welche die Vereinigung des *Pan*-Clusters mit einer Gruppierung aus juvenilen Individuen der Gattungen *Hylobates*, *Pongo* und *Pan* (!) betrifft. Auf Ebene der Individuen (nicht abgebildet, weil im Druck zu unübersichtlich und nur bei extremer Vergrößerung zu erkennen!) ist bei *Homo* die Trennung der mittelalterlichen Individuen (Sammlung Mainz Anthropologie) von denen der Neuzeit (Sammlung Mainz Rechtsmedizin) auffällig. Bei *Hylobates* zeigen sich tendenzielle Gruppierungen der Arten (z.B. *H. syndactylus*, *H. muelleri*, *H. agilis*, *H. lar*) allerdings mit relativ großen Diffusionen. *Pan* und *Pongo* zeigen keine eindeutigen Untergruppierungen, wohingegen *Gorilla* eine relativ gute Fraktionierung der Geschlechter aufweist.

MWG-Clusteranalyse nach Ward für KD1 (Bootstrap-Analyse)

Die erste Abzweigung in Abbildung 6.15 präsentiert *Homo* als eine Art ‚Außengruppe‘, welche unter 2000 Permutationen und einem euklidischen Distanzmaß zu 100% unterstützt wird. Der folgende Nodus hat eine Wiederfindungswahrscheinlichkeit von 96%, an ihm zweigen sich eine Gruppe aus *Pongo* und *Gorilla* und eine Gruppierung bestehend aus *Hylobates*, *Pan* und dem CM ab. Die Verzweigung von *Pongo* und *Gorilla* erhält einen Bootstrap-Wert

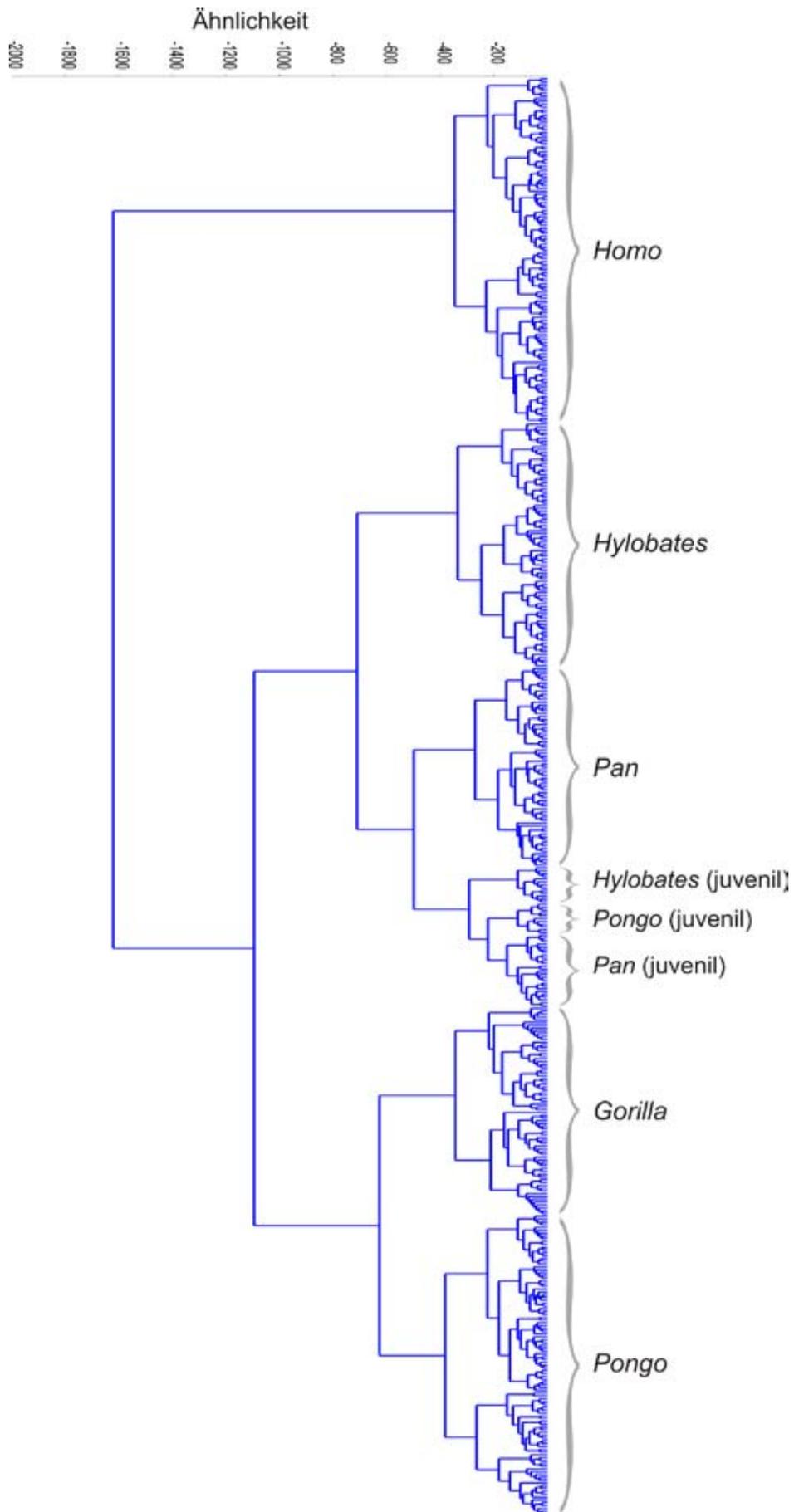


Abb. 6.14: Diagramm der Clusteranalyse nach Ward für KD1

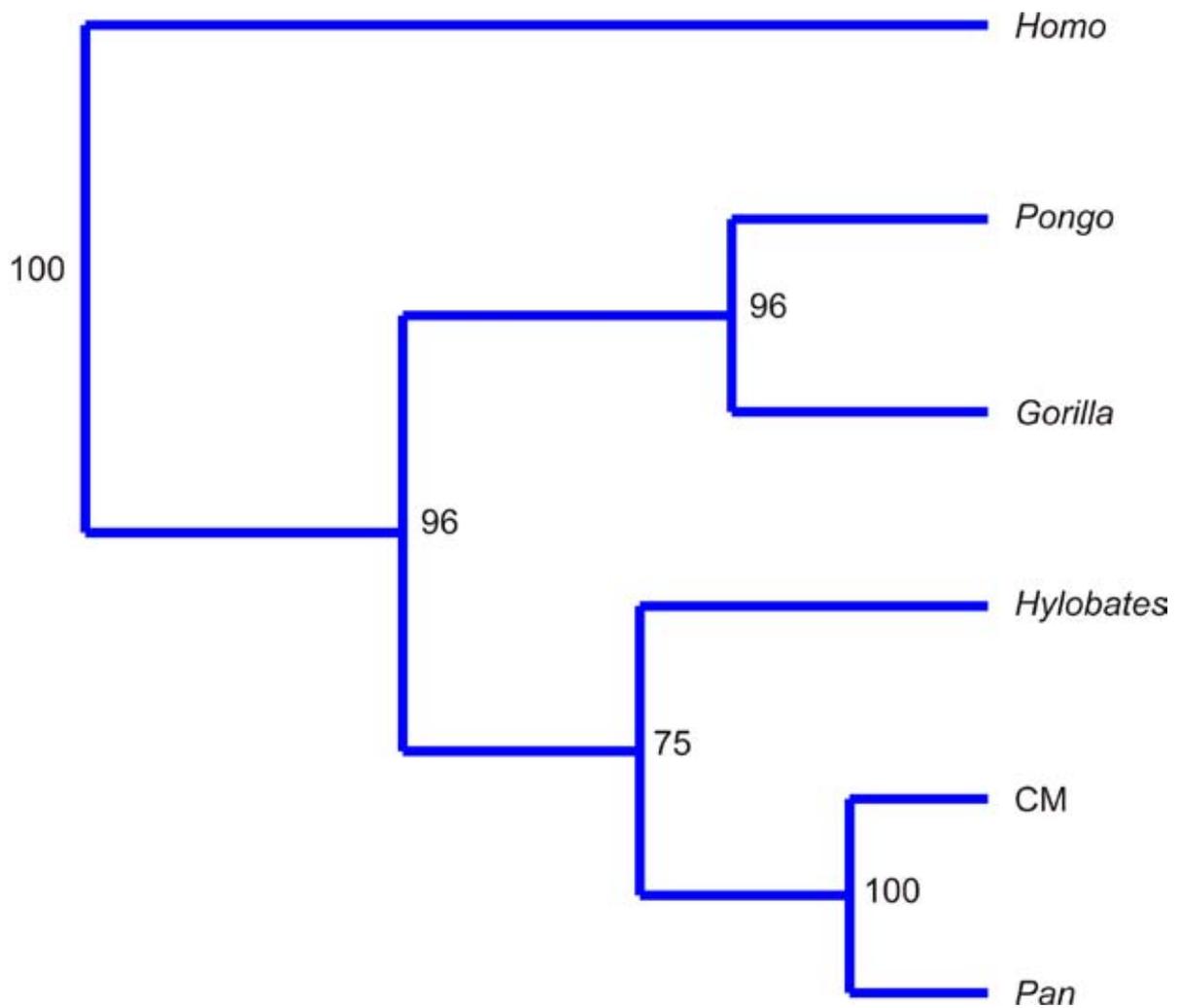


Abb. 6.15: Diagramm der Clusteranalyse nach Ward für die Mittelwertsgestalten und den Consensus Mean (CM) von KD1 (2000 Permutationen; Zahlen repräsentieren die Wiederauffindungswahrscheinlichkeit in %)



von 96% und weist einen längeren Ast auf, als die ‚Schwestergruppe‘, wobei diese zu 75% nachweisbar ist. Innerhalb dieser letztgenannten Gruppierung zweigt sich *Hylobates* von einer Gruppe aus *Pan* und dem CM ab; dieser Cluster wird zu 100% unterstützt.

KD2 (gesamt)

Auch der auf nicht-menschliche Primaten beschränkte Datensatz zeigt ein hohes Potenzial für die Trennung der Gattungen *via* Clusteranalyse (vgl. Abb. 6.16). Eine Betrachtung von links nach rechts zeigt die primäre Verzweigung eines ersten Clusters aus *Hylobates* und einigen juvenilen Individuen der Gattungen *Pongo* und *Pan* (Diskontinuität wie bei KD1). Weiter zweigt sich ein *Pongo*-Cluster von einer Gruppierung aus *Gorilla* und *Pan* ab. Auf Individuenebene sind bei *Hylobates* – ähnlich wie für KD1 – dezente Subcluster erkennbar, *Pongo* und *Pan* zeigen hier eine undeutliche Trennung nach Geschlechtern, letztere ist bei *Gorilla* wieder deutlich ausgeprägt.

MWG-Clusteranalyse nach Ward für KD2 (Bootstrap-Analyse)

Die nur vier Gattungen und den CM umfassende Clusteranalyse zeigt nahezu identische Gruppierungen wie bei *KD1* (vgl. Abb. 6.17). Bei einem Bootstrap-Wert von $N = 2000$ wird die erste Abzweigung zu 100% wiedergefunden, auf diesem Zweig befindet sich die Gattung *Hylobates*, welche hier die Rolle der ‚Außengruppe‘ übernimmt. Die zweite zu 98% gesicherte Abzweigung trennt einen Cluster aus *Pongo* und *Gorilla* (47%) von einem *Pan*-CM-Cluster (100%).

Signifikanztests

Tabelle 6.2 zeigt die CVA-Testwerte (One-way-MANOVA) für alle drei Datensätze. Für eine korrekte Berechnung der *p*-Werte muss die Anzahl abhängiger Variablen spezifiziert werden; für LM-Daten bzw. *Shape*-Variablen wird ein Wert von sechs (constraints = 6) angegeben. Die Trennung der Gattungen ist für alle Datensätze hochsignifikant, wobei KD1 die höchste, RD eine mittlere und KD2 eine niedrige Trenngüte aufweisen. Offensichtlich trennen die Datensätze, welche *Homo* mit einbeziehen besser, als der Datensatz KD2, welcher ausschließlich nicht-menschliche Hominoidea beinhaltet.

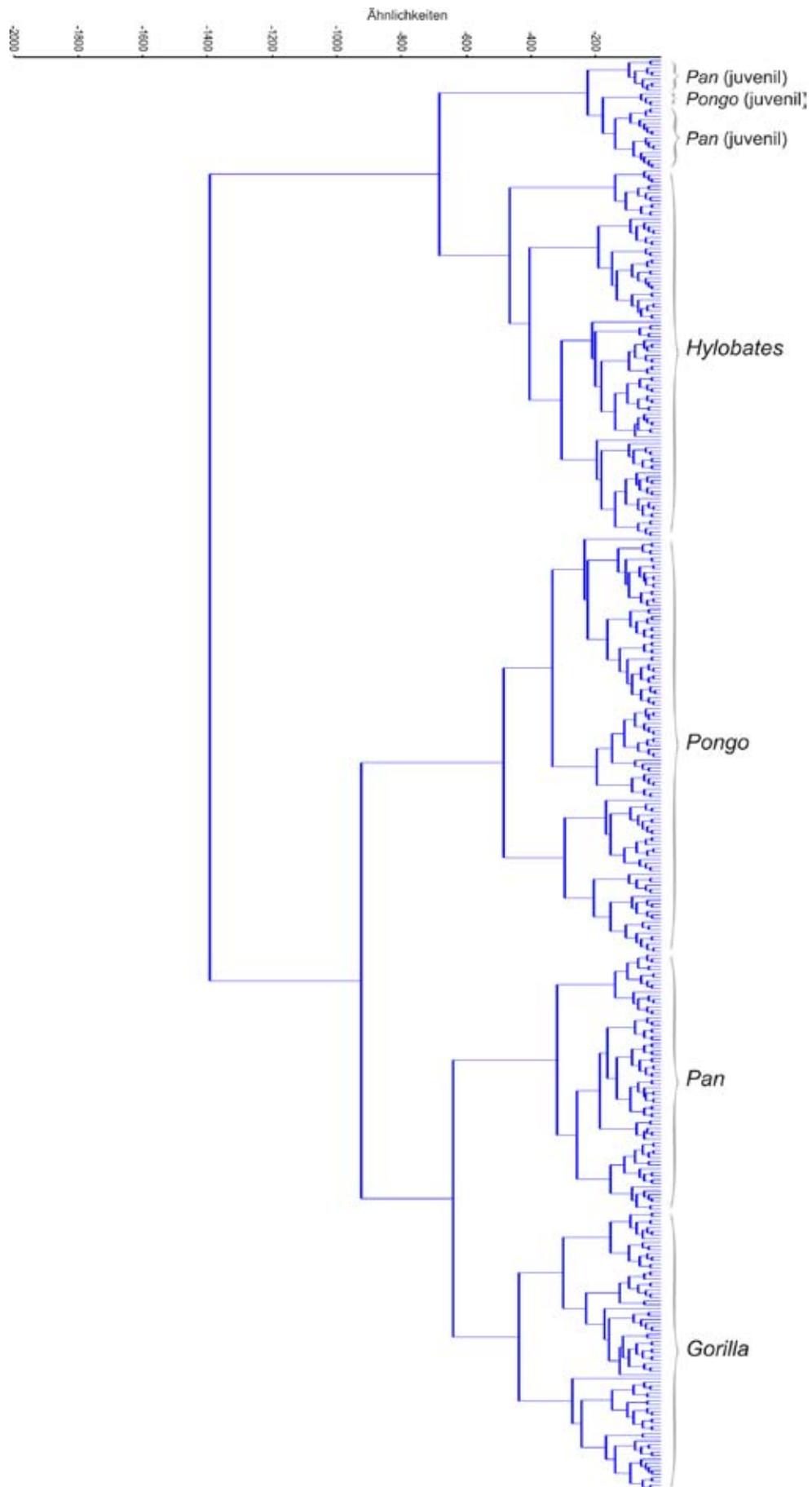


Abb. 6.16: Diagramm der Clusteranalyse nach Ward für KD2

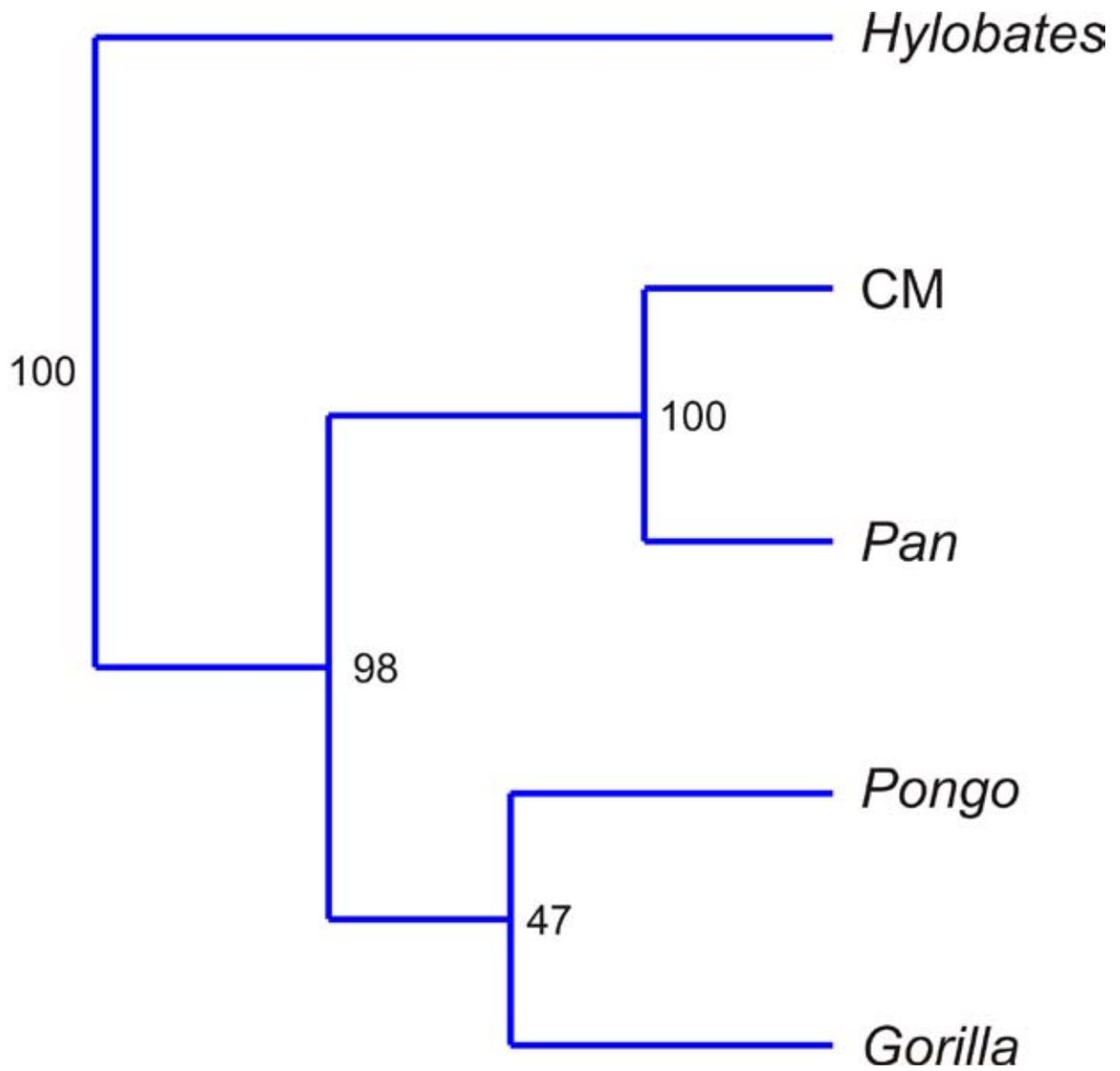


Abb. 6.17: Diagramm der Clusteranalyse nach Ward für die Mittelwertsgestalten und den Consensus Mean (CM) von KD2 (2000 Permutationen; Zahlen repräsentieren die Wiederauffindungswahrscheinlichkeit in %)



Tabelle 6.3 zeigt die NPMANOVA Testwerte für alle Datensätze unter 10000 Permutationsschritten. In der oberen Hälfte wurde ein euklidisches Distanzmaß verwendet, in der unteren Hälfte die Korrelation nach Pearson. Bei der Auswertung der F-Werte wird deutlich, dass KD1 die höchste Trenngüte erreicht, gefolgt von RD und KD2 mit der schwächsten Diskriminierungswahrscheinlichkeit. Folglich weisen die Datensätze inklusive *Homo* eine höhere Trenngüte auf als KD2, welcher ausschließlich nicht-menschliche Primaten enthält. Dies zeigt sich bereits in den oben genannten One-Way MANOVA Tests vor den Diskriminanzanalysen.

Tab. 6.2: CVA Testwerte für alle Datensätze

cs = 6	Wilks Lambda	FG1	FG2	F	p
KD1	1,4 x 10 ⁻⁸	948	1078	102,8	0*
KD2	5,171 x 10 ⁻⁷	747	412	68,17	1,4 x 10 ⁻²⁷¹
RD	4,49x10 ⁻⁷	600	1435	90,06	0*
RD-FM	7,56 x 10 ⁻⁶	240	1792	135,6	0*
RD-NM	2,722 x 10 ⁻⁴	132	1893	97,97	0*
RD-BM	4,141 x 10 ⁻⁴	180	1850	62,15	0*
medianLM-3D	1,716 x 10 ⁻⁵	156	1872	176,3	0*
	Pillai trace	FG1	FG2	F	p
KD1	3,951	948	1096	93,8	0*
KD2	3,013	747	417	gross	0*
RD	3,892	600	1444	86,65	0*
RD-FM	3,711	240	1804	96,69	0*
RD-NM	3,264	132	1912	64,27	0*
RD-BM	3,194	180	1846	41,02	0*
medianLM-3D	3,68	156	1888	131,3	0*

cs = constraints, FG = Freiheitsgrade, * = hochsignifikant

Tab. 6.3: NPMANOVA Testwerte für alle Datensätze gesamt; oben euklidisches Distanzmaß, unten Korrelation

Pm=10000	TSQ	WGSQ	F	p
KD1	1,747 x 10 ⁴	4838	331	<0,0001
KD2	7643	3707	136,3	<0,0001
RD	1,684 x 10 ⁴	4777	320,1	<0,0001
	TSQ	WGSQ	F	p
KD1	0,371	0,02694	1619	<0,0001
KD2	0,08755	0,02242	372,8	<0,0001
RD	0,3369	0,02417	1640	<0,0001

Pm = Permutationen, TSQ = Total sum of squares, WGSQ = within-group sum of squares



Signifikanzen Gattungen KD1

Tabelle 6.4 zeigt eine Aufstellung der mittels NPMANOVA berechneten Signifikanztestwerte für die Gattungen in KD1. Oberhalb der Diagonale wurde ein euklidisches Abstandsmaß verwendet, unterhalb die Pearson-Korrelation. Sämtliche Gattungsvergleiche erweisen sich als hochsignifikant, sofern man von einer *a priori* gewählten Irrtumswahrscheinlichkeit von 3% ($\alpha = 0,03$) ausgeht. Davon ausgehend, dass der F-Wert mit zunehmender Unterschiedlichkeit zwischen Gruppierungen größer wird, zeigt *Homo* die eindeutig höchsten Werte, ist somit also bezüglich der anderen Gattungen signifikant ‚verschiedener‘ als diese untereinander. Zwischen *Homo* und *Pongo* ist der Unterschied am größten und nimmt dann über *Gorilla* und *Hylobates* bis hin zu *Pan* immer weiter ab, wobei der letztgenannte F-Wert nahezu doppelt so hoch ist wie der höchste Wert zwischen den nicht-menschlichen Genera. Legt man eine Reihenfolge der ‚Unterschiedlichkeiten‘ (geordnet nach dem Prüfwert F) zwischen diesen Gattungen von der größten zur kleinsten fest, ergibt sich für die Berechnung *via* euklidischem Distanzmaß folgende Reihung: *Hylobates* <>*Pongo*; *Hylobates*<>*Gorilla*; *Hylobates*<>*Pan*; *Pongo*<>*Pan*; *Pongo*<>*Gorilla*; *Gorilla*<>*Pan*. Die Pearson-Korrelation bewirkt einen Unterschied in dieser Reihung: *Hylobates*<>*Gorilla*; *Hylobates*<>*Pongo*; *Hylobates*<>*Pan*; *Pongo*<>*Gorilla*; *Pongo*<>*Pan*; *Gorilla*<>*Pan*.

Tab. 6.4: NPMANOVA-Werte für die Gattungen (KD1)

Bs=10000	Parameter	<i>Hylobates</i>	<i>Pongo</i>	<i>Gorilla</i>	<i>Pan</i>	<i>Homo</i>
<i>Hylobates</i>	TSQ		4470	3698	3376	6674
	WGSQ		2171	1680	2005	1746
	F		228,7	206,5	133,4	623,8
	p		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>Pongo</i>	TSQ	0,05275		2869	3539	9040
	WGSQ	0,01202		2009	2333	2074
	F	731,8		81,34	110,1	802,6
	p	<0,0001		<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>Gorilla</i>	TSQ	0,04692	0,02306		2674	7555
	WGSQ	0,008903	0,01216		1842	1583
	F	734,5	170,3		76,29	735,5
	p	<0,0001	<0,0001		<0,0001	<0,0001
<i>Pan</i>	TSQ	0,03102	0,03399	0,02627		5662
	WGSQ	0,01209	0,01534	0,01223		1908
	F	305,3	258,8	194,1		429
	p	<0,0001	<0,0001	<0,0001		<0,0001
<i>Homo</i>	TSQ	0,1395	0,2458	0,2232	0,09958	
	WGSQ	0,007078	0,01033	0,007215	0,0104	
	F	4136	5446	5839	1869	
	p	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	

Bs = Bootstraps (Permutationen), TSQ = Total sum of squares, WGSQ = Within-group sum of squares, F = F-Wert, p = Signifikanz, höchster und niedrigster F-Wert fett markiert



Signifikanzen Gattungen KD2

Kongruent zu KD1 sind alle vier analytisch involvierten Gattungen in KD2 hochsignifikant verschieden voneinander (vgl. Tab. 6.5). Eine Reihung der intergenerischen Differenzen unter euklidischem Distanzmaß von hoch zu niedrig ist deckungsgleich mit der von KD1: *Hylobates* <>*Pongo*; *Hylobates*<>*Gorilla*; *Hylobates*<>*Pan*; *Pongo*<>*Pan*; *Pongo*<>*Gorilla*; *Gorilla*<>*Pan*. Für die Pearson-Korrelation lässt sich ein Unterschied in der Abfolge feststellen: *Hylobates* <>*Pongo*; *Hylobates*<>*Gorilla*; *Hylobates*<>*Pan*; *Pongo*<>*Pan*; *Gorilla*<>*Pan*; *Pongo*<>*Gorilla*.

Tab. 6.5: NPMANOVA-Werte für die Gattungen (KD2)

Bs=10000	Werte	<i>Hylobates</i>	<i>Pongo</i>	<i>Gorilla</i>	<i>Pan</i>
<i>Hylobates</i>	TSQ		4244	3382	3113
	WGSQ		1975	1581	1891
	F		252,5	195,5	126
	p		<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>Pongo</i>	TSQ	0,05203		2520	3124
	WGSQ	0,01056		1816	2126
	F	847,9		73,55	99,94
	p	<0,0001		<0,0001	<0,0001
<i>Gorilla</i>	TSQ	0,04196	0,01905		2505
	WGSQ	0,008426	0,01068		1751
	F	684,4	148,8		72,81
	p	<0,0001	<0,0001		<0,0001
<i>Pan</i>	TSQ	0,02862	0,02924	0,02504	
	WGSQ	0,01174	0,01399	0,01186	
	F	280,5	232	187,9	
	p	<0,0001	<0,0001	<0,0001	

Bs = bootstraps (Permutationen), TSQ = Total sum of squares, WGSQ = Within-group sum of squares, F = F-Wert, p = Signifikanz, höchster und niedrigster F-Wert fett markiert

6.1.2 Reduzierter Datensatz (RD)

Hauptkomponentenanalyse (PCA)

PCA RD

Der 52 LM umfassende Datensatz kann durch eine PCA in klare Cluster aufgegliedert werden (vgl. Abb. 6.18a-b). Über PC1 (EV 58,16%) zeigt sich eine klare Trennung der Gattung *Homo* von einer inhomogenen Gruppierung aus allen übrigen Gattungen. Mittig dazwischen lassen sich ‚lose‘ von den adulten separierte Gruppen der juvenilen Individuen erkennen. Die rein

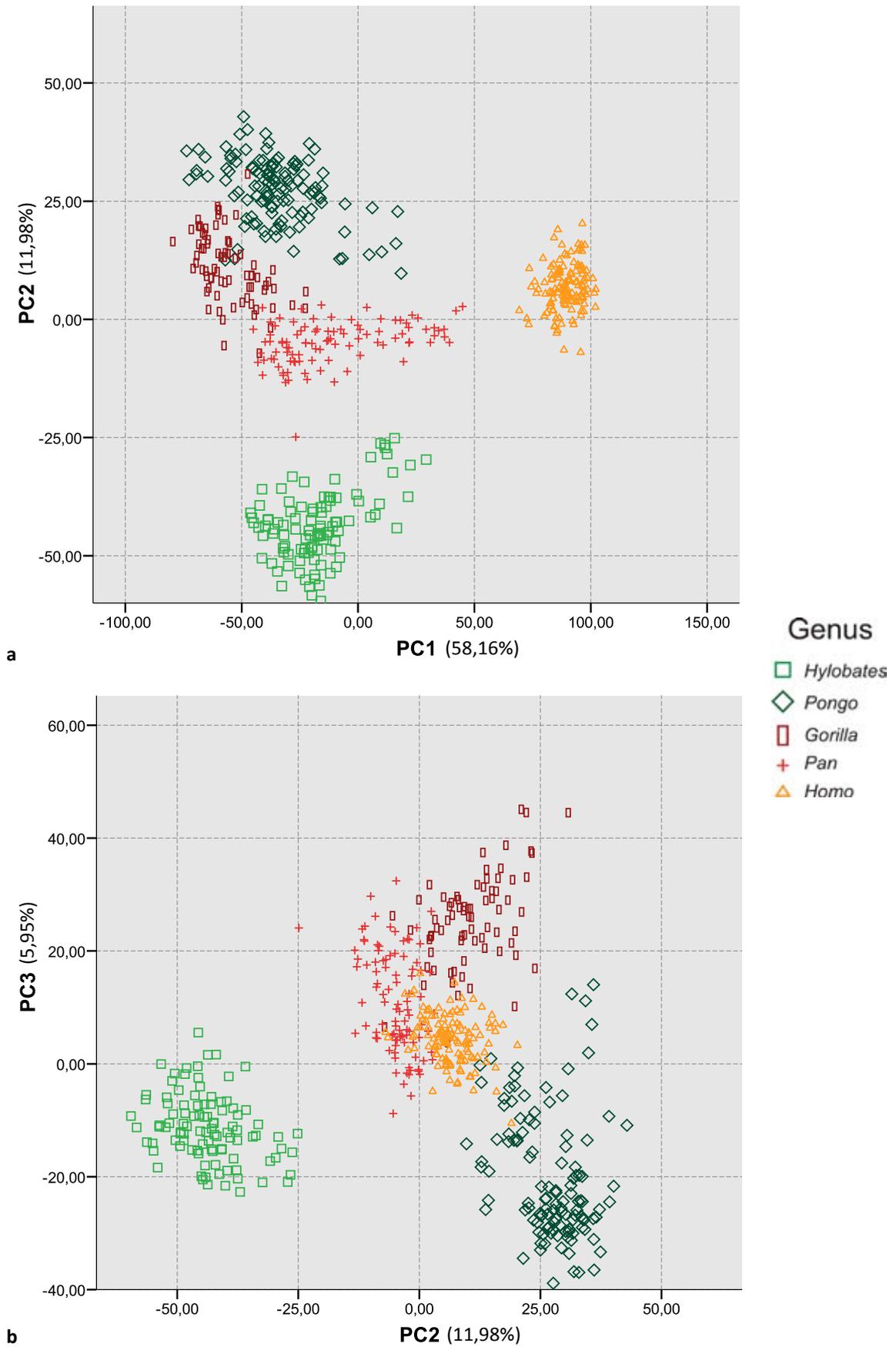


Abb. 6.18: PCA für RD; a = PC1 gegen PC2, b = PC2 gegen PC3

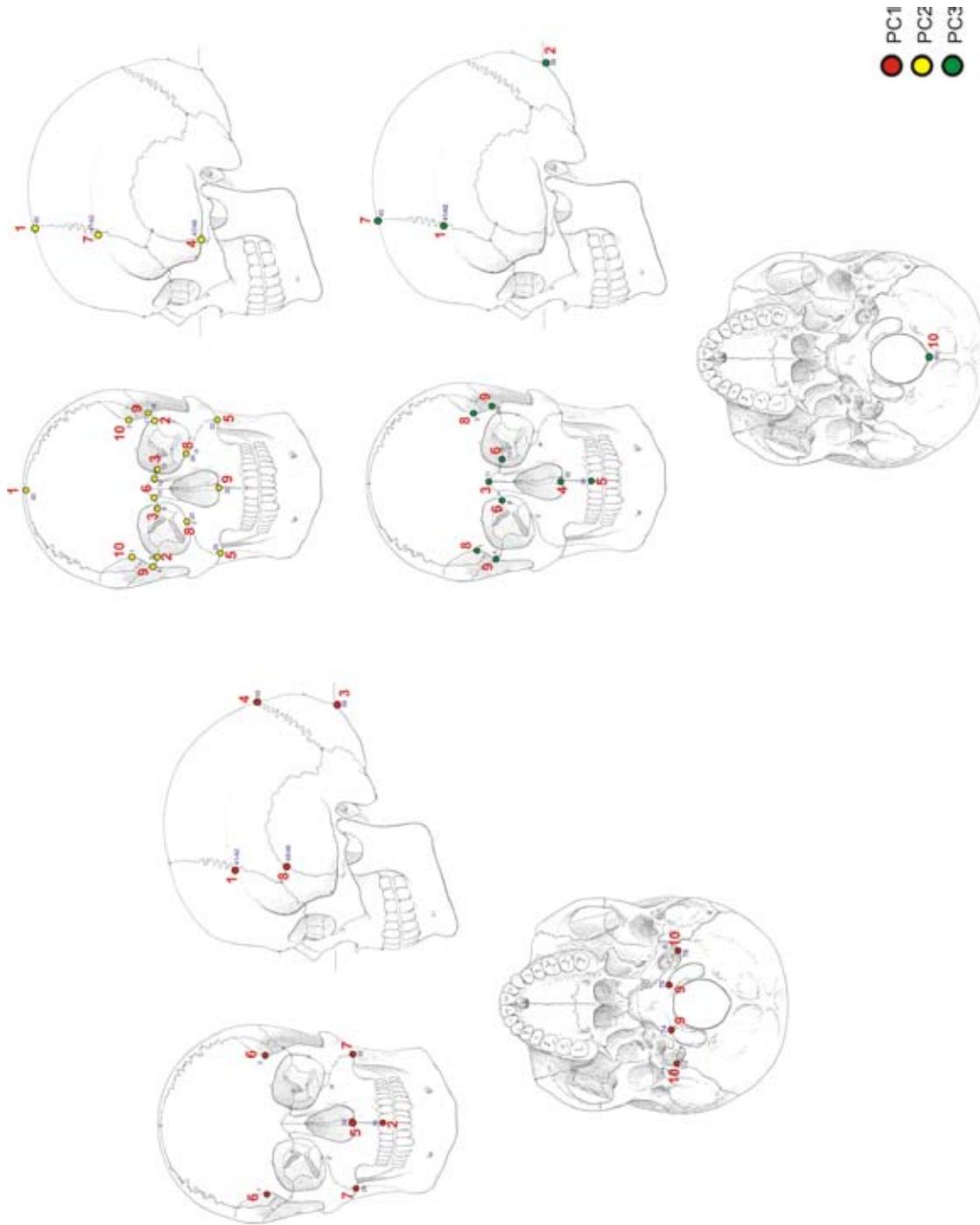


Abb. 6.19: Einflussreiche LM für die ersten drei Hauptkomponenten von RD; rote Zahlen bezeichnen die Reihenfolge der Gewichtung von 1 = hoch zu 10 = niedrig



aus adulten Individuen bestehenden Gattungen (*Gorilla* und *Homo*) zeigen keine derartigen losen Verbände. Die zweite Hauptkomponente separiert bei einer EV von 11,98% *Hylobates* klar und *Pongo* diskret von den übrigen mittig angeordneten Gattungsgruppierungen (vgl. Abb. 6.18a). PC3 (EV 5,95%) scheint ähnlich wie bei KD2 die asiatischen von den afrikanischen Menschenaffen zu differenzieren, wobei *Homo* hier dazwischen verortet ist und eine relativ breite Schnittmenge mit *Pan* aufweist (vgl. 6.18b).

Gewichtungen der Landmarks für die Hauptkomponenten (RD)

Abbildung 6.19 zeigt die zehn am höchsten gewichteten LM des reduzierten Datensatzes. PC1 ist primär von den LM auf dem NK beeinflusst, obgleich die zweithöchste Gewichtung auf dem rostral gelegenen Messpunkt Prosthion liegt. Die LM ‚Nasospinale‘ liegt an fünfter Stelle, darauf folgen LM des Ober- und Untergesichts sowie basikraniale LM, wobei letztere die Ränge neun und zehn besetzen und demnach sehr niedrig gewichtet sind. Auffällig ist die breite Streuung der gewichteten LM von PC1 über den gesamten KFK. PC2 wird hauptsächlich durch Divergenzen des FK und anteilig des NK beeinflusst; allerdings nur im antero-superioren Bereich des Krania. Die am höchsten gewichtete LM ist der Bregmapunkt, alle weiteren hoch gewichteten LM liegen im Bereich des Ober- und Mittelgesichts. LM 40 und 56 sind die einflussreichsten Messpunkte in Bezug zu PC3. Zusätzlich scheinen Differenzen des Obergesichts einen großen Einfluss auf die Trennung über PC3 zu haben. Einzig das median-sagittal gelegene Opisthion am posterioren Ende des Foramen magnum zeigt eine schwache Gewichtung für PC3.

Diskriminanzanalyse (CVA)

CVA RD

Der um 29 LM reduzierte Datensatz präsentiert in der Trennanalyse isolierte Cluster (vgl. Abb. 6.20a-b), wobei *Pan* und *Gorilla* nah beieinander liegen, die übrigen Gattungen dagegen klarer voneinander gesondert sind. Abbildung 6.20a lässt erkennen, dass die erste Variable die nicht-menschlichen Hominoidea von *Homo* trennt und CV2 *Hylobates* von einer Gruppierung aus *Homo* und den übrigen Gattungen scheidet. Eine Gruppierung aus *Pongo*, *Gorilla* und *Pan* kann durch die Kombination von CV1 und CV2 nicht aufgelöst werden. CV2

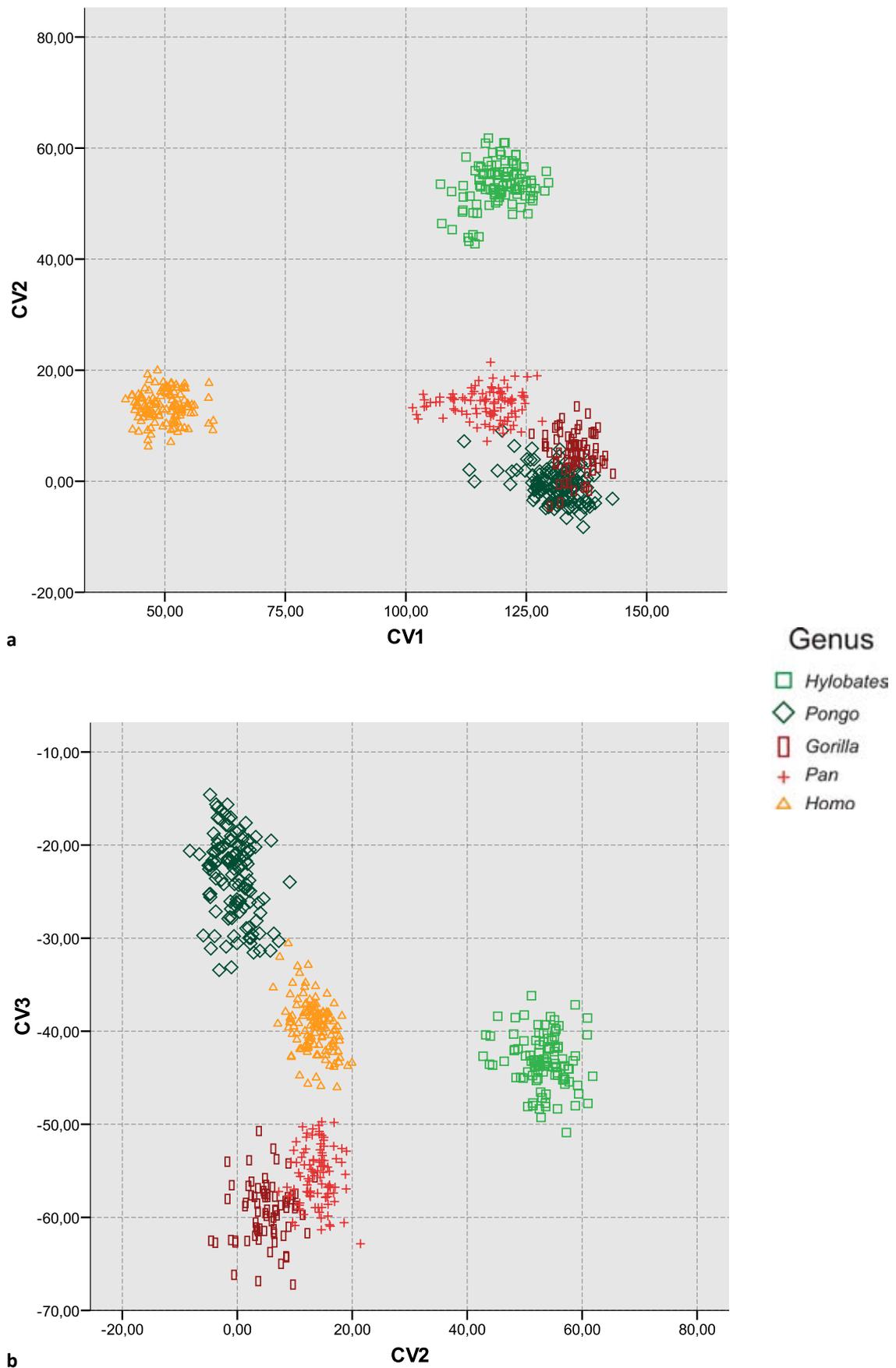


Abb. 6.20: CVA für RD; a = CV1 gegen CV2, b = CV2 gegen CV3



und CV3 trennen die Gattungen etwas klarer (vgl. Abb. 6.20b). Mittig zwischen einem Cluster aus *Gorilla* und *Pan* und einem *Pongo*-Cluster ist *Homo* lokalisiert, *Hylobates* zeigt einen offensichtlichen Einzelcluster. Letzterer wird von CV2 beeinflusst, während erstere eher von CV3 separiert werden.

Clusteranalyse nach Ward

RD (gesamt)

Relativ zu KD1 zeigt die Analyse für RD (vgl. Abb. 6.21) keine drastischen Abweichungen. Ein primärer *Homo*-Cluster ist einer *Hylobates/Pan*/juvenile Individuen- und *Pongo/Gorilla*-Gruppierung benachbart. Die subadulten Individuen sind sämtlich in einem Cluster verortet, welcher dem *Pan*-Cluster assoziiert ist, wobei die juvenilen Tiere der Gattung Schimpanse selbst eine eigenständige Gruppe formen. *Homo* zeigt erneut eine Splittung der ‚altzeitlichen‘ von der ‚neuzeitlichen‘ Stichprobe, der *Hylobates*-Cluster separiert partiell auf Artniveau, bei *Gorilla* ist der Geschlechtsdimorphismus auch in der Anordnung der Individuen innerhalb des Clusters auszumachen, während *Pongo* keine klaren Trennungen erkennen lässt.

MWG-Clusteranalyse nach Ward für RD (Bootstrap-Analyse)

In Abbildung 6.22 ist erkennbar, dass der reduzierte Datensatz ähnlich gut wiederauffindbare Cluster in der Analyse zeigt wie KD1. Unter 2000 Permutationsschritten lässt sich die primäre Abzweigung hin zu *Homo* zu 100% belegen. Der folgende Abzweigungspunkt ist zu 96% nachweisbar und trennt eine Gruppierung aus *Pongo* und *Gorilla* von einem Trio aus *Hylobates*, *Pan* und CM. Die *Hylobates*-Abzweigung hat eine Wahrscheinlichkeit von 80%, während die *Pan*-CM-Dichotomie zu 100% und das *Pongo-Gorilla*-Cluster zu 87% gestützt werden.

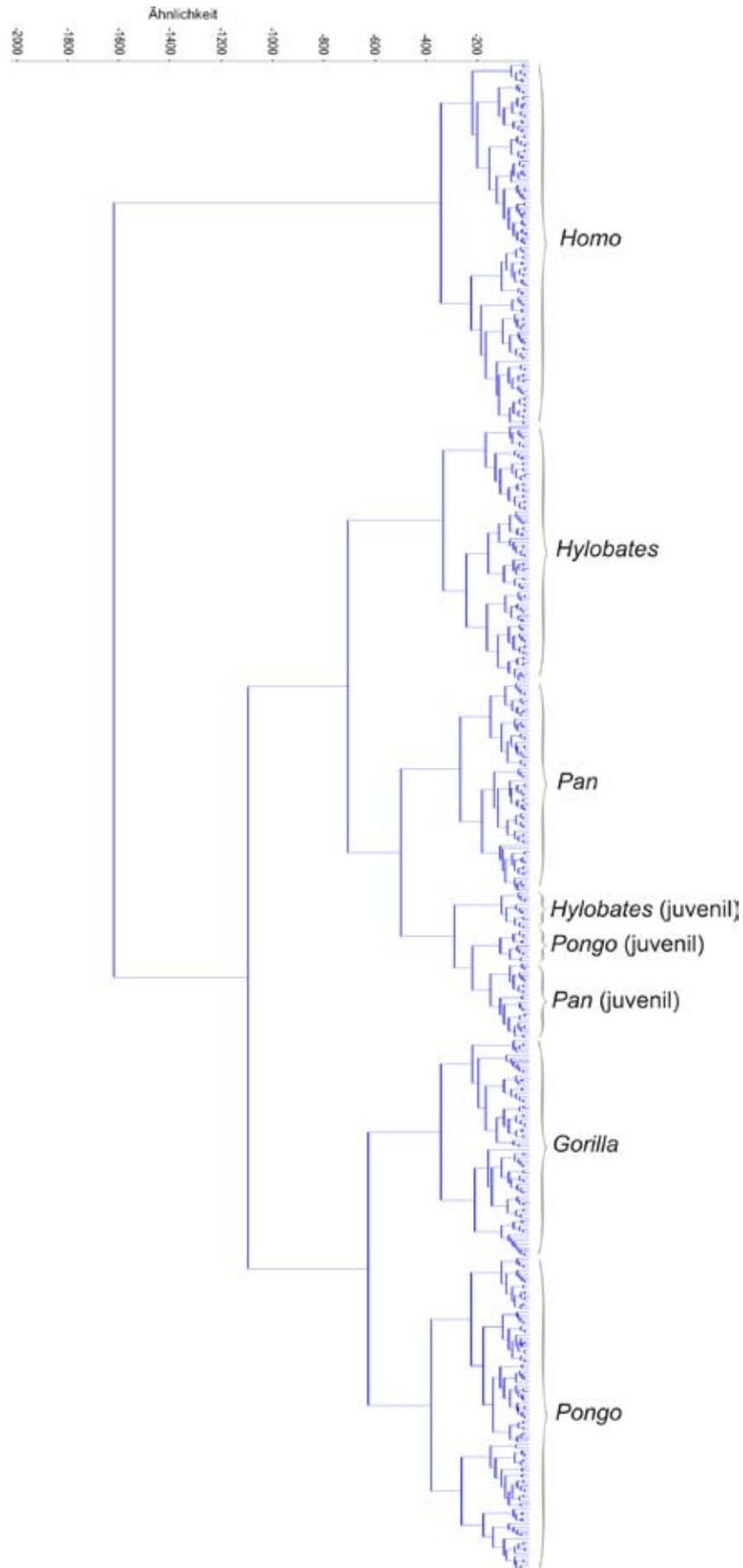


Abb. 6.21: Diagramm der Clusteranalyse nach Ward für RD

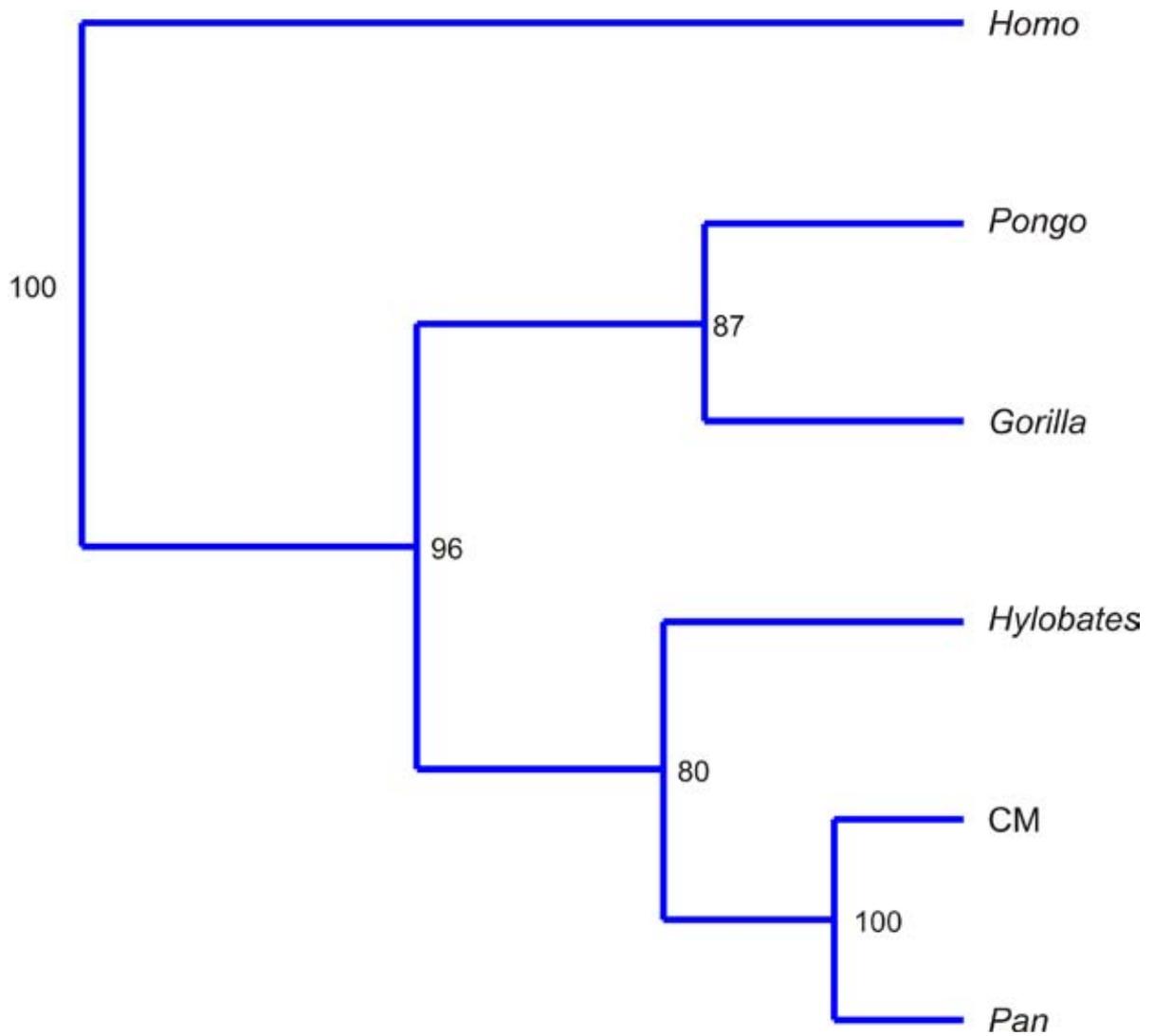


Abb. 6.22: Diagramm der Clusteranalyse nach Ward für die Mittelwertsgestalten und den Consensus Mean (CM) von RD (2000 Permutationen; Zahlen repräsentieren die Wiederauffindungswahrscheinlichkeit in %)



Signifikanztests

Signifikanzen Gattungen RD

Die in Tabelle 6.6 aufgeführten Werte der intergenerischen Divergenzen für RD zeigen, dass alle Gattungen auch mit einem reduzierten Datensatz höchst signifikant unterscheidbar bleiben. Auch in diesem Fall weist *Homo* für alle Parameter die mit Abstand höchsten Werte auf, wobei *Gorilla* den größten Abstand zu *Homo* zeigt. Ordnet man die ‚Unterschiedlichkeiten‘ zwischen den Gattungen von der größten zur kleinsten, ergibt sich unter einem euklidischen Distanzmaß folgende Reihung: *Gorilla* <>*Homo*; *Pongo*<>*Homo*; *Hylobates*<>*Homo*; *Pan*<>*Homo*; *Hylobates*<>*Pongo*; *Hylobates*<>*Gorilla*; *Pongo*<>*Pan*; *Hylobates*<>*Pan*; *Gorilla*<>*Pan*; *Pongo*<>*Gorilla*. Verwendet man die Pearson-Korrelation stellt sich die Reihung wie folgt dar: *Gorilla*<>*Homo*; *Pongo*<>*Homo*; *Hylobates*<>*Homo*; *Pan*<>*Homo*; *Hylobates*<>*Pongo*; *Hylobates*<>*Gorilla*; *Gorilla*<>*Pan*; *Pongo*<>*Pan*; *Pongo*<>*Gorilla*; *Hylobates*<>*Pan*.

Tab. 6.6: NPMANOVA-Werte für die Gattungen (KD2)

Bs=10000	Parameter	<i>Hylobates</i>	<i>Pongo</i>	<i>Gorilla</i>	<i>Pan</i>	<i>Homo</i>
<i>Hylobates</i>	TSQ		4074	3345	2969	6785
	WGSQ		2179	1746	2056	1758
	F		187,9	157,5	86,58	632
	p		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>Pongo</i>	TSQ	0,03971		2831	3319	8318
	WGSQ	0,01124		1951	2260	1962
	F	547,4		85,73	99,79	774,1
	p	<0,0001		<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>Gorilla</i>	TSQ	0,03483	0,021		2782	7911
	WGSQ	0,00851	0,01019		1828	1530
	F	531,9	201,7		88,19	813,2
	p	<0,0001	<0,0001		<0,0001	<0,0001
<i>Pan</i>	TSQ	0,02242	0,02736	0,02622		5641
	WGSQ	0,01173	0,0134	0,01067		1839
	F	177,9	221,8	246,1		450,5
	p	<0,0001	<0,0001	<0,0001		<0,0001
<i>Homo</i>	TSQ	0,1391	0,1974	0,2371	0,09579	
	WGSQ	0,00704	0,008716	0,005989	0,009205	
	F	4145	5174	8524	2051	
	p	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	

Bs = bootstraps (Permutationen), TSQ = Total sum of squares, WGSQ = Within-group sum of squares, F = F-Wert, p = Signifikanz, höchster und niedrigster F-Wert fett markiert



6.1.3 Datensätze der mediansagittalen LM (medianLM-3D und -2D)

MedianLM-3D wurde den statistischen Analysen ausschließlich zu Zwecken der Trenngüteermittlung unterzogen, welche sich nachfolgend auf die Analysen von medianLM-2D auswirkt.

Hauptkomponentenanalyse (PCA)

PCA medianLM-3D

Der nur auf 15 LM basierende Datensatz zeigt ähnliche Muster wie die Scatterdiagramme der PCAs von KD1/RD und erreicht mittels PC1 (EV 69,41%) eine Separierung der Gattung *Homo* von den übrigen Genera; die zweite PC (EV 12,92%) isoliert *Hylobates*. *Pongo*, *Gorilla* und *Pan* sind in einer Gruppierung sich breit überlappenden Cluster zu erkennen (vgl. Abb. 6.23a). Juvenile Individuen von *Hylobates*, *Pongo* und *Pan* formen randliche ‚Ausziehungen‘ an den Clustern ihrer jeweiligen Gattung mit einer Ausrichtung auf *Homo*. Das Punktwolkendiagramm aus PC2 und PC3 (EV 5,39%) erzeugt eine Großgruppierung der Genera *Pongo*, *Gorilla*, *Pan* und *Homo*; nur mittels PC2 ist die oben erwähnte Separierung von *Hylobates* in diesem Diagramm zu diagnostizieren (vgl. Abb. 6.23b).

Gewichtungen der Landmarks für die Hauptkomponenten (RD)

Zehn LM mit hohem Einfluss für die PCA sind für medianLM-3D in Abbildung 6.24 zusammengefasst. Die drei am höchsten gewichteten LM für PC1 sind im Bereich des Rostrums und des Bregma lokalisiert, ihnen folgen LM 75 (Basion), 2 (Glabella) und 56 (Inion); am niedrigsten ist LM 23 (Rhinion) gewichtet. Bregma, Nasale und Glabella sind die für PC2 am höchsten gewichteten LM, gefolgt von Rhinion, Nasospinale und Basion; den schwächsten Einfluss hat LM 59 (PMT). PC3 wird von den LM 2 (Glabella), 11 (Nasale) und 56 (Inion) am stärksten beeinflusst, des Weiteren haben Bregma, Nasospinale und Opisthion Bedeutung für die Trennung über die dritte Hauptkomponente; das geringste Gewicht entfällt auf LM 61 (Staphylion).

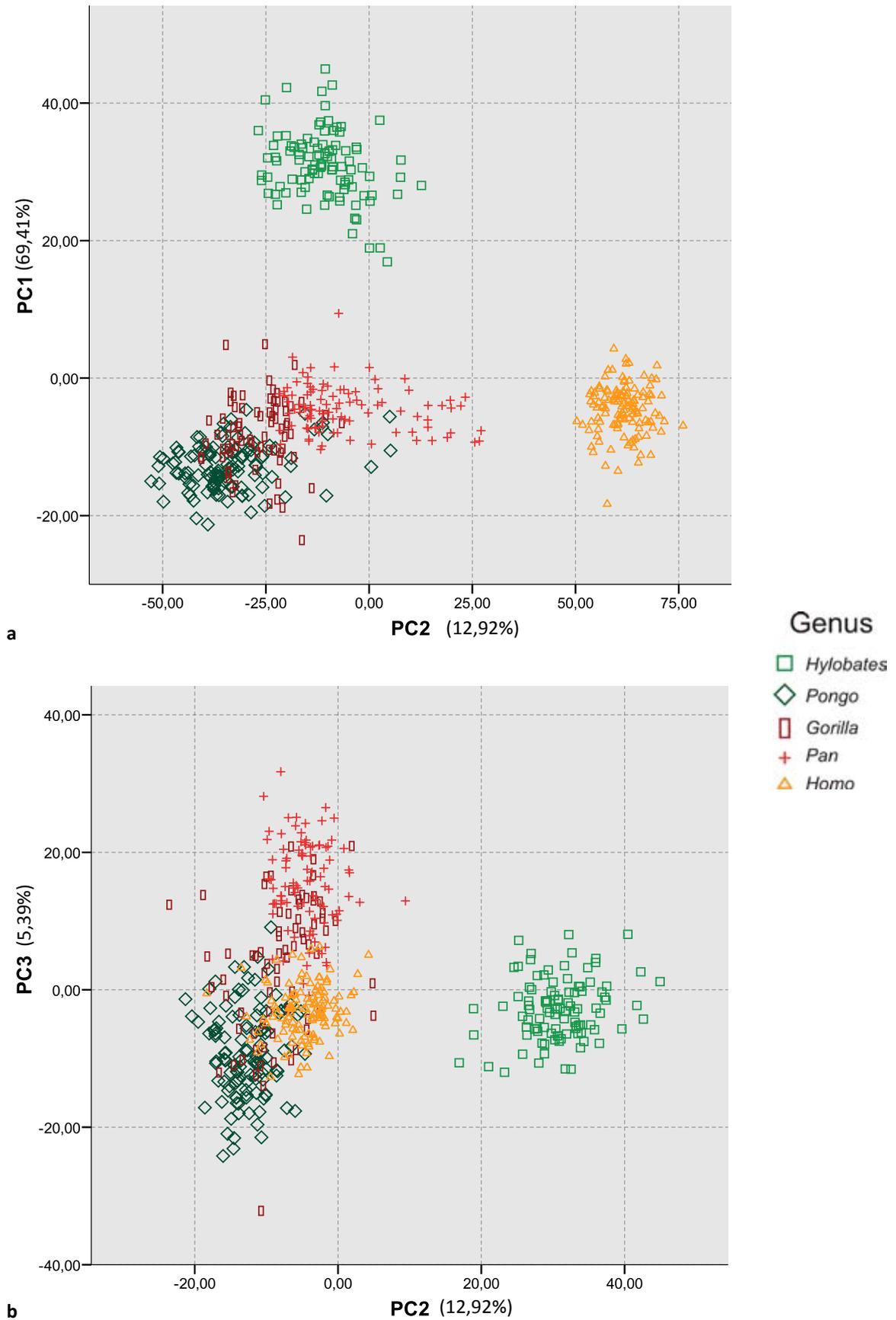


Abb. 6.23: PCA für medianLM-3D; a = PC1 gegen PC2, b = PC2 gegen PC3

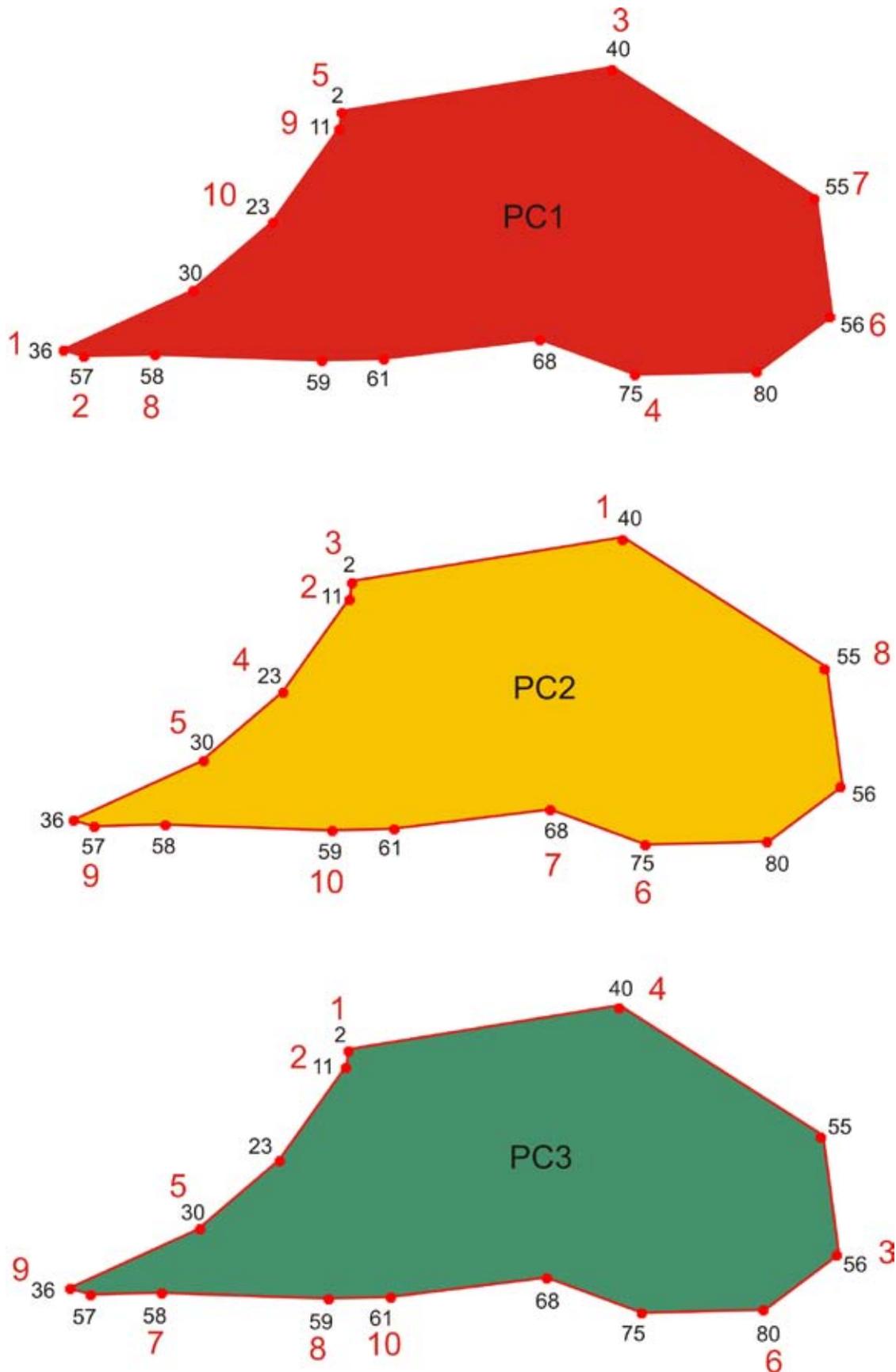


Abb. 6.24: Einflussreiche LM für die ersten drei Hauptkomponenten von medianLM-3D; rote Zahlen bezeichnen die Reihenfolge der Gewichtung von 1 = hoch zu 10 = niedrig



Diskriminanzanalyse (CVA)

CVA medianLM-3D

Die Diskriminanzanalyse zeigt ein ähnliches Muster wie die PCA (vgl. Abb. 6.25). Die Gattungen *Homo* und *Hylobates* werden im Scatterplot aus CV1 und CV2 klar von den übrigen Gattungen getrennt, wobei letztere erneut überlappende Cluster aufweisen. Juvenile Konfigurationen sind in gleicher Weise von den Clustern abgesprengt wie bei der PCA. Das Diagramm aus CV2 und CV3 separiert *Hylobates* und trennt *Pongo* diskret über CV3; *Gorilla*, *Pan* und *Homo* bilden eine weitere Gruppierung.

Signifikanztests

Signifikanzen Gattungen medianLM-3D

Tabelle 6.7 präsentiert die der CVA vorausgehenden Hotellings Testwerte. Alle Gattungspaare weisen hochsignifikante Werte auf. Tendenziell weist *Homo* die höchsten Signifikanzwerte auf; die Paarung *Hylobates*<>*Pongo* liegt allerdings in einem ähnlich hohen Bereich. Der geringste p -Wert und damit der geringste morphologische Abstand besteht zwischen *Gorilla* und *Pan*, gefolgt von der Paarung *Pongo*<>*Gorilla* und *Pongo*<>*Pan*.

Tab 6.7: MANCOVA Testwerte für medianLM-3D

cs = 6	<i>Hylobates</i>	<i>Pongo</i>	<i>Gorilla</i>	<i>Pan</i>	<i>Homo</i>
<i>Hylobates</i>		1,19538E-147	1,06076E-98	1,46609E-117	4,34785E-150
<i>Pongo</i>	1,19538E-146		2,91537E-85	5,91677E-98	3,11757E-173
<i>Gorilla</i>	1,06076E-97	2,91537E-84		2,13269E-65	1,16479E-143
<i>Pan</i>	1,46609E-116	5,91677E-97	2,13269E-64		2,3203E-131
<i>Homo</i>	4,34785E-149	3,11757E-172	1,16479E-142	2,3203E-130	

cs = constraints, über der Diagonalen euklidisches Distanzmaß, unter der Diagonalen Pearson-Korrelation

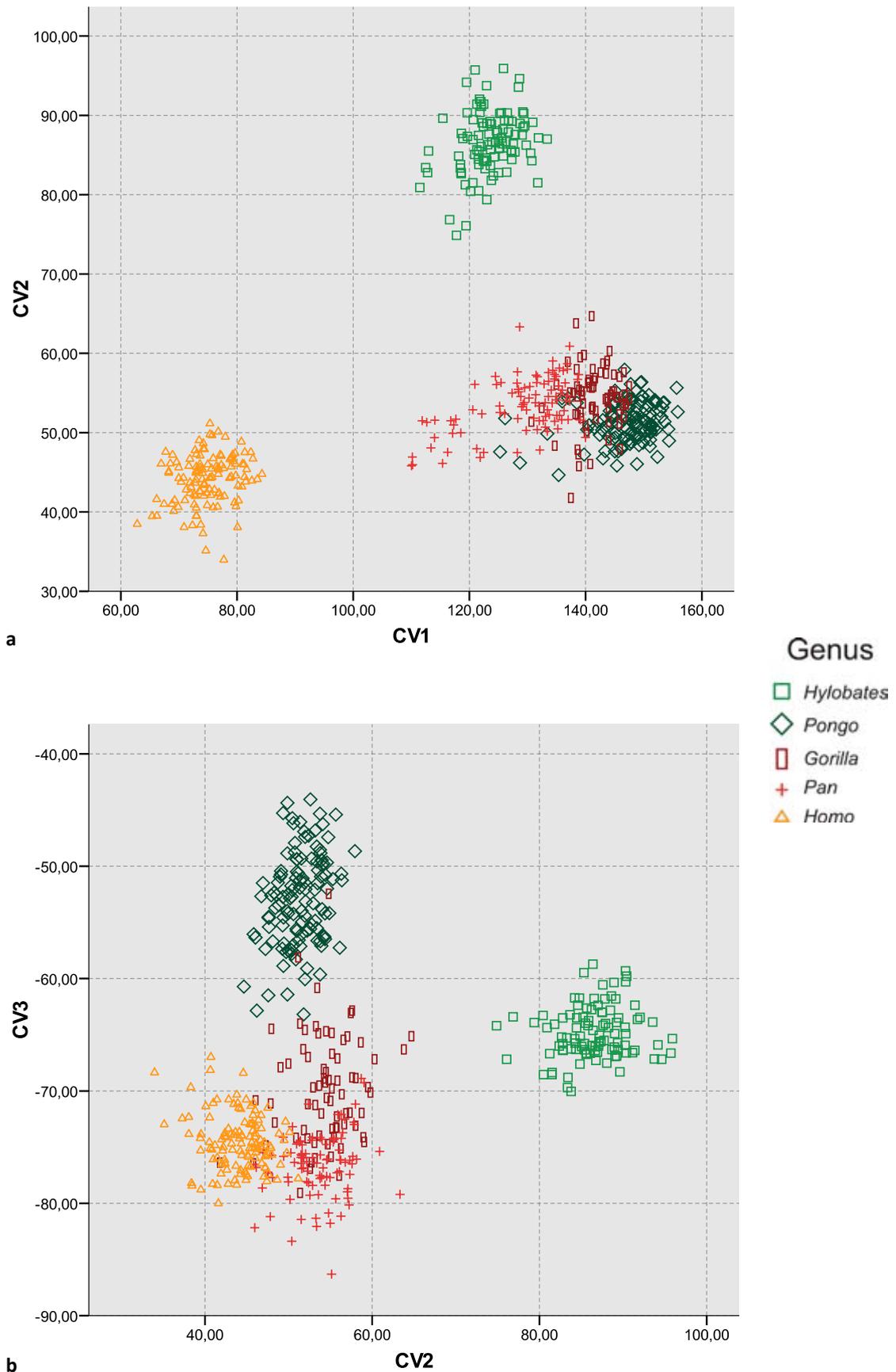


Abb. 6.25: CVA für medianLM-3D; a = CV1 gegen CV2, b = CV2 gegen CV3



Clusteranalyse nach Ward

medianLM-2D

Die unter 2000 Permutationen vorgenommene Clusteranalyse des 2D-Datensatzes zeigt ein identisches Muster, wie die Analyse der 3D-Koordinaten der MWG von KD1 und RD (vgl. Abb. 6.26; 6.15 und 6.17). Die Wiederauffindungswahrscheinlichkeiten sind nachfolgend in Prozent angegeben. *Pan* ist dem GCM am nächsten (94%), *Hylobates* bildet zu dieser Gruppierung das ‚Adelphotaxon‘ (41%). *Pongo* und *Gorilla* bilden eine separiertes ‚Gruppierung‘ (80 bzw. 77%) und *Homo* zeigt sich erneut als ‚Outlier‘ (100%). Outlier ist hier im rein phänetischen Kontext als die Fraktion mit den größten Abweichungen zu sehen.

Thin-Plate-Spline Analyse der mediansagittalen LM

Abbildung 6.27 zeigt das mittels 3D-viewer (PAST) und den in der Schädelmittellinie gelegenen LM von KD1 erzeugte Bild der Mittelwertsgestalten. Differenzen zwischen den Konfigurationen der Genera folgen deckungsgleichen Mustern, wie bei den Vergleichen der MWG dargestellt (vgl. Kap. 6.1.1). Die anterioinferiore Verlagerung des Foramen magnum bei *Homo* ist auch hier deutlich erkennbar. Desgleichen ist die homogene Lage des Hinterhauptsloches bei den übrigen Hominoidea zu beurteilen.

Die in den Deformationsnetzwerken ersichtlichen Transformationen vom Gattungsmittelwert (vgl. Abb. 6.28 bis 6.32) zu den jeweiligen Gattungen werden an dieser Stelle tabellarisch und nach Großbereichen respektive Modulen des Schädels (FK, NK, BK) getrennt wiedergegeben; dem FK werden dabei die LM des palatinalen Anteils des Maxillare und des Os palatinum zugesprochen (vgl. Tab. 6.8).

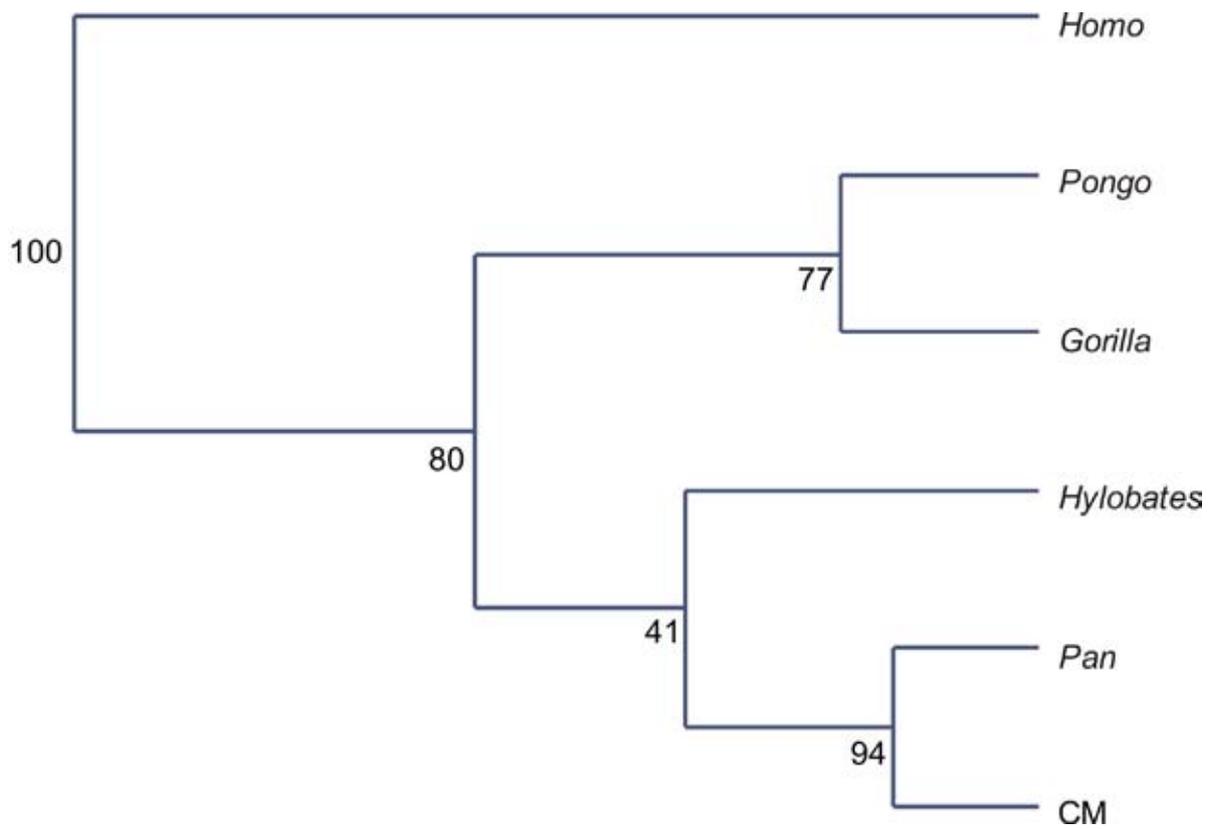


Abb. 6.26: Diagramm der Clusteranalyse nach Ward für die Mittelwertsgestalten und den Consensus Mean (CM) von medianLM-2D (2000 Permutationen; Zahlen repräsentieren die Wiederauffindungswahrscheinlichkeit in %)

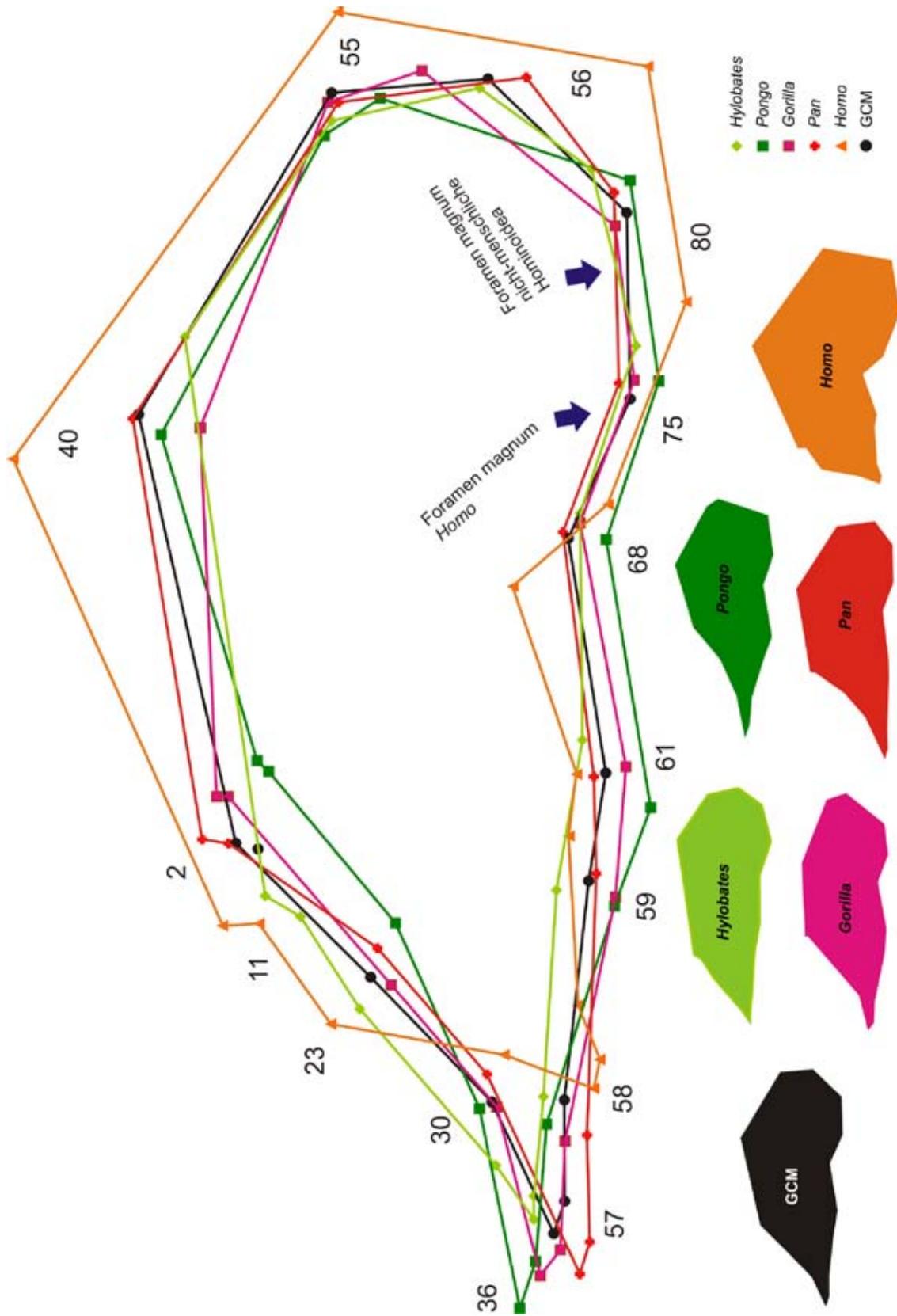


Abb. 6.27: Mittelwertgestalten und Consensus Mean (CM) von medianLM-2D

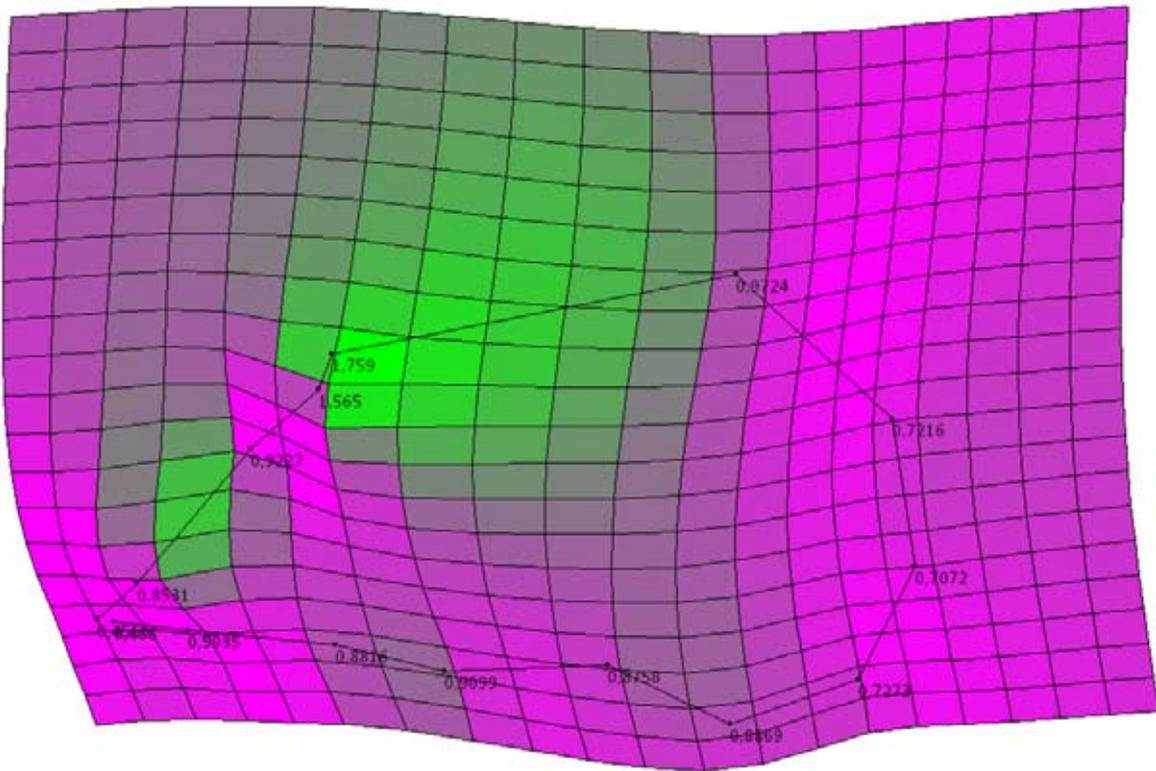


Abb. 6.28: Mean Shape zu *Hylobates*; Zahlen repräsentieren Deformationsfaktoren (<1 = Kontraktion / >1 = Expansion); Farbcodierung: purpur = Kontraktion / grün = Expansion

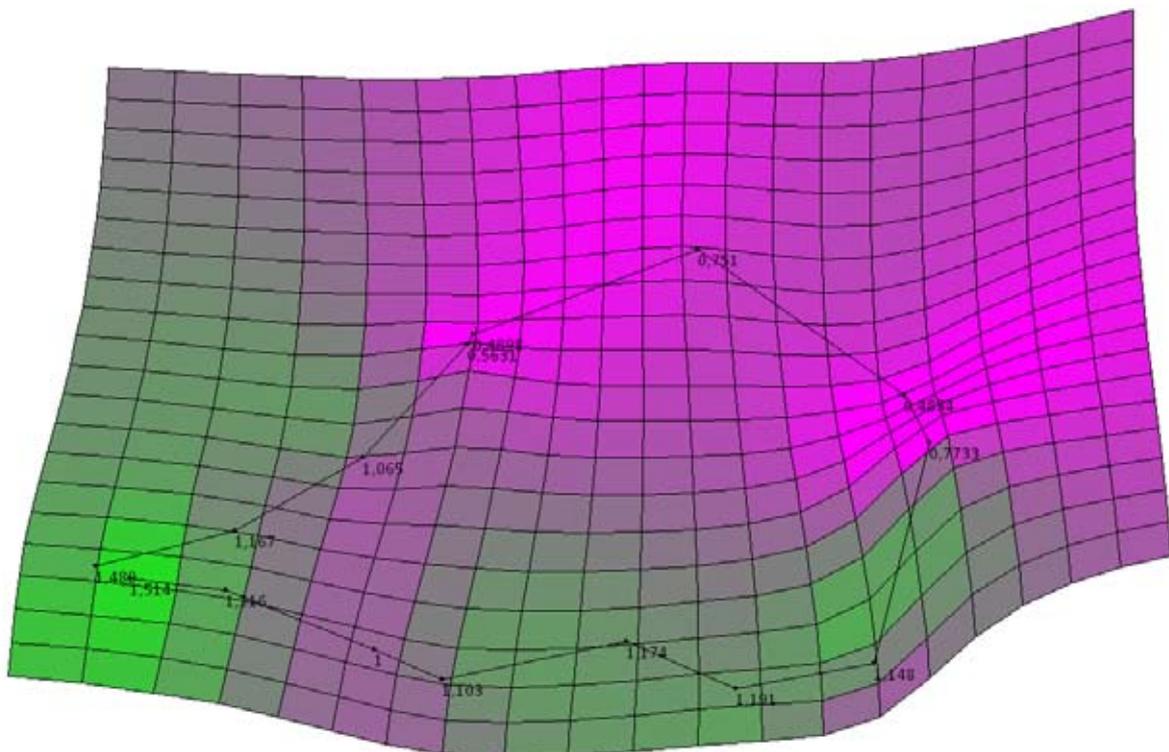


Abb. 6.29: Mean Shape zu *Pongo*; Zahlen repräsentieren Deformationsfaktoren (<1 = Kontraktion / >1 = Expansion); Farbcodierung: purpur = Kontraktion / grün = Expansion

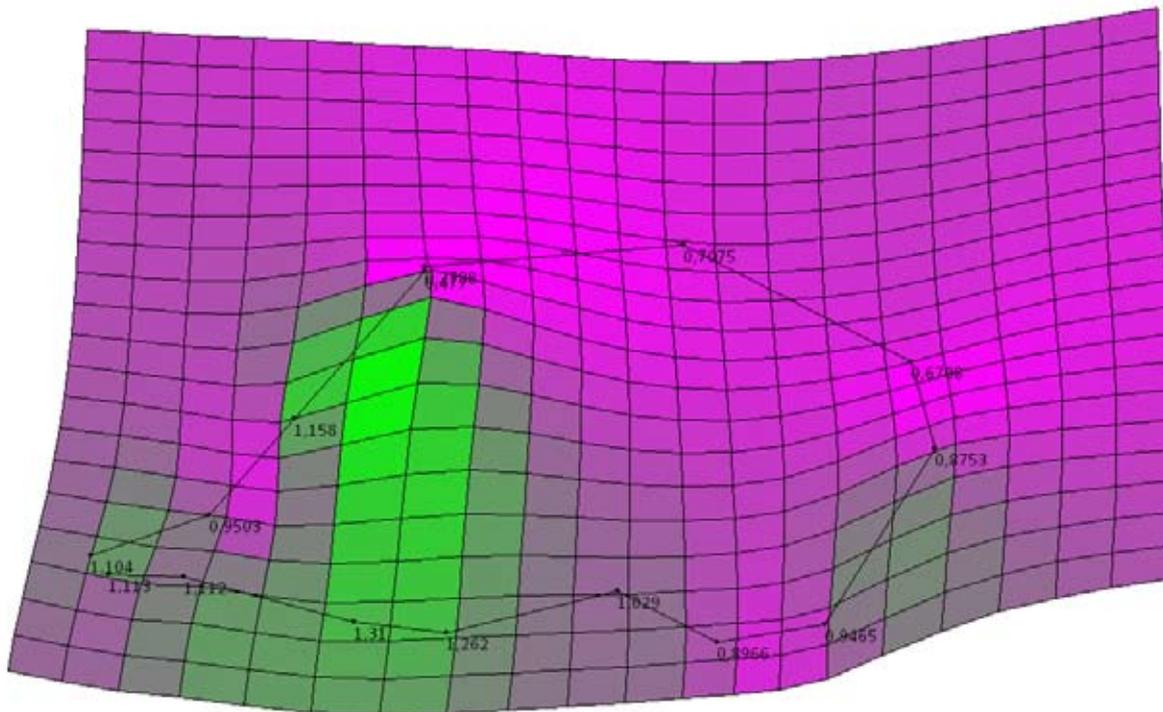


Abb. 6.30: Mean Shape zu *Gorilla*; Zahlen repräsentieren Deformationsfaktoren (<1 = Kontraktion / >1 = Expansion); Farbcodierung: purpur = Kontraktion / grün = Expansion

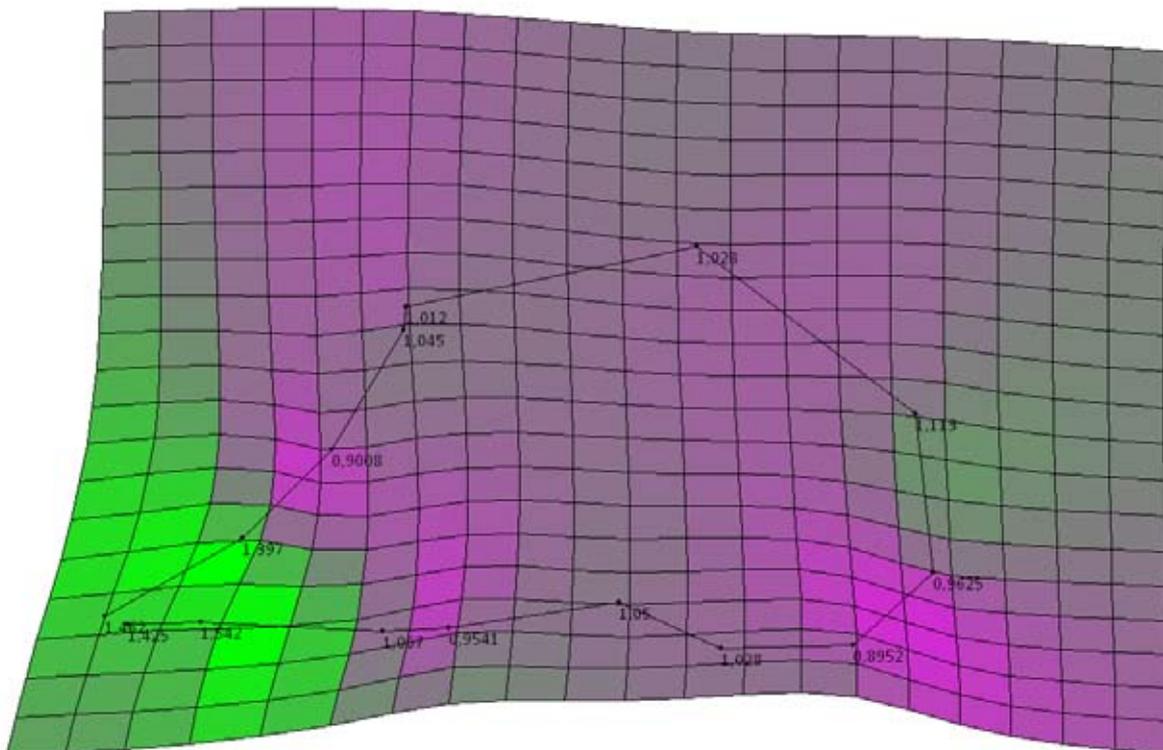


Abb. 6.31: Mean Shape zu *Pan*; Zahlen repräsentieren Deformationsfaktoren (<1 = Kontraktion / >1 = Expansion); Farbcodierung: purpur = Kontraktion / grün = Expansion

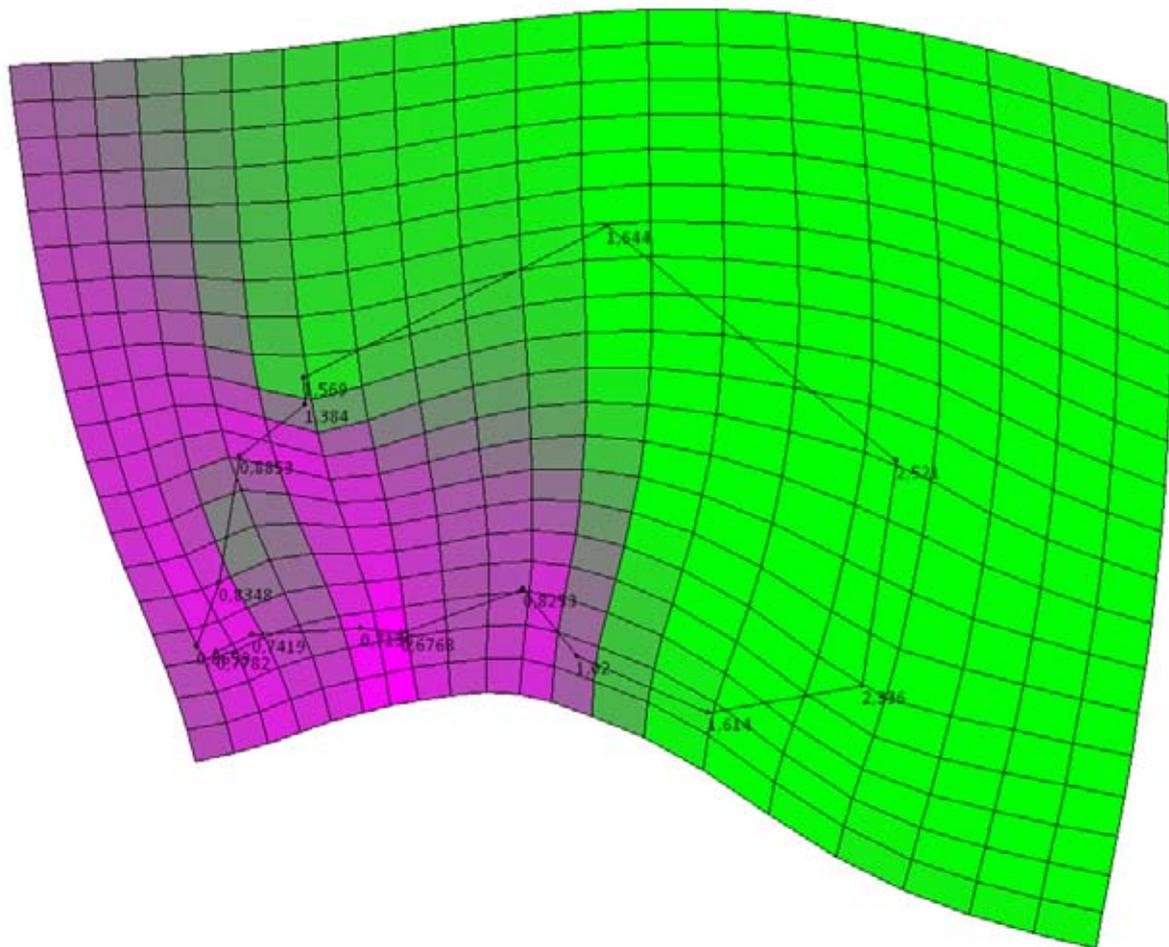


Abb. 6.32: Mean Shape zu *Homo*; Zahlen repräsentieren Deformationsfaktoren (<1 = Kontraktion / >1 = Expansion); Farbcodierung: purpur = Kontraktion / grün = Expansion

**Tab. 6.8:** Beschreibung der Transformationen vom ‚Mean Shape‘ zu den jeweiligen Gattungen aus einer Thin-Plate-Spline Analyse der mediansagittalen LM (medianLM-2D)

Mean Shape zu...	FK und Palatinum	NK	BK
<i>Hylobates</i>	Kontraktion des rostralen Bereichs Expansion der Glabella (LM 2) und des Nasions (LM 11) nach antero-superior	leichte Kontraktion und deutliche posteriore Verlagerung im Bereich des Bregmas (LM 40)	diskrete Kontraktion im gesamten anterioren Schädelbasisbereich
<i>Pongo</i>	deutliche Verlagerung der LM des terminalen Schnauzenbereichs (LM 36 und 57) nach antero-superior	Kontraktion des gesamten Hirnschädels und occipitale Reduktion des Lambda-Inion-Abstandes (LM 55 und 56)	leichte inferiore Expansion der posterioren LM vor allem im Bereich des Knicks der Schädelbasis (LM 68)
<i>Gorilla</i>	generelle Expansion vor allem in der supraorbitalen Region und im palatinalen Bereich (LM 23, 59 und 61) Nahezu kongruente LM im Bereich des Nasion und der Glabella (LM 2 und 11)	Kontraktion nach inferior und occipitale Zusammenziehung ähnlich der von <i>Pongo</i> (LM 55 und 56)	Kontraktion im posterioren Bereich, betrifft primär die LM am Foramen magnum (LM 75 und 80) sowie Expansion im Bereich des Knicks der Basis cranii (LM 61 und 68)
<i>Pan</i>	diskrete Expansion im Schnauzenbereich	nahezu unverändert; leichte Expansion des Bregmapunktes (LM 40)	nahezu unverändert; mit diskreter Expansion im Bereich des Clivus (LM 68 und 75)
<i>Homo</i>	massive Retraktion aller LM nach posterior im Bereich des Untergesichts (Rostrum) und Palatinums	massive Expansion nach postero- und antero-superior sowie postero-inferior; generelle Globularität des NK	massive Kontraktion im Bereich des Schädelbasisknicks (LM 68) und Verlagerung nach inferior sowie Gesamtverlagerung nach anterior



6.2 Modulare Integration (Kraniale Module)

6.2.1 Mantel-Test

Nach der Teilung des RD in die zuvor determinierten kranialen Module, wurden diese nach Gattungen eingeteilt und einem Matrixkorrelations- respektive Mantel-Test unterzogen. Tabelle 6.9 zeigt die Korrelationskoeffizienten und Irrtumswahrscheinlichkeiten für die Genera und deren zugehörige Module unter einem euklidischen (über der Diagonalen) bzw. einem korrelativen Distanzmaß (unter der Diagonalen). Im Folgenden werden die Resultate nach Gattungen geordnet kurz dargestellt.

Mantel-Test Hylobates

Tabelle 6.9a zeigt, dass Hirn- und Gesichtsschädel bei dieser Gattung den geringsten korrelativen Zusammenhang aufweisen (0,32), wohingegen Fazial- und Basikranium die größte integrative Beziehung zeigen (0,55). Die Korrelation zwischen Schädelbasis und Hirnschädel ist, relativ zu allen weiteren Korrelationen, als mittelmäßig zu kennzeichnen. Keiner der *R*-Werte überschreitet die Grenze von 0,55; sämtliche Werte sind hochsignifikant.

Mantel-Test Pongo

Für die Orang-Utans zeigt sich eine hohe Korrelation zwischen Hirn- und Gesichtsschädel (0,64), während das Basi- mit dem Neurokranium nur mittelmäßig stark (0,53) und Schädelbasis und Gesichtsschädel nur schwach (0,42) miteinander korreliert sind (vgl. Tab. 6.9b). Alle Werte sind hochsignifikant.

Mantel-Test Gorilla

Alle Korrelationen in Tabelle 6.9c sind hochsignifikant. Neurokraniales und faziales Modul weisen mit 0,44 die höchste Korrelation auf, während Basi- und Neurokranium im Mittelfeld liegen (0,40) und der Zusammenhang zwischen Schädelbasis und Gesichtsschädel am schwächsten (0,28) ausgeprägt ist.



Mantel-Test Pan

Pan weist die mit Abstand höchsten R-Werte (alle hochsignifikant) für die Korrelationen zwischen den kranialen Modulen auf (vgl. Tab. 6.9d). Zwischen Neuro- und Fazialkranium zeigt sich der stärkste Zusammenhang (0,85) gefolgt von Fazial- und Basikranium (0,63) und Schädelbasis/Hirnschädel (0,55).

Mantel-Test Homo

Sämtliche Korrelationen sind hochsignifikant, weisen aber die mit Abstand niedrigsten Werte innerhalb der Gattungen auf (vgl. Tab. 6.9e). Gesichts- und Hirnschädel korrelieren am stärksten miteinander (0,35); eine mittelmäßige Korrelation zeigen Hirnschädel und Schädelbasis (0,21) und den schwächsten Zusammenhang zeigen Fazial- und Basikranium (0,209).



Tab. 6.9: Übersicht Mantel-Test für alle Gattungen

a. Hylobates Mantel Test

Pm = 10000		FM	NM	BM
FM	R	1	0,4346	0,5495
	p	0	0*	0*
NM	R	0,3246	1	0,5397
	p	0*	0	0*
BM	R	0,4465	0,4185	1
	p	0*	0*	0

b. Pongo Mantel Test

Pm = 10000		FM	NM	BM
FM	R	1	0,6422	0,4199
	p	0	0*	0*
NM	R	0,6478	1	0,5387
	p	0*	0	0*
BM	R	0,387	0,5058	1
	p	0*	0*	0

c. Gorilla Mantel Test

Pm = 10000		FM	NM	BM
FM	R	1	0,4371	0,2785
	p	0	0*	0,0057
NM	R	0,3702	1	0,4032
	p	0*	0	0*
BM	R	0,1925	0,3316	1
	p	0,0314	0*	0

d. Pan Mantel Test

Pm = 10000		FM	NM	BM
FM	R	1	0,8486	0,6317
	p	0	0*	0*
NM	R	0,7967	1	0,546
	p	0*	0	0*
BM	R	0,5737	0,4331	1
	p	0*	0*	0

e. Homo Mantel Test

Pm = 10000		FM	NM	BM
FM	R	1	0,347	0,2091
	p	0	0*	0*
NM	R	0,3001	1	0,2114
	p	0*	0	0*
BM	R	0,1851	0,1657	1
	p	0*	0*	0

Pm = Permutationen; FM = Faziales Modul, NM = Neurokraniales Modul, BM = Basikraniales Modul; Farbcodierung für Korrelation: rot = hoch, orange = mittel, gelb = niedrig; über der Diagonalen (grau) = euklidisches Distanzmaß, unter der Diagonalen = Pearson-Korrelation



Tab. 6.10 Mittelwerte der Korrelationskoeffizienten für die Gattungen (euklidisches Distanzmaß)

Gattung	Mittelwert der R-Werte (eukl. Distanz)
<i>Hylobates</i>	0,5079
<i>Pongo</i>	0,5336
<i>Gorilla</i>	0,3729
<i>Pan</i>	0,5101
<i>Homo</i>	0,2558

Mittelwerte der Korrelationskoeffizienten

Tabelle 6.10 zeigt die errechneten Mittelwerte für die R-Werte sämtlicher Gattungen unter euklidischem Distanzmaß. *Homo* zeigt den mit Abstand niedrigsten Wert, gefolgt von *Gorilla*, *Hylobates*, *Pan* und *Pongo*. Letzterer zeigt einen mehr als doppelt so hohen Wert wie *Homo*.

6.2.2 Faktorenanalysen der Modul-Konfigurationen

Die Datensätze der Module wurden je einer PCA und einer CVA unterzogen. Die erklärten Varianzen für die Hauptkomponenten sind in Tabelle 6.1 und 12.2 aufgeführt.

Faziales Modul

Die PCA für das FM zeigt eine deutliche Trennung der Gattungen *Hylobates* und *Homo* von einer Gruppierung aus extrem konvergierenden Clustern der übrigen Gattungen (vgl. Abb. 6.33a-b). Eine randliche Distanzierung der juvenilen Exemplare an einem auf *Homo* ausgerichteten ‚Vektor‘ ist hier, wie bei den Großdatensätzen, über PC1 erkennbar. PC1 trennt mit einer EV von 54,63% *Homo*, PC2 (EV 16,49%) isoliert *Hylobates* von den übrigen Gattungen. PC3 (EV 7,07%) separiert *Pongo* diskret von den übrigen Gattungen, während *Gorilla* und *Pongo* den Gegenpol dazu einnehmen und *Hylobates* sowie *Homo* dazwischen liegen.

Die Diskriminanzanalyse erzeugt ein ähnliches Scatterdiagramm, jedoch mit dichteren Clustern (vgl. Abb. 6.34a-b). CV1 separiert *Homo*, CV2 *Hylobates* von *Pongo*, *Gorilla* und *Pan*. CV3 führt zu keiner eindeutigen Aufteilung innerhalb des FM.

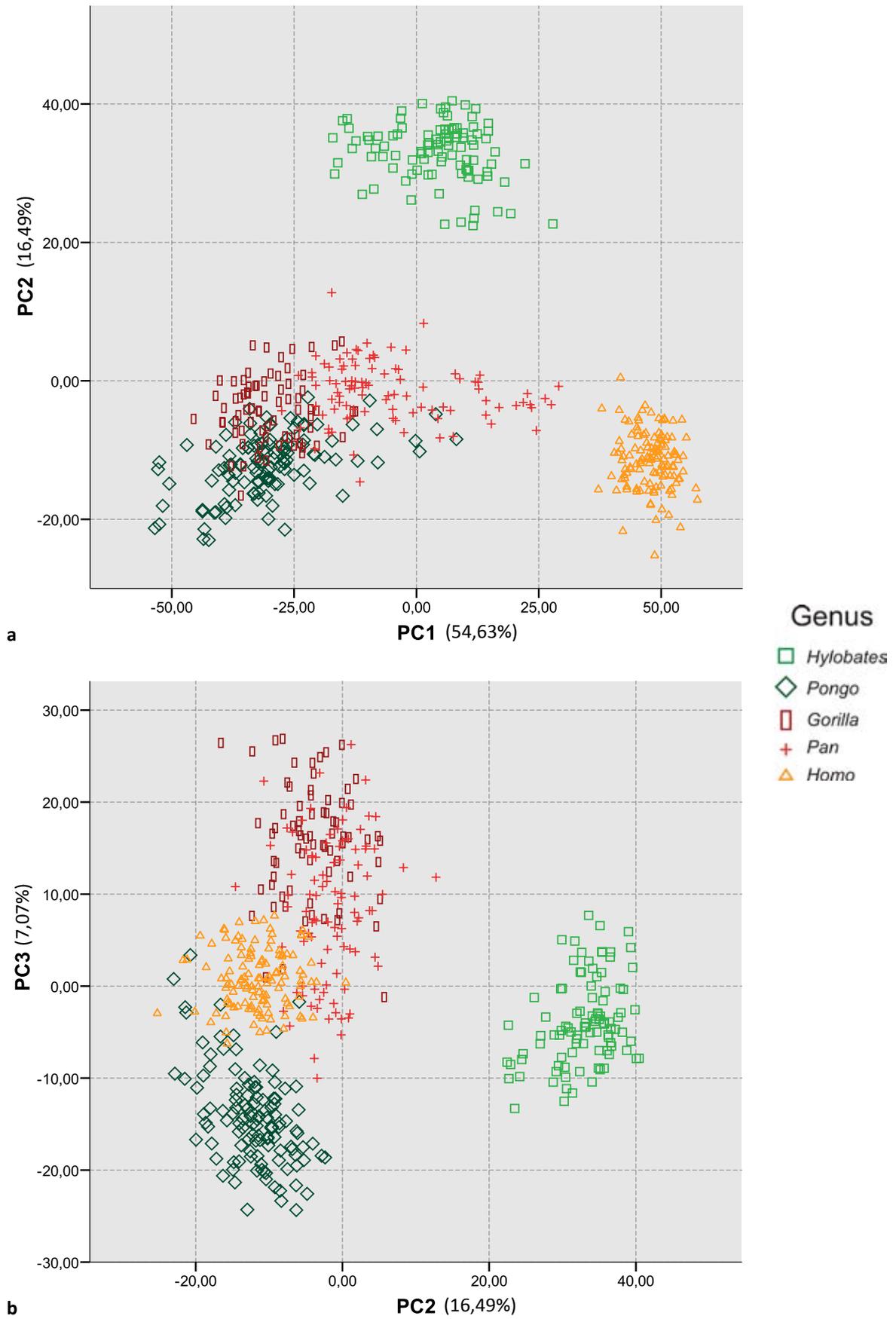


Abb. 6.33: PCA für das Faziale Modul (FM); a = PC1 gegen PC2, b = PC2 gegen PC3

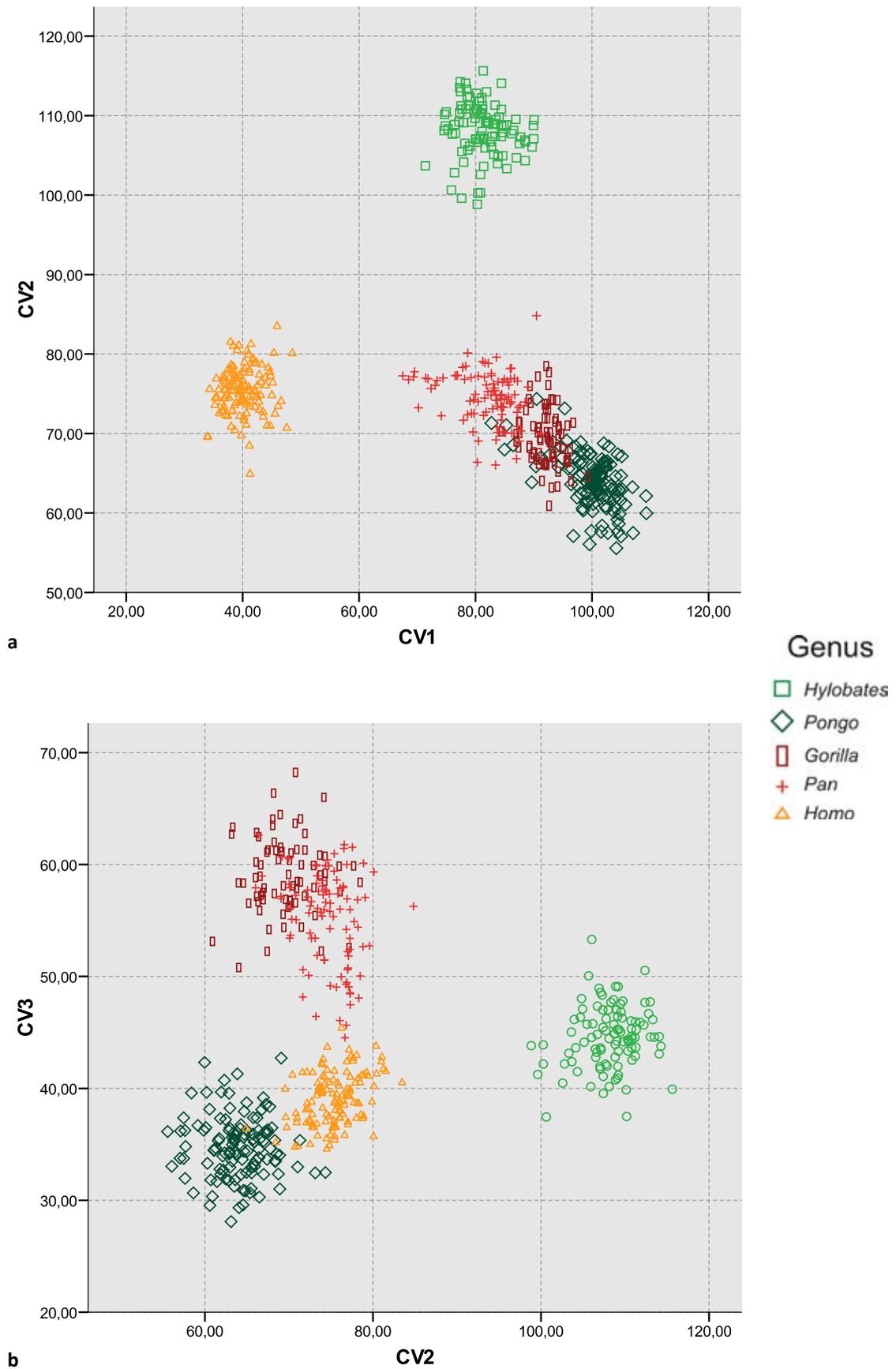


Abb. 6.34: CVA für das Faziale Modul (FM); a = CV1 gegen CV2, b = CV2 gegen CV3



Neurokraniales Modul

Die NM-Hauptkomponentenanalyse produziert kaum klar voneinander getrennte Gattungscluster (vgl. Abb. 6.35a-b). Das Phänomen der Distanzierung juveniler Konfigurationen tritt auch hier auf. PC1 (EV 65,72%) trennt *Homo* von den übrigen Gattungen, PC2 (EV 9,24%) separiert undeutlich die Gattungen *Hylobates* und *Pan* von *Pongo* und *Gorilla*, PC3 (EV 6,53) erreicht nur eine diskrete Trennung der juvenilen Konfigurationen und *Homo* (zentral).

Die Trennanalyse induziert eine Verdichtung der Cluster und die Separierung von *Hylobates* über CV2 (vgl. Abb. 6.36a-b). CV1 löst *Homo* aus den übrigen Genera heraus, CV3 dagegen lässt keine klar voneinander getrennten Cluster entstehen.

Basikraniales Modul

Unterzieht man den Datensatz des BM einer PCA, so lassen sich im Scatterplot kaum klar getrennte Gruppierungen erzeugen (vgl. Abb. 6.37a-b). Trotzdem ist die Abspaltung der juvenilen Individuen in Abbildung 6.37a erkennbar. Nur PC1 (EV 61,24%) kann *Homo* isolieren, PC2 (EV 10,97%) und PC3 (EV 5,29%) differenzieren keine Gruppierungen. Das Punktwolkendiagramm (vgl. Abb. 6.37b) zeigt ein aus allen Genera bestehendes Großcluster.

Die CVA Diagramme zeigen ähnliche Muster (vgl. Abb. 6.38). CV1 separiert *Homo*, CV2 und CV3 zeigen keine klare Trennung von Gruppierungen.

Gewichtungen der Landmarks für die Module

Die ermittelten Gewichtungen der LM für die ersten drei PCs zusammen mit den PCAs aller Module zeigen generell, dass bereits sehr geringe Gestaltunterschiede eine Differenzierung von Gruppierungen erzielen können (vgl. Abb. 6.39a-c). PC1 des FM wird von LM des Untergesichts beeinflusst, während das Mittelgesicht LM mit mittleren Werten aufweist. Die einflussreichen LM für PC2 liegen im Bereich des Mittel- und Obergesichts, wobei der

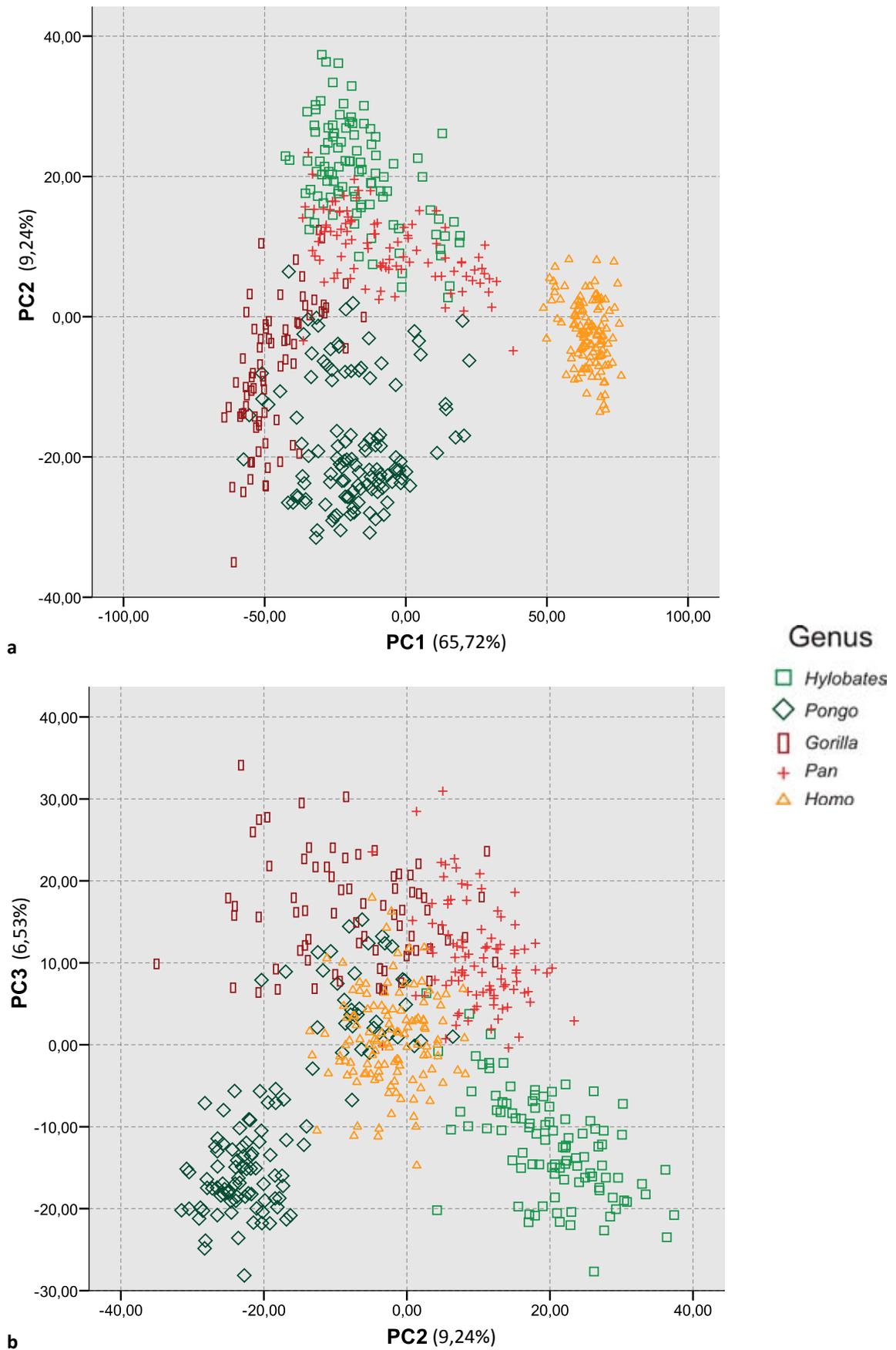


Abb. 6.35: PCA für das Neurokraniale Modul (NM); a = PC1 gegen PC2, b = PC2 gegen PC3

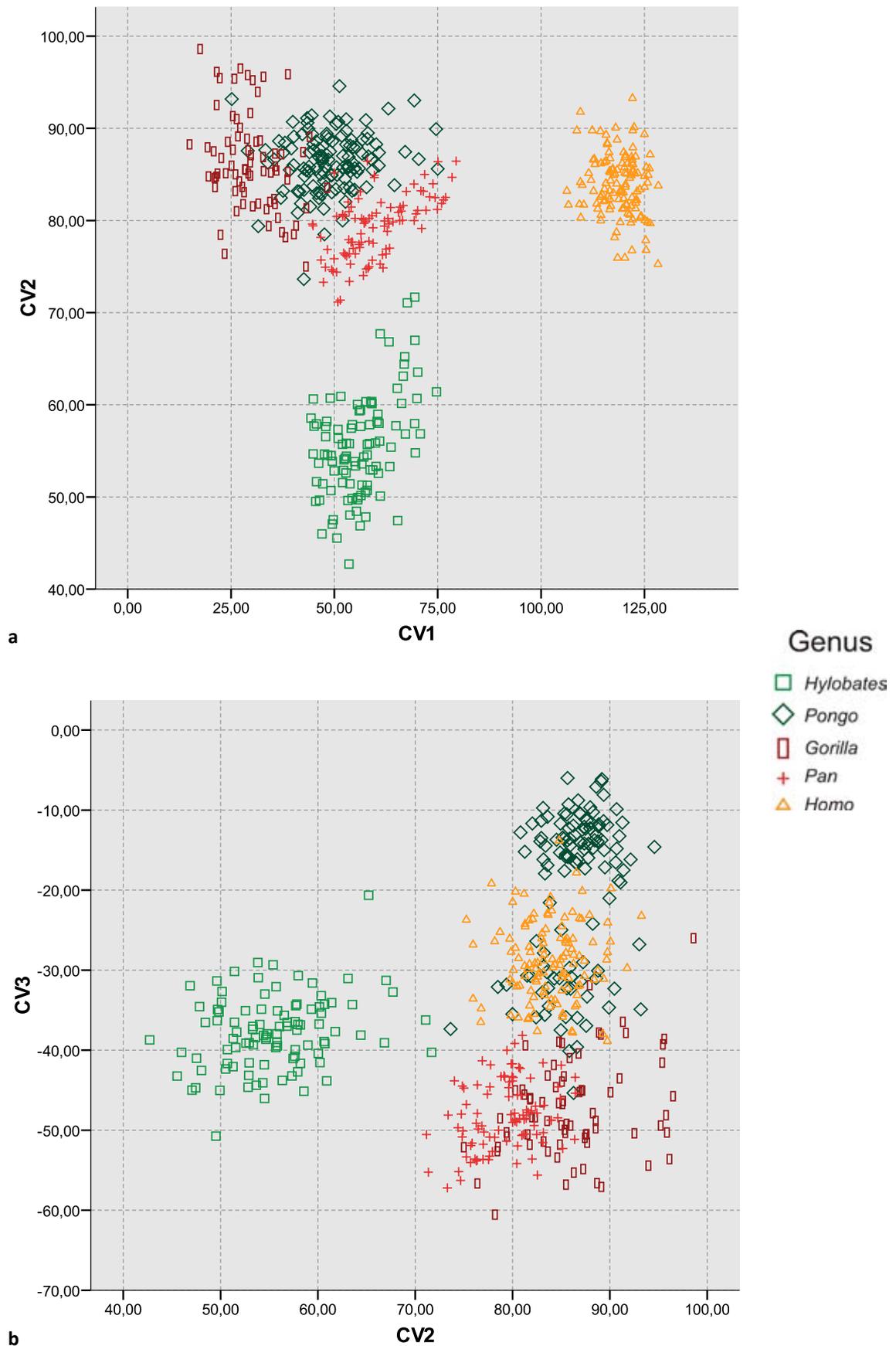


Abb. 6.36: CVA für das Neurokraniale Modul (NM); a = CV1 gegen CV2, b = CV2 gegen CV3

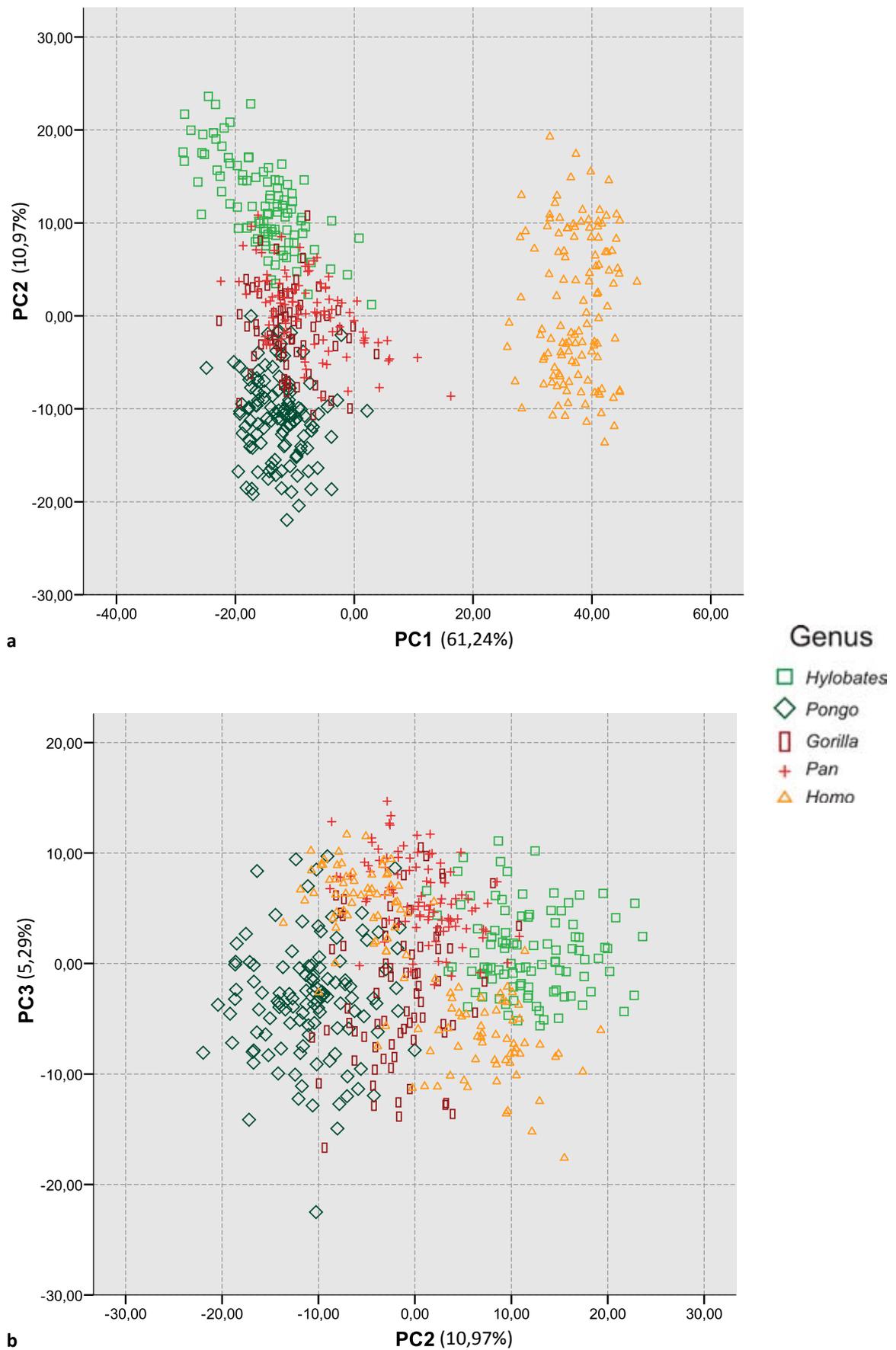


Abb. 6.37: PCA für das Basikraniale Modul (BM); a = PC1 gegen PC2, b = PC2 gegen PC3

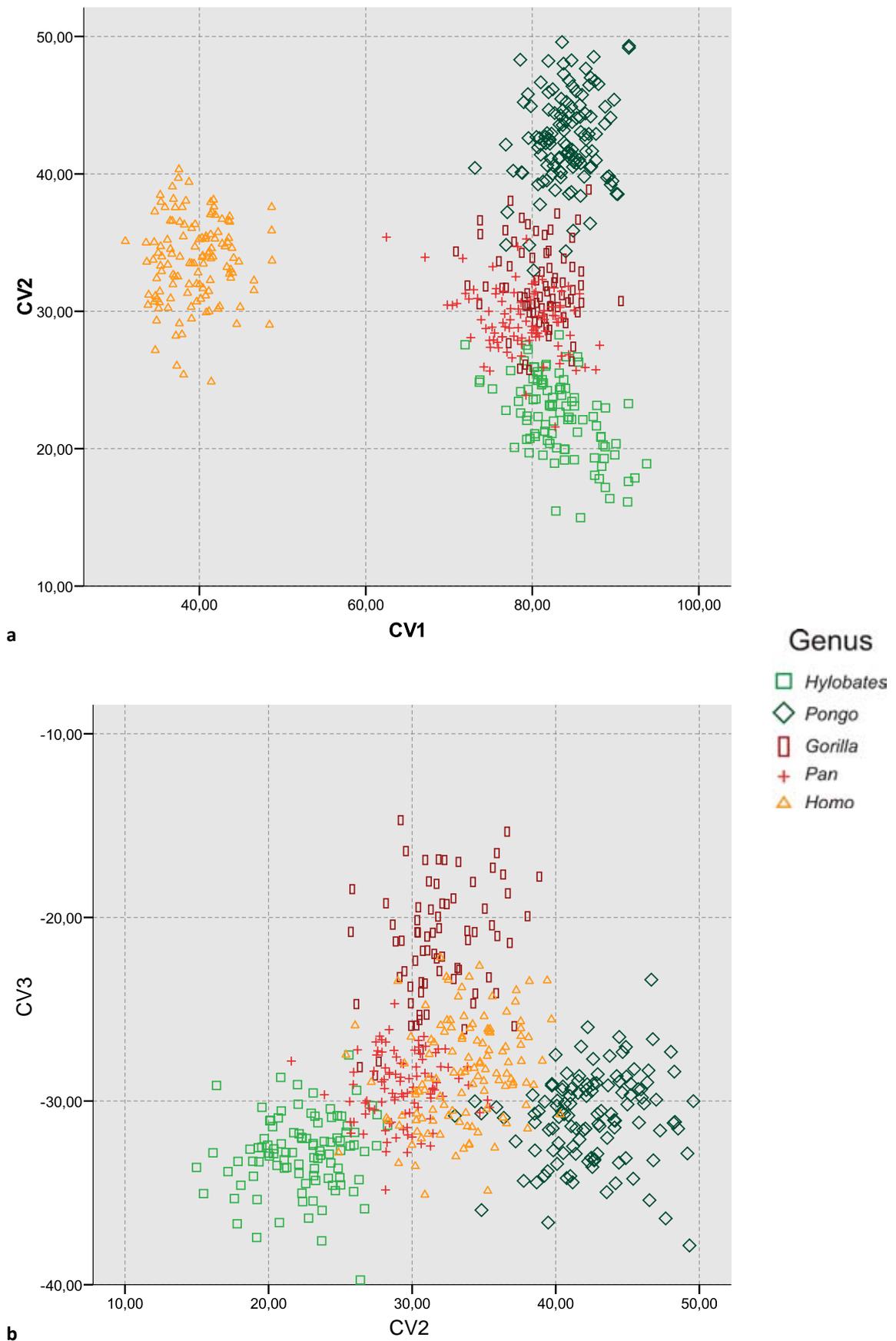


Abb. 6.38: CVA für das Basikraniale Modul (BM); a = CV1 gegen CV2, b = CV2 gegen CV3

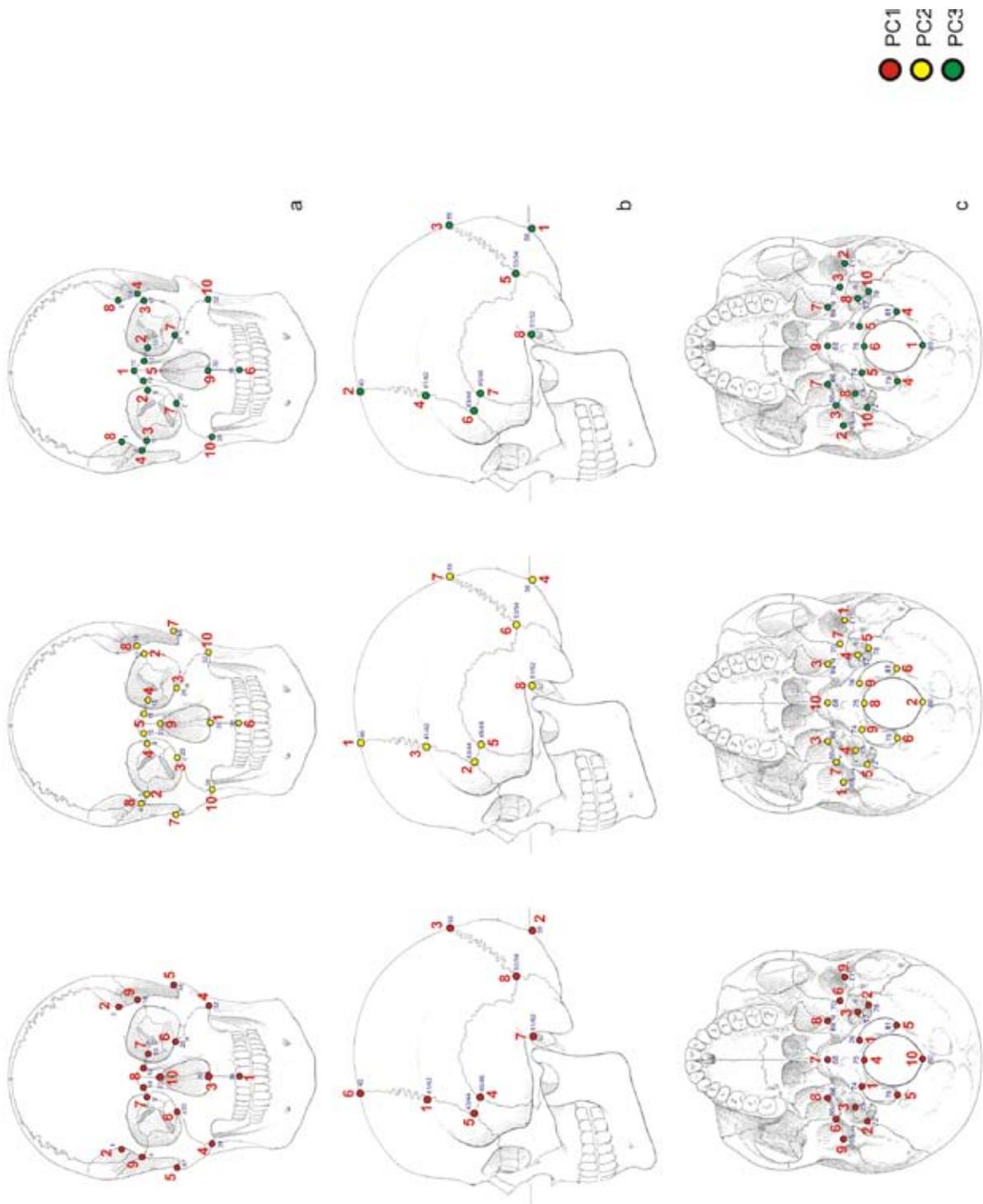


Abb. 6.39: Einflussreiche LM für die ersten drei Hauptkomponenten aller Module (**a** = FM, **b** = NM, **c** = BM); rote Zahlen bezeichnen die Reihenfolge der Gewichtung von 1 = hoch zu 10 = niedrig

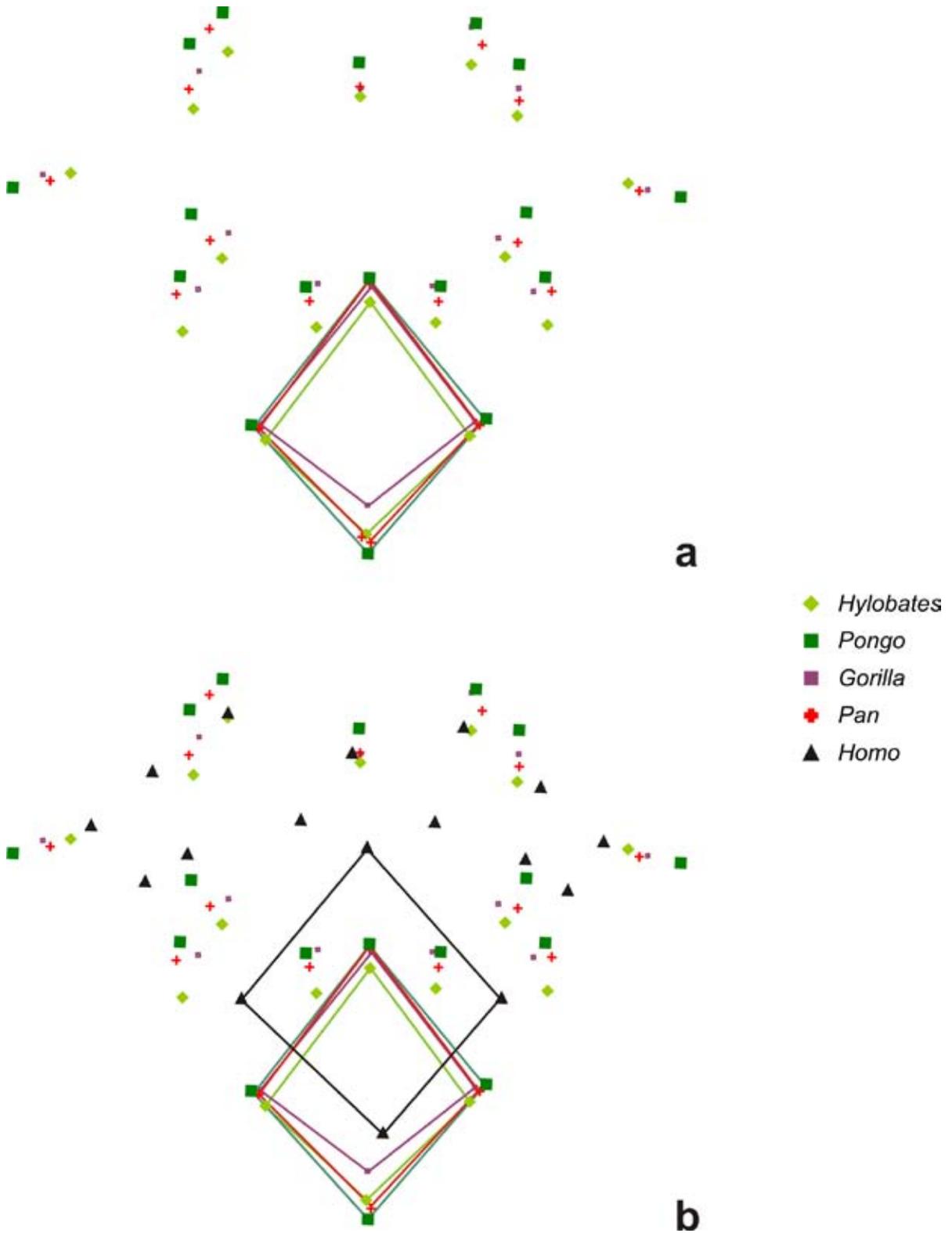


Abb. 6.40: Superimposition der Basis cranii-LM für nicht-menschliche Hominoidea (a) und mit *Homo* (b); Öffnung des Foramen magnum mit Linien gekennzeichnet



Messpunkt mit dem höchsten Gewicht das Nasospinale ist. PC3 zeigt deutlich hoch gewichtete LM im Bereich der zirkumorbitalen Strukturen und weniger einflussreiche LM im Untergesichtssektor (vgl. Abb.6.39a). Das höchste Gewicht für PC1 des NM kommt dem lateral lokalisierten Stephanion zu, weitere einflussreiche LM liegen sukzessive posterior auf dem Occipitale und anterior an der Grenze zwischen Parietale und Sphenoidale. Die größte Variabilität in PC2 entfällt auf die LM des anterosuperioren Hirnschädels, während die mittleren und niedrig gewichteten LM posterior liegen. LM der Mediansagittalen zeigen das größten Gewicht für PC3, alle weiteren einflussreichen LM sind lateral lokalisiert (vgl. Abb. 6.39b). Die LM des BM sind auf engstem Raume lokalisiert, so dass hier nur Tendenzen für die LM-Gewichte wiedergegeben werden. PC1 ist von den um das Foramen magnum herum lokalisierten LM beeinflusst, PC2 dagegen von den anterolateralen LM auf dem Temporale. PC3 schließlich zeigt ein heterogeneres Bild mit hoch gewichteten LM anterior und posterior (vgl. Abb. 6.39c). Zur Visualisierung der Homogenität der Basis cranii-Konfiguration nicht-menschlicher Hominoidea wurde eine Superimposition der betreffenden LM mittels PAST vorgenommen (vgl. Abb. 6.40).

6.2.3 Intragenerische Signifikanzen für die Module

Die Tabellen 6.11a-d zeigen die CVA-Testwerte für den paarweisen Vergleich zwischen den Genera. Tabelle 6.11a präsentiert die Werte für den nicht geteilten RD, die sämtlich als höchst signifikant gekennzeichnet werden können. Die ‚signifikanteste‘ Trennung zeigt sich zwischen *Pongo* und *Homo*, während die niedrigste Signifikanz zwischen *Pan* und *Gorilla* berechnet wurde. Diese Beobachtungen gelten ebenso für die intramodularen Signifikanzen. Die nach Modulen getrennten Werte (vgl. Tab. 6.11b-d) zeigen bis auf BM deutlich niedrigere p-Werte, was für eine ‚signifikantere‘ Trennung der Gattungen durch eine Gliederung des Schädels sprechen würde. Der intermodulare Vergleich der p-Werte zeigt eine diskrete Abnahme vom fazialen über das neurokraniale zum basikranialen Modul hin. Kongruent dazu zeigen sich die Werte MANCOVA-Testwerte für RD und die Module (vgl. Tab. 6.12).



Tab. 6.11: Übersicht der CVA-Testwerte für RD und die Module (FM, NM, BM)

a. Gattungen komplett (RD)

	<i>Hylobates</i>	<i>Pongo</i>	<i>Gorilla</i>	<i>Pan</i>	<i>Homo</i>
<i>Hylobates</i>		1,25476E-53	2,42326E-21	4,46532E-32	4,39001E-71
<i>Pongo</i>	1,25476E-52		7,71654E-25	2,28427E-41	2,06701E-83
<i>Gorilla</i>	2,42326E-20	7,71654E-24		2,75976E-15	9,39678E-45
<i>Pan</i>	4,46532E-31	2,28427E-40	2,75976E-14		1,89875E-60
<i>Homo</i>	4,39001E-70	2,06701E-82	9,39678E-44	1,89875E-59	

b. Faziales Modul (FM)

	<i>Hylobates</i>	<i>Pongo</i>	<i>Gorilla</i>	<i>Pan</i>	<i>Homo</i>
<i>Hylobates</i>		7,26776E-128	7,37393E-85	8,17338E-99	7,14132E-141
<i>Pongo</i>	7,26776E-127		5,64454E-82	1,33808E-95	9,71004E-168
<i>Gorilla</i>	7,37393E-84	5,64454E-81		3,5661E-63	2,03621E-125
<i>Pan</i>	8,17338E-98	1,33808E-94	3,5661E-62		5,63439E-131
<i>Homo</i>	7,14132E-140	9,71004E-167	2,03621E-124	5,63439E-130	

c. Neurokraniales Modul (NM)

	<i>Hylobates</i>	<i>Pongo</i>	<i>Gorilla</i>	<i>Pan</i>	<i>Homo</i>
<i>Hylobates</i>		6,50346E-113	6,40838E-91	8,67369E-89	5,93742E-147
<i>Pongo</i>	6,50346E-112		2,94205E-59	2,64218E-90	7,9783E-160
<i>Gorilla</i>	6,40838E-90	2,94205E-58		2,82818E-57	1,85647E-147
<i>Pan</i>	8,67369E-88	2,64218E-89	2,82818E-56		1,52335E-134
<i>Homo</i>	5,93742E-146	7,9783E-159	1,85647E-146	1,52335E-133	

d. Basikraniales Modul (BM)

	<i>Hylobates</i>	<i>Pongo</i>	<i>Gorilla</i>	<i>Pan</i>	<i>Homo</i>
<i>Hylobates</i>		1,85232E-92	9,7443E-52	9,4409E-60	6,24168E-138
<i>Pongo</i>	1,85232E-91		1,8007E-60	1,15542E-72	6,98176E-152
<i>Gorilla</i>	9,7443E-51	1,8007E-59		5,30169E-44	2,65905E-113
<i>Pan</i>	9,4409E-59	1,15542E-71	5,30169E-43		2,69508E-128
<i>Homo</i>	6,24168E-137	6,98176E-151	2,65905E-112	2,69508E-127	

über der Diagonalen -> Hotellings pairwise comparison Bonferroni corrected; unter der Diagonalen -> Hotellings pairwise comparison Bonferroni uncorrected

Tab. 6.12: MANCOVA-Testwerte für RD und die Module aus RD

cs = 6	Wilks' Lambda	FG1	FG2	F	p
RD	4,49 x 10 ⁻⁷	600	1435	90,06	0*
RD-FM	7,56 x 10 ⁻⁶	240	1792	135,6	0*
RD-NM	2,722 x 10 ⁻⁴	132	1893	97,97	0*
RD-BM	4,141 x 10 ⁻⁴	180	1850	62,15	0*
	Pillai trace	FG1	FG2	F	p
RD	3,892	600	1444	86,65	0*
RD-FM	3,711	240	1804	96,69	0*
RD-NM	3,264	132	1912	64,27	0*
RD-BM	3,194	180	1846	41,02	0*

cs = constraints, FG = Freiheitsgrade, * = hochsignifikant



6.2.4 Signifikanzen für geschlechtsdimorphe Muster nach Modulen

An erster Stelle muss hier auf den Test der Gleichartigkeit (ANOSIM) für den gesamten reduzierten Datensatz verwiesen werden, dessen Ergebnisse in Tabelle 6.13 aufgeführt sind. In diesen Test (und jeden weiteren) wurden ausschließlich eindeutig geschlechtsdeterminierte Individuen einbezogen, was die Auslassung aller juvenilen und unbestimmten Exemplare nach sich zieht. Betrachtet man die *R*- und *p*-Werte für die Gattungen, lässt sich feststellen, dass *Hylobates* und *Homo* negative *R*-Werte zeigen und keine signifikante Trennung der Geschlechter vorliegt. Die übrigen Gattungen zeigen positive *R*-Werte und höchst signifikante Trennungen, wobei *Pongo* den niedrigsten und *Gorilla* den höchsten positiven *R*-Wert aufweisen.

Tab. 6.13: ANOSIM-Testwerte für die Geschlechter aus RD

	MRW	MRB	R	p
<i>Hylobates</i>	838	816,3	-0,02625	0,9326
<i>Pongo</i>	2914	3198	0,09289	0,0015
<i>Gorilla</i>	1189	1534	0,2554	<0,0001
<i>Pan</i>	1550	1933	0,2194	<0,0001
<i>Homo</i>	3344	3192	-0,04661	0,8886

Permutationen = 10.000, MRW = Mean rank within, MRB = Mean rank between, R = statistischer Testwert, p = Signifikanz

Betrachtet man die Signifikanzen der Trenngüte- und F-Werte für die Geschlechter innerhalb der jeweiligen kranialen Module nach einer MANCOVA (vgl. Tab. 6.14a-c), so ist erkennbar, dass das faziale Modul am besten trennt, gefolgt vom neurokranialen und dem basikranialen Modul. Trotz der ‚geringeren‘ Trenngüte des basikranialen Moduls sind die Werte für sämtliche Gattungen höchst signifikant. Innerhalb des fazialen Moduls zeigen die Gattungen *Hylobates* und *Homo* niedrigere *p*-Werte als die übrigen Gattungen; dies gilt auch für das neurokraniale Modul. Sind ausschließlich LM aus dem Schädelbasismodul in die Analyse einbezogen, zeigt sich, dass *Gorilla* und *Pan* die niedrigsten *p*-Werte relativ zu den übrigen Gattungen aufweisen. In allen drei Modulen zeigen Wilk’s Lambda mit einem Wert von durchschnittlich ca. 0,4 und der Pillai trace-Wert mit ca. 0,6, dass *Homo* die geringste Trennfähigkeit aufweist. Generell ist die Trenngüte für alle Gattungen bei Einbeziehung der LM des Fazialkranium am höchsten und des Basikranium am geringsten.

**Tab. 6.14:** Module MANCOVA-Werte für die Geschlechter**a. Faziales Modul (FM)**

Cs = 6	Wilks Lambda	F	df1	df2	p	Pillai trace	F	df1	df2	p
<i>Hylobates</i>	0,08562	1,531	120	76	0,02	1,413	1,564	120	78	0,01
<i>Pongo</i>	0,09715	2,061	120	112	6,524*10 ⁻⁵	1,37	2,065	120	114	5,756*10 ⁻⁵
<i>Gorilla</i>	0,03956	5,26	60	13	0,001	0,9763	8,936	60	13	5,56*10 ⁻⁵
<i>Pan</i>	0,0449	2,231	120	72	0,0001	1,575	2,287	120	74	8,513*10 ⁻⁵
<i>Homo</i>	0,3837	1,446	60	54	0,08	0,6172	1,451	60	54	0,08

b. Neurokraniales Modul (NM)

Cs = 6	Wilks Lambda	F	df1	df2	p	Pillai trace	F	df1	df2	p
<i>Hylobates</i>	0,2544	1,935	66	130	0,0007	0,9922	1,969	66	132	0,0005
<i>Pongo</i>	0,2234	2,806	66	166	5,263*10 ⁻⁸	1,036	2,738	66	168	9,923*10 ⁻⁸
<i>Gorilla</i>	0,1943	5,027	33	40	1,221*10 ⁻⁶	0,8171	5,414	33	40	4,494*10 ⁻⁷
<i>Pan</i>	0,1462	3,084	66	126	2,832*10 ⁻⁸	1,209	2,962	66	128	7,36*10 ⁻⁸
<i>Homo</i>	0,4793	2,666	33	81	0,0001	0,5228	2,689	33	81	0,0001

c. Basikraniales Modul (BM)

Cs = 6	Wilks Lambda	F	df1	df2	p	Pillai trace	F	df1	df2	p
<i>Hylobates</i>	0,1316	2,069	90	106	0,0001	1,261	2,049	90	108	0,0001
<i>Pongo</i>	0,1949	1,996	90	142	0,0001	1,107	1,985	90	144	0,0001
<i>Gorilla</i>	0,2139	2,205	45	27	0,01	0,7896	2,252	45	27	0,01
<i>Pan</i>	0,1512	1,781	90	102	0,002	1,209	1,765	90	104	0,002
<i>Homo</i>	0,4019	2,282	45	69	0,0009	0,6015	2,315	45	69	0,0008

Cs = Constraints



6.3 Virtuelle Modellierung (computergestützte Rekonstruktion)

Die mittels amira™ erarbeiteten Modelle werden in Kapitel 12 ausführlich dargestellt. Diskussionsrelevante und rein darstellende Animationen (360° Rotation des gesamten Schädels, Rotation der Sinus paranasales, Virtuelle Rekonstruktion aus CT-Slices und Aufbau endokranieler Strukturen) befinden sich auf der im Rückendeckel befindlichen DVD.

Tab. 6.15: Volumina der virtuellen Endokranien (in cm³)

Gattung	Endocr. Volumen		Mittelwert Volumina
	maskulin	feminin	
<i>Gibbon</i>	130.39	132.51	131,45
<i>Pongo</i>	427.53	397.33	412,43
<i>Gorilla</i>	566.06	377.14	471,60
<i>Pan</i>	382.36	374.13	378,25
<i>Homo</i>	1437.32	1506.91	1472,12

Unter den in Kapitel 5.2.4 dargestellten methodischen Prozeduren ließen sich zehn Kranien (ohne Unterkiefer; je einer pro Gattung und Geschlecht) problemlos rekonstruieren.

Die erhaltenen Modelle selbst stellen keine „Ergebnisse“ dar, vielmehr werden sie in die vergleichende Diskussion der statistischen Resultate einbezogen und dienen ergänzend als illustrierende „Belege“ für biomechanisch-funktionsmorphologische Erklärungen respektive Hypothesentestung. Der Vorteil computergenerierter Modelle für die vorliegende Arbeit liegt in der nicht-invasiven dreidimensionalen Betrachtung interner kranialer Strukturen. Die genutzte Software ermöglicht es zudem, mannigfaltige Darstellungen der diskutierten Form- und Gestaltunterschiede für anatomisch-vergleichende Zwecke zu erzeugen.

Zur Beurteilung der internen Morphologie des Schädels wurden ein ‚endokranieler Abguss‘ (Endokranium) sowie die Rekonstruktion der paranasalen Strukturen (Sinus) vorgenommen. Zum Abgleich mit gängiger Literatur bzw. bereits vorhandenen Daten und zur Überprüfung der korrekten Rekonstruktion wurden die Volumina für Endokranien und Nasennebenhöhlen ermittelt (vgl.Tab. 6.15 und 6.16). Desgleichen wurden die Volumina für das FK und das NK

Tab. 6.16 Volumina der Sinus paranasales (in cm³)

Sinus	<i>Gibbon</i>		<i>Pongo</i>		<i>Gorilla</i>		<i>Pan</i>		<i>Homo</i>	
	mask	fem	mask	fem	mask	fem	mask	fem	mask	fem
ethmoidales	0,06	0,005	-	-	0,20	-	3,47	4,94	6,29	3,90
frontales	-	-	-	-	32,22	42,88	9,76	1,96	6,51	0,59
maxillares	14,38	4,50	55,36	47,19	118,36	51,79	34,67	33,72	19,67	30,73
sphenoidales	7,40	1,87	22,92	20,37	14,81	31,92	12,76	4,67	3,26	8,81
Gesamt	21,84	6,375	78,28	67,56	165,59	126,59	60,66	45,29	35,73	44,03



sämtlicher Genera berechnet und zu einem diskussionsrelevanten FK-NK-Index miteinander verrechnet (vgl. Tab. 6.17).

Tab. 6.17: Index aus Volumina des Fazial- (FK) und Neurokranium (NK); (in cm³)

Genus	Sex	Vol FK	Vol NK	Index	Mittelwert
<i>Hylobates</i>	maskulin	24,28	56,59	0,43	0,45
	feminin	15,67	33,91	0,46	
<i>Pongo</i>	maskulin	243,36	326,50	0,75	0,6
	feminin	114,01	256,19	0,45	
<i>Gorilla</i>	maskulin	266,31	455,36	0,58	0,61
	feminin	136,34	217,45	0,63	
<i>Pan</i>	maskulin	80,16	159,54	0,50	0,48
	feminin	63,77	138,43	0,46	
<i>Homo</i>	maskulin	72,83	322,50	0,23	0,2
	feminin	48,67	303,34	0,16	

6.3.1 Endokranium

Abbildung 12.34 zeigt einen Vergleich der endokranielen ‚Abgüsse‘ in lateraler Ansicht von rechts, die mittels amira™ erzeugt wurden. Die enorme Vergrößerung des Telencephalon insbesondere des Lobus frontalis und Lobus parietalis sowie die anteriore Verlagerung des Stammhirns (Medulla und Pons) und damit auch des knöchernen Foramen magnum werden bei vergleichender Betrachtung für *Homo* deutlich. *Hylobates* zeigt ein im Vergleich mit den übrigen Genera flaches und langgestrecktes Endokranium mit einem anterior ausgezogenen Lobus frontalis. Der Lobus temporalis der nicht-menschlichen Hominoidea ist, relativ zum Gesamthabitus des Endokranium, deutlich prominenter ausgebildet als bei *Homo*.

6.3.2 Sinus paranasales

Abbildungen 12.35 bis 12.39 zeigen diverse Ansichten der rekonstruierten Sinus paranasales für sämtliche Genera und deren Geschlechter. Wie in Tabelle 6.16 notiert, weist *Gorilla* die mit Abstand voluminösesten Nasennebenhöhlen aller Gattungen auf. Die Ausrichtung in der Frankfurter Horizontale lassen direkte Vergleiche der intergenerischen Lagebeziehungen zu. *Pongo* und *Gorilla* zeigen eine Ausrichtung von anteroinferior nach posterosuperior mit



einem Winkel von ca. 60° relativ zur Frankfurter Ebene sowie eine ähnliche Sinus maxillaris/Sinus sphenoidalis-Konfiguration. Desgleichen ähneln sich *Pan* und *Homo*, wobei *Pan* einen deutlich nach anterior expandierten Sinus maxillaris zeigt. Die Ausrichtung beider Genera beträgt ca. $25-30^\circ$. *Homo* zeigt überdies labyrinthartig verzweigte Cellulae ethmoidales, die beim Vergleich der maskulinen Individuen deutlich größer ausgeprägt sind. *Hylobates* weist eine eindeutig distinkte Konfiguration mit einem über dem Sinus maxillaris liegenden Sinus sphenoidalis auf, dessen anteriorer Fortsatz bis über die Mitte der Oberkieferhöhle ragt. Die generelle Ausrichtung von anteroinferior nach posterosuperior beträgt ca. $15-20^\circ$.

Diejenigen Genera, welche bereits einen auffälligen ektokranialen Sexualdimorphismus aufweisen (*Pongo* und *Gorilla*), zeigen auch in den Sinusstrukturen, speziell deren Größe, klare Unterschiede. So ist der Sinus maxillaris beim maskulinen *Gorilla* offensichtlich größer und nach inferior ausgedehnt. Das männliche *Pongo*-Exemplar zeigt relativ zum weiblichen Individuum einen größeren Sinus maxillaris und Sinus sphenoidalis. Bei *Hylobates*, *Pan* und *Homo* sind keine klaren Unterschiede zu beobachten.



7. Auswertung und Diskussion

Die in Kapitel 2 formulierten Hypothesen sollen unter Berücksichtigung der Fragestellungen und im Hinblick auf den Stand der aktuellen Forschung nachfolgend erörtert werden. Die Resultate der statistischen Analysen werden, unter Einbeziehung der virtuellen Modelle zur Erläuterung der präsentierten ‚Antworten‘, synoptisch diskutiert. Es werden dazu die vorgestellten Zielsetzungen aus Kapitel 2 der Diskussion vorangestellt.

Zunächst werden die statistischen Befunde aus der Landmarkanalyse in Kap. 6.1 zusammenfassend interpretiert und ein abschließendes kurzes Fazit gezogen. Im Anschluss daran folgen die Erörterung und ein Resümee aus den Resultaten zur Modularen Integration in Kap. 6.2. Im letzten Abschnitt werden Anmerkungen zur Verwendung virtueller Modelle (Kap. 6.3) sowie ein umfassendes Fazit mit einer listenartigen Kurzvorstellung der diskutierten Befunde vorgestellt. Die Erörterung des vorgestellten Ansatzes sowie eine pro- und kontra-Liste zur GMM schließen die Diskussion ab.

7.1 Morphologische Differenzierung (I)

Es sollte geprüft werden, ob sich musterhafte morphologische Gestaltunterschiede zwischen den kranialen Strukturen ausgewählter Individuen aus den fünf Gattungen der Überfamilie Hominoidea berechnen und visualisieren lassen. Dazu wurden mittels multivariater Statistik valide intra- und intergenerische aber auch geschlechtliche Differenzierungen herausgearbeitet.

7.1.1 Kompletter Datensatz 1 (KD1)

KD1 ist der aus 243 Variablen (3D-Koordinaten von 81 LM) bestehende Datensatz, welcher sämtliche Hominoidea und den gesamten KFK umfasst. Die Urdaten wurden nach den Vorgaben der GMM per GPA prozessiert und die Gestaltvariablen faktorenanalytisch und mittels Regressionsanalyse statistisch ausgewertet.



Die PCA weist homogene Gattungscluster mit breiten Überlappungen bei *Pan*, *Gorilla* und *Pongo* auf (vgl. Abb. 6.7), deren erste PCs 56%, 14% und 6% der Gesamtvariabilität erklären. An den Clusterrändern jedoch zeigen sich über PC1 speziell bei *Hylobates*, *Pongo* und *Pan* aus dem Zentralcluster austretende lockere Verbände von Individuen, die in Richtung des *Homo*-Clusters ausgerichtet sind. Dies sind die juvenilen Exemplare, die eine klar erkennbare Affinität zueinander und zu Formen mit großem Neuro- und kleinem Viszerokranium zeigen. Nach KROGMAN (1931a b c) und ASHTON (1957) weisen kindliche und juvenile nicht-menschliche Hominoidea eine progressive Vergrößerung des kraniofazialen Winkels und damit einen Übergang von einer orthognathen zu einer prognathen Gesichtskonfiguration auf (Abb. 7.1). PC1 zeigt eine klare Trennung der Gruppen nach der Größe des NK und der rostralen

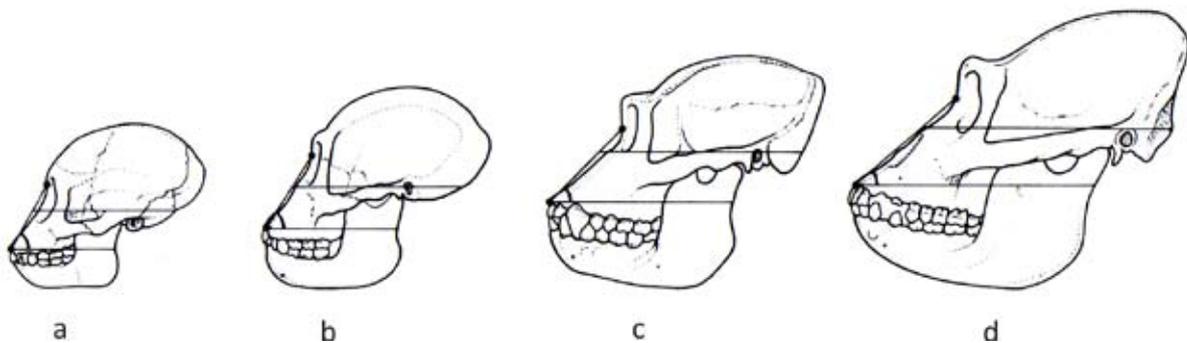


Abb. 7.1: Laterale Ansicht einer ontogenetischen Serie von *Gorilla*; **a** nur Milchgebiss, **b** M¹ durchgebrochen, **c** M² durchgebrochen, **d** adultes Männchen; faziales Winkelmaß zwischen Sellion-Prosthion-Ebene und Frankfurter Horizontale zeigt die Prognathisierung des Fazialkraniums mit dem Alter (aus AIELLO und DEAN 1990)

Konfiguration, was sich am klarsten in der deutlichen Separierung des *Homo*-Clusters von den übrigen Hominoidea zeigt. Die am höchsten gewichteten LM befinden sich folgerichtig im Bereich des NK und des oberen Zahnbogens (vgl. Abb.6.9), so dass PC1 als ‚Enkephalisations/Orthognathisierungs-Komponente‘ gekennzeichnet werden kann. PC2 trennt deutlich die in der gesamten Gestalt des KFK größeren von den kleineren Formen, also *Hylobates* von den verbleibenden Gattungen, obwohl nur PC1 ein klarer Zusammenhang mit dem Faktor ‚Größe‘ zugesprochen werden kann. Die LM des anterioren NK und des Mittelgesichts sind für PC2 am höchsten gewichtet, so dass dieser Bereich ein klares ‚Größensignal‘ in der PCA liefert (vgl. Abb. 6.9). PC1 und PC2 gemeinsam separieren *Hylobates* und *Homo* voneinander und klar von einem Cluster aus afrikanischen Formen (*Gorilla* und *Pan*) und *Pongo*. Möglicherweise ist dies durch das Verhältnis von FK zu NK zu erklären; *Homo* besitzt das deutlich größte NK und das kleinste FK, *Hylobates* zeigt ein relativ großes NK im Gegensatz



zu den übrigen Gattungen, deren FK-NK-Verhältnis ähnlich ist (vgl. Tab. 6.17). Unterschiede in der Gestaltung des Interorbitalbereiches und ein ‚Airorhynchie-Signal‘ scheinen die Separierung über PC3 zu dominieren (LIEBERMAN ET AL. 2000). LM mit hoher Gewichtung sind hauptsächlich im Bereich der Orbitae und des Obergesichts lokalisiert (vgl. Abb. 6.9). So trennt sich die Gattung *Pongo* mit einem extrem schmalen Interorbitalpfeiler und einer ausgeprägten Airorhynchie von den übrigen Gattungen, bei denen *Hylobates*, *Homo* und *Pan* die intermediäre Konfiguration aufweisen und *Gorilla* mit der breitesten Interorbitalstruktur am gegensätzlichen Pol – relativ zu *Pongo* – steht (HOFER 1952; VOGEL 1968; RÖHRER-ERTL 1984, 1988; SHEA 1985a, b; GROVES 1986; BROWN und WARD 1988; AIELLO und DEAN 1990; GEISSMANN 2003; SCHWARTZ 2005; SENCK 2007).

Nach *a priori* Gruppierung und anschließender Diskriminanzanalyse zeigen sich die Gattungen deutlich dichter geclustert und mit weniger großen Überlappungsbereichen als bei der PCA (vgl. Abb. 6.11). Die Abweichungen in den genuspezifischen Gestalten sind so geartet, dass sie eine optimale intergenerische Separierung und eine intragenerische Verdichtung der Gruppierungen bewirken. Die ‚versprengten‘ juvenilen Individuen sind dem Zentralcluster ihrer Gattungen zwar näher, der morphospezifische Trend ‚in Richtung‘ *Homo* bzw. einer Schädelform mit großem NK und kleinem FK besteht aber offensichtlich weiter. Die juvenilen Individuen bilden das ‚homomorphe‘ Ende eines Spektrums, dessen Mitte von den weiblichen Tieren und dessen Gegenpol von den adulten maskulinen Individuen besetzt wird. Offensichtlich besteht bereits eine Größendifferenzierung zwischen den juvenilen Exemplaren von *Pongo* und *Pan*. Bemerkenswert ist, dass die Spezies *H. (S.) syndactylus* im Gattungscluster der Hylobatidae das maskuline Ende der Sequenz einnimmt. Der Siamang, als größte Spezies innerhalb der Familie, ist durch eine eigene Morphologie gekennzeichnet und somit morphologisch einzigartig (vgl. Kap. 3.1.2; BRUCE und AYALA 1979, CREEL und PREUSCHOFT 1976; BILSBOROUGH und RAE 2007; GEISSMANN 2002, 2003 und auf www.gibbons.de); überdies werden die maskulinen Tiere der übrigen Hylobatidae wegen des fehlenden Sexualdimorphismus kaum von den femininen Tieren getrennt, so dass diese ‚Lücke‘ konsequenterweise von der *syndactylus*-Konfiguration besetzt wird. Die trennenden Faktoren für CV1 und CV2 scheinen annähernd dieselben zu sein, wie bei den entsprechenden Hauptkomponenten. CV1 separiert nach Größe des NK und CV2 nach der Größe der Gesamtkonfiguration. CV2 scheint zudem noch vom FK-NK-Verhältnis beeinflusst



zu sein, denn *Homo* und *Hylobates* setzen sich durch ihre jeweilige artspezifische Gesicht-Hirnschädel-Morphologie klar von den übrigen Gattungen ab, was primär durch ein größeres Neuro- und ein kleines Fazialkranium bedingt ist (vgl. Tab. 6.17; BILSBOROUGH und RAE 2007). Ein weiterer Faktor ist die ‚reduzierte Schnauzenregion‘. *Hylobates* zeigt in den Überlagerungen der MWG (vgl. Abb. 6.2) eine Verkürzung des Rostrums; *Homo* ist durch eine ausgeprägte Orthognathie gekennzeichnet (vgl. Abb. 6.6). Eine erkennbare Separierung der Gattung *Pongo* spricht dafür, dass Airorhynchie, eine schmale Interorbitalregion sowie schwach ausgeprägte Überaugenstrukturen Einfluss auf die Separierung über PC3 nehmen. Das airorhynche Muster bzw. die dorsale Flexion des anterioren Gesichtsskeletts wird als Plesiomorphie der Catarrhini gesehen, wogegen die mehr nach ventral gerichteten Rostren der afrikanischen Formen und *Homo* (Klinorhynchie) als Synapomorphie gedeutet werden (DELATTRE und FENART 1956, BIEGERT 1963, SHEA 1985a, BROWN und WARD 1988, ROSS und RAVOSA 1993, ROSS und HENNEBERG 1995, ROSS ET AL. 2004).

Betrachtet man die NPMANOVA Testwerte für die gesamten Datensätze (vgl. Tab. 6.3), so ist erkennbar, dass KD1 relativ zu den beiden verbleibenden Datensätzen eine extrem hohe Trenngüte aufweist. Dies deutet auf hohe Variabilität innerhalb des Datensatzes hin, wobei diese, betrachtet man die Werte der verbleibenden Datensätze, durch die Einbeziehung von *Homo* erheblich gesteigert wird. Die ermittelten NPMANOVA-Werte zwischen den Gattungen zeigen, dass die größten Divergenzen zwischen *Homo* und *Pongo*, die geringsten zwischen *Pongo*, *Pan* und *Gorilla* bestehen. Der Abstand zwischen *Pan* und *Homo* ist dabei der kleinste gegenüber den ermittelten Werten im Vergleich mit den übrigen Genera. *Pongo* und *Gorilla* bzw. *Gorilla* und *Pan* weisen die mit Abstand kleinsten Werte auf, wobei Ersteres durch Größeneinfluss und Letzteres durch parallele ontogenetische Entwicklungslinien und homoplastisch-adaptive Muster aufgrund ähnlicher Biologien (Einnischung, Lokomotion, Ernährungsgewohnheiten) bedingt ist (ENDO 1966; ACKERMANN 2002, 2004; BILSBOROUGH und RAE 2007; WARD 2007). Diese Annahmen bestätigen sich zum Teil auch in den Clusteranalysen nach Ward (vgl. Abb. 6.14 und 6.16). Ein weiterer Befund zeichnet sich unter der Clusteranalyse ab: die juvenilen Individuen von *Hylobates* und *Pongo* sind dem *Pan*-Cluster assoziiert; diese morphologische Übereinstimmung offenbart, dass Schimpansen und juvenile Orang-Utans sowie Gibbons eine ontogenetisch bedingte ähnliche Morphologie und/oder ein ähnliches FK-NK-Verhältnis aufweisen (SHEA 1983, 1985a



b; BILSBOROUGH und RAE 2007). Die Gleichartigkeit von *Gorilla* und *Pan* ist bedingt durch eine ähnlich verlaufende Ontogenese und Adaptationen an nahezu identische Umwelten (vgl. Kap. 3.2.1). Die mehrmalige unabhängige Evolution von Merkmalen (Konvergenz) unter dem Einfluss einer allometrischen Komponente (größte und schwerste Hominoidea) begründet weitere Analogien; dies wird auch in der durchgeführten Regressionsanalyse und der dort sichtbaren Nähe der Trajektorien von *Pongo*, *Gorilla* und *Pan* deutlich (vgl. Abb. 6.13). Funktionsmorphologisch spricht ein generell größeres Kranium für eine massivere Ausgestaltung der knöchernen Balken („bars“), Streben („beams“) und Pfeiler („pillars“), welche das Schädelskelett gegen mechanische Kräfte von intern (Mastikation) und extern (z. B. Schlag- oder Sturzeinwirkung) schützen (GÖRKE 1904; RICHTER 1920; BLUNTSCHLI 1926; ROBERTS und TATTERSALL 1974; Couly 1976; ENDO 1966; RAK 1983, 1985; AIELLO und DEAN 1990). Hier zeigt sich zudem die in Kapitel 3.2.2 angesprochene Prolongation der Trajektorie bei *Gorilla* gegenüber *Pan* (ACKERMANN 2002, 2004; MITTEROECKER ET AL. 2004). *Pongo* indes zeigt eine einzigartige Gestaltkonfiguration, die vor allem durch eine frühe Abspaltung von der Linie zu den afrikanischen Menschenaffen und damit einhergehende eigene evolutive Entwicklungstendenzen geprägt ist. Airorhynchie, schmale Interorbitalregion, schwach ausgeprägte Überaugenstrukturen und ovale Orbitae sind die fazialen Kernmuster dieser einmaligen Morphologie, die – konträr zu *Gorilla* und *Pan* – keine Überschneidungen mit den Merkmalen von *Homo* zeigen, was die extreme Separation dieser Gattungen zusätzlich erklärt (BROWN und WARD 1988, SCHWARTZ 2005).

Die Auswertung der MWG zeigt, dass sich *Homo* als klarer ‚Outlier‘ mit den deutlichsten Abweichungen vom GCM etabliert. Hauptursachen dieser Einzigartigkeit sind die neurokraniale Globularität, eine generelle faziale Retraktion (Orthognathie) und eine Verkürzung sowie Lateralisierung und Knickung des BK; all diese Merkmale lassen sich durch die virtuellen Modelle bestätigen (vgl. Abb. 12.25 bis 12.30). Funktionsmorphologisch ist dieser Gestaltwandel durch die enorme Vergrößerung des Gehirns und damit verbundene Umbauten des gesamten KFK in der Evolution zum anatomisch modernen Menschen zu erklären (RAK 1983, PREUSCHOFT 1989).

Die Lage der lateralen LM (Jugale und Porion) entlang der Jochbögen ist bei allen Gattungen annähernd gleich, was auf eine ähnliche Konfiguration der Muskulaturansätze in diesem Bereich hinweist. BILSBOROUGH und RAE (2007, S. 1033) stellen fest, dass „in all species



(Anm. des Autors: hier *Pan* und *Gorilla*) zygomatic integration intensifies in later ontogeny“, wobei die Autoren auf eine generelle Hominoidea-spezifische Intensivierung der kraniofazialen Integration innerhalb der Ontogenese und insbesondere in Phasen der sexuellen Reife hinweisen. Möglicherweise ist die Effizienz der adulten Beiß- und Kauvorgänge nur durch die gleichförmige Ausrichtung der Jochbögen und damit der muskulären Angriffspunkte gewährleistet. *Pan*, als die dem GCM am nächsten gelegene Gattung, repräsentiert das intermediäre Muster zwischen *Homo* und den übrigen Gattungen. Die Nähe zum GCM lässt sich clusteranalytisch unter 2000 Permutationen in KD1 und KD2 zu je 100% nachweisen (vgl. Abb. 6.15 und 6.17). Damit können Schimpansen – die Gestalt betreffend – als angenäherte Modelle für ein Affe-Mensch-Mosaik betrachtet werden, deren Morphe wir im Bereich der Abspaltung einer Vormenschen- von der Schimpansenlinie vor ca. 6,5 MJ und damit an den Fossilien aus dieser Zeit erwarten dürfen. Bisher wären dies Vertreter der stark umstrittenen Gattungen *Orrorin*, *Sahelanthropus* und *Ardipithecus*, von denen bedauerlicherweise nur *Sahelanthropus* als komplettes Kranium vorliegt. Dessen taphonomische Deformationen lassen jedoch keine eindeutigen Merkmalsbestimmungen zu (contra BRUNET ET AL. 2002, 2005; WOOD 2002; ZOLLIKOFER ET AL. 2005).

Abschließende Bemerkungen zu KD1

Über alle Faktorenanalysen zeigen sich klare Überlappungen zwischen *Pongo*, *Gorilla* und *Pan*, was auf eine phänetische Affinität aufgrund ähnlicher Biologien zurückzuführen ist. Der speziesspezifische Entwicklungsaspekt kann nicht vernachlässigt werden, denn Schimpansen und Gorillas besetzen unterschiedliche Positionen auf derselben ontogenetischen Trajektorie (SHEA 1985a, b, ACKERMANN 2002, 2004, MITTEROECKER ET AL. 2004; vgl. Abb. 7.2). Genuspezifische Variationen in der Gestalt sind durch eigenständige Radiationen, andersgeartete Sozialstrukturen und Adaptationen an unterschiedliche Nischen zu erklären (FLEAGLE und REED 2004). Einander ähnliche Strukturen bei nicht-menschlichen Hominoidea dagegen sind durch gleichartige allometrische Gegebenheiten und parallele Ontogeniemuster bedingt (MANN und WEISS 1996). Die Morphen von *Hylobates* und *Homo* sind in ihrer Ausprägung extrem verschieden, was bei *Hylobates* einerseits auf eine generell abweichende Biologie (z.B. Monogamie, Lokomotion) und andererseits auf allometrische Faktoren (kleinster Menschenaffe) zurückzuführen ist; Letzteres bestätigt sich durch die Regressionsanalyse, bei

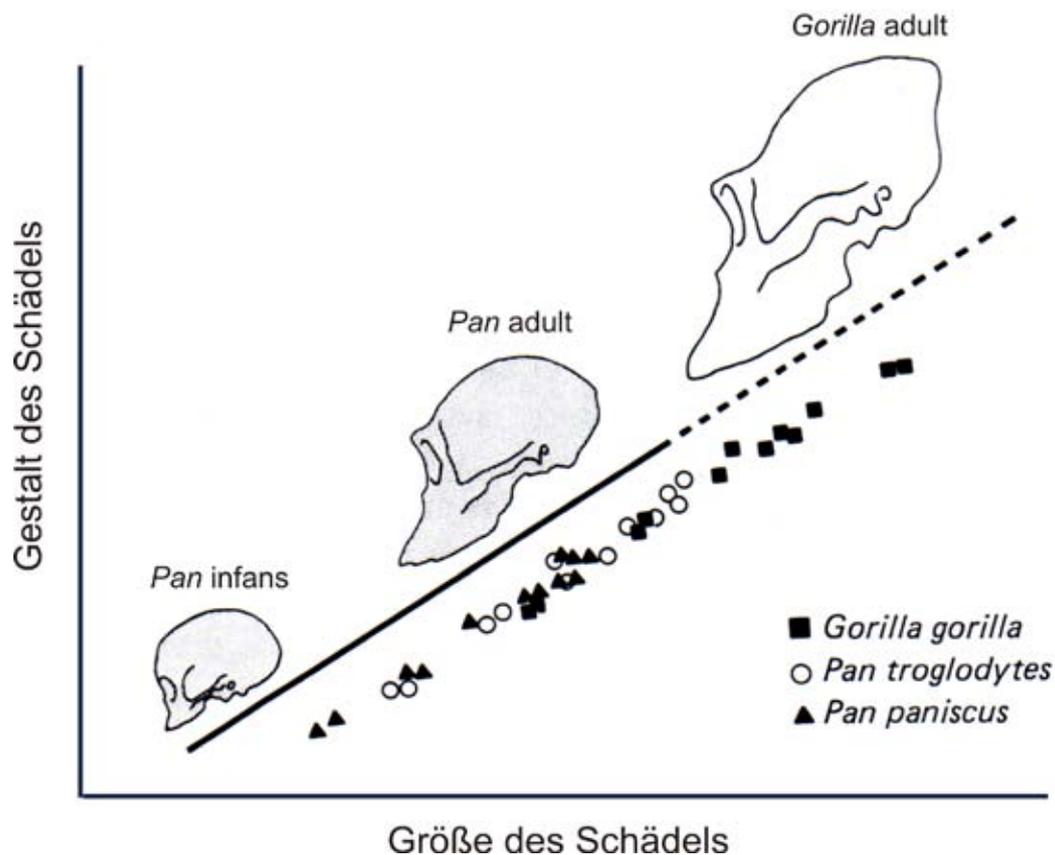


Abb. 7.2: Schema der Hypothese, dass afrikanische Menschenaffen verschiedene Positionen auf derselben ontogenetischen Trajektorie besetzen; Die Größe und Gestalt des *Gorilla*-Schädels repräsentiert dabei eine Prolongation des *Pan*-Wachstums (aus FLEAGLE 1998; SHEA 1988)

der adulte Hylobatidae (und speziell *H. syndactylus*) in den Bereich juveniler Orangs bzw. Schimpansen fallen und die Trajektorie somit im Bereich des juvenil-adult Übergangsfeldes dieser Gattungen endet. Die enorme Hirnvergrößerung und NK-Lateralisierung sowie die Retraktion und Reduktion des kompletten Gesichtsschädels im Zuge der Orthognathisierung, separieren *Homo* deutlich von den übrigen Großen Menschenaffen. Dies bestätigt sich über alle Analysen und die virtuellen Modelle hinweg.

Das Phänomen der Versprengung juveniler Individuen ist in allen Scatterplots von KD1 zu beobachten. Die Affinität der juvenilen Individuen zueinander scheint in der Gleichartigkeit des Verhältnisses von FK zu NK und damit einer ähnlichen Gestaltkonfiguration begründet zu sein (s. o.). Dies wird auch im Phänogramm des Datensatzes deutlich, bei der sich sämtliche juvenilen Konfigurationen akkumulieren (vgl. Abb. 6.14). Dass die juvenilen Tiere eine eigene Gestalt aufweisen und tendenziell der *Homo*-Gestalt ähneln wird auch in den Analysen von KD2 und RD deutlich (s. u.).



7.1.2 Kompletter Datensatz 2 (KD2)

KD2 ist der aus 255 Variablen (3D-Koordinaten von 85 LM) bestehende Datensatz, welcher den gesamten KFK der nicht-menschlichen Hominoidea inklusive der mit dem Praemaxillare assoziierten LM umfasst. Faktorenanalytisch zeigt die PCA mit einer erklärten Varianz der ersten drei PCs von 39%, 16% und 11%, dass sich die Gattungen nur mäßig gut trennen lassen. Trägt man PC2 über PC1 auf, so zeigt sich eine langgezogene Gruppierung einander überschneidender Cluster aus den Gattungen *Pongo*, *Gorilla* und *Pan* mit einem davon separierten *Hylobates*-Cluster (vgl. Abb. 6.8). Erstgenanntes ist durch die homoplastischen Tendenzen innerhalb der Gruppierung zu erklären (s. o.). Die Reihung der Individuen in ein Altersstufen-Spektrum juvenil > feminin > adult ist, wie bei KD1, erkennbar. Auch die Lokalisation von *H. (S.) syndactylus* am ‚maskulinen Pol‘ ist identisch zu der in KD1. PC1 scheint von der absoluten Größe beeinflusst zu sein, wobei sich primär hohe Gewichtungen der LM des Ober- und Mittelgesichts und des NK (Bregmapunkt und okzipitale LM) zeigen (vgl. Abb. 6.11). Demnach scheinen die Divergenzen des FK entscheidender zu sein, als die des NK; obgleich sich das bei *Hylobates* weit posterior gelegene Bregma sicherlich auf die Erhöhung der Gesamtvariabilität auswirkt. Die juvenilen Konfigurationen trennen sich von den adulten über PC2, so dass ein diskreter allometrischer Faktor bezüglich der ontogenetischen Entwicklung statuiert werden kann, der größtenteils vom differenzierenden Einfluss des FK-NK-Index beeinflusst sein dürfte. Der Zeitpunkt der Ausprägung adulter Merkmale ist extrem abhängig von den Life-History Variationen der verschiedenen Genera (RATTEL 2007). Gewichtete LM zeigen sich ausschließlich im Bereich des lateralen und okzipitalen NK, so dass der Kalvaria ein hoher Einfluss auf die Trennung über PC2 zugesprochen werden kann (vgl. Abb. 6.11). PC3 wird hauptsächlich von den LM des Ober- und Mittelgesichts nahe der Mediansagittalen beeinflusst (vgl. Abb. 6.11), nur eine LM auf dem NK und das Opisthion, als einzige basikraniale LM in KD1 und KD2, sind involviert. Mittels PC3 und einer EV von 11% lassen sich die südostasiatischen von den afrikanischen Gattungen trennen und damit ein Signal geographisch unabhängiger Radiationen mit eigener Morphogenese isolieren (SCHWARTZ 1988, 2005; SHEA 1985 a, 1988). Im Bereich der Mediansagittalen, insbesondere der Orbitae und zirkumorbitalen Strukturen, akkumulieren sich diese geographisch trennenden Gestalteigenschaften (BROWN und WARD 1988).



Unterzieht man KD2 einer Diskriminanzanalyse, so erhält man klar voneinander abgegrenzte Cluster über alle CVs (vgl. Abb. 6.12). Offensichtlich sind auch die juvenilen Individuen nach *a priori* Gruppenwahl der jeweiligen Gattung enger verortet. CV1 trennt mutmaßlich aufgrund der Differenzen der über das NK verteilten Messpunkte, da *Hylobates* sich durch median-sagittale ‚Fortsätze‘ der Parietalia und damit einen weit posterior gelegenen Bregmapunkt deutlich von den übrigen Gattungen trennt. *Pongo*, *Gorilla* und *Pan* bilden breit überlappende Cluster, wobei *Pongo* noch ca. sieben juvenile Individuen zeigt, die aus dem Verband heraustreten und auf das *Hylobates*-Cluster ausgerichtet sind. Hier zeigt sich, dass *Hylobates* eine ähnliche NK-FK-Konfiguration aufweist, wie die juvenilen Exemplare anderer Gattungen und in diesem Kontext gewissermaßen die Position von *Homo* in KD1 einnimmt. Diese morphologische Nähe zeigt sich ebenso in der Clusteranalyse aller Individuen (vgl. Abb. 6.16). CV2 trennt die klinorhynchen von den airorhynchen Formen; *Pongo* trennt sich demzufolge von den übrigen Gattungen, *Hylobates* hingegen nähert sich über CV2 den afrikanischen Gattungen an. Über CV3 scheinen sich die Formen ausschließlich nach Größe des NK zu trennen. *Gorilla* mit dem kleinsten NK bildet den Anfang des Spektrums, *Pan* mit dem relativ größten NK das Ende; *Pongo* und *Hylobates* besetzen die intermediäre Position.

Hoch signifikante Unterschiede lassen sich innerhalb des gesamten Datensatzes und zwischen den Gattungen mittels one-way-MANOVA und NPMANOVA in KD2 detektieren (vgl. Tab. 6.2 und 6.3). Die Trenngüte gegenüber KD1 sinkt allerdings erheblich, was sich trotz einer beträchtlichen Dezimierung der Freiheitsgrade in vergleichsweise kleinen F-Werten zeigt. Diese Abnahme der Trenngüte gegenüber KD1 kann nur durch die verminderte Variabilität innerhalb der auf nicht-menschliche Hominoidea reduzierten Stichprobe gesehen werden. Die höchste Trenngüte erreicht der Vergleich zwischen *Hylobates* und den übrigen Gattungen; *Pongo*, *Gorilla* und *Pan* weisen deutlich geringere F-Werte auf, was die Scatterplot-Analysen hinreichend bestätigt.

Die Clusteranalyse für den gesamten Datensatz zeigt, dass die juvenilen Individuen innerhalb der Stichprobe dem *Hylobates*-Cluster assoziiert sind, was erneut für den oben erwähnten morphologischen ‚Ersatz‘ der *Homo*-Konfiguration spricht. Eine tendenzielle Trennung der *Hylobates*-Gruppierung nach Spezies zeigt, dass auch intragenerische Variabilitäten in einer Clusteranalyse zum Tragen kommen. *Pan* und *Gorilla* bilden ein phänetisches ‚Monophylum‘, *Pongo* zeigt sich in einem isolierten Cluster mit einer diskreten Trennung der Geschlechter.



Abschließende Bemerkungen zu KD2

Im Vergleich der Faktorenanalysen zeigt sich, dass die CVA eine deutlich bessere Trennung der Gattungen erreicht als die PCA. Die Gesamtvariabilität ist gegenüber KD1 erheblich geringer, obwohl die Trennung der Gattungen nach wie vor hoch signifikant bleibt. Aufgrund dessen, dass selbst RD mit wesentlich weniger Variablen (minus 100!) höhere Trenngütewerte erzielt als KD2 (s. u.), wird eine ‚Schärfung‘ der Trennung durch die Einbeziehung von *Homo* in KD1 und RD konstatiert.

Bei der Betrachtung der LM-Gewichtungen fällt auf, dass die an der prämaxillomaxillaren Suture lokalisierten LM (82/83 und 84/85) auf jede der ersten drei PCs Einfluss genommen haben. Unterschiede in der Gestaltung des Untergesichts respektive Nasen- und Rostralbereichs (Stichworte: Airorhynchie vs. Klinorhynchie) sind folglich für die intergenerische Divergenz nicht-menschlicher Hominoidea verantwortlich, was für taxonomische Analysen an fragmentierten Fossilien miozäner Primatenformen von Bedeutung ist. In diesem Kontext sind exemplarisch die Untersuchungen am Fossilfund *Pierolapithecus catalaunicus* zu nennen, die kontroverse Diskussionen zur systematischen Einordnung aufgrund fazialer morphologischer Merkmale hervorbringen (MÜLLER 2005, MOYÁ-SOLÁ et al. 2004, BEGUN und WARD 2005).

7.1.3 Reduzierter Datensatz (RD)

RD ist der aus 156 Variablen (3D-Koordinaten von 52 LM) bestehende Datensatz, welcher den gesamten KFK aller gemessenen Gattungen repräsentiert. Dieser Datensatz wurde primär zum Zwecke der Datenreduktion im Hinblick auf die Analysen der modularen Integration erzeugt. Mit EV von 58%, 12% und 6% für die ersten drei PCs diskriminiert die Funktion die Gattungen eindeutiger als KD1 (vgl. Abb. 6.18a-b). PC1 separiert die außergewöhnliche *Homo*-Konfiguration von der der übrigen Gattungen, was wie bei KD1 durch die Umgestaltungen während des Enkephalisationsprozesses begründet ist. Folglich zeigen sich die am höchsten gewichteten LM auch in den Bereichen des FK und des NK (vgl. Abb. 6.19). Die periphere ‚Migration‘ der juvenilen Individuen in Richtung *Homo* sowie die Reihung in einer Sequenz von juvenil zu adult-männlich ist identisch mit der in KD1 und damit auf die gleichen Phänomene zurückführbar. Die zweite PC separiert nach der absoluten Größe der Konfiguration und erfasst *Homo* als intermediär zwischen *Gorilla* und *Pan. Pongo*, *Gorilla* und



Pan zeigen klare Überschneidungen was die oben geschilderten morphologisch-homogenen Tendenzen bei KD1 bestätigt. *Hylobates* separiert sich klar von den übrigen Gattungen. Differenzen des Gesichtsskeletts aber auch der Lage des Bregmapunktes (speziell extreme posteriore Verlagerung) bewirken diese Separierung; in diesem Bereich zeigen sich folgerichtig hoch gewichtete LM (vgl. Abb.6.19a). Betrachtet man den Scatterplot von PC2 und PC3 trennen sich über PC3 die südostasiatischen Gattungen von den afrikanischen Formen und *Homo*, ähnlich wie bei KD2. Weniger stark ausgeprägte supra- und abweichende intraorbitale Strukturen bei *Hylobates* und *Pongo* mögen dafür der Grund sein, denn gewichtete LM akkumulieren sich speziell in diesem Bereich (vgl. Abb. 6.19b). Eventuell ist das verwendete Koordinatenset von RD für die Detektierung von Signalen autonomer Radiation – wie bei KD2 – eher geeignet als KD1.

Die kanonische Trennanalyse zeigt ein ähnliches Muster wie bei KD1. Die Gattungen sind in deutlich dichteren Clustern angeordnet und die juvenilen Exemplare sind enger mit dem Zentralcluster der adulten Tiere verbunden (vgl. Abb. 6.20a-b). *Pongo*, *Gorilla* und *Pan* bilden aufgrund homoplastischer Ähnlichkeiten über CV1 eine kompakte Gruppierung. *Pan* setzt sich etwas von dieser Konstellation ab, was auf einen geringeren FK-NK-Index zurückzuführen ist (vgl. Tab. 6.17). Diese Gliederung lässt sich auch anhand der Clusteranalyse nachvollziehen (vgl. Abb. 6.21). Die zweite kanonische Variable weist eine durch allometrische Faktoren beeinflusste Trennung auf; *Hylobates* als kleinste Form trennt sich von den übrigen Gattungen. Die Gründe für die Verteilung der Gattungen über CV3 bleiben unklar, vermutlich ist ein komplexes Zusammenspiel verschiedener Eigenschaften der gemessenen Strukturen für die ersichtliche Trennung einer *Gorilla/Pan*- von einer *Hylobates/Homo*-Gruppierung und einem *Pongo*-Isolat verantwortlich.

Sowohl die der CVA vorgeschalteten Tests als auch die NPMANOVA für den gesamten Datensatz ergaben – wie anhand der Ergebnisse von KD1 zu erwarten – hochsignifikante Resultate (vgl. Tab. 6.2 und 6.6). Wird die Trenngüte zwischen den Genera separat berechnet, so zeigt *Homo* erneut die mit Abstand höchsten Werte, was ein weiterer Beleg für die komplexe Einzigartigkeit des menschlichen KFK ist. Die Distanz zwischen *Pongo* und *Homo* ist die deutlich größte, zwischen *Pan* und *Homo* ist sie kleiner als zu den übrigen Gattungen, was eine phänetische (und möglicherweise phylogenetische) Nähe vermuten lässt, die sicherlich



noch immer weit unter der zwischen den nicht-menschlichen Gattungen liegt. *Pongo* und *Gorilla* respektive *Hylobates* und *Pan* zeigen die geringsten Werte und sind somit ähnlich in der Gestaltung des Oberschädels. Dies ist zum einen durch die allometrischen Gegebenheiten (*Pongo/Gorilla*) und zum anderen durch den FK-NK-Index (*Hylobates/Pan*) bedingt. Dass Letzteres sich so verhält, zeigen die deutlich höheren Abstandswerte zwischen *Hylobates* und *Pongo* bzw. *Hylobates* und *Gorilla*. *Gorilla* und *Pan* zeigen den drittgeringsten Abstand, was wiederkehrend auf ontogenetische Faktoren und die gorillaspezifische Prolongation der Trajektorien individueller Entwicklung zurückführbar ist (s. o.).

Die Clusteranalyse nach Ward zeigt ähnliche Muster. *Homo* etabliert sich als ‚Outlier‘, *Gorilla* und *Pongo* bilden eine Gruppierung mit klar separierten Gattungs-Clustern und *Hylobates* ist *Pan* assoziiert. Die juvenilen Individuen werden bezüglich KD1 unter identischen Annahmen dem *Pan*-Cluster zugeordnet.

Die Auswertung der MWG-Clusteranalyse zeigt kongruente Muster wie bei KD1. *Pan* ist dem GCM direkt benachbart, wobei der dazugehörige Nodus unter 2000 Bootstrap-Schritten zu 100% wiedergefunden wird; aufgrund der Ähnlichkeit der FK-NK-Indizes (vgl. Tab. 6.17) ist *Hylobates* morphologisch mit dieser Gruppierung verknüpft. Aufgrund homoplastischer Tendenzen bilden *Pongo* und *Gorilla* ein Cluster, *Homo* ist erneut als einzigartiger ‚Outlier‘ mit 100% Wiederauffindungswahrscheinlichkeit zu charakterisieren. Es ist zu vermuten, dass das ontogenetische Signal, welches *Gorilla* und *Pan* in den Abstands- und Faktorenanalysen miteinander verknüpft, in der Clusteranalyse durch das FK-NK-Phänomen überdeckt wird.

Abschließende Bemerkungen zu RD

RD erreicht – relativ zu KD1 – eine leicht optimierte Separation in einer PCA, ferner sind die Abstandswerte in den statistischen Tests diskret erhöht. In der CVA jedoch zeigen sich im Vergleich zu KD1 größere Überlappungen zwischen den Gattungs-Clustern und somit ein herabgesetztes Trennpotenzial; trotz allem bleiben die Gattungsunterschiede hoch signifikant und der Datensatz ist hinreichend für eine phänetische Analyse der untersuchten Genera. Die Progression der Trennwahrscheinlichkeit ist auf die Einbeziehung der Gattung *Homo* zurückzuführen, deren gestaltliche Einzigartigkeit eine optimale Variabilitätsmaximierung und damit ein erhöhtes Abgrenzungspotenzial in einem Datensatz erzielt (s. o.).



7.1.4 Mediansagittale Datensätze (medianLM-3D und -2D)

medianLM-3D

Sowohl die PCA als auch die CVA für medianLM-3D detektieren ähnliche Muster wie die Faktorendiagramme von KD1 und RD (vgl. Abb. 6.18, 6.20, 6.23 und 6.25); die Erklärungen für diese Musterbildung sind redundant. Bemerkenswert ist in diesem Kontext, dass trotz der radikalen Reduktion des Datensatzes auf nur 15 LM (dies entspricht 28,85% bezogen auf RD mit 52 LM) eine hohe Trennfähigkeit erhalten bleibt. Die erklärte Varianz für PC1 steigt auf 75% im Vergleich zu 56% (KD1) bzw. 58% (RD) bei den Großdatensätzen (vgl. Tab. 6.1). Demnach repräsentieren die mediansagittalen LM eine ideale Konfiguration für die probate Trennung der analytisch einbezogenen Genera.

Betrachtet man die Gewichtungen der LM für die ersten drei PCs (vgl. Abb. 6.24), zeigt sich, dass Differenzen in den rostralen Strukturen, der Überaugenregion und der Lage des Bregmapunktes entscheidenden Einfluss auf das Ausmaß intergenerischer Variabilität nehmen. Von geringerer Bedeutung sind – wie in den vorangegangenen Ausführungen wiederholt erwähnt – LM im Bereich des BK und hier nun auch des Palatinum. Die gesamte basale Fläche des Kanium scheint generell nur geringe analyserelevante Unterschiede für diesen speziellen Datensatz aufzuweisen. Es wäre zu klären, ob dies durch eine ‚Überdeterminierung‘ der fazialen und neurokranialen Bereiche im vorliegenden Datensatz verursacht ist, denn *Homo* weist deutliche Abweichungen von der relativ homogenen Gestalt der Schädelbasis nicht-menschlicher Formen der Hominoidea auf. Die Separation von *Homo* in den PCA-Scatterplots ist durch das Muster der einflussreichen LM erklärlich, denn gerade die durch Orthognathie und Enkephalisation bedingten Veränderungen führen zu Verlagerungen derjenigen LM mit dem größten Einfluss. Die extreme posteriore Verlagerung des Bregmapunktes im Zusammenspiel mit spezifischen supraorbitalen Strukturen separieren *Hylobates* über PC2. Der FK-NK-Index (vgl. Tab. 6.17) spielt auch hier wieder die Rolle eines ordnenden Moments, welcher die Formen mit relativ größerem NK und kleinerem FK, also Juvenile, *Homo* und *Hylobates* (z. T. auch *Pan*) einander nähert.

Die Hotelling's Testwerte zeigen, dass *Homo* tendenziell die größten Abweichungen von den übrigen Gattungen aufweist. Für diesen speziellen Datensatz zeigt sich jedoch, dass *Hylobates* und *Pongo* einander unähnlicher sind als *Homo* im Vergleich mit *Gorilla* und *Pan*. Folgerichtig liegen die Cluster von *Hylobates* und *Pongo* in den Faktorenanalysen am weitesten vonein-



ander entfernt. Dies kann einerseits durch die allometrisch bedingten Unterschiede und andererseits durch den extremen Sexualdimorphismus bei *Pongo*, welcher bei *Hylobates* kaum vorhanden ist, bedingt sein. Tabelle 6.7 zeigt, dass die Trenngütwerte von medianLM-3D deutlich über denen von KD1 und RD liegen, was als weiteres Indiz für die außerordentlich hohe Analyserelevanz der mediansagittalen LM gewertet werden kann.

medianLM-2D

Thin-Plate-Splines bieten die Möglichkeit der exakten Visualisierung von vektoriellen Form- und Gestaltveränderungen, gelingen jedoch nur, wenn die LM in einer Ebene liegen (Koplanarität) und Daten in Form von 2D-Koordinaten vorliegen. Die zweidimensionale Analyse der mediansagittalen LM mittels TPS-Methode bestätigt, dass diese Anforderungen für medianLM-2D erfüllt sind und nahezu sämtliche Erklärungsversuche der oben erwähnten Resultate durch diesen Zugang bekräftigt werden können (vgl. Abb. 6.28 bis 6.32). Die Transformation des MS zu den jeweiligen Genera beweist deutlich, dass *Pan* dem GCM am nächsten liegt und *Homo* die größten Abweichungen offenbart; dies zeigte sich bereits beim Vergleich der MWG von KD1 und RD. Genuspezifische Merkmale wie: (1) Faziale Retraktion (Orthognathisierung), (2) basikraniale Knickung („Aufrollung“ des Neopallium; AIELLO und DEAN 1990) und (3) neurokraniale Globularisierung im Rahmen der Enkephalisation zeichnen sich für *Homo* im Deformationsgitter in Form von Expansionen (Hirnschädel) und Kontraktionen (Schädelbasis und Fazialkranium) deutlich ab. Die bei *Pongo* morphognostisch diagnostizierbare dorsale Flexion der terminal rostralen Bereiche (Airorhynchie) ist mittels TPS ebenso nachzuweisen, wie die posteriore Verlagerung des Bregmapunktes bei *Hylobates*. Die „Überformung“ und Massivität des Gesichtsskeletts insbesondere der terminalen rostralen und supraorbitalen Strukturen ist für *Gorilla* eindeutig zu diagnostizieren. Die differentialdiagnostischen Beobachtungen (vgl. Tab. 6.8) zeigen, dass die „Umgestaltungsmöglichkeiten“ des FK und des NK weit größer ausfallen, als die des BK (exklusive *Homo*), was erneut die Annahme einer strukturell konservativen Region bei nicht-menschlichen Formen absichert; dies wird ebenfalls in den modularen Analysen bestätigt (vgl. Kap. 7.2).

Die Analyse des Datensatzes per Clusteranalyse erbrachte ein zu den Clusteranalysen der MWG von KD1 und RD kongruentes Phänogramm (vgl. Abb. 6.15 und 6.22). Erneut zeigen sich *Homo* als „Outlier“, *Pongo* und *Gorilla* in einer Gruppierung und *Pan* als dem GCM am nächsten mit der assoziierten Gattung *Hylobates* (vgl. Abb. 6.26).



7.1.5 Anmerkungen zur morphologischen Differenzierung

Homo und *Hylobates* weisen in sämtlichen Analysen die divergentesten Morphen auf. Diese beiden Genera lassen sich unter diversen Faktorenkombinationen konstant von den übrigen Gattungen trennen. Die Autapomorphien des rezenten Menschen und die allometrisch und allopatrisch bedingten Adaptationen der Hylobatidae sind für diese einzigartigen Phänotypen verantwortlich. Die morphologische Ungleichheit von *Homo* und *Pan* lassen, unter Einbeziehung der genetischen Ähnlichkeit (MANN und WEISS 1996, ENARD ET AL. 2002, KAESSMANN und PÄÄBO 2002, WILDMAN ET AL. 2003) und damit der phylogenetischen Nähe, auf eine hohe ‚phänotypische Plastizität‘ schließen. Basierend auf dieser Erkenntnis sollten phylogenetische und/oder systematische Analysen hominoider und speziell homininer Fossilien das Phänomen des Genotyp-unabhängigen Formenwandels, d. h. der morpho-adaptiven Potenzialitäten, fortwährend berücksichtigen.

Die clusternahe Distanzierung der juvenilen Konfigurationen von den adulten Individuen ist bei allen Datensätzen und in allen Faktorendiagrammen offensichtlich. Juvenile Individuen haben die primär durch Beiß- und Kauvorgänge induzierten speziesspezifischen Gesichtsstrukturen noch nicht gänzlich ausgeprägt und der Hirnschädel ist verhältnismäßig größer als beim adulten Tier. Da der adulte *Homo* eine ähnliche Konfiguration aufweist (Stichworte: Pädomorphie und Neotenie-Hypothese, KOLLMANN 1898, BOLK 1926, DEAN und WOOD 1984, MINUGH-PURVIS und MCNAMARA 2002), ist die Expansion der Juvenilen in Richtung der *Homo*-Konfiguration erklärlich. Dieses Resultat ist möglicherweise adaptiv auf HAECKELS Grundidee der Rekapitulation der Phylogenese in der Ontogenese (biogenetische Grundregel) und ein daraus resultierendes vermutetes ‚phylotypisches Stadium‘ zurückführbar. Theoretisch bedeutet dies, dass die Konfiguration der Gestalt aus einem embryonalen bzw. fetalen Stadium ‚ähnlicher Morphologie‘ herrührt, welche sich erst im reiferen Organismus artspezifisch verändert. Die hier analysierten juvenilen Individuen weisen demnach zwar schon diskrete artspezifische Merkmale auf, befinden sich allerdings noch immer in *statu nascendi* im Hinblick auf die adulte Morphe. Es wäre im Hinblick auf den rein phänotypischen Vergleich dieser Studie opportun ein temporäres ‚phylotypoides Stadium‘ zu statuieren. Dies konsequent als phylogenetisches Signal zu interpretieren wäre gewagt, denn die evolutiven Wege und autonomen Adaptationsmuster der Gattungen und Arten sind dafür zu lange unabhängig voneinander abgelaufen. Dessen ungeachtet sollten die vorgestell-



ten Resultate bzw. Ideen im Rahmen der EvoDevo (**E**volutionary **D**evelopmental Biology)-Forschung aufgegriffen und analysiert werden (MINUGH-PURVIS und MCNAMARA 2002).

Die Gewichtungen der LM für KD1, KD2, RD und auch medianLM-3D zeigen deutlich, dass analyserelevante LM ausschließlich im Bereich des FK und NK lokalisiert sind (vgl. Abb. 6.9, 6.10, 6.19 und 6.24). Kraniale Adaptationen der knöchernen Strukturen zeichnen sich folglich überwiegend in den spezifischen Strukturen des Gesichts- und Hirnschädels ab. Die Schädelbasis scheint, trotz signifikanter Trenngüte bei isolierter Betrachtung, in den Analysen der Gestaltvariabilität des KFK innerhalb der vorgestellten Groß-Datensätze keine oder zumindest nur eine untergeordnete Rolle zu spielen. Dies trifft auch für RD zu, dessen spezifische Stichprobe keine Überdeterminierung eines Schädelteils zulässt. Somit ist dieses Phänomen schlüssig als Signal für eine konservative Struktur zu werten, die als durch parallele Evolution entstandene relativ gleichförmige Formation der nicht-menschlichen Hominoidea gekennzeichnet werden kann (vgl. Abb. 6.40). Homogene adaptive Tendenzen infolge ähnlicher Einnischung sowie allometrischer Gegebenheiten (exklusive *Hylobates*) sind als Hauptfaktoren konvergenter Entwicklungen zu sehen. Die Lage und Anordnung der Schädelbasisstrukturen weisen eine höchst geringe Variabilität auf, was möglicherweise durch die topografischen Beziehungen von Gefäß- und Nervendurchtrittsstellen auf engstem Raum (Foramina, Canales, Pori und Fissurae) sowie die Anatomie der Fossae cranii bedingt ist (vgl. Abb. 7.3). Rein mechanistisch betrachtet, liegt das Encephalon mit seinen Gefäß- und Nerven-, 'Anschlüssen' und einer hochkomplexen kaudalen Anatomie auf diesem 'Chassis' oder dieser 'Leiterplatte' auf. Die phylogenetisch ältesten und damit adaptiv beständigsten Partien des Stamm- und Kleinhirns (Cerebellum, Medulla, Pons) sowie Teile des Paleopallium (Lobus frontalis, Lobus temporalis) liegen der phylogenetisch ältesten Schädelstruktur innerhalb der Wirbeltiere – der Schädelbasis (DEBEER 1985) – direkt auf. Pathologische Veränderungen im Bereich der Basis cranii können zu erheblichen Ausfallerscheinungen führen, was die strikte ontogenetische Beibehaltung der Topografie aber auch die evolutionsmorphologische Konstanz einleuchtend erscheinen lässt (MOSS ET AL. 1982, DEAN und WOOD 1984). Selbst die extreme Knickung der Schädelbasis (Vergrößerung des Neopallium) und die kranialen Adaptationen in Anpassung an die obligate Bipedie im Zuge der *Homo*-Evolution haben trotz der Expansion der Fossae cranii nur diskrete Veränderungen der Lagebeziehungen der oben genannten Strukturen induziert (davon ausgenommen ist die anterosuperiore Verlagerung

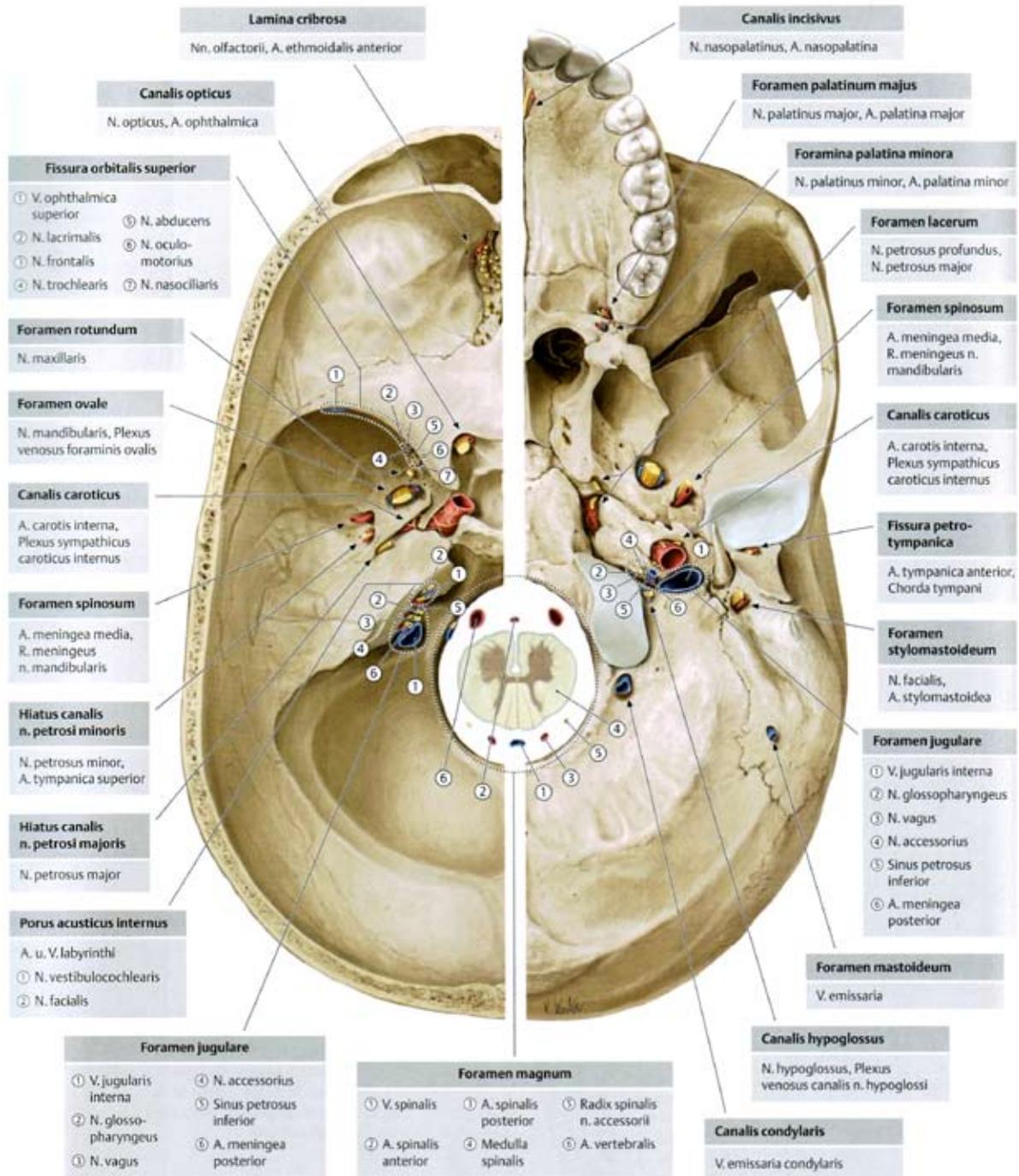


Abb. 7.3: Durchtrittsstellen für Nerven und Gefäße an der Schädelbasis (aus SCHÜNKE ET AL. 2006); Visualisierung der Lagebeziehungen von Foramina, Canales, Pori und Fissurae



des Foramen magnum [BEHRENS 2003]); allerdings sind diese ausreichend, um *Homo* signifikant von den übrigen Gattungen zu trennen. Gestaltwandel des BK von *Homo* betreffen primär die durch eine allgemeine Verkürzung des BK funktionsmorphologisch begründete Lateralisierung und damit ‚Entzerrung‘ der dicht gepackten Durchtrittsstellen im Zuge der Endhirnvergrößerung und des aufrechten Ganges. Ersteres steht im Zusammenhang mit integrativen Prozessen, die zur ‚Spatial Packing Theorie‘ zusammengefasst wurden (ENLOW und HUNTER 1968, ENLOW und MCNAMARA 1973, ENLOW 1990, ROSS und RAVOSA 1993, ROSS 1995, LIEBERMAN ET AL. 2000, ROSS ET AL. 2004). Deren Kernhypothesen besagen, dass die enorme Vergrößerung des homininen Hirnvolumens, die Frontalisation der Orbitae und die damit einhergehenden Umbauten des Interorbitalbereichs die basikraniale Flexion bewirken mussten.

Ein weiterer denkbarer Grund für die strukturelle Konservierung der Schädelbasis ist die Verbindung zum postkranialen Skelett, denn jede Modifikation des Foramen magnum müsste eine adäquate Umwandlung der tragenden Atlas-Axis-Konfiguration, des Spinalkanals und der generellen Mechanik des Axialskeletts zur Folge haben; Veränderungen in diesem Bereich werden somit vermutlich ‚vermieden‘. Umso interessanter ist es, die Gründe für die massiven und evolutiv ‚schnellen‘ Umbauten des Kraniums und Postkraniums in der Evolution zum Menschen seit dem Erscheinen von *Homo erectus* vor ca. 1,5 MJ evolutionsmorphologisch zu beleuchten.

Fazit: Im Rahmen funktionsmorphologischer Bedingungen können die das Endhirn umgebenden Strukturen (Kalvaria) und das Viszero- bzw. Fazialkranium potenziell stärker modifiziert werden als die Schädelbasis, was zu den hier beobachteten Gewichtungsverteilungen innerhalb der Faktorenanalysen und des basikranialen Moduls (vgl. Kap. 7.2) führt.



7.2 Modulare Integration (II)

Ausgehend von der Hypothese, dass sich die funktionellen Einheiten und knöchernen Strukturen des Schädelskeletts integrativ beeinflussen, sollte via Matrixkorrelation intragenerisch untersucht werden, wie stark die modularen Sektoren des Kraniums (fazial, neurokranial, basikranial) miteinander wechselwirken, um anhand der Ergebnisse analoge und konvergente Entwicklungstendenzen einzuschätzen.

7.2.1 Faktorenanalyse der Modul-Datensätze

Die Module FM (22 LM), NM (13 LM) und BM (17 LM) wurden mittels Faktoren- und Matrixkorrelationsanalysen hinsichtlich ihrer Variabilität und wechselseitigen integrativen Vernetzung untersucht. Im Fokus stehen dabei die funktionsmorphologischen und gegebenenfalls onto- und phylogenetischen Interpretationen der Resultate.

Hylobates und *Homo* lassen sich per Faktorenanalyse des FM und NM unter Einbeziehung der ersten beiden Hauptkomponenten gut von den übrigen Gattungen trennen (vgl. Abb. 6.33 und 6.34). Wie bereits bei KD1 und RD ausführlich erläutert, ist dies begründet durch die speziesspezifischen und adaptiven Muster des KFK.

Gewichtete LM zeigen sich für das FM und die erste PC im Bereich des Untergesichts, so dass Unterschiede im Schnauzenbereich den größten Anteil der Variabilität erklären (vgl. Abb. 6.39). Die extreme rostrale Retraktion bei *Homo* belegt diesen Befund zusätzlich. Unterschiede des Mittel- und Obergesichts erklären ca. 16% der intergenerischen Variabilität über PC2. Die faziale Kyphose von *Pongo*, *Gorilla* und *Pan* scheint hierfür die einflussreichste Konfiguration zu sein (vgl. Abb. 6.33a). Gewichtete LM für PC3 legen nahe, dass Differenzen in der Gestaltung zirkumorbitaler und -nasaler Strukturen trennend wirken. Die Gattung *Pongo* separiert sich durch ihre ovalen und nach posterior gekippten Orbitae sowie die schmale Interorbitalregion dementsprechend von den übrigen Gattungen. *Gorilla* und *Pan*, mit deutlich massiveren Überaugenstrukturen, überschneiden sich morphologisch und bilden eine Art ‚Gegenwicht‘ zur *Pongo*-Morphologie. Interessanterweise sind diese doch deutlichen morphognostischen Unterschiede lediglich für 7% der intergenerischen Variabilität verantwortlich (vgl. Abb. 6.33b), so dass der Einfluss der rostralen und umfassenden fazialen



Unterschiede als deutlich höher gewertet werden muss.

Unterschiede in der Konfiguration der lateralen Knochenkontakte sowie die Globularität des *Homo*-NK sind verantwortlich für die Separierung innerhalb des NM und PC1 und erklären 65,7% der Gesamtvariabilität. Die zweite Hauptkomponente mit einer EV von 9,24% separiert diskret die Genera mit niedrigem FK-NK-Index, also einem größeren NK, von jenen mit einem relativ kleineren Hirnschädel (vgl. Abb. 6.35a und 6.35b; Tab. 6.17). Dies trifft jedoch nur für die nicht-menschlichen Gattungen zu, denn *Homo* ordnet sich unter Einfluss von PC3 zentral zwischen diesen Gattungen ein. Es wird aufgrund der Häufung juveniler nicht-menschlicher Exemplare im gleichen Bereich angenommen, dass die Konfiguration ‚großer Hirnschädel vs. kleiner Gesichtsschädel‘ der separierende Faktor ist.

Die Analysen des BM brachten analoge Ergebnisse, so konnte ausschließlich *Homo* durch die erste PC separiert werden, was vermutlich durch die Konservierung respektive Gleichgestaltigkeit der Schädelbasis-Topografie bei den nicht-menschlichen Genera bedingt ist (s. o.) und 61,24% der Variabilität ausmacht. LM mit hohen Gewichtungen zeigen sich für BM und PC1 im Bereich des Foramen magnum. Dass *Homo* mit einem weit nach anterior verschobenen und anterosuperior verlagerten Hinterhauptsloch separiert wird, ist somit erklärlich und hat seine Gründe erneut in den Umgestaltungen im Zuge der Endhirnvergrößerung und Bipedie. Die erklärte Varianz von 11% für PC2 und 5% für PC3 ist nur durch extrem geringe Gestaltunterschiede zu erklären, die keine valide intergenerische Trennung erreichen können (vgl. Abb. 6.37). Ein weiterer Beweis für diese These ist das diskriminanzanalytische Unvermögen einer Gattungsseparation nach *a priori* Gruppierung der Individuen mittels BM. Die Konfigurationen von *Pongo*, *Gorilla* und *Pan* lassen sich, aus denselben Gründen wie bereits bei den drei Großdatensätzen angeführt, *via* PCA/CVA nur mäßig gut voneinander trennen. Die Erklärungen für diese spezifischen Muster sind redundant, verglichen mit KD1, KD2 und RD.

Die diskriminanzanalytische Behandlung der Modul-Datensätze zeigt übereinstimmende Muster mit denen der PCAs, allerdings mit einer durch *a priori* Gruppenwahl bedingten Verdichtung der generierten Cluster und Betonung der Separationsmuster (vgl. Abb. 6.34, 6.36 und 6.38).



Die Testwerte des der CVA vorgeschalteten Hotellings Test sprechen dafür, dass Unterschiede in der Gestaltung des FK mit Abstand höhere Trenngütegrade erreichen als die des NK und des BK. Im direkten Vergleich mit dem gesamten RD, aus dem die Module extrahiert wurden, zeigt sich, dass dieser weniger signifikante Trennungen erreicht als das FM und das NM (hier nur Wilks Lambda). Nur das BM bleibt weit hinter der Trenngüte von RD zurück (vgl. Tab. 6.11). Dies belegt erneut die Annahme einer homogenen Gestaltung des BK innerhalb der Gattungen insbesondere unter Einbeziehung der Gattung *Homo*.

Die direkten Vergleiche zwischen den Genera für RD und die Module zeigen, dass *Homo* aufgrund seiner einzigartigen KFK-Morphologie die mit Abstand höchsten Signifikanzwerte erreicht. Zwischen *Homo* und *Pongo* wird die signifikanteste Trennung erzielt, während die Paarung *Gorilla* und *Pan* die niedrigsten Signifikanzwerte aufweist (vgl. Tab. 6.2). Diese Ergebnisse bestätigen die im Rahmen der PCA/CVA und Clusteranalysen-Diskussion behandelten Schlussfolgerungen.

Abschließende Bemerkungen zu den Faktorenanalysen der Module

Eine Gemeinsamkeit lässt sich für alle Module diagnostizieren: die intragenerische Abweichung der juvenilen von den adulten Individuen. Es zeigt sich jedoch eine evidente Abnahme in der Stärke dieser Abweichung von FM über NM zu BM. Dies deckt sich mit den oben genannten Argumenten für eine geringe Variabilität und Konservierung der basikranialen Strukturen, denn schon im juvenilen Stadium scheint die Formation des BK der adulten Konfiguration angenähert zu sein, so dass ontogenetisch, außer einer generellen Vergrößerung, kaum weitere Formwandel erfolgen. *Homo* – hier nur durch adulte Exemplare vertreten – zeichnet sich auch hier durch eine einzigartige Gestaltung des BM aus (ENLOW und HUNTER 1968; MOSS ET AL. 1982; ENLOW 1982, 1990; AIELLO und DEAN 1990; ROSS und HENNEBERG 1995).

7.2.2 Modulare Integration (Mantel-Test)

Die Module aus RD wurden intragenerischen Korrelationsanalysen mittels eines Mantel-Tests unterzogen (vgl. Tab. 6.9). Demnach wäre es naheliegend, die Resultate im Folgenden



gattungsweise zu diskutieren. Allerdings zeigen sich bei *Pongo*, *Gorilla*, *Pan* und *Homo* gleichartige Korrelationsmuster, so dass diese in einem gemeinsamen Ansatz besprochen werden. Eine abschließende Betrachtung soll den intergenerischen Vergleich der Analysemethode beleuchten.

Modul-Korrelationen bei Hylobates

Als einzige Gattung weist *Hylobates* eine relativ starke Korrelation zwischen FM und BM auf, wobei diese nur geringfügig höher liegt als die zwischen BM und NM (vgl. Tab. 6.9a). Dieser Sachverhalt ist vermutlich auf komplexe Gestaltwandelprozesse im Verlauf der Evolution und Separation der diversen *Hylobates*-Spezies zurückzuführen. Bedauerlicherweise sind kaum oder nur fragmentarische Fossilien (z. B. *Prohylobates* Mandibelfragment; SIMONS 1969) vorhanden, die als Vorläuferformen von *Hylobates* gesehen werden (BILSBOROUGH und RAE 2007), so dass dieses spezifische Muster weder ein beweisbares adaptives Signal offenbart noch auf dem Wege der Stammesgeschichte erklärt werden kann. Die geringste Wechselseitigkeit besteht bei *Hylobates* zwischen FM und NM; dieses Resultat könnte im Sinne des Gestaltwandels als eine Art ‚adaptiver Stasis‘ zwischen den betreffenden Kompartimenten interpretiert werden. Möglicherweise ist dies auch ein Hinweis darauf, dass Veränderungen im Bereich des FM und NM phylogenetisch persistenter waren/sind als die des BM, was jedoch der diskutierten Kontinuität im Schädelbasismodul widerspräche (s. o.). Unter Umständen ist aber auch die Homogenität der Stichprobe für *Hylobates* ein ausschlaggebender Faktor, denn die *R*-Werte der FM-BM bzw. NM-BM Beziehung weichen nur sehr gering voneinander ab.

Modul-Korrelationen der übrigen Gattungen

Veränderungen des FK und NK sind bei allen übrigen Gattungen stärker miteinander korreliert als zwischen BK und übrigen Schädel skelett (vgl. Tab. 6.9b-e). Dass Veränderungen innerhalb des fazialen Moduls in jedem Fall Einfluss auf die Gestaltung des Hirnschädels nehmen, wird in der Korrelationsanalyse für sämtliche Hominidae deutlich. Die Korrelation zwischen fazialem und basikranialem Modul ist bei *Pongo*, *Gorilla* und *Homo* mit Abstand am niedrigsten. Für *Homo* könnte dies auf eine evolutive Ablösung und damit ‚Unabhängigkeit‘



der die Orthognatisierung betreffenden Prozesse von Veränderungen der Schädelbasis hindeuten. Bei *Pongo* und *Gorilla* ist es eher ein Hinweis darauf, dass adaptive Veränderungen des Fazialskeletts keine unmittelbaren Auswirkungen auf die Schädelbasismorphologie haben, wodurch die für das Überleben des Individuums enorm wichtige Optimierung der Beiß- und Kauvorgänge unabhängig gewährleistet werden kann. *Pongo*, *Gorilla* und *Homo* weisen für die Wechselbeziehungen zwischen NM und BM mittelhohe Werte auf. Im Zusammenhang mit der oben diskutierten Beibehaltung der Schädelbasistopografie fällt hier auf, dass neurokraniale Veränderungen zwar einen Einfluss auf die Basis cranii ausüben, jedoch keine drastischen Umgestaltungen auslösen. Es ist bemerkenswert, dass selbst die im Vergleich mit den übrigen Hominoidea extremen Abwandlungen des KFK bei *Homo* die Verhältnisse der korrelativen Beziehungen kaum grundlegend verändern. Funktionsmorphologisch könnte dies darin begründet sein, dass der Hirnschädel der Schädelbasis aufsitzt und, so dass nach posterosuperior und partiell lateral gerichtete Veränderungen unabhängig von begrenzenden Strukturen in den ‚freien Raum‘ hinein erfolgen können. Abweichungen in die lateralen Bereiche müssen jedoch immer die optimale Anheftung und damit Kraftvektoren des mastikatorischen Systems berücksichtigen (Stichworte: Linea temporalis und Homogenität der Jochbögen in den MWG-Analysen). Adaptive Anpassungen in Bezug auf Beiß- und Kauvorgänge zeigen sich hauptsächlich im Bereich der Ansatzstellen für die mastikatorische Muskulatur. Demzufolge sind vor allem lateral gelegene Strukturen des FK und NK in die mastikatorisch-adaptiven Gestaltwandelprozesse involviert (RAK 1983, 1985; AIELLO und DEAN 1990, ACKERMANN und CHEVERUD 2004). Basierend auf der Vermutung, dass die relative Hirnschädelkapazität nicht-menschlicher Hominoidea phylogenetisch kaum zugenommen hat, sollte der Kauapparat funktionsmorphologisch den größten Einfluss auf die Ausformung der spezifischen Schädelmorphe haben. Bei *Homo* hingegen wurde das die Kauvorgänge betreffende System extrem reduziert und ein Großteil der sukzessiven Veränderungen des KFK ist auf diese Umformungen und die parallel dazu abgelaufene enorme Hirnvergrößerung zurückzuführen.

Die Korrelationskoeffizienten erreichen bei *Homo* die mit Abstand niedrigsten Werte (MW 0,2558, übrige Gattungen 0,4811; vgl. Tab. 6.9e). Möglicherweise ist der KFK des rezenten Menschen weniger integrativ organisiert als bei den übrigen Hominoidea. Es scheint, als bestünde eine geringere Abhängigkeit der Module voneinander, was ein unabhängigeres Evolvieren der Schädelkompartimente im Rahmen adaptiver Prozesse zur Folge haben



könnte. Dass sich seit dem Erscheinen von *Homo ergaster/erectus* vor ca. 1,6 MJ enorme Wandlungen in den kraniofazialen Strukturen vollzogen haben, ist unzweifelhaft. Diese Umformungen haben dazu geführt, dass der rezente Mensch im Vergleich mit den Fossilien seiner eigenen Phylogenese, weitaus distinkter ist als die übrigen Hominoidea verglichen mit deren eigenem Fossilreport. Es ist denkbar, dass die ‚jungen Morphe‘ des modernen *Homo* durch eine funktionelle Trennung der Module bestimmt ist, welche die rasche Zunahme des Hirnvolumens, die Reduktion des Mastikationsapparates und die Schädelbasismodifikationen im Rahmen der Bipedie erst ermöglicht hat.

7.2.3 Sexualdimorphismus (RD und Module)

Die geschlechtlichen Unterschiede der Schädelgestalt sind keine Kernfrage dieser Studie und sollen hier nur kurz behandelt werden. Die Geschlechter in RD wurden pro Gattung mittels eines ANOSIM Testes analysiert (vgl. Tab. 6.13). *Hylobates* und *Homo* zeigen – rein morphognostisch – die geringsten Unterschiede und weisen erwartungsgemäß die kleinsten Werte und folgerichtig den geringsten Sexualdimorphismus innerhalb der Stichprobe auf. Die Geschlechter von *Pongo*, *Gorilla* und *Pan* sind morphologisch in hohem Maße voneinander verschieden, was die mathematische Analyse und auch die virtuellen Modelle bestätigen (vgl. Kap. 12).

Die MANCOVA-Werte der Moduldatensätze zeigen, dass das FM die Geschlechter optimal trennt, während die Trenngüte von NM geringer ist und für BM weiter abnimmt (vgl. Tab. 6.14). Geschlechtsspezifische morphologische Unterschiede zeigen sich demnach primär im Gesichtsskelett. In den sogenannten ‚Face-to-Face-Groups‘ der Primaten, welche zudem eine extreme Frontalisierung der Orbitae und damit eine Fokussierung auf das nach vorn ausgerichtete Sichtfeld aufweisen (Stichwort: räumliches Sehen durch Stereoskopie), ist die Manifestation von geschlechtsspezifischen Merkmalen im Gesicht sinnvoll. Dies trifft vor allem für jene Genera der Hominoidea zu, deren Sozialsysteme sich durch Großgruppen (Harem, Fission-fusion) und eine hierarchische Organisation mit einem Alphamännchen auszeichnen. Jene Unterschiede schlagen sich auch in der geschlechtsspezifischen Ausprägung der paranasalen Strukturen nieder (vgl. Abb. 12.35 bis 12.39). Davon ausgenommen ist *Pongo*, der trotz eines ausgeprägten Sexualdimorphismus solitär lebt. Ausgedehnte Streifgebiete und die ra-



sche visuelle Identifikation eines potenziellen Rivalen bzw. einer Partnerin/eines Partners auf die Distanz könnten ein Grund für die Ausprägung dieser Strukturen sein. Maskuline *Pongo* zeichnen sich zudem durch einen eklatanten Bimaturismus aus, welcher einerseits dominante männliche Tiere mit extrem ausgeprägten sekundären Geschlechtsmerkmalen (z. B. Wangenwülste) und andererseits hierarchisch tiefer stehende Männchen mit einer fast femininen Morphe hervorbringt. Letzteres steht im Zusammenhang mit alternativen Fortpflanzungsstrategien der unterlegenen Männchen (RÖHRER-ERTL 1984, GALDIKAS 1985, WINKLER ET AL. 1988, KNOTT 1999, UTAMI ET AL. 2002, SCHWARTZ 2005, SENCK 2007). *Hylobates* und *Homo* als monogame oder seriell monogame Gattungen weisen keinen solchen Dimorphismus auf. Es ist jedoch gerade für *Homo* bekannt, dass der aufrechte Gang die sekundären Geschlechtsmerkmale betont und die Artgenossen bzw. das andere Geschlecht zusätzlich mittels extrakorporaler Attribute über die geschlechtliche Zugehörigkeit informiert werden. Diese Schlussfolgerungen sind rein auf die Gestalt des KFK bezogen und schließen die mannigfaltigen sonstigen Geschlechtsmerkmale (Verhalten, Geruch, Färbung, Größe) bewusst nicht mit ein.



7.3 Virtuelle Rekonstruktion (III)

Es sollte gezeigt werden, dass die Synthese quantitativ-statistischer Daten mit dreidimensional rekonstruierten Modellen einen sinnvollen Ansatz zur Diskussion adaptiver Gestaltdifferenzen darstellt.

7.3.1 Allgemeines

Die mittels amira™ erstellten Modelle für fünf weibliche respektive fünf männliche Individuen aus den fünf Gattungen der Hominoidea erweisen sich als ideale Forschungsobjekte bezüglich der Beurteilung externer und insbesondere interner Strukturen (vgl. amira™-DVD). So wurden mittels CT-Daten das gesamte Kranium sowie die Nasennebenhöhlen und ein ‚Abguss‘ bzw. eine Abformung des Endokranium rekonstruiert. Die erhaltenen Modelle bieten neben der reinen Visualisierung und Animation der betreffenden Strukturen die Möglichkeit einer quantitativen Beurteilung durch volumetrische Messungen (vgl. Tab. 6.15, 6.16 und 6.17). Die Möglichkeit einer starken Vergrößerung (Zoom-Funktion) sowie die Betrachtung interessanter Strukturen aus jeder beliebigen Perspektive und damit erleichterten Beurteilung derselben, sollte bei virtuellen Modellen nicht außer Acht gelassen werden. Die Erzeugung von Transparenzen stellt eine weitere Möglichkeit dar, die Integration von Schädelknochen bzw. knöchernen Verstreben und innenliegenden Hohlräumen darzustellen. Die Software bietet überdies die Möglichkeit, das Schädelmodell stufenlos und in allen Ebenen zu schneiden und diese Schnitte als Oberfläche, ähnlich einem CT-Slice, wiederzugeben. Dies ermöglicht die Beurteilung der Knochendicken und verdeutlicht erneut die Lage knocheninterner Höhlungen und Kavernen in Bezug zu anderen Strukturen.

7.3.2 Vorteile und konkrete Verwendung virtueller Rekonstruktionen

Viele der im Folgenden angesprochenen Vorteile virtueller Modelle wurden bereits für die Diskussion der statistischen Resultate eingesetzt. Deskriptive *en détail*-Beschreibungen der Rekonstruktionen würden wenig Sinn machen; daraus folgend dient dieses Unterkapitel



hauptsächlich der Darstellung von diagnostischen Möglichkeiten an virtuellen Modellen. In der Diskussion erwähnte Strukturen und Übersichten sind auf den Abbildungen in Kapitel 12 und der im Rückendeckel dieser Arbeit befindlichen amira™-DVD visualisiert.

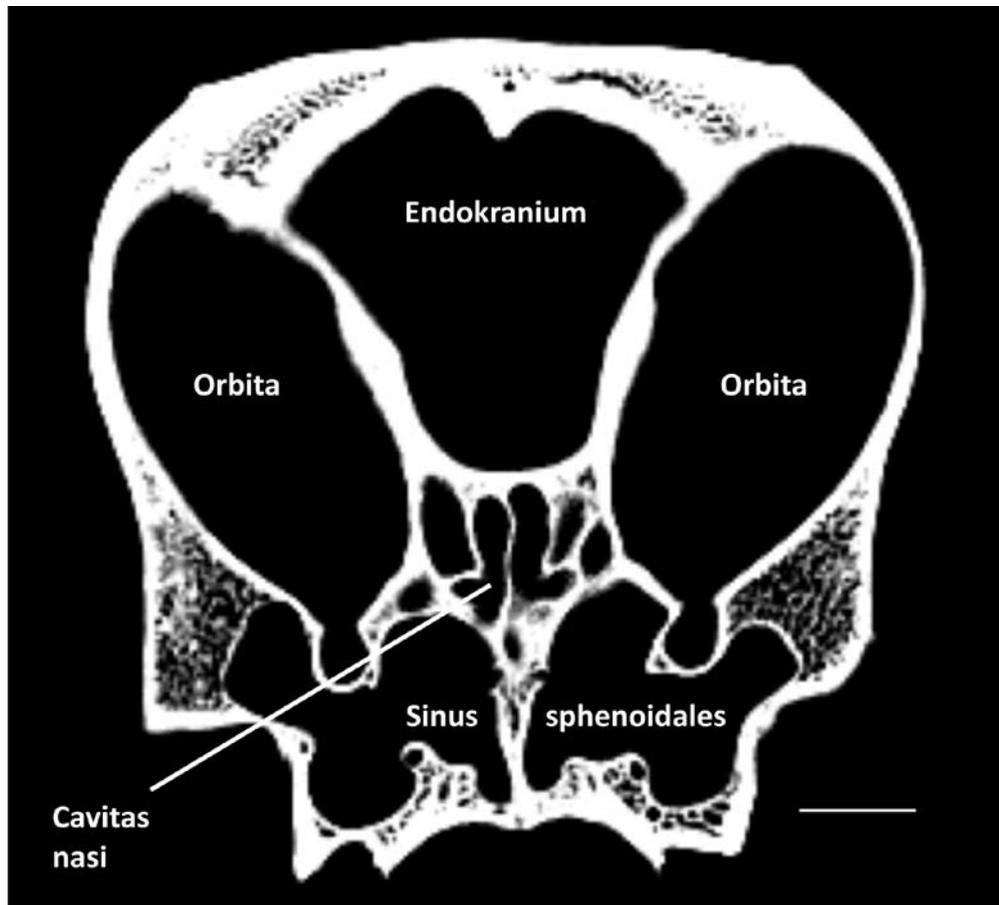


Abb. 7.4: CT-Slice von *Pan* maskulin (Höhe postorbitale Einschnürung) zur Präsentation endokranieler Höhlungen, Maßstab = 1 cm

Die Rekonstruktion des knöchernen Anteils sämtlicher Kranien gestaltete sich insofern schwierig, als dass die automatisierte Segmentationsfunktion per Graustufenhistogramm keine befriedigenden Ergebnisse erbrachte. So musste *via* SegementationEditor nahezu jeder Slice in allen möglichen Orientierungen angesteuert und isoliert bearbeitet werden (vgl. Kap. 5.2.4). Die Reduktion der Datensätze um die Hälfte oder partiell zwei Drittel aller CT-Slices machte es zudem kompliziert, vertikale Strukturen (z. B. Orbitawände, internasale Septen, Schädelseitenwand) komplett zu rekonstruieren. Die Modelle sind dessen ungeachtet mehr als zufriedenstellend im Hinblick auf die Beurteilung hier angesprochener Strukturen und Gestaltmuster. Interne Strukturen (Endokranium, Sinus paranasales) ließen sich dagegen relativ problemlos erkennen und modellieren, denn solcherart Höhlungen (bzw. Strukturen mit der Dichte 0) zeigen sich als vollständig schwarze Flächen (vgl. Abb. 7.4) und lassen sich



mittels Blow-Tool mühelos anwählen (vgl. Kap. 5.2.4).

Vergleicht man die fotografischen Normaufnahmen mit den amira™-Normae, so sind keine eklatanten Abweichungen festzustellen (vgl. Kapitel 12). Im Gegenteil, es lassen sich diverse Strukturen besser am Modell als am realen Objekt diagnostizieren, was die Interpretation der mathematischen Resultate unterstützend erleichtert. Größe, Gestalt und strukturelle Beschaffenheit von FK, NK und BK lassen sich ekto- und endokraniel mühelos beurteilen. Die Isolation der großen funktionellen Schädelanteile (Fazial- und Neurokranium) lässt die Messung des Endokranielvolumens und die Erstellung eines volumetrischen FK-NK-Index zu, welcher weiteren Aufschluss über die differenzierenden Gefüge gibt (vgl. Tab. 6.17).

Die Betrachtung der externen und internen Morphologie der Basis cranii verdeutlicht, dass sämtliche Hominoidea – exklusive *Homo* – eine relativ homogene Gestaltung dieses Kompartiments aufweisen (vgl. Abb. 12.31 und 12.32). Dies betrifft sowohl die Gestalt der Fossae cranii als auch die Lage und Größe der Durchtrittsstellen von Gefäßen und Nerven (vgl. Abb. 7.3). Projiziert auf die Ergebnisse der multivariaten Analysen bestätigt dieser Befund die statistischen Resultate einer morphologisch konservierten und phylogenetisch alten/persistenten Struktur. Ebenso sind die erheblichen Differenzen im Fazial- und Neurokranium mit Hilfe der interaktiven Werkzeuge innerhalb des 3D-viewers optimal diagnostizierbar. Die in Abbildung 12.33 präsentierten mediansagittalen Schnittbilder veranschaulichen, dass es beträchtliche Unterschiede in den Knochendicken aber auch der internen Anordnung diverser Strukturen (z. B. Palatinum/Maxillare, Sinus, Endokranium) gibt.

7.3.3 ‚Funktionslose‘ Räume und ‚Pneus‘

Die Rekonstruktion paranasaler Strukturen wirft Fragen nach der Funktion dieser ‚leeren‘ oder ‚funktionslosen‘ Räume auf (BLANEY 1990). RAE und KOPPE (2004) beschreiben aufgrund physiologischer und biomechanischer Überlegungen zwei mögliche Funktionskomplexe: (1) extreme Oberflächenvergrößerung und erhöhter Blutdurchfluss im auskleidenden respiratorischen Schleimhautepithel zur Thermoregulation (Anwärmung oder Kühlung der Atemluft) und Verhinderung bakterieller Infektionen und (2) Gewichtsreduktion und Kompensation des mastikatorischen Stresses. Letzteres wird begründet durch die optimale Kraftverteilung in sogenannten ‚thin-walled bony shells‘, also dünnwandigen Schalenkonstruktionen (z.



B. Sinus, Orbitae, interorbitale Septen), welche mit einem Minimum an Materialaufwand – und folglich Gewicht – ein Maximum an Kraftkompensation erreichen (FEHRENBACH und HERRING 2002, PREUSCHOFT ET AL. 2002, WITZEL und PREUSCHOFT 2002). Jene ‚Schalen‘ repräsentieren zusätzliche stützende und protektive Einheiten zwischen den knöchernen Pfeilern des Fazialskeletts, welche als kompensatorische Strukturen gegen Torsions-, Druck- und Biegekräfte gesehen werden (vgl. Kap. 3.3.2). Experimentelle Tests oder gar Beweise für diese Hypothesen gibt es bis *dato* nicht. Dementsprechend resümieren RAE und KOPPE im Hinblick auf zukünftige Studien (2004 S. 218): „There are obviously many problems that hinder the evaluation of the sinus spaces. In contrast to other parts of the body, the head is a highly complex framework that serves as a host of highly specialized organs, such as the brain as well as the organs of special senses. [...] ...it will be impossible to elucidate the “true” biological function of the paranasal sinuses without considering their relationship to all relevant components of the head during ontogeny and phylogeny”.

Einer aus dieser Untersuchung heraus entstandenen Hypothese nach repräsentieren sowohl die partiell extrem überformten Pfeiler- und Balkenstrukturen (*Gorilla* und *Pongo*) als auch die beträchtlich expandierten Hohlräume des FK ‚Reservestrukturen‘ oder Orte der ‚freien Formveränderung‘ also Präadaptationen im Sinne organismischer Lizenzen. Offensichtlich bewirken ähnliche Biologien innerhalb der nicht-menschlichen Hominoidea auch ähnliche Morphen - die intergenerischen Unterschiede sind jedoch zu groß, um alleine durch konstruktiv-mechanistische und/oder funktionelle Notwendigkeiten erklärlich zu sein. Dies bedeutet, dass spezifische Formationen einerseits als Funktionskorrelate und andererseits als strukturelle Depots für zukünftige Adaptationen charakterisiert werden können. Davon betroffen sind mit großer Wahrscheinlichkeit die Supraorbitalregion (JACOBSHAGEN 1981), paranasale Strukturen, maxillare Pfeiler und die Interorbital- sowie Alveolarregion. Diese Kompartimente zeigen sich auch in den Homininenfossilien und deren ‚kurzer‘ Stammesgeschichte als höchst wandelbare Strukturen (RAK 1983, 1985; BILSBOROUGH UND RAE 2007).

Angesichts des anagenetischen Ansatzes und der hydraulischen Maschinenanalogie der Frankfurter Organismustheorie müssen die Luft- bzw. Stickstoffmonoxid (NO)-gefüllten Räume der Nasennebenhöhlen (HISCHMA 2005) als die Pneu-Theorie (vgl. Kap. 4.6.2) durchbrechende Gefüge gesehen werden. Sollten tatsächlich sämtliche formbildenden und -verändernden Vorgänge Resultate hydrodynamischer Prozesse in flüssigkeitsgefüllten Systemen sein, welche in einer kohärenten und graduell verlaufenden Formenfolge stehen, so ist



fraglich, in welcher Weise paranasale und pneumatisierte Strukturen des Schädels darin involviert sein könnten. Auch markgefüllte Räume des Kanium müssen durch das stets vorhandene knöcherne Trabekelwerk nicht unmittelbar als Pneu fungieren, konstruktionsmorphologisch sind vielmehr kombinierte Anpassungen dynamischer und statischer Massen erforderlich. Eine rein auf hydrophysikalischen Gesetzmäßigkeiten basierende ‚alternative‘ Evolutionstheorie stellt demzufolge einen reduktionistischen Ansatz dar, der den realen natürlichen Gegebenheiten eines Organismus keinesfalls gerecht wird.



7.4 Morphologische Muster und Trends – ein Fazit

Im Folgenden sollen die wesentlichen erfassten morphologischen Trends bzw. Muster dieser Studie stichpunktartig zusammengefasst und bündig kommentiert werden.

1. **Homo = einzigartige Form** – in sämtlichen Analysen zeigt sich, dass der KFK des anatomisch-modernen Menschen starke phänetische Abweichungen von den übrigen Genera der Hominoidea aufweist.
2. **Homo = erhöhte Trenngüte** – bezieht man die Konfigurationen von *Homo* in die Analysen ein, zeigt sich ein signifikanter Anstieg der Trennwahrscheinlichkeit.
3. **Homo = Enkephalisation** – die Gestalt des menschlichen Schädels scheint primär durch die enorme Zunahme des Hirnvolumens beeinflusst zu sein.
4. **Homo = unabhängige modulare Evolution** – generell scheinen sich die hier untersuchten Module in der Evolution zum anatomisch-modernen Menschen voneinander unabhängig gemacht zu haben.
5. **Hylobates = distinkte Morphe** – die untersuchten Spezies der Hylobatidae zeigen in allen Analysen eine von den übrigen nicht-menschlichen Gattungen abweichende Gestalt.
6. **Nicht-menschliche Hominoidea = Mastikation** – anders als bei *Homo*, formt der Mastikationsapparat maßgeblich die Schädelgestalt bei den übrigen Gattungen
7. **Allometrie = gestaltbildender Faktor** – Größenunterschiede haben einen großen Einfluss auf die kraniale Morphe (z. B. *Hylobates* und *Gorilla*).
8. **Ähnliche Biologie = ähnliche Morphe** – analoge Anforderungen kreieren vergleichbare Adaptationen und Schädelgestalten (z. B. *Gorilla* und *Pan*), divergierende Bedingungen (z. B. Allopatrie) erzeugen *vice versa* heterogene Formen.
9. **BK = konservierte Struktur** – die Schädelbasis erweist sich in sämtlichen Analysen – und auch morphognostisch – als deutlich homogenstes und persistentes Kompartiment (exklusive *Homo*), während FK und NK ‚formbarer‘ erscheinen.
10. **FK > NK > BK** – die Trenngüte innerhalb der Module nimmt vom Fazial- über das Neuro- zum Basikranium hin stetig ab, kongruent verhält es sich mit der ‚Wandelbarkeit‘ (vgl. Punkte 9 und 10).
11. **Integration FM/NM > NM/BM > FM/BM** – faziales und neurokraniales Modul kor-



relieren generell stärker miteinander als das neurokraniale mit dem basikranialen Modul. Die schwächste Wechselwirkung zeigen das faziale und das basikraniale Modul.

- 12. Juvenile = Uniformität** – die juvenilen Exemplare des Datensatzes zeigen in allen Analysen eine Affinität zueinander und/oder zu Formen mit einem niedrigeren FK-NK-Index, also größerem NK und kleinerem FK.
- 13. Funktionslose Strukturen = ‚morpho-adaptive Reserve‘** – paranasale Sinus und überformte kompensatorische Strukturen des FK wirken hypothetisch als strukturelle Depots der potenziellen Morphogenese.



7.5 Erörterungen zum vorliegenden Ansatz

Schlussfolgerungen aus einer multivariat-statistischen Analyse eines LM-Datensatzes können nur dann valide sein, wenn die Messpunkte präzise beschrieben, die Messung exakt vorgenommen und die mathematischen Analysen sachgemäß durchgeführt wurden. Die Fehlermessung zeigt, dass die intrasubjektive Abweichung für alle LM unterhalb der Ausschlusschwelle liegt (vgl. Tab. 5.6). Ob die örtliche Beschreibung der LM präzise genug ist, könnte nur eine intersubjektive Fehlermessung zeigen; diese wurde hier nicht durchgeführt. Die Ergebnisse der statistischen Analysen zeigen im Vergleich mit publizierten Arbeiten unter nahezu gleichartigen Bedingungen (Stichprobe, Messinstrument, Messpunkte) ähnliche Ergebnisse, so dass von einer objektiv korrekten Analyse ausgegangen wird.

Dass ein aus 85 LM bestehender Datensatz ein ‚zu viel‘ an Datenmasse darstellt, konnte in den empirischen Analysen nicht bestätigt werden. Allerdings erweist sich die Interpretation der inhärenten Muster als schwierig. Es bleibt fraglich, ob die Überdeterminiertheit spezifischer Strukturen eine Überlagerung der Variabilitäten in anderen Bereichen bewirkt. Geht man davon aus, dass die Methode auf fragmentierte Fossilien der Primaten übertragen werden könnte, wäre eine Reduktion auf die in der PCA gewichteten LM zweckmäßig. Es ist zudem sinnvoll, weitere kleinräumigere Module des Krania einzuteilen und deren Trennfähigkeiten zu testen.

Eventuell führt die Einbeziehung aller fünf Genera der Hominoidea zu einer stark erhöhten Heterogenität bzw. künstlich hervorgerufenen Variabilität der Datenstruktur. Die Isolierung der ‚großen Genera‘ (*Pongo*, *Gorilla*, *Pan* und *Homo*) unter Ausschluss der Hylobatidae wäre eine Maßnahme zur Verringerung der durch den Größenfaktor determinierten Variabilität. Desgleichen könnte die Homogenisierung der Altersstruktur und eine Verringerung der Anzahl einbezogenen Spezies pro Gattung für eine ‚Bereinigung‘ des Urdatensatzes bezüglich möglicher Störfaktoren sorgen. Allerdings sollten diese Modifikationen immer hinsichtlich der spezifischen Fragestellungen erfolgen, denn das Erkennen formbildender Muster wird durch die Einebnung der Variabilität teilweise stark beeinträchtigt oder kanalisiert. Es besteht die Gefahr einer selbsterfüllenden Prophezeiung, wenn ausschließlich jene Exemplare ausgewählt werden, die einen verifizierenden Einfluss auf die Hypothesentestung haben.



Real bestehende Differenzmuster zwischen Genera, Geschlechtern und Altersstufen können auch – wie dargestellt – aus einem Großdatensatz wie dem vorliegenden ‚herausgerechnet‘ werden.

Bedauerlicherweise gebot die extrem hohe Anzahl fazialer LM eine starke Reduktion für die Analyse der modularen Beziehungen, so dass die palatinalen Strukturen nicht einbezogen wurden. Rein morphognostisch sind Abweichungen von der generellen Morphologie des knöchernen Gaumens jedoch nur für *Homo* feststellbar (Verkürzung, Verbreiterung und parabolische Form), so dass diese ‚Auslassung‘ keinen entscheidenden Einfluss auf die Validität der Analysen haben sollte.

Die Erfassung des BK konnte aufgrund der ‚Verdeckung‘ der anterioren Anteile durch palatinalen Strukturen nur im posterior gelegenen ektokranielen Bereich erfolgen. Der vordere Anteil des BK bzw. die Fossa cranii anterior enthält nur wenige diskrete Strukturen und deren Einbeziehung würde kaum einen verändernden Einfluss auf die Analysen ausüben. Zudem konnte die interne Homogenität des BK mittels virtueller Modelle eindeutig nachgewiesen werden.

Virtuelle Rekonstruktionen mittels CT-Slices und Segmentationssoftware erfassen einen einzigen Schädel pro Gattung und Geschlecht. Somit sind weder adäquate Aussagen über die intra- noch die intergenerische Variabilität zu treffen. Es ist jedoch durchaus möglich, den Ansatz der vergleichenden Anatomie anzuwenden, um die mittels multivariater Statistik aufgedeckten Muster am jeweiligen Individuum darzustellen. Die Exemplare wurden bewusst so ausgewählt, dass sie keine Deformationen aufweisen bzw. eine ‚Aussenseitermorphologie‘ der jeweiligen Gattung repräsentieren.



7.6 GMM – pro und kontra einer innovativen Methode

Pro GMM

Ein dreidimensionales Objekt kann nur durch X-Y-Z-Werte räumlich präzise beschrieben werden. Die Konfiguration dieser Raumkoordinaten beinhaltet die mathematisch-geometrische Information und ermöglicht die exakte räumliche Rekonstruktion der untersuchten Form. Differenzen zwischen Formen respektive Konfigurationen lassen sich optimal kalkulieren, wenn die räumliche Information während der Analysen erhalten bleibt; dies gewährleisten die Methoden der GMM. Sofern die Kriterien für valide LM eingehalten werden und eine mathematisch korrekte Methode zur Beseitigung von Störfaktoren (Größe, Rotation, Translation) zur Anwendung kommt (hier GPA), entwickelt die GMM eigene Vorteile für die Erkennung musterhafter Gestaltwandel innerhalb spezifischer Gruppierungen *via* multivariat-statistischer Techniken.

Contra GMM

Die Komplexität eines dreidimensionalen Datensatzes erschwert die Interpretation der Resultate erheblich. Im Falle kraniomorphologischer Analysen addieren sich diese Deutungsschwierigkeiten mit denen, die sich für das hoch komplexe System kranialer Kompartimente ohnehin eröffnen. Elaborierte mathematische Methoden, welche diese Problematik vermindern sollen, erschließen sich dem ‚Nichtmathematiker‘ häufig nicht auf Anhieb, so dass Ergebnisse und Diskussionen derselben undurchschaubar und damit irrelevant bleiben. Möglicherweise kann die Kombination aus GMM-Daten und klassischen Distanzmaßen – in wechselseitiger Erhellung – einen Teil dieser Schwierigkeiten lösen. Der Gebrauch von Distanzmaßen der ‚klassischen‘ Schule ist auch heute noch durchaus sinnvoll. Verfügbare Referenzdatensätze (HOWELLS 1973, 1989) basieren bisher vorwiegend auf solchen Daten, die Erfassung der für die Variabilität ‚verantwortlichen‘ Distanzen in einer Faktorenanalyse gelingt einfacher und die Messungen erfordern keine aufwändigen Apparaturen, sind also für die Arbeit im Feld ideal geeignet. Auch gegenwärtig werden etliche Studien auf Distanzmaßbasis publiziert (HENKE ET AL. 1995, 1996, 1997; HENKE 1996; BRUNER ET AL. 2003, HARVATI 2003, ULHAAS 2006; DURBAND 2008; RIGHTMIRE ET AL. 2008; Schillaci 2008).



Abschließende Bemerkungen

Morphometrische Methoden haben seit den 90er Jahren durch die Synthese traditioneller multivariat-statistischer Methoden mit neuartigen Messeinrichtungen/Techniken zur dreidimensionalen Erfassung und Analyse von Formen einen Wandel erfahren. Die übersteigerte Darstellung dieser Veränderungen als ‚Revolution‘ ist trotz der vorliegenden Veränderungen metrischer Analysen eigentlich nicht gerechtfertigt. Die GMM ist noch immer als ‚junge‘ Disziplin zu bezeichnen, die empirische Erfahrungswerte und valide Richtlinien benötigt, um sich vollends in die morphometrische Forschung zu integrieren. Nichtsdestotrotz haben Landmarkanalysen und dreidimensionale Studien ein zukunftsweisendes Leistungsvermögen, mit dessen Hilfe alte Fragestellungen aufgegriffen und neu beleuchtet werden können.



8. Zusammenfassung

Mittels eines mechanischen Gelenkarm-Messgerätes (MicroScribe-G2) wurden 85 ektokraniale osteologische Messpunkte (Landmarks) bzw. dreidimensionale Koordinaten an ca. 520 Schädeln aus den fünf Gattungen der Hominoidea (Menschenaffen, Menschenartige) akquiriert. Das Messprotokoll umfasst die Gestalt des gesamten äußeren Schädels und kann in einem einzigen Arbeitsschritt bearbeitet werden. Aus dem Datensatz wurden – dem ‚üblichen Procedere‘ der Geometric Morphometrics (GMM) folgend – *via* Superimposition alle geometrischen Störfaktoren (Größe, Translation, Rotation) eliminiert und die verbleibenden Residuale bzw. ‚Gestalt-Variablen‘ diversen multivariat-statistischen Verfahren unterzogen (Faktoren, Cluster- und Korrelationsanalysen sowie statistische Tests). Es wurden drei Großdatensätze und einige Sub-Datensätze generiert, deren Resultate in einem vergleichenden Ansatz zur Diskussion kamen.

In einem weiteren Arbeitsgang wurden zehn Schädel (je einer pro Gattung und Geschlecht) mittels eines CT-Scanners radiologisch erfasst und etliche Strukturen (gesamtes Kranium, Endokranium, paranasale Hohlräume) mit Hilfe der Segmentationssoftware amira™ rekonstruiert. Die daraus resultierenden virtuellen Modelle dienen neben der visuellen und interaktiven Beurteilung relevanter Formationen auch der volumetrisch-quantitativen Erfassung verschiedener Teile des Schädels.

Eine der Hauptaufgaben anthropologischer Forschung besteht darin, Variabilität zu erfassen und diese auch quantitativ analysierbar zu machen. Dass es Unterschiede zwischen den Schädelmorphen der untersuchten Genera gibt, ist rein morphognostisch unzweifelhaft, es fehlt jedoch ein objektives Maß, um die Divergenzen mathematisch komparativ zu erfassen. Die Werkzeuge der Geometric Morphometrics (GMM) bieten durch die Eliminierung von Störfaktoren und den Erhalt der räumlichen Information über alle Analysen hinweg die Möglichkeit einer umfassenden Registrierung gestaltlicher Differenzen der äußeren Gestalt in drei Dimensionen.

Neben den genusspezifischen Divergenzen wurden gestaltliche Unterschiede zwischen den Gattungen und Geschlechtern ebenso analysiert wie allometrische und korrelativ-integrative



Wechselbeziehungen. Diese Fragestellungen wurden unter dem Großbereich „Morphologische Differenzierung“ subsummiert.

Morphologisch-integrative Prozesse sind in der Bildung der spezifischen Schädelformen und ihrer Veränderungen innerhalb der Onto- aber auch der Phylogenese von großem Interesse. Welche Mechanismen die Formung kranialer Strukturen beeinflussen und welches Ausmaß die wechselseitige Beeinflussung der modularen Kompartimente annimmt, ist im Hinblick auf die Rekonstruktion der ‚Formwandelabfolge‘ einer jeden Spezies hinreichend zu klären. Die Analysen dieses Teilabschnitts wurden unter der Bezeichnung „Modulare Integration“ vereinigt.

Radiologische Aufnahmen (CT, MRT, μ CT) bieten eine optimale Ergänzung zu den quantitativen Analysen, denn sie erlauben die nicht-invasive Darstellung interner Strukturen (z.B. Stirn- und Kieferhöhlen, Innenohr, Schädelbasis). Computer-basierte Modelle wurden aus CT-Scans und mit Hilfe der Segmentationssoftware amira™ in der Abteilung „Virtuelle Rekonstruktion“ dargestellt. Die Ableitung struktureller ‚Faktoren‘ für die Ausprägung spezifischer externer Schädelmerkmale aus diesen Modellen heraus wurde als ein primäres Ziel der vorliegenden Studie gesehen. Die Kombination multivariater Statistik mit computer-assistierten Rekonstruktionen eröffnete neue Perspektiven in der Diskussion um Gestaltvariabilität und evolutionsmorphologische Fragestellungen.

Die eingehende Diskussion der Resultate ermöglichte die Formulierung musterartiger Trends für die vorliegende Stichprobe.

Homo erwies sich über alle Analysen hinweg als diejenige Form mit den offensichtlich größten Divergenzen relativ zu den übrigen Gattungen. Bei isolierter Betrachtung der nicht-menschlichen Hominoidea zeigte sich *Hylobates* als diejenige Gattung mit der distinktesten Schädelgestalt. Während das Kranium des anatomisch-modernen Menschen primär von Enkephalisation und fazialer Retraktion (Orthognathisierung) dominiert ist, erweist sich das mastikatorische System als maßgeblich formbildendes Kompartiment bei den nicht-menschlichen Formen. Homogene allometrische Bedingungen und analoge Ökologien kreieren ähnliche Morphen; Verschiedenartigkeit der genannten Bedingungen bewirkt heterogene Gestalten. Integrativ-modulare Prozesse scheinen in der Evolution von *Homo* unabhängiger



voneinander geworden zu sein als bei den übrigen Gattungen. Generell zeigte die vorliegende Analyse, dass Fazial- und Neurokranium am stärksten miteinander wechselwirken und das Basikranium geringe Korrelationen in Bezug auf Gesichts- oder Hirnschädelveränderungen zeigt. Das Basikranium erwies sich bei den nicht-menschlichen Hominoidea und über alle Analysen hinweg als konservative und evolutiv-persistente Struktur mit dem geringsten Veränderungs-Potential. Juvenile Individuen innerhalb des Datensatzes zeigen eine hohe Affinität zueinander und zu Formen mit einem niedrigen FK-NK-Index, also kleinem Gesicht- und großem Hirnschädel. Dass *Gorilla* und *Pan* hypothetisch unterschiedliche Positionen auf derselben ontogenetischen Trajektorie besetzen, konnte durch eine Regressionsanalyse bestätigt werden. Das *Gorilla*-Kranium erweist sich dabei als diejenige Form, welche durch eine größenrelevante Prolongation der Schimpansen-Wachstumskurve erklärt werden kann.



9. Ausblick

Die Synthese dreidimensionaler GMM-Analysen mit virtuellen Rekonstruktionen ist ein leistungsfähiges Werkzeug für morphometrische Studien; dies wird durch die vorliegende kraniofaziale Analyse deutlich. Zur Klärung der komplexen Resultate solcher Untersuchungen ist die Einbeziehung mannigfaltiger biologischer Erkenntnisse aus den Bereichen Taxonomie, Evolutionsbiologie, Paläontologie, Funktionsmorphologie, Biomechanik, EvoDevo-Forschung, Molekularbiologie, Physiologie u. v. m. obligat.

Tomografien und die Rekonstruktionen *via* interaktiver 3D-Software etablieren sich immer stärker im Alltag gestaltnorphologisch forschender Wissenschaftler, auch und gerade bei der Analyse menschenartiger Fossilien und Artefakte. ‚Alte Fragen‘ nach allometrischen Faktoren, ontogenetischen Prozessen, phylogenetischen Adaptationen und modularer Integration werden erneut aufgegriffen und mit einem modernen Methodenrepertoire aus einer anderen ‚Perspektive‘ – nämlich der dreidimensionalen – beleuchtet. Derartige Ansätze erzielen erfahrungsgemäß umfassendere Ergebnisse, wenn ein multidisziplinäres Team von Spezialisten aus verschiedenen assoziierten Fachgebieten an der Interpretation arbeitet. Diese Idee brachte in den vergangenen Jahren eine Reihe vernetzt organisierter Foren, Datenbanken und Forschungsteams hervor. Primär zu nennen sind für die Bereiche GMM und virtuelle Analysen die Website der SUNY Stony Brook Morphometriker (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>) als frei zugängliches Informations- und Datenaustauschforum, die Homepage von Denise Slice (www.morphometrics.org) mit einem ähnlichen Ansatz, das European Network of Virtual Anthropology (EVAN, www.evan.at) als Verbund europäischer Firmen und Forscher mit Hauptsitz in Wien und der bedauerlicherweise nicht frei zugängliche Neanderthal Studies Professional Online Service (NESPOS, www.nespos.org) als umfassende Datenbank für virtuelle Neandertaler-Fossilien, -Artefakte und Fundorte. Letztere werfen einmal mehr Fragen nach dem Nutzen einer Vermarktung durch bzw. Abhängigkeit der Wissenschaft von Investoren mit kommerziellem Interesse auf. Dank der Möglichkeiten des WWW und moderner Datenbanksysteme sind sowohl der Wissens- und Datenaustausch als auch die Akkumulation derselben gegenwärtig einfacher denn je; dementsprechend sollte jeder Wissenschaftler im Interesse der Forschung die Verbreitung valider Daten anstreben. Der Urdaten-



satz der vorliegenden Arbeit nebst Messprotokoll wird aus diesen Gründen nach Abschluss des Promotionsverfahrens unter der Webadresse „http://www.uni-mainz.de/FB/Biologie/Anthropologie/thorolf_hardt.php“ veröffentlicht.

Bedauerlicherweise sind komplexe Ansätze, welche morphologische und molekulare Analysen miteinander vereinen, äußerst rar. Gerade für Fragestellungen genotypischer Determination und phänotypischer Plastizität wären solche Arbeiten von großer Bedeutung, denn so könnten wechselseitig gewichtige genetische und relevante morphologische Differenzen miteinander korreliert werden. Die Wechselbeziehungen zwischen sequenzieller Codierung und phänotypischer Ausprägung sind allerdings unter- und miteinander derart vernetzt, dass sich die Isolation der analytisch relevanten Strukturen als äußerst diffizil herausstellt. Erkenntnisse in diesem Bereich wären gerade für phylogenetische und taxonomische Fragestellungen von höchstem Wert. Aufgrund der komplexen Formerfassung kann die GMM möglicherweise einen Beitrag dazu leisten.

Die vorgestellten Analysen decken nur einen kleinen Teil der potentiell möglichen Untersuchungen am vorliegenden Datensatz ab. Es ergeben sich diverse ergänzende und/oder anhängige Ansätze für weitere Analysen, die im Folgenden gelistet werden:

- (1) Ergebnisse der dreidimensionalen Analyse könnten mittels klassischer Distanzmaße (und/oder EDMA; vgl. Kap 4.5) abgesichert bzw. alternativ erklärt werden. Die angewandte Software PAST böte sowohl die Möglichkeit der Distanzberechnung zwischen sämtlichen LM als auch eine EDMA-Analyse-Methode.
- (2) Die spezifische Konfiguration und analytische Herauslösung der juvenilen Individuen könnte in einem ausgewogenen Datensatz aus Individuen verschiedener Altersstufen eingehender analysiert werden. Zusätzlich wäre die Einbeziehung ontogenetischer Analysen des KFK an embryonalen bzw. fetalen Stadien sinnvoll.
- (3) Die Resultate des Bereichs ‚Modulare Integration‘ könnten mit den Methoden der EvoDevo-Disziplin aufgegriffen werden, um formbildende Wechselwirkungen zwischen Schädelkompartimenten durch heterochronische Prozesse zu erklären.
- (4) Eine größere Anzahl virtueller Modelle würde die Erstellung eines umfassenden ekto- und endokranielen Datensatzes ermöglichen, dessen Analysen mit den hier vorge-



stellten verglichen werden könnten. Rekonstruierte Fossilien könnten diesen Datensatz optimal ergänzen.

- (5) Die Funktion der paranasalen Strukturen und ihre Beziehung zu den evolutionsmorphologischen Gegebenheiten im Schädelskelett *via* GMM und computer-basierter Rekonstruktionen ist ein hochinteressanter Ansatz. Von großem Interesse dabei wäre die Testung der Hypothese, dass derartige Hohlräume als ‚Ressource‘ für relativ unabhängige Formveränderungen dienen.
- (6) Die Einbeziehung homininer Fossilien in die Datenmatrix könnte die Diskussion um morphologischen Trends bei Hominoidea bezüglich der spezifischen Hominini-Adaptationen erweitern. Hierbei wäre die Frage um die konservative Persistenz des BK von größter Wichtigkeit.

Zukünftig werden virtuelle Modelle das reale Objekt ersetzen; dies betrifft vordergründig einzigartige Fossilfunde. Die Techniken des CT- und MRT-Scanning sowie des Rapid Prototyping (insbesondere der Stereolithografie und des 3D-printing) ermöglichen das Zurückholen der virtuellen Modelle in die Realität und damit die nicht-destruktive Vervielfältigung und Begutachtung eines wertvollen Objektes. Die Genauigkeit der Rekonstruktionen wird mit jeder neuen Generation von Scannern und Softwarelösungen erhöht, wodurch die Unsicherheit bezüglich der Anwendbarkeit in einer Analyse vermindert wird. Auch die Anzahl dreidimensionaler Arbeiten wird sich weiter erhöhen, denn in diesem Bereich bemühen sich etliche Forscher um die Weiterentwicklung effizienter Werkzeuge und die Etablierung allgemein verbindlicher Analyseprozesse.

Tab. 9.1: Status der untersuchten Genera nach der Roten Liste der IUCN (International Union for Conservation of Nature)

Gattung	Status
<i>Hylobates</i>	Hohes bis sehr hohes Aussterberisiko
<i>Pongo</i>	Sehr hohes bzw. extrem hohes Aussterberisiko
<i>Gorilla</i>	Sehr hohes bzw. extrem hohes Aussterberisiko
<i>Pan</i>	Sehr hohes Aussterberisiko

Sämtliche analysierten nicht-menschlichen Gattungen sind nur noch durch vom Aussterben bedrohte oder zumindest extrem gefährdete Spezies vertreten

(vgl. Tab. 9.1). Es ist zu bedenken, dass der Verlust dieser Arten einen unwiederbringlichen Verlust biologischer Vielfalt und damit auch Information bedeutet. Um die menschliche



Stammesgeschichte, dem aktualistischen Prinzip folgend, rekonstruieren zu können, benötigt man für die Modellbildung innerhalb der Primatologie / Anthropologie nicht nur die entsprechenden Fossilien, sondern vordergründig rezente Vertreter der Primaten und speziell der uns am nächsten verwandten Spezies - der Menschenaffen.



10. Danksagung

An erster Stelle sind jene Personen zu nennen, die mich während der gesamten Entstehungszeit dieser Arbeit auf unterschiedlichste Weise professionell unterstützt und motiviert haben.

Meinem Doktorvater Herrn **Prof. Dr. Dr. h. c. XXX** (Inst. für Anthropologie / Johannes Gutenberg-Universität Mainz), der mir stets mit Rat und Tat zur Seite stand, gilt mein besonderer Dank. In zahlreichen Gesprächen und mit nahezu unerschöpflichen literarischen Tipps, war er eine wertvolle Quelle für fortwährende wissenschaftliche Inspiration, konstruktive Kritik und objektive Information.

Für das kurzfristige Einspringen als Zweitberichterstatter habe ich Herrn **Prof. Dr. Dr. Dr. XXX** (Emeritus / Inst. für Anthropologie / Johannes Gutenberg-Universität Mainz) zu danken.

Ein Doktorand benötigt eine Lebensfinanzierung – diese wurde mir durch die LandesGraduiertenförderung der Universität Mainz zur Verfügung gestellt. Für großes persönliches Engagement und initiativen Einsatz in dieser Sache gilt mein Dank Frau **XXX** (Förderungs- und Sozialberatung sowie Zentrale Kommission für die Graduiertenförderung/ Johannes Gutenberg-Universität Mainz).

Die im Weiteren genannten Personen haben mir in verschiedenen Phasen der Promotion Beratung, Hilfe, Ideen, Material, Arbeitsmöglichkeiten etc. zur Verfügung gestellt.

Herr **Prof. Dr. XXX** (Emeritus / Inst. für Paläontologie / Johannes Gutenberg-Universität Mainz), Herr **Dr. XXX** (inzwischen Forschungsinstitut Senckenberg / Ffm, vormals Inst. für Paläontologie / Johannes Gutenberg-Universität Mainz) und Herr **Dipl.-Geol. XXX** (Inst. für Paläontologie / Johannes Gutenberg-Universität Mainz) stellten mir in einer frühen Phase der Arbeit Material aus der Sammlung des Paläontologischen Institutes der Universität Mainz zur Verfügung.

Die Mitarbeiter der Feinmechaniker-Werkstatt des Fachbereichs Biologie an der Uni-Mainz mit dem Werkstattleiter Herrn **XXX** konstruierte mir die Arretierungsvorrichtung (Tripod)



für die Schädelmessungen.

Frau **XXX** (Medizinisch-technische Assistentin für Radiologie), Frau **XXX** (Leiterin MTARs) und der leitende Direktor Herr **XXX** halfen mir an der „Klinik und Poliklinik für diagnostische und interventionelle Radiologie“ bei den computertomografischen Aufnahmen und dem anschließenden Datentransfer.

Den Zugang zu musealen und institutionellen Sammlungen gewähren die Mitarbeiter der jeweiligen Häuser, sie werden hier im Folgenden gelistet – Ihnen gilt mein Dank.

In der Naturhistorischen Sammlung des „Museums Wiesbaden“ waren dies:

XXX (Kurator)

XXX (Magazinverwalter)

XXX (Präparator)

Am „Museum für Naturkunde“ der Humboldt-Universität zu Berlin halfen mir:

XXX (Kurator)

XXX (Konservatorin)

XXX (Präparator)

Am „Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg“ betreute mich:

XXX (Technische Assistentin)

Am „Institut für Rechtsmedizin“ der Johannes Gutenberg-Uni Mainz habe ich zu danken:

XXX (Pathologieassistent)

XXX (Pförtnerin und zentrale Informationsstelle)

Univ.-Prof. Dr. med. Dr. rer. nat. XXX (Direktor)

Einige Personen konnten meine zahllosen Fragen zu diversen Themen beantworten oder helfen mir bei der Suche nach Antworten.



PD Dr. XXX (derzeit freie wissenschaftliche Mitarbeiterin in den USA / ehemals Inst. für Anthropologie der Johannes Gutenberg-Universität Mainz) half mir mit Ihren Angaben zu den Exemplaren des rechtsmedizinischen Institutes Mainz aus.

Dipl.-Biol. XXX, ein Mitarbeiter der AG Meissner am Fachbereich Biologie der Uni-Mainz, besaß das unentbehrliche amira™-Know-How und hatte stets ein offenes Ohr für die vielen Fragen.

Dipl.-Biol. XXX (EVAN-Projekt am Department für Anthropologie / Universität Wien) lieferte notwendige Daten dreidimensionaler Messungen an *Pongo*-Kranien der Staatssammlung München.

Dr. XXX (derzeit Praktikant, Klett-Verlag Stuttgart) motivierte mich und war ein angenehmer Gesprächspartner in den langen Stunden des HiWi- und Institutsalltags.

Ein ganz besonderer Dank gilt jenen, die mich auf meinem Weg persönlich unterstützt und den mentalen und physischen „Freiraum“ geschaffen haben, der für eine Promotion unentbehrlich ist.

Meiner Frau **XXX** und meiner Tochter **XXX** sowie

meinen Eltern **XXX** und **XXX** und meinen Schwiegereltern **XXX** und **XXX**.



11. Literaturhinweise und Internetquellen

Literaturhinweise

ACKERMANN R R (2002): Patterns of covariation in the hominoid craniofacial skeleton: implications for palaeoanthropological models. *J Hum Evol* 42: 167-187.

ACKERMANN R R (2004): Ontogenetic integration of the hominoid face. *J Hum Evol* 48: 175-197.

ACKERMANN R R, CHEVERUD J M (2000): Phenotypic covariance structure in Tamarins (Genus *Saguinus*): a comparison of variation patterns using matrix correlation and common principal component analysis. *Am J Phys Anthropol* 111: 489-501.

ACKERMANN R R, CHEVERUD J M (2004): Morphological integration in primate evolution. In: Pigliucci M, Preston K (Hrsg.) *Phenotypic integration* Oxford University Press, Oxford, 464 S.

ADAMS D C, ROHLF F J, SLICE D E (2004): Geometric morphometrics: ten years of progress following the revolution. *Ital J Zool* 71: 5-16.

AHERN J C M (2005): Foramen magnum position variation in *Pan troglodytes*, Plio-Pleistocene hominids, and recent *Homo sapiens*: implications for recognizing the earliest hominids. *Am J Phys Anthropol* 127: 267-276.

AIELLO L, DEAN C (1990): *An introduction to human evolutionary anatomy*. Academic Press, London-San Diego-New York, 596 S.

ANATI E (1991): *Felsbilder: Wiege der Kunst und des Geistes*. U. Bär Verlag, Zürich, 256 S.

ANTÓN S C, SPOOR F, FELLMANN C D, SWISHER C C (2007): Defining *Homo erectus*: Size considered. In: Henke W, Tattersall I (Hrsg.) *Handbook of Paleoanthropology (Volume 2)*, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, S. 1655-1694.

ASHTON E H (1957): Age changes in the basicranial axis of anthropoidea. *Proc Zool Soc London* 129: 61-74.



AX P (1997): Das phylogenetische System. Urban & Fischer Verlag, Stuttgart-New York, 349 S.

BAAB K L (2008): The taxonomic implications of cranial shape variation in *Homo erectus*. *J Hum Evol* 54: 827-847.

BADYAEV A V, FORESMAN K R (2004): Evolution of morphological integration: I. functional units channel stress-induced variation in shrew mandibles. *Am Nat* 163: 868-879.

BADYAEV A V, FORESMAN K R, YOUNG R L (2005): Evolution of morphological integration: accommodation of stress-induced variation. *Am Nat* 166: 382-395.

BASTIR M, ROSAS A, LIEBERMAN D E, O'HIGGINS P (2008): Middle cranial fossa anatomy and the origin of modern humans. *Anat Rec (Hoboken)* 291: 130-140.

BASTIR M, ROSAS A, O'HIGGINS P (2006): Craniofacial levels and the morphological maturation of the human skull. *J Anat* 209: 637-645.

BEGUN D R (2007): How to identify (as opposed to define) a homoplasy: examples from fossil and living great apes. *J Hum Evol* 52: 559-572.

BEGUN D R, WARD C V (2005): Comment on "Pierolapithecus catalaunicus, a New Middle Miocene Great Ape from Spain". *Science* 308: 203c.

BEHRENS D (2003): *Gibt es kraniale Indikatoren für fakultative Bipedie? Eine vergleichend-primatologische Korrelationsstudie*. Unveröffentlichte Diplomarbeit am Institut für Anthropologie der Johannes Gutenberg-Universität Mainz, Betreuer: Prof. W. Henke, 100 S.

BERGE C, PENIN X (2004): Ontogenetic allometry, heterochrony, and interspecific differences in the skull of African apes, using tridimensional procrustes analysis. *Am J Phys Anthropol* 124: 124-138.

BERNHARD W, JUNG K (1998): *Sportanthropologie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-Jena-Lübeck, 383 S.



- BIEGERT J** (1963): The evaluation of characters of the skull hands and feet for primate taxonomy. In: Washburn S L (Hrsg.) *Classification and Human evolution*, Aldine, Chicago, S. 116-145.
- BILSBOROUGH A** (1978): Some aspects of mosaic evolution in hominids. In: Chivers D J, Joysey K A (Hrsg.) *Recent advances in primatology (Vol 3: Evolution)*, Academic Press, London-New York-San Francisco, 1004 S.
- BILSBOROUGH A, RAE T C** (2007): Hominoid cranial diversity and adaptation. In: Henke W, Tattersall I (Hrsg.) *Handbook of Paleoanthropology (Volume 2)*, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, S. 1031-1105.
- BININDA-EMONDS O R P, JEFFREY J E, RICHARDSON M K** (2003): Is sequence heterochrony an important evolutionary mechanism in mammals? *J Mammal Evol* 10: 335-361.
- BLANEY S** (1990): Why paranasal sinuses? *J Laryng Otol* 104: 690-693.
- BLUMENSCHINE R J** (1987): Characteristics of an early hominid scavenging niche. *Curr Anthropol* 28: 383-407.
- BLUNTSCHLI H** (1926): Rückwirkung des Kieferapparatus auf den Gesamtschädel. *Z Zahnärzte Orthoped* 18: 57-59.
- BOCK W J, VON WAHLERT G** (1965): Adaptation and the form function complex. *Evolution* 19: 269-299.
- BOESCH C** (1994): Hunting strategies of Gombe and Tai chimpanzees. In: McGrew W C, de Waal F B M, Wrangham R W, Heltne P (Hrsg.) *Chimpanzee Cultures*, Harvard University Press, Cambridge Mass., 484 S.
- BOLK L** (1926): *Das Problem der Menschwerdung*. Fischer-Verlag, Jena, 44 S.
- BOLKER J A** (2000): Modularity in development and why it matters to Evo-Devo. *Am Zool* 40: 770-776.
- BOOKSTEIN F L** (1989): "Size and shape": a comment on semantics. *Syst Zool* 38: 173-180.



BOOKSTEIN F L (1991): *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press, Cambridge, 455 S.

BOOKSTEIN F L (1996a): Biometrics, biomathematics, and the morphometric synthesis. *Bull Math Biol* 58: 313-365.

BOOKSTEIN F L (1996b): Combining the tools of Geometric Morphometrics. In: Marcus L F, Corti M, Loy A, Naylor G J P, Slice D E (Hrsg.) *Advances in morphometrics*, Plenum Press, New York, S. 131-152.

BOOKSTEIN F L (1997): Shape and the information in medical images: a decade of the morphometric synthesis. *Comput Vis Image Und* 66: 97-118.

BOOKSTEIN F L P, GUNZ P, MITTEROECKER H, PROSSINGER K, SCHAEFER K, SEIDLER H (2003): Cranial integration in *Homo*: singular warp analysis of the midsagittal plane in ontogeny and evolution. *J Hum Evol* 44: 167-187.

BOOKSTEIN F L, ROHLF F J (2004): From “mathematical dissection of anatomies” to morphometrics: a twenty-first-century appreciation of Charles Oxnard. In: Anapol F, German R Z, Jablonski N G (Hrsg.) *Shaping primate evolution*, Cambridge University Press, Cambridge, S. 378-390.

BOOKSTEIN F, SCHAEFER K, PROSSINGER H, SEIDLER H, FIEDLER M, STRINGER C, WEBER G W, ARSUAGA J L, SLICE D E, ROHLF F J, RECHEIS W, MARIAM A J, MARCUS L F (1999): Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern *Homo* by morphometric analysis. *Anat Rec (New Anat)* 257: 217-224.

BOYD E (1980): *Origins of the study of human growth*. University of Oregon Health Sciences Foundation, Oregon, 676 S.

BRADBURY J (2005): Molecular insights into human brain evolution. *PLoS biology* 3: 0367-0370.



BRÄUER G (1984): The “Afro-sapiens-hypothese” and hominid evolution in East Asia during the Late Middle and Upper Pleistocene. In: Andrews P, Franzen J L (Hrsg.) *The early evolution of man, with special emphasis on Southeast Asia and Africa*, *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 69: 145-165.

BRÄUER G, GRODEN C, GRÖNING F, KROLL A, KUPCZIK K, MBUA E, POMMERT A, SCHIEMANN T (2004): Virtual study of the endocranial morphology of the matrix-filled cranium from Eliye Springs, Kenya. *Anat Rec Part A* 276A: 113-133.

BREUER T, NDOUNDOU-HOCKEMBA M, FISHLOCK V (2005): First observation of tool use in wild Gorillas. *PLoS biology* 3: 0001-0003.

BROWN B, WARD S C (1988): Basicranial and facial topography in *Pongo* and *Sivapithecus*. In: Schwartz J H (Hrsg.) *Orang-utan biology*, Oxford University Press, New York, S. 247-262.

BRUCE E J, AYALA F J (1979): Phylogenetic relationships between man and the apes: Electrophoretic evidence. *Evolution* 33: 1040-1056.

BRUNER E (2004): Evolution, actuality, and species concept: a need for a paleontological tool. *Hum Evol* 19: 93-112.

BRUNER E, MANZI G (2005): Ct-based description and phyletic evaluation of the archaic human calvarium from Ceprano, Italy. *Anat Rec Part A* 285A: 643-658.

BRUNER E, MANZI G (2008): Paleoneurology of an “early” Neandertal: endocranial size, shape, and features of Saccopastore 1. *J Hum Evol* 54: 729-742.

BRUNER E, MANZI G, ARSUAGA J L (2003): Encephalization and allometric trajectories in the genus *Homo*: evidence from the Neanderthal and modern lineages. *PNAS* 100: 15335-15340.

BRUNER E, RIPANI M (2008): A quantitative and descriptive approach to morphological variation of the endocranial base in modern humans. *Am J Phys Anthropol* 8.



BRUNER E, SARACINO B, RICCI F, TAFURI M, PASSARELLO P, MANZI G (2004): Midsagittal shape variation in the Genus *Homo* by geometric morphometrics. *Coll Anthropol* 28: 99-112.

BRUNET M, GUY F, PILBEAM D, LIEBERMANN D E, LIKIUS A, MACKAYE H T, DE LEON M S P, ZOLLIKOEFER C P E, VIGNAUD P (2005): New material of the earliest hominid from the Upper Miocene of Chad. *Nature* 434: 752-755.

BRUNET M, GUY F, PILBEAM D, MACKAY H T, LIKIUS A, DJIMBOUMALBAYE A, BEAUVILAIN A, BLONDEL C, BOCHERENS H, BOISSERIE J-R, DE BONIS L, COPPENS Y, DEJAX J, DENYS C, DURINGER P, EISENMANN V, FANONE G, FRONTY P, GERAADS D, LEHMANN T, LIHOREAU F, LOUCHART A, MAHAMAT A, MERCERON G, MOUCHELIN G, OTERO O, CAMPOMANES P P, DE LEON P, RAGE J-C, SAPANET M, SCHUSTER M, SUDRE J, TASSY P, VALENTIN X, VIGNAUD P, VIRIOT L, ZAZZO A, ZOLLIKOEFER C (2002): A new hominid from the Upper Miocene of Chad, central Africa. *Nature* 418: 145-151.

BUDD G E, OLSSON L (2007): Editorial: a renaissance for evolutionary morphology. *Acta Zool* 88: I.

BULYGINA E, MITTEROECKER P, AIELLO L (2006): Ontogeny of facial dimorphism and patterns of individual development within one human population. *Am J Phys Anthropol* 131: 432-443.

BUSCH, WILHELM (2007): *Das grosse farbige Wilhelm Busch Album*. Bassermann Verlag, München, 400 S.

BYRNE R W (2007) Primate intelligence. In: Henke W, Tattersall I (Hrsg.) *Handbook of Paleoanthropology (Volume 2)*, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, S. 1273-1293.

CABANIS E A, BADAWI-FAYAD J, IBA-ZIZEN M T, ISTOC A, DE LUMLEY H, DE LUMLEY M A, COPPENS Y (2007): Computed tomography and cranial palaeoanthropology. *Bull Acad Natl Med* 191: 1069-1087.

CACHEL S (1996): Megandontia in the teeth of early hominids. *KAUPIA Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte*, 6: 119-128.



CHEVERUD J M (1982): Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution* 36: 499-516.

CHEVERUD J M (1984): Quantitative genetics and developmental constraints on evolution by selection. *J Theor Biol* 110: 155-172.

CHEVERUD J M (1995): Morphological integration in the saddle-backed tamarin (*Saguinus fuscicollis*). *Am Nat* 145: 63-89.

CHEVERUD J M (1996): Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *Am Zool* 36: 44-50.

COBB S N (2008): The facial skeleton of the chimpanzee-human last common ancestor. *J Anat* 212: 469-485.

COBB S N, O´HIGGINS P (2004): Hominins do not share a common ontogenetic trajectory. *J Exp Zool – Part B Mol Dev Evol* 302B: 302-321.

COLLARD M, WOOD B (2000): How reliable are human phylogenetic hypothesis? *PNAS* 97: 5003-5006.

COLLARD M, WOOD B (2007a): Defining the Genus *Homo*. In: Henke W, Tattersall I (Hrsg.) *Handbook of Paleoanthropology (Volume 2)*, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, S. 1575-1610.

COLLARD M, WOOD B (2007b): Hominin homoiology: an assessment of the impact of phenotypic plasticity on phylogenetic analyses of humans and their fossil relatives. *J Hum Evol* 52: 573-584.

CONARD N J (2003): Palaeolithic ivory sculptures from southwestern Germany and the origins of figurative art. *Nature* 426: 830-832.

COULY G (1976): La statique osseuse de la face. *Revue de Stomatologie* 77: 420-426.

CREEL N UND PREUSCHOFT H (1976): Cranial morphology of the lesser apes. A multivariate study. In: Rumbaugh D M (Hrsg.) *Gibbon and siamang*, Vol. 4, Karger, Basel, S. 219-303.



DASSOW G VON, MUNRO E (1999): Modularity in animal development and evolution: elements of a conceptual framework for EvoDevo. *J Exp Zool (Mol Dev Evol)* 285: 307-325.

DE WINTER W (2004): Convergent evolution in brain "shape" and locomotion in primates. In: Anapol F, German R Z, Jablonski N G (Hrsg.) *Shaping primate evolution*, Cambridge University Press, Cambridge, S. 206-228.

DEAN M C, WOOD B A (1984): Phylogeny, neoteny and growth of the cranial base in hominoids. *Folia primatol* 43: 157-180.

DEANER R O, BARTON R A, VAN SCHAIK C P (2003): Primate brains and life histories: renewing the connection. In: Kappeler P M, Pereira M E (Hrsg.) *Primate life histories and socioecology*, University of Chicago Press, Chicago, S. 233-265.

DEBEER G R (1985): *The development of the vertebrate skull*. The University of Chicago Press, Chicago, 552 S.

DELATTRE A, FENART R (1956): Analyse morphologique du splanchnocrane chez les primates et ses rapports avec le prognathisme. *Mammalia* 20: 169-323.

DELSON E, ELDREDGE N, TATTERSALL I (1977): Reconstruction of hominid phylogeny: a testable framework based on cladistic analysis. *J Hum Evol* 6: 263-278.

DEMES B (1981): Die Festigkeit von Primatenschädeln gegenüber mechanischen Beanspruchungen. *Z Morph Anthropol* 72: 47-64.

DEMES B (1985): Biomechanics of the primate skull base. *Adv Anat Embryol Cell Biol* 94: 1-59.

DEMES B, CREEL N (1988): Bite force, diet, and cranial morphology of fossil hominids. *J Hum Evol* 17: 657-670.

DINGLER H (1959): Die philosophische Begründung der Deszendenztheorie. In: Heberer G (Hrsg.) *Die Evolution der Organismen (2. Aufl. Band 1)*, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, S. 3-24.



DRYDEN I L, MARDIA K V (1998): *Statistical shape analysis*. John Wiley & Sons, Chichester, 376 S.

DUBRUL E L (1977): Early hominid feeding mechanisms. *Am J Phys Anthropol* 47: 305-320.

DUNBAR R I M (1992): Neocortex size as a constraint on group size in primates. *J Hum Evol* 20: 469-493.

DUNBAR R I M (1997): *Grooming, gossip, and the evolution of language*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 242 S.

DURBAND A C (2008): Artificial cranial deformation in Pleistocene Australians: the Coobool Creek sample. *J Hum Evol* 54: 795-813.

DYTHAM C (2003): *Choosing and using statistics: a biologist's guide*. Blackwell Publishers, Malden-Oxford-Victoria, 264 S.

ELLIOT D G (1913): *A review of Primates – 3 Bände*. American Museum of Natural History, New York.

ENARD W, PRZEWORSKI M, FISHER S E, LAI C S L, WIEBE V, KITANO T, MONACO A P, PÄÄBO S (2002): Molecular evolution of FOXP2, a gene involved in speech and language. *Nature* 418: 869-872.

ENDO B (1965): Distribution of stress and strain produced in the human facial skeleton by masticatory forces. *J Anthropol Soc Nippon* 73: 123-136.

ENDO B (1966): Experimental studies on the mechanical significance of the form of the human facial skeleton. *J Fac Sci Univ Tokyo (Sec 5)* 3: 1-106.

ENDO B (1970): Analysis of stresses around the orbit due to Masseter and Temporalis muscles respectively. *J Anthropol Soc Nippon* 78: 251-266.

ENLOW D H (1968): *The human face: an account of the postnatal growth and development of the craniofacial skeleton*. Hoeber Medical Division/Harper und Row, New York-Evanston-London, 303 S.



ENLOW D H (1982): *A Handbook of facial growth*, 2. Aufl., W B Saunders Co, Philadelphia, 510 S.

ENLOW D H (1990): *Facial growth*. Saunders, Philadelphia, 528 S.

ENLOW D H, HANS M G (1996): *Essentials of facial growth*. W B Saunders Co, Philadelphia, 303 S.

ENLOW D H, HUNTER W S (1968): The growth of the face in relation to the cranial base. *Rep Congr Eur Orthod Soc* 44: 321-335.

ENLOW D H, MCNAMARA J A (1973): The neurocranial basis for facial form and pattern. *Angle Othod* 43: 256-270.

ETTER W (1994): *Paläoökologie*. Birkhäuser Verlag, Basel-Boston-Berlin, 294 S.

FALK D (1980): Hominid brain evolution: the approach from paleoneurology. *Yearb Phys Anthropol* 23: 93-108.

FALK D (2007) Evolution of the primate brain. In: Henke W, Tattersall I (Hrsg.) *Handbook of Paleoanthropology (Volume 2)*, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, S. 1133-1162.

FASTNACHT M (2001): Fachwerkkonstruktion Saurierschädel. *JOGU Das Magazin der Johannes Gutenberg-Universität Mainz* 176: 14-16.

FEHRENBACH M J, HERRING S W (2002): *Illustrated anatomy of the head and neck*, 2. Ausg. Saunders, Philadelphia, 362 S.

FLEAGLE J G (1998): *Primate Adaptation and Evolution (Second Ed.)*. Academic Press, San Diego-London-Boston, 596 S.

FLEAGLE J G, REED K E (2004): The evolution of primate ecology: patterns of geography and phylogeny. In: Anapol F, German R Z, Jablonski N G (Hrsg.) *Shaping primate evolution*, Cambridge University Press, Cambridge, S. 353-367.



FROST S R, MARCUS L F, BOOKSTEIN F L, RADDY D P, DELSON E (2003): Cranial allometry, phylogeography, and systematics of large-bodied papionins (primates: Cercopithecinae) inferred from geometric morphometric analysis of landmark data. *Anat Rec Part A* 275A: 1048-1072.

GALDIKAS B M F (1985): Subadult male orangutan sociality and reproductive behaviour at Tanjung Puting Reserve. *Folia primatol* 45: 9-24.

GATTI S, LEVRERO F, MENARD N, GAUTIER-HION A (2004): Population and group structure of western lowland Gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) at Lokoue, Republic of Congo. *Am J Primatol* 63: 111-123.

GEISSMANN T (2002): Taxonomy and evolution of gibbons. *Evol Anthropol Suppl* 11: 28-31.

GEISSMANN T (2003): *Vergleichende Primatologie*. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 357 S.

GODFREY L R, SUTHERLAND M R (1995): What's growth got to do with it? Process and product in the evolution of ontogeny. *J Hum Evol* 29: 405-431.

GOETHE J W VON (1790): *Die Schriften zur Naturwissenschaft. Morphologische Hefte Abt. I Bd. 10 Deutsche Akademie der Naturforscher Leopoldina, Böhlau, Weimar.*

GONZÁLES-JOSÉ R, ESCAPA I, NEVES W A, CÚNEO R, PUCCIARELLI H M (2008): Cladistic analysis of continuous modularized traits provides phylogenetic signals in *Homo* evolution. *Nature* 453: 775-779.

GOODALL J (1986): *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of behaviour*. Harvard University Press, Cambridge Mass., 673 S.

GÖRKE O (1904): Beitrag zur funktionellen Gestaltung des Schädels bei den Anthropomorphen und Menschen durch Untersuchung mit Röntgenstrahlen. *Arch Anthropol* 1: 91-108.



GOSWAMI A (2006): Morphological integration in the carnivorian skull. *Evolution* 60: 169-183.

GOSWAMI A (2007): Cranial modularity and sequence heterochrony in mammals. *Evol Dev* 9: 290-298.

GOULD S J (1970): Evolutionary paleontology and the science of form. *Earth-Sci Rev* 6: 77-119.

GOULD S J (1973): The shape of things to come. *Syst Zool* 4: 401-404.

GOULD S J, LEWONTIN R C (1979): The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptionist programme. *Proc R Soc London, Ser B* 205: 147-164.

GOWER J C (1975): Generalized Procrustes Analysis. *Psychometrika* 40: 33-51.

GRAY J E (1825): An outline of an attempt at the disposition of Mammalia into tribes and families, with a list of the genera apparently appertaining to each tribe. *Ann Philos* 10: 337-344.

GRAY J E (1870): *Catalogue of monkeys, lemurs, and fruit-eating bats in the collection of the British Museum*. British Museum Trustees, London.

GRINE F (1988): *Evolutionary History of the „Robust“ Australopithecines*. Aldine DeGruyter, New York, 527 S.

GROVES C (1986): Systematics of the Great Apes. In: Swindler D R, Erwin J (Hrsg.) *Comparative Primate biology. 1: Systematics, evolution, and anatomy*, Alan R. Liss, New York, 836 S.

GROVES C (2001): *Primate Taxonomy*. Smithsonian Institute Press, Washington-London.

GROVES C P (1972): Systematics and phylogeny of gibbons. In: Rumbaugh D M (Hrsg.) *Gibbon and siamang*, Vol. 4, Karger, Basel, S. 1-89.

GUDDO M (1997) Ist die Konstruktionsmorphologie ein aktualistisches Prinzip der Paläontologie? *Cour Forsch-Ins Senck* 201: 145-160.



GUNZ P, HARVATI K (2007): The Neanderthal “chignon”: variation, integration, and homology. *J Hum Evol* 52: 262-274.

GUTMAN W F (1972a): Die Hydroskelett-Theorie. *Aufsätze und Reden der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 21: 1-91.

GUTMAN W F (1972b): Vom Hydroskelett zum Skelettmuskelsystem: Eine biotechnisch begründete Evolutions-Studie. *Mitteilungen des Institutes für leichte Flächentragwerke der Universität Stuttgart* (IL) 4 (Biologie und Bauen): 16-38.

GUTMANN W F (1991): Constructional principles and the quasi-experimental approach to organisms. In: Schmidt-Kittler N, Vogel K (Hrsg.) *Constructional morphology and Evolution*, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, S. 91-112.

GUY F, BRUNET M, SCHMITTBUHL M, VIRIOT L (2003): New approaches in hominoid taxonomy: morphometrics. *Am J Phys Anthropol* 121: 198-218.

HAIMOFF E H; CHIVERS D J; GITTINS S P, WHITTEN A J (1982): A phylogeny of gibbons based on morphological and behavioural characters. *Folia Primatologica* 39: 213-237.

HAIMOFF E H; GITTINS S P; WHITTEN A J, CHIVERS, D J (1984): A phylogeny and classification of gibbons based on morphology and ethology. In: Preuschoft H; Chivers D J; Brockelman, W Y, Creel N (Hrsg.) *The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology*, Edinburgh University Press, Edinburgh, S. 614-632.

HALLGRÍMSSON B, WILLMORE K, DORVAL C, COOPER D M L (2004): Craniofacial variability and modularity in macaques and mice. *J Exp Zool (Mol Dev Evol)* 302B: 207-225.

HAMMER Ø, HARPER D A T, RYAN P D (2001): Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9 Seiten; http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.

HARDT T, HENKE W (2006): Facial patterns in Cercopithecoidea and Hominoidea: a geometric approach. *Anthrop Anz* 64: 129-146.



HARDT T, HENKE W (2007): Stammesgeschichtliche Stellung des *Homo heidelbergensis*. In: Wagner G A, Rieder H, Zöllner L, Mick E (Hrsg.): *Homo heidelbergensis – Schlüsselfund der Menschheitsgeschichte*. Konrad Theiss Verlag, Stuttgart, S. 184-202.

HARIG G (1983): Zur Charakterisierung der wissenschaftstheoretischen Aspekte in der Aristotelischen Biologie und Medizin. In: Irmscher J, Müller R (Hrsg.) *Aristoteles als Wissenschaftstheoretiker: eine Aufsatzsammlung*, Akademie Verlag, Berlin, S. 159-170.

HARIG G, KOLLESCH J (2000): Naturforschung und Naturphilosophie in der Antike. In: Jahn I (Hrsg.) *Geschichte der Biologie*, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg-Berlin, S. 48-87.

HARVATI K (2003): Quantitative analysis of Neanderthal temporal bone morphology using three-dimensional geometric morphometrics. *Am J Phys Anthropol* 120: 323-338.

HARVATI K (2003): The Neanderthal taxonomic position: models of intra- and interspecific craniofacial variation. *J Hum Evol* 44: 107-132.

HARVEY P H, MARTIN R D, CLUTTON-BROCK T H (1986): Life histories in comparative perspective. In: Smuts B B, Cheney D L, Seyfarth R W, Wrangham R W, Struhsaker T T (Hrsg.) *Primate Societies*, The University of Chicago Press, Chicago, S. 181-196.

HARVEY P H, MARTIN R D, CLUTTON-BROCK T H (1986): Life histories in comparative perspective. In: Smuts B B, Cheney D L, Seyfarth R M, Wrangham R W, Struhsaker T T (Hrsg.) *Primate Societies*, The University of Chicago Press, Chicago, S. 181-196.

HEMMER H (1967): *Allometrie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 98 S.

HEMMER H (1971): Beitrag zur Erfassung der progressiven Cephalisation bei Primaten. *Proceedings of the 3rd international congress of primatology*, Zürich 1970, Vol. 1, Karger, Basel, S. 99-107.

HEMMER H (1974): Progressive Cephalisation und Dauer der Jugendentwicklung bei Primaten, nebst Bemerkungen zur Situation bei Vor- und Frühmenschen. In: Bernhard W, Kandler A (Hrsg.) *Bevölkerungsbiologie*, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, S. 527-533.



HEMMER H (2007): Estimation of basic life history data of fossil hominids. In: Henke W, Tattersall I (Hrsg.) *Handbook of Paleoanthropology (Volume 2)*, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, S. 587-619.

HENKE W (1996): The phylogenetic position of the Dmanisi mandible. In: Xirotiris N I (Hrsg.) *Proceedings of the E. M. Winkler Symposium: perspectives in anthropology of past and present populations*, Publications of the Department of Anthropology, University of Komotini, Xanthi/Komotini, Griechenland, S. 24-45.

HENKE W (1997): Quantitativ-morphologische Verfahren zur osteologischen Analyse – kritische Evaluierung konventioneller Verfahren und innovative Ansätze. „Ist Morphometrie noch zeitgemäß?“. *Bull. Soc. Suisse d'Anthrop.* 3(1): 1-18.

HENKE W (2007): Historical overview of paleoanthropological research. In: Henke W, Tattersall I (Hrsg.) *Handbook of Paleoanthropology (Volume 1)*, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, S. 1-65.

HENKE W, ALT K W, ROTHE H (1997): Taxonomische Marginalien zum Dmanisi-Unterkiefer aufgrund dentalmorphologischer Vergleichsanalysen. In: Landesdenkmalamt Baden-Württemberg (Hrsg.) *Beiträge zur Archäozoologie und Prähistorischen Anthropologie*, Konrad Theiss Verlag, Stuttgart, S. 125-133.

HENKE W, BRÄUER G, SCHULTZ M (1996): Der hominide Unterkiefer von Dmanisi: Morphologie, Pathologie und Analysen zur Klassifikation. In: Röm.-Germ. Zentralmuseum Mainz (Hrsg.) *Die Wirbeltierfauna des Villafranchium von Dmanisi und ihre biostratigraphische Bedeutung*, Jahrbuch des RGZM, Mainz, S. 205-225.

HENKE W, HARDT T (2007, *im Druck*): Origin, Evolution and Dispersal of the Genus *Homo*. – A never ending debate? In: Delson E, MacPhee R (Hrsg.) *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. Springer, Berlin-Heidelberg-New York.

HENKE W, ROTHE H (1994): *Paläoanthropologie*. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 699 S.



HENKE W, ROTHE H (1997): Zahnphylogenie der nicht-menschlichen Primaten. In: Alt K W, Türp J C (Hrsg.) *Die Evolution der Zähne; Phylogenie-Ontogenie-Variation*, Quintessenz Bibliothek, Berlin-Chicago-London, S. 229-278.

HENKE W, ROTHE H (1998): *Stammesgeschichte des Menschen*. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 349 S.

HENKE W, ROTHE H (2003): *Menschwerdung*. Fischer, Frankfurt a. M., 129 S.

HENKE W, SIMON C, ROTHE H (1995): Qualitative and quantitative analysis of the Dmanisi mandible. In: Radlanski R, Renz H (Hrsg.) *Proceedings of the 10th international Symposium on Dental Morphology*, "M" Marketing Services, Berlin, S. 449-464.

HENKE W, TATTERSALL I (Hrsg. / 2007): *Handbook of Paleoanthropology (Volume 1-3)*. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 2173 S.

HENNEBERG M, DE MIQUEL C (2004): Hominins are a single lineage: brain, body size variability does not reflect postulated taxonomic diversity of hominins. *Homo* 55: 21-37.

HENNIG W (1950): *Grundzüge einer phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin, 370 S.

HERRGEN M (2008): *Wissenschaftstheoretische Analyse der Anthropologie im biotechnologischen Zeitalter*. Inauguraldissertation, Johannes Gutenberg-Universität Mainz / Inst. f. Anthropologie, Mainz, 224 S.

HERRING S (1993): Formation of the vertebrate face: epigenetic and functional interpretations. *Am Zool* 33: 472-483.

HERRING S W (2007): Masticatory muscles and the skull: a comparative perspective. *Arch Oral Biol* 52: 296-299.

HILLOOWALA R A, TRENT R B (1988): Supraorbital ridge and masticatory apparatus I: primates. *Hum Evol* 3: 343-350.



HISCHMA S (2005): *Vergleich verschiedener Methoden zur Messung der Stickstoffmonoxid-Konzentration in den Atemwegen von Säuglingen*. Inaugural-Dissertation, Universität Duisburg-Essen / Medizinische Fakultät, Hamburg, 79 S.

HLUSKO L J (2004): Perspective: Integrating the genotype and phenotype in hominid paleontology. *PNAS* 101: 2653-2657.

HOFER H O (1952): Der Gestaltwandel des Schädels der Säugetiere und Vögel mit besonderer Berücksichtigung der Knickungstypen der Schädelbasis. *Verhandlungen Anatomische Gesellschaft* 50: 102-113.

HOFER H O, SPATZ W (1963): Studien zum Problem des Gestaltwandels des Schädels der Säugetiere, insbesondere der Primaten. *Z Morph Anthropol* 53: 29-52.

HOLLOWAY R L, BROADFIELD D C, YUAN M S (2004): *The human fossil record (Band 3: endocasts and the paleoneurological evidence)*. Wiley-Liss, New York, 315 S.

HOWELLS W W (1973): Cranial variation in man. *Pap Peabody Museum of Archaeol Ethnol, Harvard University* 67, Cambridge, Mass., 259 S.

HOWELLS W W (1989): Skull shapes and the map. *Pap Peabody Museum of Archaeol Ethnol, Harvard University* 79, Cambridge, Mass., 189 S.

HUBLIN J J (1986): Some comments on the diagnostic features of *Homo erectus*. *Anthropos (Brno)* 23: 175-187.

HYLANDER W L (1975): Incisor size and diet in anthropoids with special reference to Cercopithecoidea. *Science* 189: 1095-1089.

HYLANDER W L (1988): Implications if *In Vivo* experiments for interpreting the functional significance of "robust" australopithecine jaws. In: Grine F (Hrsg.) *Evolutionary History of the „Robust“ Australopithecines*. Aldine DeGruyter, New York, S. 55-84.

HYLANDER W L, PICQ P G (1991): Masticatory-stress hypotheses and the supraorbital region of primates. *Am J Phys Anthropol* 86: 1-36.



HYLANDER W L, PICQ P G, JOHNSON K R (1991): Function of the supraorbital region of primates. *Archs oral Biol* 36: 273-281.

JACOBSHAGEN B (1981): *Die Variabilität des Schädels pongider und hominider Primaten: vergleichend funktionell-morphologische Untersuchung unter besonderer Berücksichtigung der vom Kauapparat belasteten Strukturen*. Dissertation, Universität Hamburg / FB Biologie, Hamburg, 293 S.

JAHN I (2000a): Naturphilosophie und Empirie in der Frühaufklärung (17. Jh.). In: Jahn I (Hrsg.) *Geschichte der Biologie*, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg-Berlin, S. 196-230.

JAHN I (2000b): Biologische Fragestellungen in der Epoche der Aufklärung (18. Jh.). In: Jahn I (Hrsg.) *Geschichte der Biologie*, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg-Berlin, S. 231-273.

JERISON J H (1973): *Evolution of the brain and intelligence*. Academic Press, New York-London, 482 S.

JONKE E, PROSSINGER H, BOOKSTEIN F L, SCHAEFER K, BERNHARD M, FREUDENTHALER J W (2007): Secular trends in the facial skull from the 19th century to the present, analyzed with geometric morphometrics. *Am J Orthod Dentofacial Orthop* 132: 63-70.

JUNKER T (2000): Charles Darwin und die Evolutionstheorien des 19. Jahrhunderts. In: Jahn I (Hrsg.) *Geschichte der Biologie*, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg-Berlin, S. 356-385.

KAESSMANN H, PÄÄBO S (2002): The genetical history of humans and great apes. *J Int Med* 251: 1-18.

KAPPELER P M, PEREIRA M E, VAN SCHAIK C P (2003): Primate Life Histories and Socioecology. In: Kappeler P M, Pereira M E (Hrsg.) *Primate Life Histories and Socioecology*, The University of Chicago Press, Chigaco-London, S. 1-20.



KAY R F, UNGAR P S (1997): Dental evidence for the diet in some Miocene Catarrhines with comments on the interpretation of adaptation. In: Begun D, Ward C V, Rose M D (Hrsg.) *Function, phylogeny, and fossils: Miocene hominoid evolution and adaptations*, Plenum Press, New York-London, S. 131-151.

KENDALL D G (1984): Shape-manifolds, Procrustean metrics and complex projective spaces. *Bull Lond Math Soc*, 16: 81-121.

KENDALL D G (1985): Exact distributions for shapes of random triangles in convex sets. *Advan Appl Prob*, 17: 308-329.

KENDALL G D (1977): The diffusion of shape. *Adv Appl Probab* 9: 428-430.

KIMURA M (1983): *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, 384 S.

KLINGENBERG C P, BADYAEV A V, SOWRY S M, BECKWITH N J (2001): Inferring developmental modularity from morphological integration: analysis of individual variation and asymmetry in bumblebee wings. *Am Nat* 157: 11-23.

KLINGENBERG C P, MEBUS K, AUFRAY J-C (2003): Developmental integration in a complex morphological structure: how distinct are the modules of the mouse mandible? *Evol Dev* 5: 522-531.

KLINGENBERG C P, ZAKLAN S D (2000): Morphological integration between developmental compartments in the *Drosophila* wing. *Evolution* 54: 1273-1285.

KNOTT C (1999): Orangutan behavior and ecology. In: Dolhinow P, Fuentes A (Hrsg.) *The nonhuman primates*, Mayfield Publishing Co., Mountain View, S.50-57.

KNUSSMANN R (1988): *Anthropologie: Handbuch der vergleichenden Biologie des Menschen; Band I: Wesen und Methoden der Anthropologie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-New York, 743 S.

KOLLMANN J (1898): *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen*. Gustav Fischer Verlag, Jena, 658 S.



KONO R T (2004): Molar enamel thickness and distribution patterns in extant great apes and humans: new insights based on 3-dimensional whole crown perspective. *Anthropol Sci* 112: 121-146.

KOPPE T, OHKAWA Y (1999): Pneumatization of the Facial Skeleton in Catarrhine Primates. In: Koppe T, Nagai H, Alt KW (Hrsg.): *The Paranasal Sinuses of Higher Primates: Development, Function, and Evolution*, Chicago, Quintessence, 258 S.

KROGH C VON (1959): Stellung der Hominiden im Rahmen der Primaten. In: Heberer G (Hrsg.) *Die Evolution der Organismen (2. Aufl. Band 2)*, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, S. 917-950.

KROGMAN W M (1931a): Studies in growth changes in the skull and face of anthropoids: growth changes in the skull and face of gorilla. *Am J Anat* 46: 325-342.

KROGMAN W M (1931b): Studies in growth changes in the skull and face of anthropoids: growth changes in the skull and face of chimpanzee. *Am J Anat* 47: 325-342.

KROGMAN W M (1931c): Studies in growth changes in the skull and face of anthropoids: growth changes in the skull and face of orang utan. *Am J Anat* 47: 343-365.

KUMMER B (1975): Biomechanik fossiler und rezenter Wirbeltiere. *Natur und Museum* 105: 156-167.

LAMBERT D M, HUGHES A J (1984): Misery of functionalism. Biological function: a misleading concept. *Rivista di Biologia* 77: 477-501.

LAUDER G V (1990): Functional morphology and systematics: studying functional patterns in an historical context. *Annu Rev Ecol Syst* 21: 317-340.

LAZENBY R A, COOPER D M L, ANGUS S, HALLGRÍMSSON B (2008): Articular constraint, handedness, and directional asymmetry in the human second metacarpal. *J Hum Evol* 54: 875-885.



LEAMY L J, ROUTMAN E J, CHEVERUD J M (1999): Quantitative trait loci for early- and late-developing skull characters in mice: a test of the genetic independence model of morphological integration. *Am Nat* 153: 201-214.

LEIGH S R (2006): Cranial ontogeny of papio baboons (*Papio hamadryas*). *Am J Phys Anthropol* 130: 71-84.

LELE S R, RICHTSMIEIER J T (2001): *An invariant approach to statistical analysis of shape*. Chapman and Hall – CRC Press, London, 328 S.

LESTREL P E (2000): *Morphometrics for the life sciences*. World Scientific, Singapore-New Jersey-London, 260 S.

LIEBERMAN D E (1998): Sphenoid shortening and the evolution of modern human cranial shape. *Nature* 393: 158-162.

LIEBERMAN D E, MCBRATNEY B M, KROVITZ G (2002): The evolution and development of cranial form in *Homo sapiens*. *PNAS* 99: 1134-1139.

LIEBERMAN D E, ROSS C F, RAVOSA M J (2000): The primate cranial base: ontogeny, function, and integration. *Yearb Phys Anthropol* 43: 117-169.

LOCKWOOD C A, KIMBEL W H, LYNCH J M (2004): Morphometrics and hominoid phylogeny: Support for a chimpanzee-human clade and differentiation among great ape subspecies. *Proc Natl Acad Sci USA* 101: 4356-4360.

LÖTHER R (2000): Vorwissenschaftliche biologische Kenntnisse und Traditionen. In: Jahn I (Hrsg.) *Geschichte der Biologie*, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg-Berlin, S. 27-47.

MAFART B, GUIPERT G, DE LUMLEY M-A, SUBSOL G (2004): Three-dimensional computer imaging from hominid fossils: a new step in human evolution studies. *Can Assoc Radiol J* 55: 264-270.

MAGWENE P M (2001): New tools for studying integration and modularity. *Evolution* 55: 1734-1745.



MAHNER M, BUNGE M (2000): Philosophische Grundlagen der Biologie. Springer Verlag, Berlin, 402 S.

MAIER W (1980): Konstruktionsmorphologische Studien am Gebiß der rezenten Prosimiae. *Abh Senckenb Naturf Ges* 538: 1-158.

MAIER W, SCHNECK G (1981): Konstruktionsmorphologische Untersuchungen am Gebiß der hominoiden Primaten. *Z Morph Anthropol* 72: 127-169.

MANN A, WEISS M (1996): Hominoid phylogeny and taxonomy: a consideration of the molecular and fossil evidence in a historical perspective. *Mol Phylogenet Evol* 5: 169-181.

MARROIG G, CHEVERUD J M (2001): A comparison of phenotypic variation and covariation patterns and the role of phylogeny, ecology, and ontogeny during cranial evolution of New World monkeys. *Evolution* 55: 2576-2600.

MARROIG G, CHEVERUD J M (2001): A comparison of phenotypic variation and covariation patterns and the role of phylogeny, ecology, and ontogeny during cranial evolution of New World monkeys. *Evolution* 55: 2576-2600.

MARTIN M (1928): *Lehrbuch der Anthropologie in systematischer Darstellung; zweiter Band: Kraniologie, Osteologie (2. Aufl.)*. Gustav Fischer Verlag, Jena.

MAYR E (1942): Systematics and the origin of species. Columbia University Press, New York, 372 S.

MAYR E (1984): *Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. Vielfalt, Evolution und Vererbung*. Springer, Berlin-Heidelberg-New York, 766 S.

MAYR E, PROVINE W B (1998): *The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification of biology*. Harvard University Press, Harvard, 504 S.

MCHEHRY H M (1982): The pattern of human evolution: Studies on bipedalism, mastication, and encephalization. *Ann Rev Anthropol* 11: 151-173.

MCNULTY K P (2004): A geometric morphometric assessment of hominoid crania: conservative African apes and their liberal implications. *Ann Anat* 186: 429-433.



M McNULTY K P, FROST S R, STRAIT D S (2006): Examining affinities of the Taung child by developmental simulation. *J Hum Evol* 51: 274-296.

MEDER A (2007): Great ape social systems. In: Henke W, Tattersall I (Hrsg.) *Handbook of Paleoanthropology (Volume 2)*, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, S. 1235-1271.

MENKE P (2007): *Chimäre Archonta? Vergleichend-morphologische Studien zur Hyolaryngealregion mit Brevia zur Dental- und Tarsalmorphologie*. Dissertation, Johannes Gutenberg-Universität Mainz / Inst. f. Anthropologie, Mainz, 309 S. + Anhang.

METZGER K A, DANIEL W J T, ROSS C F (2005): Comparison of beam theory and finite element analysis with in vivo bone strain data from the Alligator cranium. *Anat Rec Part A* 283A: 331-348.

MIGUEL C DE, HENNEBERG M (2001): Variation in hominid brain size: how much is due to method? *HOMO – J Comp Hum Anat* 3-58.

MINELLI A (1993): *Biological Systematics. The State of the art*. Chapman und Hall, London, 406 S.

MINUGH-PURVIS N, MCNAMARA K J (Hrsg. 2002): *Human Evolution through developmental change*. The John Hopkins University Press, Baltimore, 508 S.

MITTEROECKER P, GUNZ P, BERNHARD M, SCHAEFER K, BOOKSTEIN F L (2004): Comparison of ontogenetic trajectories among great apes and humans. *J Hum Evol* 46 (6): S. 679-698.

MOLL K J, MOLL M (2000): *Kurzlehrbuch Anatomie*. Urban & Fischer Verlag, München-Jena, 716 S.

MORENO K, WROE S, CLAUSEN P, MCHENRY C, D'AMORE D C, RAYFIELD E J, CUNNINGHAM E (2008): Cranial performance in the Komodo dragon (*Varanus komodoensis*) as revealed by high-resolution 3-D finite element analysis. *J Anat* 221: 736-746.



MOSS M L, MOSS-SALENTIJN L, VILMANN H, NEWELL-MORRIS L (1982): Neuro-skeletal topology of the primate basicranium: its implications for the "fetalization hypothesis". *Gegenb Morphol Jahrb* 128: 58-67.

MOYÁ-SOLÁ S, KÖHLER M, ALBA D M, CASANOVAS-VILAR I, GALINDO J (2004): *Pierolapithecus catalaunicus*, a New Middle Miocene Great Ape from Spain. *Science* 306: 1339-1344.

MÜLLER T (2005): Zur Orbitastruktur von Cercopithecoidea und Hominoidea: eine Pilotstudie zur 2D- und 3D-Geometrie. *Diplomarbeit*, Johannes Gutenberg-Universität Mainz / Inst. f. Anthropologie, Mainz, 201 S.

NABIELEK R (2000): Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn I (Hrsg.) *Geschichte der Biologie*, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg-Berlin, S. 88-160.

NACHTIGALL W (1991): Functional aspects of morphology. In: Schmidt-Kittler N, Vogel K (Hrsg.) *Constructional morphology and Evolution*, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, S. 31-40..

NEEDHAM A E (1950): The form-transformation of the abdomen of the female pea-crab *Pinnotheres pisum*. *Proc Roy Soc (Lond)*, 137: 115-136.

NEWTON-FISHER N E (2007): Chimpanzee Hunting behaviour. In: Henke W, Tattersall I (Hrsg.) *Handbook of Paleoanthropology (Volume 2)*, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, S. 1321-1346.

O'HIGGINS P (2000): Advances in approaches to the study of morphological variation in the hominid fossil record: biology, landmarks and geometry. *J Anat* 197: 103-120.

O'HIGGINS P (2001): The study of morphological variation in the hominid fossil record: biology, landmarks and geometry. *J Anat* 197: 103-120.

O'HIGGINS P, PAN R L (2004): Advances in the analysis of form and pattern: facial growth in African colobines. In: Anapol F, German R Z, Jablonski N G (Hrsg.) *Shaping primate evolution*, Cambridge University Press, Cambridge, S. 24-44.



OLSON E C, MILLER R L (1958): *Morphological integration*. The University of Chicago Press, London, 355 S.

PAN R, OXNARD C E (2002): Craniodental variation among Macaques (*Macaca*), nonhuman primates. *BMC Evol Biol* 2: 1-12.

PENROSE L S (1954): Distance, size and shape. *Ann Eugen* 18: 337-343.

PFRETZSCHNER H-U (1997): Anpassung der Zahnmorphologie an die Ernährung bei rezenten und fossilen Säugetieren. In: Alt K W, Türp J C (Hrsg.) *Die Evolution der Zähne; Phylogenie-Ontogenie-Variation*, Quintessenz Bibliothek, Berlin-Chicago-London, S. 423-448.

PICQ P G, HYLANDER W L (1989): Endo's stress analysis of the primate skull and the functional significance of the supraorbital region. *Am J Phys Anthropol* 79: 393-398.

PIGLIUCCI M, PRESTON K (2004): *Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes*. Oxford University Press, New York, 464 S.

PILBEAM D, GOULD S J (1974): Size and scaling in human evolution. *Science* 186: 892-901.

POLANSKI J M, FRANCISCUS R G (2006): Patterns of craniofacial integration in extant *Homo*, *Pan*, and *Gorilla*. *Am J Phys Anthropol* 131: 38-49.

PONCE DE LEÓN M S, ZOLLIKOFER C P E (1999): New evidence from LeMoustier 1: computer-assisted reconstruction and morphometry of the skull. *Anat Rec* 254: 474-489.

PONCE DE LEÓN M S, ZOLLIKOFER C P E (2001): Neanderthal cranial ontogeny and its implications for late hominid diversity. *Nature* 412: 534-538.

PREUSCHOFT H (1989): Biomechanical approach to the evolution of the facial skeleton of hominoid primates. *Progr Zool* 35: 421-431.

PREUSCHOFT H, WITTE H, WITZEL U (2002): Pneumatized spaces, sinuses and spongy bones in the skull of primates. *Anthropol Anz* 60: 67-79.

PREUSCHOFT H, WITZEL U (2004a): A biomechanical approach to craniofacial shape in primates, using FESA. *Ann Anat* 186: 397-404.



PREUSCHOFF H, WITZEL U (2004b): Functional structure of the skull in Hominoidea. *Folia primatol (Basel)* 75: 219-252.

PREUSCHOFF H, WITZEL U (2005): Functional shape of the skull in vertebrates: which forces determine skull morphology in Lower Primates and ancestral synapsids? *Anat Rec Part A* 283A: 402-413.

PREUSS T M (2001): The discovery of cerebral diversity: an unwelcome scientific revolution. In: Falk D, Gibson (Hrsg.) *Evolutionary anatomy of the primate cerebral cortex*, Cambridge University Press, Cambridge, S. 138-164.

RADINSKY L B (1975): Primate Brain Evolution. *Am Sci* 63: 656-663.

RADINSKY L B (1985): Approaches in evolutionary morphology: a search for patterns. *Ann Rev Ecol Syst* 16: 1-14.

RAE T C, KOPPE T (2004): Holes in the head: evolutionary interpretations of the paranasal sinuses in catarrhines. *Evol Anthropol* 13: 211-223.

RAFFERTY K L, HERRING S W, MARSHALL C D (2003): Biomechanics of the rostrum and the role of facial sutures. *J Morph* 257: 33-44.

RAK Y (1983): *The Australopithecine Face*. Academic Press, New York, 169 S.

RAK Y (1985): Australopithecine taxonomy and phylogeny in the light of facial morphology. *Am J Phys Anthropol* 66: 281-287.

RAK Y (1987): The Neanderthal: a new look at an old face. *J Hum Evol* 15: 151-164.

RASCHKA C (2006): *Sportanthropologie*. Sportverlag Strauß, Köln, 342 S.

RATTEL C (2007): *Life-History Varianten: evolutionäre Trends bei Primaten*. Unveröffentlichte Diplomarbeit am Institut für Anthropologie der Johannes Gutenberg-Universität Mainz, Betreuer: Prof. W. Henke, 148 S.

RAVOSA M J (1991): Ontogenetic perspective on mechanical and nonmechanical models of primate circumorbital morphology. *Am J Phys Anthropol* 85: 95-112.



RAVOSA M J, VINYARD C J, HYLANDER W (2000): Stressed out: masticatory forces and primate circumorbital form. *Anat Rec (New Anat)* 261: 173-175.

RAYFIELD E J (2007): Finite element analysis and understanding the biomechanics and evolution of living and fossil organisms. *Annu Rev Earth Planet Sci* 35: 541-576.

READ D W (1990): From multivariate to qualitative measurement: Representations of shape. *Hum Evol* 5: 417-429.

REIF W-E (1975): Lenkende und limitierende Faktoren in der Evolution. *Acta Biotheor* 3-4: 136-162.

REMANE A (1952): *Die Grundlagen des Natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik: theoretische Morphologie und Systematik I*. Akademische Verlagsgesellschaft Geest und Portig K.-G., Leipzig, 400 S.

RICHMOND B G, WRIGHT B W, GROSE I, DECHOW P C, ROSS C F, SPENCER M A, STRAIT D S (2005): Finite element analysis in functional morphology. *Anat Rec Part A* 283A: 259-274.

RICHTER W (1920): Der Obergesichtsschädel des Menschen als Gebissturm, ein statisches Kunstwerk. *Dtsch Mschr Zahnheilk* 38: 49-68.

RICHTSMEIER J T, ALDRIDGE K, DELEON V B, PANCHAL J, KANE A A, MARSH J L, YAN P, COLE III T M (2006): Phenotypic integration of Neurocranium and Brain. *J Exp Zool (Mol Dev Evol)* 306B: 360-378.

RICHTSMEIER J T, COLE III T M, LELE S R (2005): Landmark morphometrics and the analysis of variation. In: Hallgrímsson B, Hall B K (Hrsg.) *Variation: a central concept in biology*, Elsevier Academic Press, Boston, S. 49-68.

RICHTSMEIER J T, DE LEON V B, LELE S R (2002): The promise of Geometric Morphometrics. *Yearb Phys Anthropol* 45: 63-91.

RIEDL R (1975): *Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution*. Paray Buchverlag, Berlin, 372 S.



RIGHTMIRE G P (1990): *The evolution of Homo erectus: comparative anatomical studies of an extinct human species*. Cambridge University Press, Cambridge, 272 S.

RIGHTMIRE G P (1998): Human evolution in the Middle Pleistocene: the role of *Homo heidelbergensis*. *Evol Anthropol* 6: 218-227.

RIGHTMIRE G P, VAN ARSDALE A P, LORDKIPANIDZE D (2008): Variation in the mandibles from Dmanisi, Georgia. *J Hum Evol* 54: 904-908.

ROBERTS D R, TATTERSALL I (1974): Skull form and the mechanics of mandibular elevation in mammals. *Am Mus Novit* 2536: 1-9.

ROHLF F J (2004): Software tpsDIG2, Download auf <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.

ROHLF F J, MARCUS L F (1993) A revolution in morphometrics. *Trends Ecol Evolut* 8: 129-132.

ROHLF F J, MARCUS L F (1993): A revolution in morphometrics. *TREE* 8: 129-132.

RÖHRER-ERTL O (1984): *Orang-utan Studien*. Hieronymus Verlag, Neuried.

RÖHRER-ERTL O (1988): Cranial Growth. In: Schwartz J H (Hrsg.) *Orang-utan biology*, Oxford University Press, New York, S. 201-224.

ROSAS A, BASTIR M (2004): Geometric morphometric analysis of allometric variation in the mandibular morphology from the hominids of Atapuerca, Sima de los Huesos Site. *Anat Rec Part A* 278A: 551-560.

ROSS C F (1995): Allometric and functional influences on primate orbit orientation and the origins of Anthrozoidea. *J Hum Evol* 29: 201-227.

ROSS C F, HENNEBERG M (1995): Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in *Homo sapiens* and some fossil hominids. *Am J Phys Anthropol* 98: 575-593.

ROSS C F, HENNEBERG M, RAVOSA M J, RICHARD S (2004): Curvilinear geometric and phylogenetic modeling of basicranial flexion: is it adaptive, is it constrained? *J Hum Evol* 46: 185-213.



ROSS C F, RAVOSA M J (1993): Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in nonhuman primates. *Am J Phys Anthropol* 98: 575-593.

ROTHER H, HENKE W (2006): Stammbäume sind wie Blumensträuße – hübsch anzusehen, doch schnell verwelkt. In: Preuß D, Hoßfeld U, Breidbach O (Hrsg.) *Anthropologie nach Haeckel*, Franz Steiner Verlag, Stuttgart, 256 S.

SARGIS E J, DAGOSTO M (Hrsg., 2008): *Mammalian Evolutionary Morphology: a tribute to Frederick S. Szalay (Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology)*. Springer, Dordrecht Niederlande, 444 S.

SCHILLACI M A (2008): Human cranial diversity and evidence for an ancient lineage of modern humans. *J Hum Evol* 54: 814-826.

SCHMIDT-KITTLER N, VOGEL K (Hrsg. / 1991) *Constructional morphology and Evolution*, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 424 S.

SCHRENK F, KULLMER O, BROMAGE T (2007): The earliest putative *Homo* fossils. In: Henke W, Tattersall I (Hrsg.) *Handbook of Paleoanthropology (Volume 2)*, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, S. 1611-1632.

SCHÜNKE M, SCHULTE E, SCHUMACHER U, VOLL M, WESKER K (2006): *Prometheus: LernAtlas der Anatomie – Kopf und Neuroanatomie*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart-New York, 415 S.

SCHWARTZ J H (1988): History, Morphology, Paleontology, and Evolution. In: Schwartz J H (Hrsg.) *Orang-utan biology*, Oxford University Press, New York, S. 69-86.

SCHWARTZ J H (2004): Barking up the wrong ape – australopiths and the quest for chimpanzee characters in hominoid fossils. *Coll Anthropol* 2: 87-101.

SCHWARTZ J H (2005): *The red ape*. Westview Press, USA, 286 S.

SEILACHER A (1970): Arbeitskonzepte zur Konstruktionsmorphologie. *Lethaia* 3: 393-396.



SENCK S (2007): Intraspezifische kraniofaziale Variation bei *Pongo pygmaeus pygmaeus*, Unveröffentlichte Diplomarbeit am Institut für Anthropologie der Johannes Gutenberg-Universität Mainz, Betreuer: Prof. W. Henke.

SHEA B T (1983): Allometry and heterochrony in the African apes. *Am J Phys Anthropol* 62: 275-289.

SHEA B T (1985a): On aspects of skull form in African apes and Orangutans, with implications for hominoid evolution. *Am J Phys Anthropol* 68: 329-342.

SHEA B T (1985b): Ontogenetic allometry and scaling: a discussion based on the growth and form of the skull in African apes. In: Jungers W L (Hrsg.) *Size and scaling in primate biology*, Plenum Press. New York, 512 S.

SHEA B T (1988): Phylogeny and skull form in the hominoid primates. In: Schwartz J H (Hrsg.) *Orang-utan biology*, Oxford University Press, New York, S. 233-246.

SIMONS E L (1969): Miocene monkey (*Prohylobates*) from Northern Egypt. *Nature* 223: 687-689.

SIMPSON G G (1951): The species concept. *Evolution* 4: 285-298.

SINGLETON M (2002): Patterns of cranial shape variation in the Papionini (primates: Cercopithecinae). *J Hum Evol* 42: 547-578.

SINGLETON M (2005): Functional shape variation in the cercopithecine masticatory complex. In: Slice D E (Hrsg.) *Modern morphometrics in Physical Anthropology*, Kluwer Academic, New York, S. 319-348.

SKELTON R R, MCHENRY H M (1992): Evolutionary relationships among early hominids. *J Hum Evol* 23: 309-349.

SLICE D E (2005): Modern Morphometrics. In: Slice D E (Hrsg.) *Modern morphometrics in Physical Anthropology*, Kluwer Academic / Plenum Publishers, New York-Boston-Dordrecht, S. 1-46.

SLICE D E (2007): Geometric Morphometrics. *Annu Rev Anthropol* 36: 261-281.



SMITH F (1983): Behavioral interpretations of changes in craniofacial morphology across the archaic/modern *Homo sapiens* transition. In: Trinkaus E (Hrsg.) *The Mousterian Legacy: human biocultural change in the Upper Pleistocene*. *B.A.R. Int Ser* 164: 141-163.

SMUTS B, CHENEY D L, SEYFARTH R M, WRANGHAM R W, STRUHSAKER T T (1987): *Primate Societies*. The University of Chicago Press, Chicago, 585 S.

SPECHT M, LEBRUN R, ZOLLIKOFER C P E (2007): Visualizing shape transformation between chimpanzee and human braincases. *Vis Comp* 23: 743-751.

SPENCER M A (1999): Constraints on masticatory system evolution in anthropoid primates. *Am J Phys Anthropol* 108: 483-506.

SPOOR F (1997): Basicranial architecture and relative brain size of Sts 5 (*Australopithecus africanus*) and other Plio-Pleistocene hominids. *S Afr J Sci* 93: 182-186.

SPOOR F, O'HIGGINS P, DEAN C, LIEBERMAN D E (1999): Anterior sphenoid in modern humans. *Nature* 379: 572.

STARCK D (1975): Neenkephalisation. In: Kurth G, Eibl-Eibesfeldt I (Hrsg.) *Hominisation und Verhalten*, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 411 S.

STARCK D (1978): *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage (Bände 1 – 3)*. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York.

STEINKE P (2007): *Finite-Elemente-Methode*. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 393 S.

STINI W A (1997): Foreword. In: Kolar J C und Salter E M: *Craniofacial Anthropometry*. Charles C Thomas Publisher, Ltd., Illinois USA, S. xi – xiii.

STRAIT D S (2001): Integration, phylogeny, and the hominid cranial base. *Am J Phys Anthropol* 114: 273-297.

STRAIT D S, GRINE F E (2004): Inferring hominoid and early hominid phylogeny using craniodental characters: the role of fossil taxa. *J Hum Evol* 47: 399-452.



STRAIT D S, RICHMOND B G, SPENCER M A, ROSS C F, DECHOW P C, WOOD B A (2007): Masticatory biomechanics and its relevance to early hominid phylogeny: an examination of palatal thickness using finite-element analysis. *J Hum Evol* 52: 585-599.

STRINGER C (1982): Towards a solution of the Neanderthal problem. *J Hum Evol* 2: 431-438.

STRINGER C (1984): The definition of *Homo erectus* and the existence of the species in Africa and Europe. *Cour Forsch Senckenb* 69: 131-144.

SWINDLER D R, WOOD C D (1973): *An atlas of primate gross anatomy*. University of Washington Press, Seattle-London, 370 S.

SZALAY F S (2000): Function and adaptation in paleontology and phylogenetics: why do we omit Darwin? *Paleontologia electronica* 3: 25 Seiten; http://palaeo.electronica.org/2000_2/darwin/issue2_00.htm.

TÄNZER M (2004): *Sexualdimorphismus bei rezenten und fossilen Primaten: Ursachen und sich für das Sozialverhalten daraus ergebende Konsequenzen*. Unveröffentlichte anthropologische Projektarbeit im Rahmen des Großpraktikums (Humanbiologische Übung für Fortgeschrittene (FII)) WS 03/04 an der Johannes-Gutenberg-Universität Mainz (Institut für Anthropologie/ Prof. W. Henke). Mainz

TATTERSALL I (1986): Species recognition in human paleontology. *J Hum Evol* 15: 165-175.

TATTERSALL I (2007): *Homo ergaster* and its contemporaries. In: Henke W, Tattersall I (Hrsg.) *Handbook of Paleoanthropology (Volume 2)*, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, S. 1633-1654.

TEAFORD M F, UNGAR P S (2007): Dental adaptations of African apes. In: Henke W, Tattersall I (Hrsg.) *Handbook of Paleoanthropology (Volume 2)*, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, S. 1107-1132.

THOMPSON D A W (1917): *On Growth and Form*. Cambridge University Press, Cambridge, 1116 S.



TOBIAS P V (1985): *Hominid Evolution: past, present, and future*. Alan R. Liss, New York, 499 S.

TURNER D (2000): The functions of fossils: inference and explanation in functional morphology. *Stud Hist Phil & Biomed Sci* 31: 193-212.

UCHIDA A (1998): Variation in tooth morphology of *Pongo pygmaeus*. *J Hum Evol* 34: 71-79.

ULHAAS L (2006): *Vergleichend computergestützte funktionsmorphologische Analyse an Molaren cercopithecoider Primaten*. Inauguraldissertation, Johannes Gutenberg-Universität Mainz / Inst. f. Anthropologie, Mainz, 157 S. + Anhang.

ULHAAS L (2007): Computer-based reconstruction: technical aspects and applications. In: Henke W, Tattersall I (Hrsg.) *Handbook of Paleoanthropology (Volume 1)*, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, S. 787-813.

UNGAR P (1998): Dental Allometry, Morphology, and Wear as evidence for diet in fossil primates. *Evol Anthropol* 6: 205-217.

UTAMI S S, GOOSENS B, BRUFORD M W, DERUITER J R, VANHOOF J A (2002): Male bimaturism nad reproductive success in Sumatran Orang-Utans. *Beh Ecol* 13: 643-652.

VAN SCHAİK C P, VAN HOOFF A R A M (1996): Toward an understanding of the orangutan's social system. In: McGrew W C, Marchant L F, Nishida T (Hrsg.) *Great Ape Societies*, Cambridge University Press, Cambridge, S. 3-15.

VARKI A (2004): How to make an ape brain. *Nat Genet* 36: 1034-1036.

VIDARSDÓTTIR U S, COBB S (2004): Inter- and intraspecific variation in the ontogeny of the hominoid facial skeleton: testing assumptions of ontogenetic variability. *Ann Anat* 186: 423-428.

VOGEL C (1966): *Morphologische Studien am Gesichtsschädel catarrhiner Primaten*. S. Karger, Basel-New York, 226 S.



VOGEL C (1968): The phylogenetical evaluations of some characters and some morphological trends in the evolution of the skull in catarrhine primates. In: Chiarelli B (Hrsg.) *Taxonomy and phylogeny of Old World primates with References to the origin of man*, Rosenberg und Sellier, Turin, 323 S.

WÄGELE J-W (2001): *Grundlagen der Phylogenetischen Systematik – 2. Aufl.* Dr. Friedrich Pfeil Verlag, München, 320 S.

WAGNER G P, ALTENBERG L (1996): Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution* 50: 967-976.

WARD C V (2007): Postcranial and locomotor adaptations of hominoids. In: Henke W, Tattersall I (Hrsg.) *Handbook of Paleoanthropology (Volume 2)*, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, S. 1011-1030.

WEBER G (2001): Virtual Anthropology (VA): a call for *glasnost* in palaeoanthropology. *Anat Rec (New Anat)* 265: 193-201.

WEBER G W, SCHÄFER K, PROSSINGER H, GUNZ P, MITTERÖCKER P, SEIDLER H (2001): Virtual Anthropology: the digital evolution in anthropological science. *J Physiol Anthropol* 20: 69-80.

WEIDENREICH F K (1943): The skull of *Sinanthropus pekinensis*: a comparative study on a primitive hominid skull. *Paleont Sinica*, neue Serie D 10: 1-485.

WEIJS W A (1980): Biomechanical models and the analysis of form: a study of the mammalian masticatory apparatus. *Amer Zool* 20: 707-719.

WHITE T, FOLKENS P A (2000): *Human Osteology (Second Edition)*. Academic Press, San Diego-San Francisco-New York, 563 S.

WHITEHEAD P F, JOLLY C J (2000): *Old World Monkeys*. Cambridge University Press, Cambridge, 528 S.

WIESEMÜLLER B, ROTHE H, HENKE W (2003): *Phylogenetische Systematik*. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 190 S.



WILDMAN D E, UDDIN M, LIU G, GROSSMAN L I, GOODMAN M (2003): Implications of natural selection in shaping 99,4% nonsynonymous DNA identity between humans and chimpanzees: enlarging genus *Homo*. *Proc Natl Acad Sci* 100: 7181-7188.

WILEY D F, AMENTA N, ALCANTARA D A, GHOSH D, KIL Y J, DELSON E, HARCOURT-SMITH W, ROHLF F J, ST. JOHN K, HAMANN B (2005): Evolutionary morphing. *Proc IEEE Vis*, S. 431-438.

WILL K W, RUBINOFF D (2004): Myth of the molecule: DNA barcodes for species cannot replace morphology for identification and classification. *Cladistics* 20: 47-55.

WILLMORE K E, YOUNG N M, RICHTSMEIER J T (2007): Phenotypic variability: its components, measurement and underlying developmental processes. *Evol Biol* 34: 99-120.

WINKLER L A, CONROY G C, VANNIER M W (1988): Sexual dimorphism in exocranial and endocranial dimensions. In: Schwartz J H (Hrsg.) *Orang-utan biology*, Oxford University Press, New York, S. 225-232

WITZEL U (2002): Bidhauer ohne Hammer und Meißel. *Rubin Wissenschaftsmagazin* 1: 13-21.

WITZEL U, PREUSCHOFT H (2002): Function-dependent shape characteristics of the human skull. *Anthrop Anz* 60: 113-135.

WITZEL U, PREUSCHOFT H (2005): Finite-element model construction for the virtual synthesis of the skulls in vertebrates: case study of *Diplodocus*. *Anat Rec Part A* 283A: 391-401.

WITZEL U, PREUSCHOFT H, SICK H (2004): The role of the zygomatic arch in the statics of the skull and its adaptive shape. *Folia primatol* 75: 202-218.

WOLFF J (1892): *Das Gesetz der Transformation der Knochen*. A. Hirschwald, Berlin.

WOLFF J (1899): Die Lehre von der functionellen Knochengestalt. *Virchows Archiv* 155: 256-315.

WOLPOFF M H (1999): *Paleoanthropology (2.Aufl.)*. McGraw-Hill, New York, 936 S.

WOOD B (2002): Hominid revelations from Chad. *Nature* 418: 133-135.



WOOD B, COLLARD M (1999): The changing face of genus *Homo*. *Evol Anthropol* 8: 195-207.

WOOD B, COLLARD M (1999): The human genus. *Science* 284: 65-71.

WOOD B, LIEBERMAN D E (2004): Craniodental variation in *Paranthropus boisei*: a developmental and functional perspective. *Am J Phys Anthropol* 116: 13-25.

WRANGHAM R, PETERSON D (2001): Bruder Affe. Diederichs Verlag, 341 S.

YOUNG N (2004): Modularity and integration in the hominoid scapula. *J Exp Zool (Mol Dev Evol)* 302B: 226-240.

YOUNG R L, BADYAEV A V (2006): Evolutionary persistence of phenotypic integration: influence of developmental and functional relationships on complex trait evolution. *Evolution* 60: 1291-1299.

ZELDITCH M L (1987): Evaluating models of developmental integration in the laboratory rat using confirmatory factor analysis. *Syst Zool* 36: 368-380.

ZELDITCH M L, CARMICHAEL A C (1989): Growth and intensity of integration through post-natal growth in the skull of *Sigmodon fulviventer*. *J Mammal* 70: 477-484.

ZELDITCH M L, SWIDERSKI D L, SHEETS H D, FINK W L (2004): *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Elsevier Academic Press, Amsterdam-Boston-Heidelberg, 443 S.

ZIMMERMANN E, RADESPIEL U (2007): Primate Life Histories. In: Henke W, Tattersall I (Hrsg.) *Handbook of Paleoanthropology (Volume 2)*, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, S. 1163-1206.

ZOLLIKOFER C P E, PONCE DE LÉON M S (2002): Virtual palaeoanthropology: the 4th dimension. *BAR Int Ser* 1049: 47-53.

ZOLLIKOFER C P E, PONCE DE LÉON M S, LIEBERMAN D E, GUY F, PILBEAM D, LIKIUS A, MACKAYE H T, VIGNAUD P, BRUNET M (2005): Virtual cranial reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*. *Nature* 434: 755-759.



ZOLLIKOFER C P E, PONCE DE LÉON M S, MARTIN R D (1998): Computer-assisted palaeoanthropology. *Evol Anthropol* 6: 41-54.

ZOLLIKOFER C P E, PONCE DE LÉON P M S (2002): Kinematics of cranial ontogeny: heterotopy, heterochrony, and geometric morphometric analysis of growth models. *J Exp Zool Part B – Mol Dev Evol* 302B: 322-340.

ZOLLIKOFER C P E, PONCE DE LÉON P M S (2005): *Virtual Reconstruction: a primer in computer-assisted paleontology and biomedicine*. John Wiley and Sons Inc., Hoboken-New Jersey, 333 S.

ZUMPARNO R, RICHTSMEIER J T (2003): Growth-related shape changes in the fetal craniofacial complex of humans (*Homo sapiens*) and pigtailed macaques (*Macaca nemestrina*): a 3D-CT comparative analysis. *Am J Phys Anthropol* 120: 339-351.



Internetquellen

<http://www.morphisto.de/forschung/index.html> (Seite der Inst. für Evolutionswissenschaften, Frankfurt)

<http://life.bio.sunysb.edu/morph/> (Seite der Morphometriker auf der Website der States University of New York Stony Brook)

<http://www.iucnredlist.org/> (Seite der International Union for Conservation of Nature mit einer Datenbank der gefährdeten und vom Aussterben bedrohten Arten)

<http://www.morphometrics.org/index.html> (Seite von Denis Slice – Forum für Wissenschaftler und Interessierte im Bereich GMM und shape analysis)

<http://www.evan.at/> (Seite des European virtual anthropology network mit Hauptsitz in Wien)

<https://www.nespos.org/display/openspace/Home> (Seite des Neanderthal Studies Professional Online Service – Datenbank Neandertaler-Artefakte etc.)

<http://de.wikipedia.org/wiki/Wikipedia:Hauptseite> (Online-Enzyklopädie)

<http://www.gibbons.de/main/index.html> (Webpräsenz des „Gibbon Research Lab“ von Thomas Geissman am Anthropologischen Institut der Universität Zürich)

www.algor.com (Center for Mechanical Design Technology, Pittsburgh USA)

www.nationalgeographic.com (Website der Zeitschrift National Geographic)



12. Appendix

12.1 Tabellen: Hauptkomponenten mit erklärter Varianz

12.2 Normfotografien und amira-Abbildungen

12.3 Abbildungsverzeichnis

12.4 Tabellenverzeichnis



12.1 Tabellen: Hauptkomponenten mit erklärter Varianz

Tab. 12.1: Hauptkomponenten mit erklärter Varianz in Prozent / Prozente kumulativ für KD1, KD2 und RD

PC	KD1			KD2			RD		
	Eigenwert	Erklärte Varianz (%)	Prozente kumulativ	Eigenwert	Erklärte Varianz (%)	Prozente kumulativ	Eigenwert	Erklärte Varianz (%)	Prozente kumulativ
1	4642,53	55,876	55,876	1945,79	38,736	38,736	2990,54	58,164	58,164
2	1156,97	13,925	69,801	787,779	15,683	54,419	615,919	11,979	70,143
3	536,636	6,4588	76,2598	588,469	11,715	66,134	305,918	5,9499	76,0929
4	285,299	3,4338	79,6936	198,728	3,9562	70,0902	197,634	3,8439	79,9368
5	170,452	2,0515	81,7451	117,321	2,3356	72,4258	125,648	2,4438	82,3806
6	115,212	1,3867	83,1318	110,892	2,2076	74,6334	77,6553	1,5103	83,8909
7	102,434	1,2329	84,3647	72,3576	1,4405	76,0739	60,615	1,1789	85,0698
8	95,7118	1,152	85,5167	65,7578	1,3091	77,383	49,5297	0,96332	86,03312
9	64,6375	0,77796	86,29466	60,8502	1,2114	78,5944	44,5254	0,86599	86,89911
10	53,7338	0,64672	86,94138	50,6172	1,0077	79,6021	41,9543	0,81598	87,71509
11	44,2303	0,53234	87,47372	47,9277	0,95413	80,55623	32,8478	0,63887	88,35396
12	42,6647	0,5135	87,98722	42,7385	0,85083	81,40706	30,7206	0,5975	88,95146
13	39,8703	0,47986	88,46708	37,3334	0,74322	82,15028	25,8403	0,50258	89,45404
14	36,3445	0,43743	88,90451	33,9491	0,67585	82,82613	24,7712	0,48178	89,93582
15	32,4686	0,39078	89,29529	30,8516	0,61418	83,44031	22,6737	0,44099	90,37681
16	31,6272	0,38065	89,67594	29,6069	0,5894	84,02971	21,0037	0,40851	90,78532
17	30,9237	0,37219	90,04813	26,7787	0,5331	84,56281	18,291	0,35575	91,14107
18	29,3618	0,35339	90,40152	26,3266	0,5241	85,08691	17,7516	0,34526	91,48633
19	26,6343	0,32056	90,72208	24,3453	0,48466	85,57157	17,5298	0,34094	91,82727
20	25,3172	0,30471	91,02679	23,7962	0,47373	86,0453	15,7135	0,30562	92,13289
21	23,7599	0,28597	91,31276	22,1995	0,44194	86,48724	15,0268	0,29226	92,42515
22	21,8439	0,26291	91,57567	21,3135	0,4243	86,91154	14,2466	0,27709	92,70224
23	19,6663	0,2367	91,81237	19,5973	0,39014	87,30168	13,3799	0,26023	92,96247
24	18,7125	0,22522	92,03759	19,1095	0,38043	87,68211	12,7341	0,24767	93,21014
25	17,4609	0,21015	92,24774	17,7385	0,35313	88,03524	12,5788	0,24465	93,45479
26	17,007	0,20469	92,45243	16,3744	0,32598	88,36122	11,5775	0,22518	93,67997
27	16,7377	0,20145	92,65388	16,0395	0,31931	88,68053	11,0584	0,21508	93,89505
28	15,6218	0,18802	92,8419	15,4653	0,30788	88,98841	10,3807	0,2019	94,09695
29	15,3507	0,18476	93,02666	15,2416	0,30342	89,29183	10,2199	0,19877	94,29572
30	14,7848	0,17794	93,2046	14,8781	0,29619	89,58802	9,43335	0,18347	94,47919
31	14,6832	0,17672	93,38132	14,3366	0,28541	89,87343	9,22733	0,17947	94,65866
32	14,0062	0,16857	93,54989	13,4532	0,26782	90,14125	9,1417	0,1778	94,83646



Tab. 12.1 (Fortsetzung): Hauptkomponenten mit erklärter Varianz in Prozent / Prozente kumulativ für KD1, KD2 und RD

PC	Eigenwert	Erklärte Varianz (%)	Prozente kumulativ	Eigenwert	Erklärte Varianz (%)	Prozente kumulativ	Eigenwert	Erklärte Varianz (%)	Prozente kumulativ
33	13,7122	0,16503	93,71492	13,3215	0,2652	90,40645	8,70015	0,16921	95,00567
34	13,4375	0,16173	93,87665	12,5164	0,24917	90,65562	8,28975	0,16123	95,1669
35	12,9917	0,15636	94,03301	12,1962	0,2428	90,89842	7,82017	0,1521	95,319
36	12,1098	0,14575	94,17876	11,6922	0,23276	91,13118	7,64691	0,14873	95,46773
37	11,8672	0,14283	94,32159	11,6004	0,23094	91,36212	7,47488	0,14538	95,61311
38	11,4719	0,13807	94,45966	11,1262	0,2215	91,58362	7,04395	0,137	95,75011
39	10,8887	0,13105	94,59071	10,3087	0,20522	91,78884	6,89646	0,13413	95,88424
40	10,6642	0,12835	94,71906	10,0821	0,20071	91,98955	6,61803	0,12872	96,01296
41	10,2528	0,1234	94,84246	9,88581	0,1968	92,18635	6,27004	0,12195	96,13491
42	10,0711	0,12121	94,96367	9,69758	0,19306	92,37941	6,13523	0,11933	96,25424
43	9,70119	0,11676	95,08043	9,67993	0,19271	92,57212	6,05376	0,11774	96,37198
44	9,46084	0,11387	95,1943	9,00604	0,17929	92,75141	5,55036	0,10795	96,47993
45	9,02604	0,10863	95,30293	8,80031	0,17519	92,9266	5,51645	0,10729	96,58722
46	8,86391	0,10668	95,40961	8,35089	0,16625	93,09285	5,24964	0,1021	96,68932
47	8,77203	0,10558	95,51519	8,23467	0,16393	93,25678	5,07458	0,098697	96,788017
48	8,52967	0,10266	95,61785	7,92378	0,15774	93,41452	4,84628	0,094257	96,882274
49	8,2763	0,099611	95,717461	7,85436	0,15636	93,57088	4,73885	0,092168	96,974442
50	7,99934	0,096277	95,813738	7,79017	0,15508	93,72596	4,69823	0,091378	97,06582



Tab. 12.2: Hauptkomponenten mit erklärter Varianz in Prozent / Prozente kumulativ für RD Module

Datensatz	RD-faziales Modul			RD-neurokraniales Modul			RD-basiskraniales Modul		
	Eigenwert	Erklärte Varianz (%)	Prozente kumulativ	Eigenwert	Erklärte Varianz (%)	Prozente kumulativ	Eigenwert	Erklärte Varianz (%)	Prozente kumulativ
PC									
1	996,256	54,627	54,627	1667,77	65,72	65,72	477,743	61,242	61,242
2	300,772	16,492	71,119	234,444	9,2384	74,9584	85,5597	10,968	72,21
3	128,944	7,0703	78,1893	165,832	6,5347	81,4931	41,2732	5,2908	77,5008
4	69,6577	3,8195	82,0088	105,396	4,1532	85,6463	28,8926	3,7037	81,2045
5	43,4875	2,3845	84,3933	65,2236	2,5702	88,2165	18,7904	2,4087	83,6132
6	31,9901	1,7541	86,1474	47,6062	1,8759	90,0924	15,1312	1,9397	85,5529
7	28,7839	1,5783	87,7257	31,2939	1,2332	91,3256	10,0812	1,2923	86,8452
8	21,4028	1,1736	88,8993	27,0846	1,0673	92,3929	8,81634	1,1302	87,9754
9	15,7679	0,86459	89,76389	21,694	0,85486	93,24776	7,63064	0,97817	88,95357
10	14,6008	0,80059	90,56448	19,6383	0,77386	94,02162	6,64284	0,85154	89,80511
11	13,7861	0,75592	91,3204	18,257	0,71938	94,741	6,10531	0,78264	90,58775
12	12,0604	0,66129	91,98169	14,3316	0,56474	95,30574	5,71771	0,73295	91,3207
13	11,3563	0,62269	92,60438	11,9487	0,47085	95,77659	5,4143	0,69406	92,01476
14	10,3144	0,56556	93,16994	10,8416	0,42722	96,20381	4,93754	0,63294	92,6477
15	8,91131	0,48863	93,65857	9,5966	0,37816	96,58197	4,10062	0,52566	93,17336
16	8,07	0,44249	94,10106	8,76437	0,34537	96,92734	3,86575	0,49555	93,66891
17	7,48317	0,41032	94,51138	7,72662	0,30447	97,23181	3,64003	0,46662	94,13553
18	6,92115	0,3795	94,89088	7,29761	0,28757	97,51938	3,15889	0,40494	94,54047
19	6,37892	0,34977	95,24065	6,75135	0,26604	97,78542	3,02617	0,38792	94,92839
20	5,55887	0,3048	95,54545	6,16738	0,24303	98,02845	2,89528	0,37115	95,29954
21	5,15884	0,28287	95,82832	5,83601	0,22997	98,25842	2,67458	0,34285	95,64239
22	4,75361	0,26065	96,08897	5,39498	0,21259	98,47101	2,51509	0,32241	95,9648
23	4,4112	0,24188	96,33085	4,80727	0,18943	98,66044	2,45691	0,31495	96,27975
24	4,09449	0,22451	96,55536	4,17855	0,16466	98,8251	2,20795	0,28304	96,56279
25	3,89411	0,21352	96,76888	3,87575	0,15273	98,97783	2,11065	0,27056	96,83335
26	3,73997	0,20507	96,97395	3,73791	0,14729	99,12512	2,01073	0,25776	97,09111
27	3,67067	0,20127	97,17522	2,94526	0,11606	99,24118	1,78385	0,22867	97,31978
28	3,25267	0,17835	97,35357	2,8357	0,11174	99,35292	1,67301	0,21446	97,53424
29	3,20485	0,17573	97,5293	2,70404	0,10655	99,45947	1,49583	0,19175	97,72599
30	2,87762	0,15779	97,68709	2,54673	0,10036	99,55983	1,45315	0,18628	97,91227



Tab. 12.2 (Fortsetzung): Hauptkomponenten mit erklärter Varianz in Prozent / Prozenzte kumulativ für RD Module

PC	Eigenwert	Erklärte Varianz (%)	Prozente kumulativ	Eigenwert	Erklärte Varianz (%)	Prozente kumulativ	Eigenwert	Erklärte Varianz (%)	Prozente kumulativ
31	2,81973	0,15461	97,8417	2,29969	0,09062	99,65045	1,35531	0,17374	98,08601
32	2,77695	0,15227	97,99397	2,05855	0,081118	99,731568	1,29608	0,16614	98,25215
33	2,55942	0,14034	98,13431	1,49338	0,058847	99,790415	1,15164	0,14763	98,39978
34	2,33445	0,128	98,26231	1,32469	0,0522	99,842615	1,12704	0,14448	98,54426
35	2,2851	0,1253	98,38761	1,08534	0,042769	99,885384	1,07829	0,13823	98,68249
36	2,11966	0,11623	98,50384	0,884392	0,03485	99,920234	1,01635	0,13029	98,81278
37	2,01787	0,11064	98,61448	0,822218	0,0324	99,952634	0,97863	0,12545	98,93823
38	1,95877	0,1074	98,72188	0,739987	0,02916	99,981794	0,921256	0,1181	99,05633
39	1,85798	0,10188	98,82376	0,47436	0,018692	100,000486	0,852878	0,10933	99,16566
40	1,82174	0,09989	98,92365	-	-	-	0,830294	0,10644	99,2721
41	1,66754	0,091434	99,015084	-	-	-	0,765497	0,098129	99,370229
42	1,65638	0,090823	99,105907	-	-	-	0,74645	0,095687	99,465916
43	1,48802	0,081591	99,187498	-	-	-	0,664931	0,085237	99,551153
44	1,38078	0,075711	99,263209	-	-	-	0,638162	0,081806	99,632959
45	1,25861	0,069012	99,332221	-	-	-	0,583444	0,074792	99,707751
46	1,19381	0,065459	99,39768	-	-	-	0,578475	0,074155	99,781906
47	1,06272	0,058271	99,455951	-	-	-	0,499403	0,064018	99,845924
48	1,01368	0,055582	99,511533	-	-	-	0,401906	0,05152	99,897444
49	0,929633	0,050974	99,562507	-	-	-	0,326983	0,041916	99,93936
50	0,865316	0,047447	99,609954	-	-	-	0,250613	0,032126	99,971486

**Tab. 12.3:** Hauptkomponenten mit erklärter Varianz in Prozent / Prozente kumulativ für medianLM-3D und -2D

PC	medianLM-3D			medianLM-2D		
	Eigenwert	Erklärte Varianz (%)	Prozente kumulativ	Eigenwert	Erklärte Varianz (%)	Prozente kumulativ
1	1394,95	69,409	69,409	268219	75,735	75,735
2	259,604	12,917	82,326	57397,3	16,207	91,942
3	108,289	5,3882	87,7142	19386,6	5,4741	97,4161
4	56,7566	2,8241	90,5383	9125,82	2,5768	99,9929
5	30,1834	1,5019	92,0402	25,0879	0,0070839	99,9999839
6	23,2474	1,1567	93,1969	1,24E-25	3,50E-29	99,9999839
7	21,3396	1,0618	94,2587	4,47E-61	1,26E-64	99,9999839
8	16,9569	0,84374	95,10244			
9	11,2156	0,55806	95,6605			
10	10,5969	0,52728	96,18778			
11	9,18471	0,45701	96,64479			
12	7,36184	0,36631	97,0111			
13	6,31838	0,31439	97,32549			
14	5,8934	0,29324	97,61873			
15	5,73376	0,2853	97,90403			
16	4,45258	0,22155	98,12558			
17	3,81403	0,18978	98,31536			
18	3,63945	0,18109	98,49645			
19	3,40723	0,16954	98,66599			
20	3,23624	0,16103	98,82702			
21	2,7916	0,1389	98,96592			
22	2,65831	0,13227	99,09819			
23	2,45473	0,12214	99,22033			
24	2,14357	0,10666	99,32699			
25	1,81997	0,090558	99,417548			
26	1,74586	0,08687	99,504418			
27	1,5384	0,076547	99,580965			
28	1,44288	0,071794	99,652759			
29	1,24989	0,062192	99,714951			
30	1,01571	0,05054	99,765491			
31	0,929964	0,046273	99,811764			
32	0,737814	0,036712	99,848476			
33	0,602649	0,029986	99,878462			
34	0,580491	0,028884	99,907346			
35	0,561894	0,027959	99,935305			
36	0,460399	0,022908	99,958213			
37	0,367644	0,018293	99,976506			
38	0,275365	0,013702	99,990208			
39	0,180581	0,0089853	99,9991933			
40	7,92E-11	3,94E-12	99,9991933			
41	9,87E-12	4,91E-13	99,9991933			
42	7,07E-12	3,52E-13	99,9991933			
43	6,01E-12	2,99E-13	99,9991933			
44	1,88E-12	9,38E-14	99,9991933			
45	1,18E-12	5,89E-14	99,9991933			



12.2 Normfotografien und amira-Abbildungen geordnet nach Gattung und Geschlecht (feminin -> maskulin)

1. *Hylobates*
2. *Pongo*
3. *Gorilla*
4. *Pan*
5. *Homo*



Normfotografien: Genus: *Hylobates*; Geschlecht: feminin

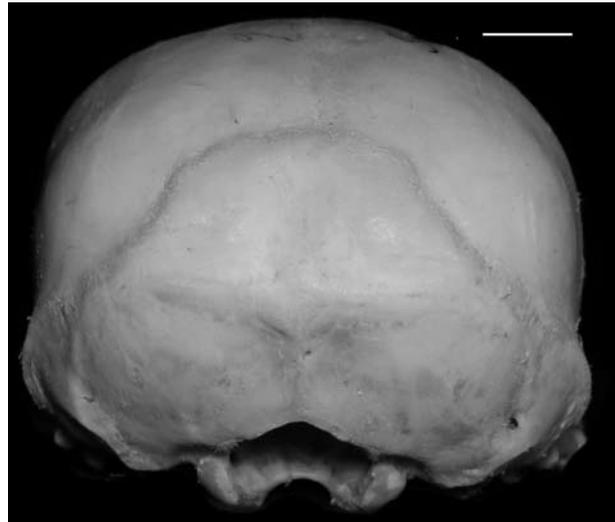


Abb. 12.1: Normfotografien; *Hylobates* feminin; Maßstab = 1,0 cm

- oben links = *Norma frontalis*
- oben rechts = *Norma occipitalis*
- mitte links = *Norma lateralis dexter*
- mitte rechts = *Norma lateralis sinister*
- unten = *Norma basilaris*



amira-Normen: Genus: *Hylobates*; Geschlecht: feminin

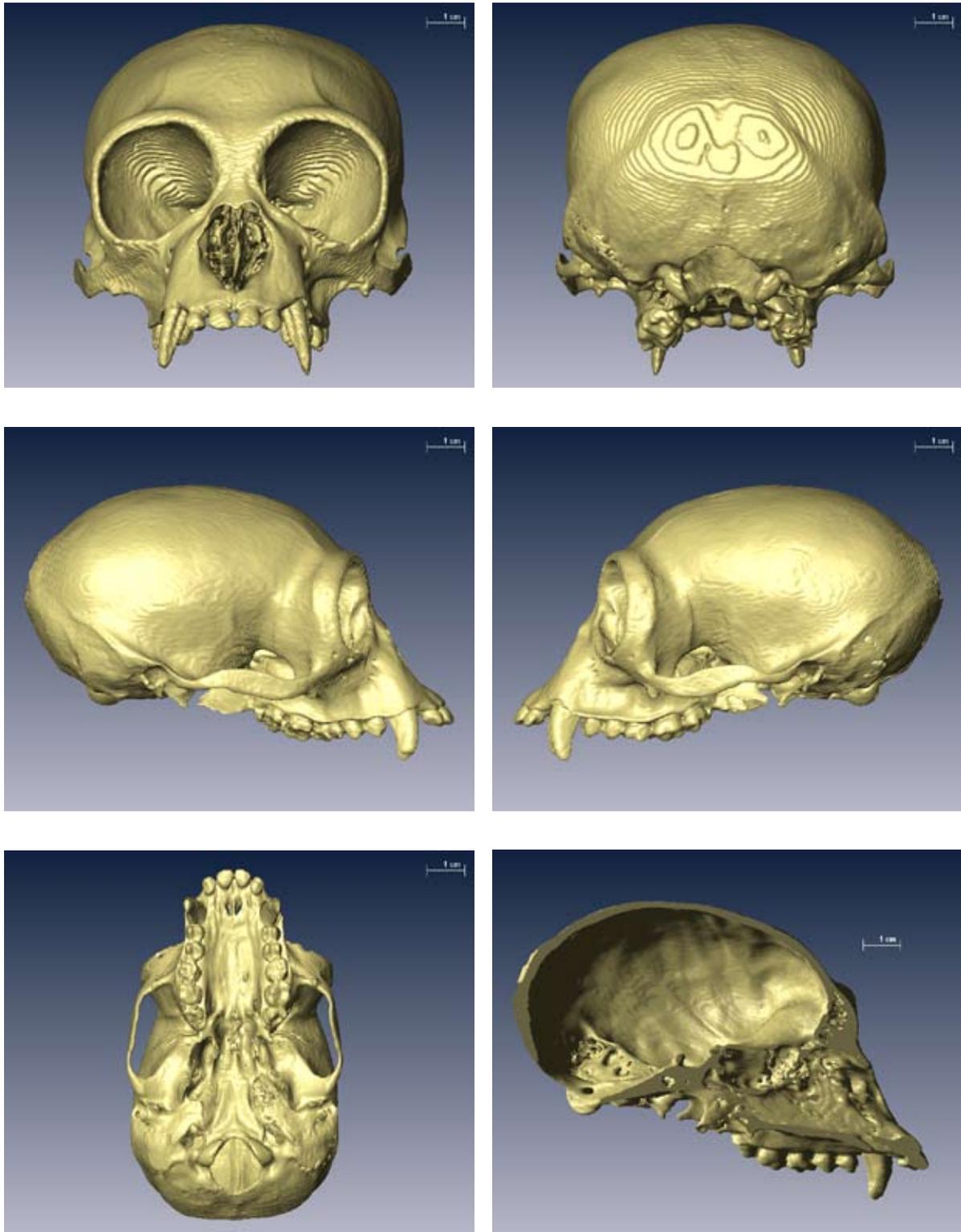


Abb. 12.2: amira-Normen; *Hylobates* feminin; Maßstab = 1,0 cm

- oben links = *Norma frontalis*
- oben rechts = *Norma occipitalis*
- mitte links = *Norma lateralis dexter*
- mitte rechts = *Norma lateralis sinister*
- unten links = *Norma basilaris*
- unten rechts = *Norma sagittalis*



amira Modelle: Genus: *Hylobates*; Geschlecht: feminin

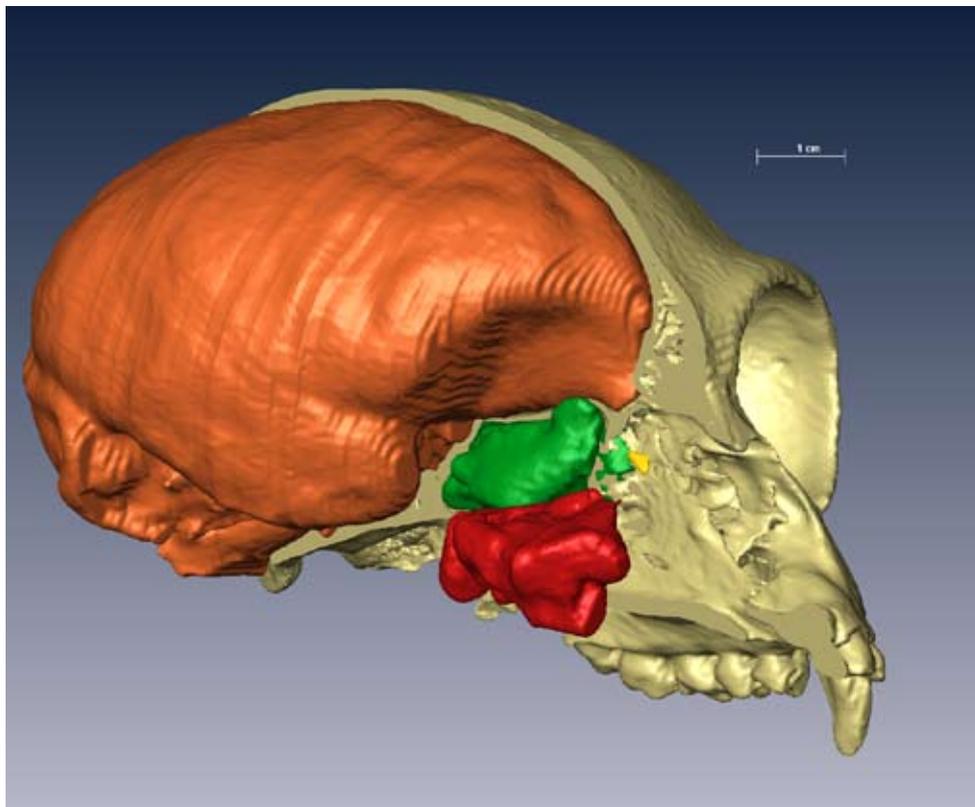
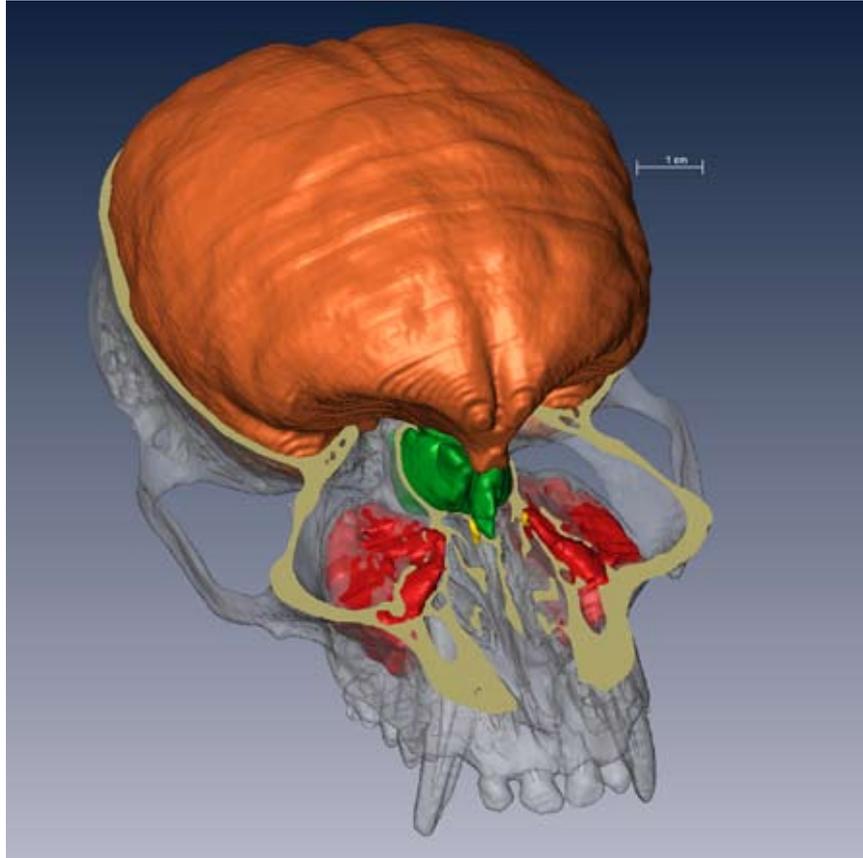


Abb. 12.3: amira-Modelle; *Hylobates* feminin; Maßstab = 1,0 cm; Farbcodierung: blau = Sinus frontalis, rot = Sinus maxillaris, grün = Sinus sphenoidales, gelb = Cellulae ethmoidales

Darstellung der Lagebeziehungen des Endokranium und der Sinus paranasales
oben = Aufsicht von schräg rechts oben mit transversalem Schnitt und Transparenz
unten = Ansicht von schräg rechts frontal mit mediansagittalem Schnitt



Normfotografien: Genus: *Hylobates*; Geschlecht: maskulin

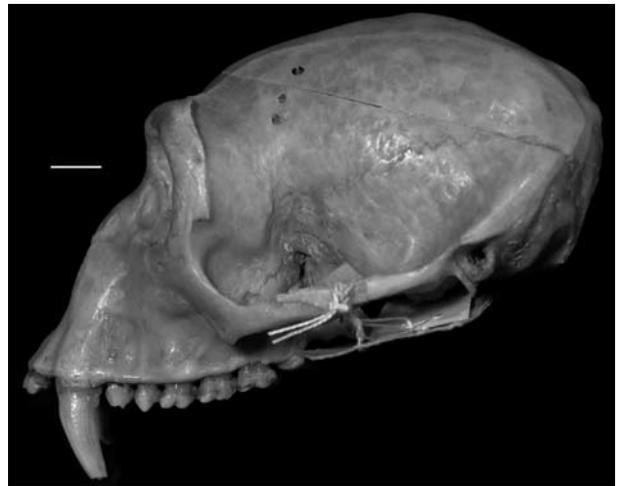
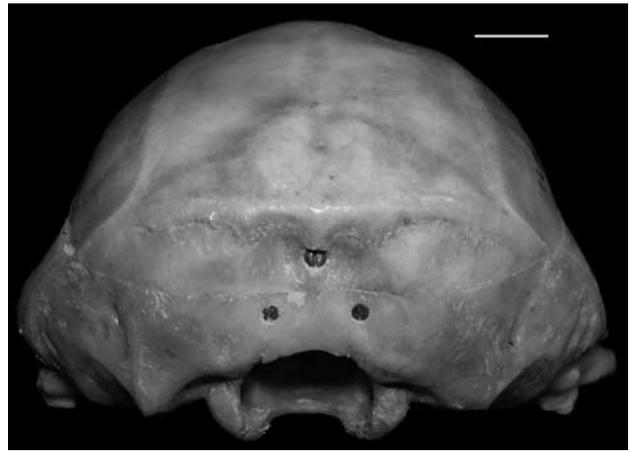


Abb. 12.4: Normfotografien; *Hylobates* maskulin; Maßstab = 1,0 cm

- oben links = *Norma frontalis*
- oben rechts = *Norma occipitalis*
- mitte links = *Norma lateralis dexter*
- mitte rechts = *Norma lateralis sinister*
- unten = *Norma basilaris*



amira-Normen: Genus: *Hylobates*; Geschlecht: maskulin

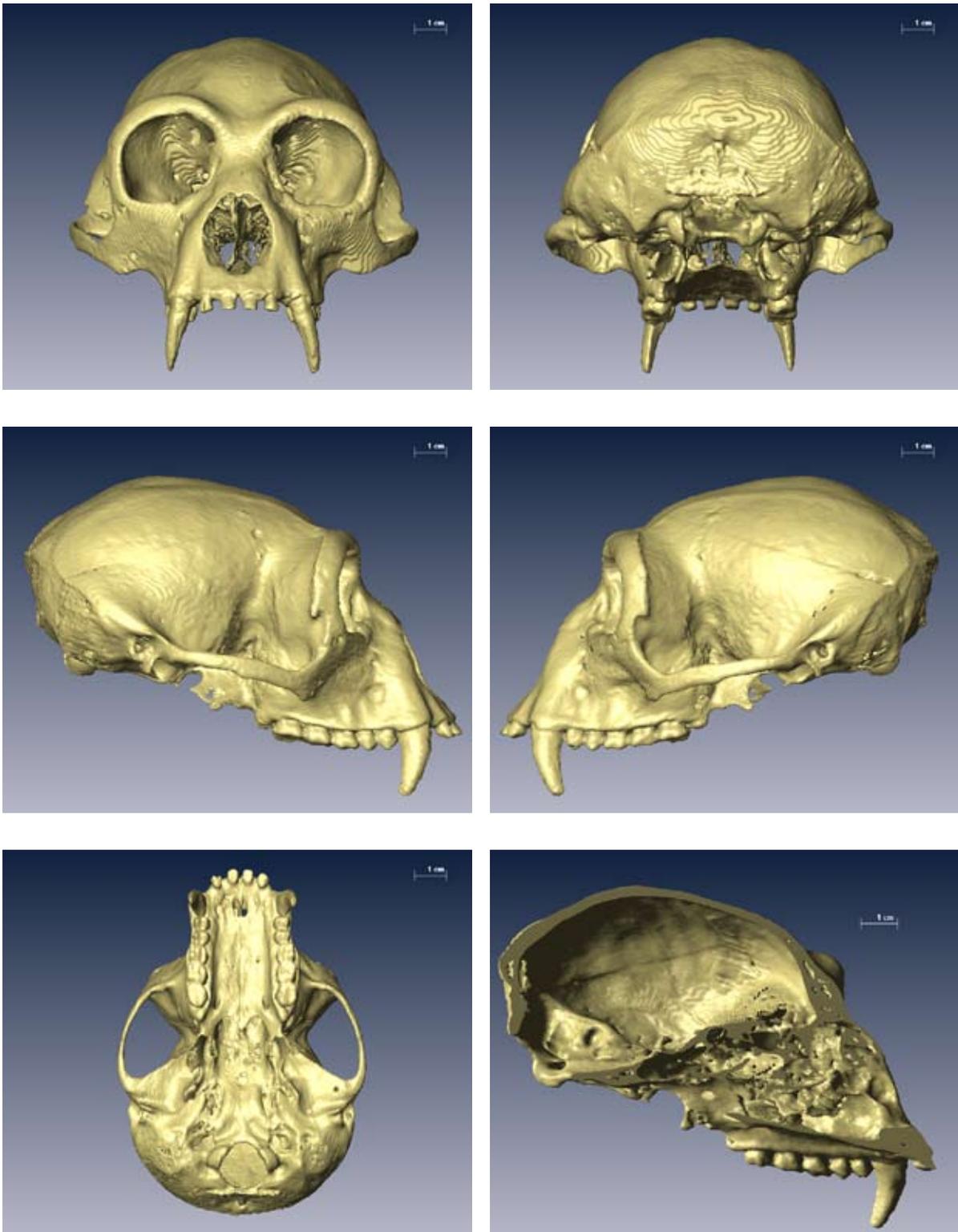


Abb. 12.5: amira-Normen; *Hylobates* maskulin; Maßstab = 1,0 cm

- oben links = *Norma frontalis*
- oben rechts = *Norma occipitalis*
- mitte links = *Norma lateralis dexter*
- mitte rechts = *Norma lateralis sinister*
- unten links = *Norma basilaris*
- unten rechts = *Norma sagittalis*



amira Modelle: Genus: *Hylobates*; Geschlecht: maskulin

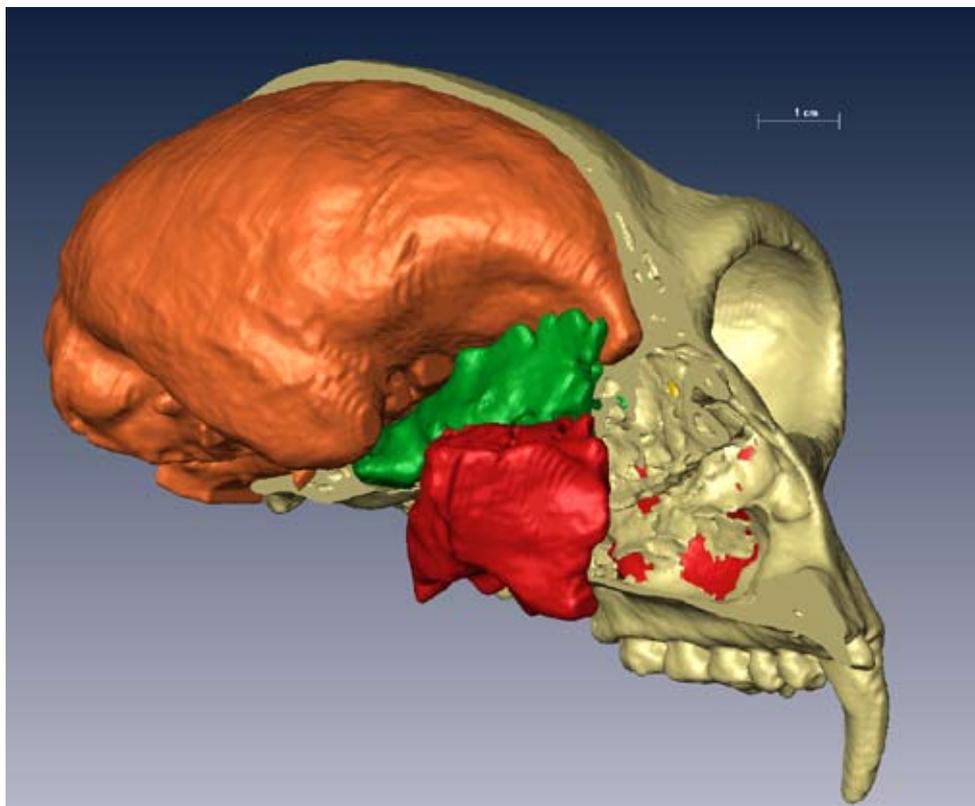
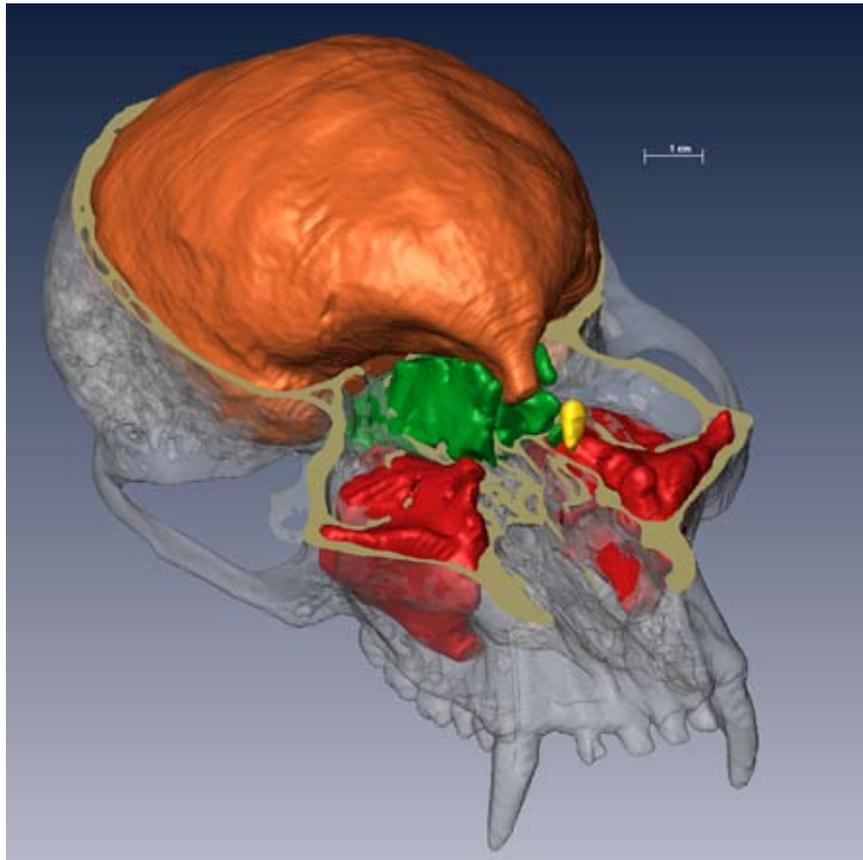


Abb. 12.6: amira-Modelle; *Hylobates* maskulin; Maßstab = 1,0 cm; Farbcodierung: blau = Sinus frontalis, rot = Sinus maxillaris, grün = Sinus sphenoidales, gelb = Cellulae ethmoidales

Darstellung der Lagebeziehungen des Endokranium und der Sinus paranasales
oben = Aufsicht von schräg rechts oben mit transversalem Schnitt und Transparenz
unten = Ansicht von schräg rechts frontal mit mediansagittalem Schnitt



Normfotografien: Genus: *Pongo*; Geschlecht: feminin

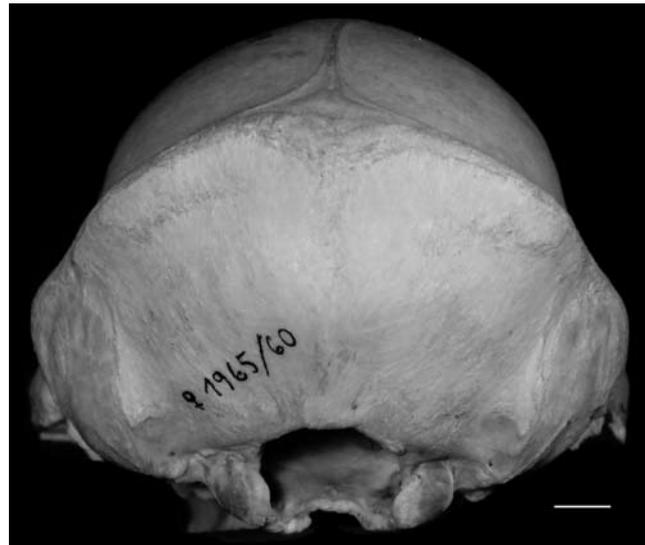


Abb. 12.7: Normfotografien; *Pongo* feminin;
Maßstab = 1,0 cm

- oben links = *Norma frontalis*
- oben rechts = *Norma occipitalis*
- mitte links = *Norma lateralis dexter*
- mitte rechts = *Norma lateralis sinister*
- unten = *Norma basilaris*



amira-Normen: Genus: *Pongo*; Geschlecht: feminin

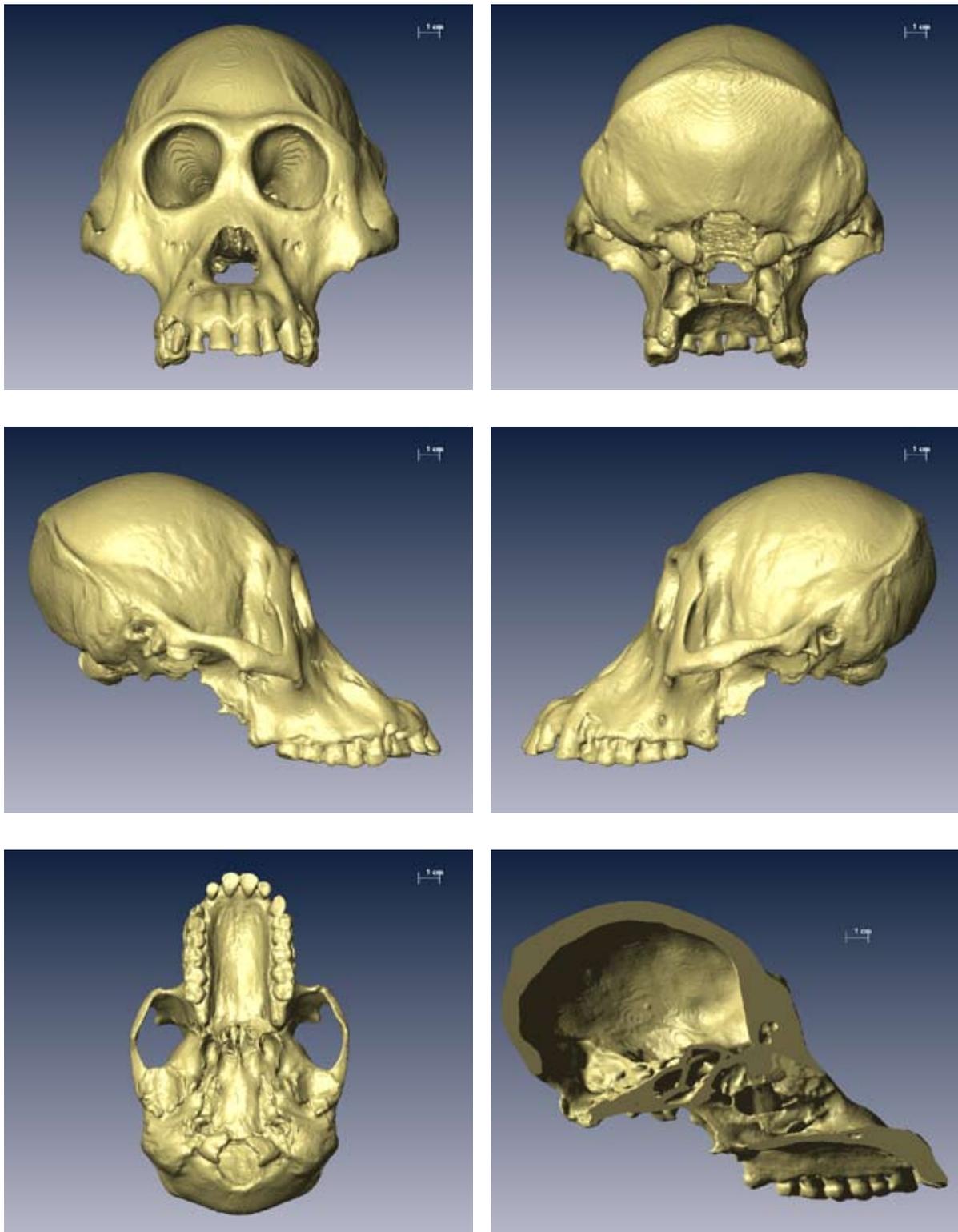


Abb. 12.8: amira-Normen; *Pongo* feminin; Maßstab = 1,0 cm

- oben links = *Norma frontalis*
- oben rechts = *Norma occipitalis*
- mitte links = *Norma lateralis dexter*
- mitte rechts = *Norma lateralis sinister*
- unten links = *Norma basilaris*
- unten rechts = *Norma sagittalis*



amira Modelle: Genus: *Pongo*; Geschlecht: feminin

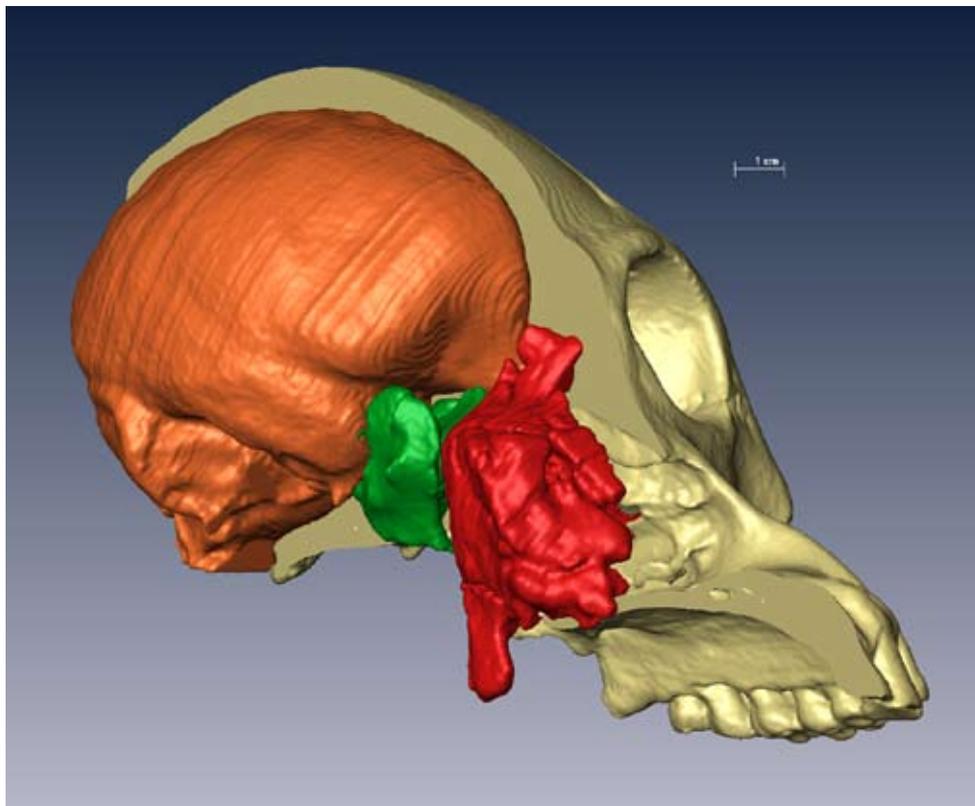
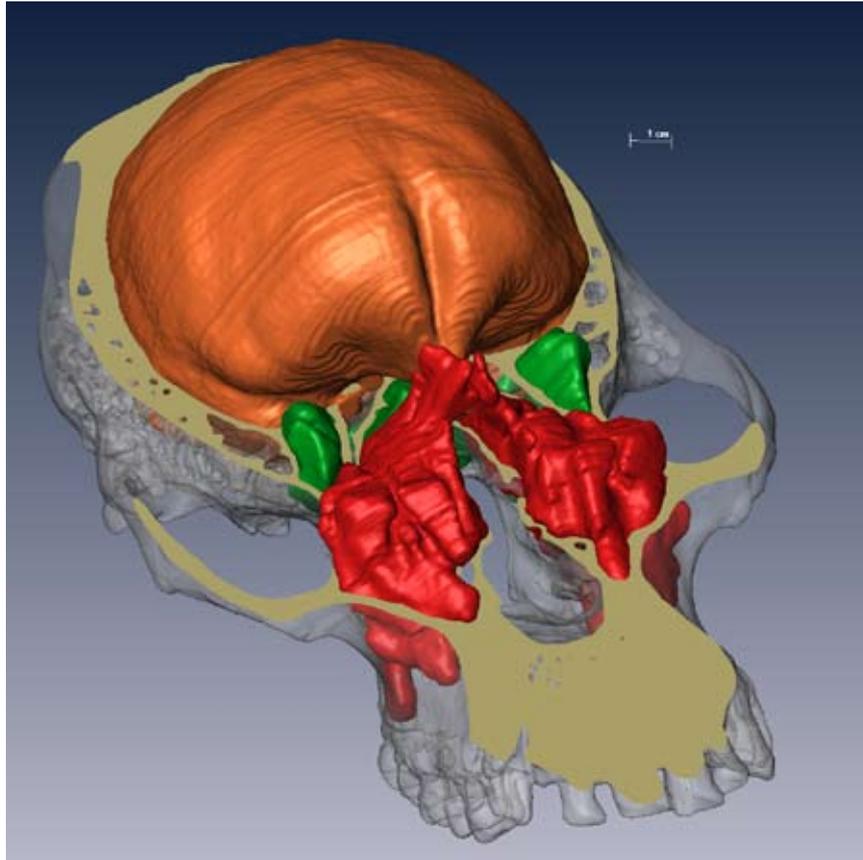


Abb. 12.9: amira-Modelle; *Pongo* feminin; Maßstab = 1,0 cm; Farbcodierung: blau = Sinus frontalis, rot = Sinus maxillaris, grün = Sinus sphenoidales, gelb = Cellulae ethmoidales

Darstellung der Lagebeziehungen des Endokranium und der Sinus paranasales
oben = Aufsicht von schräg rechts oben mit transversalem Schnitt und Transparenz
unten = Ansicht von schräg rechts frontal mit mediansagittalem Schnitt



Normfotografien: Genus: *Pongo*; Geschlecht: maskulin

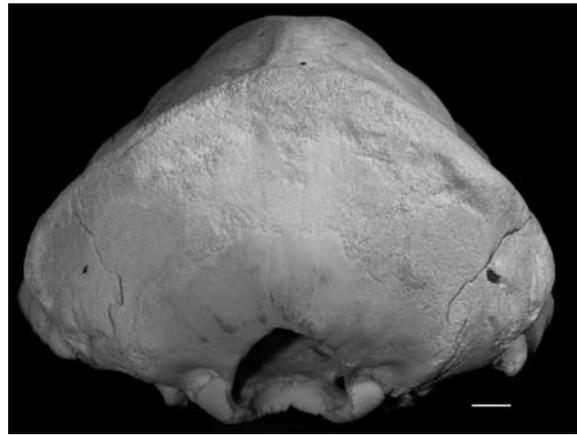


Abb. 12.10: Normfotografien; *Pongo* maskulin;
Maßstab = 1,0 cm

- oben links = *Norma frontalis*
- oben rechts = *Norma occipitalis*
- mitte links = *Norma lateralis dexter*
- mitte rechts = *Norma lateralis sinister*
- unten = *Norma basilaris*



amira-Normen: Genus: *Pongo*; Geschlecht: maskulin

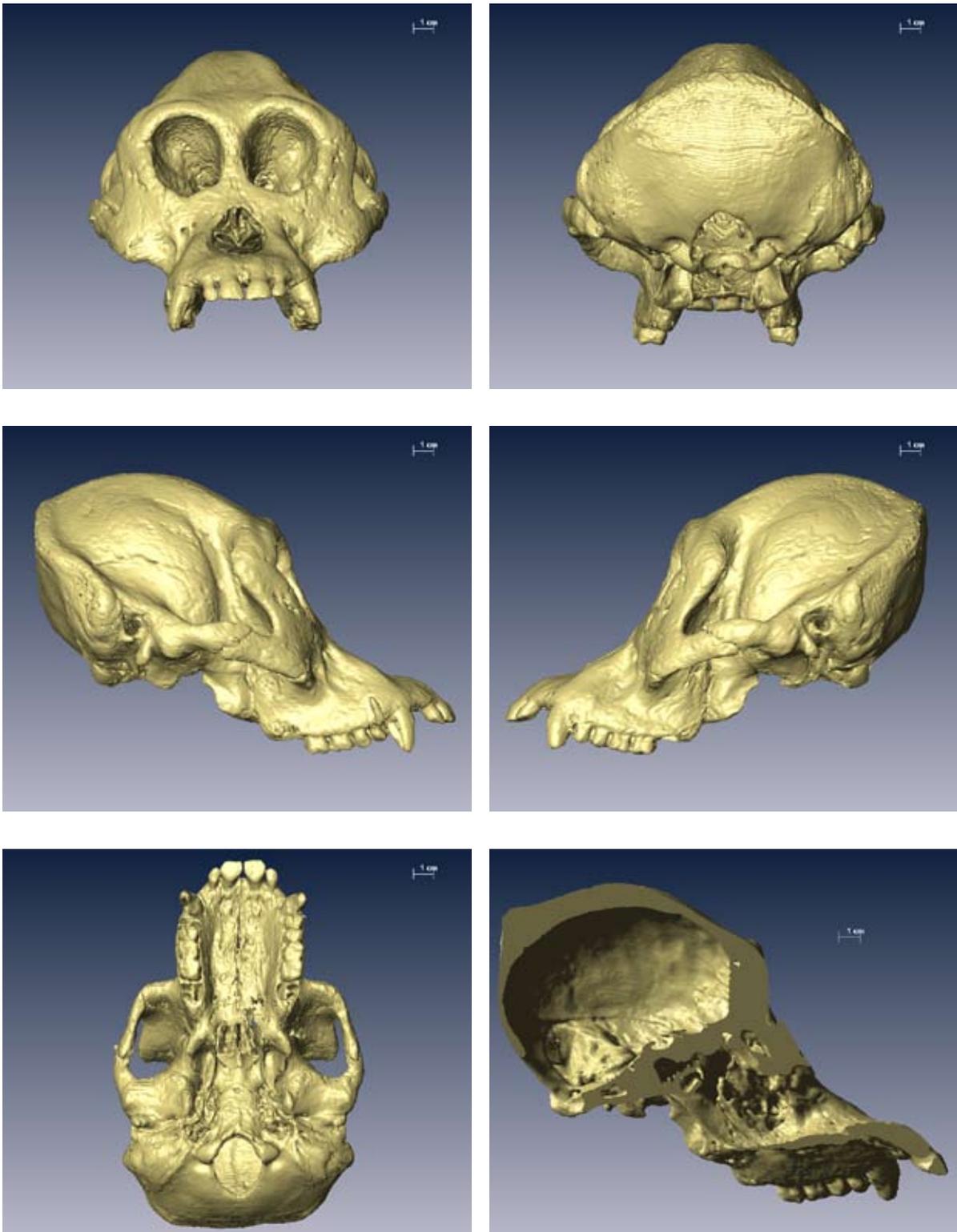


Abb. 12.11: amira-Normen; *Pongo* maskulin; Maßstab = 1,0 cm

- oben links = *Norma frontalis*
- oben rechts = *Norma occipitalis*
- mitte links = *Norma lateralis dexter*
- mitte rechts = *Norma lateralis sinister*
- unten links = *Norma basilaris*
- unten rechts = *Norma sagittalis*



amira Modelle: Genus: *Pongo*; Geschlecht: maskulin

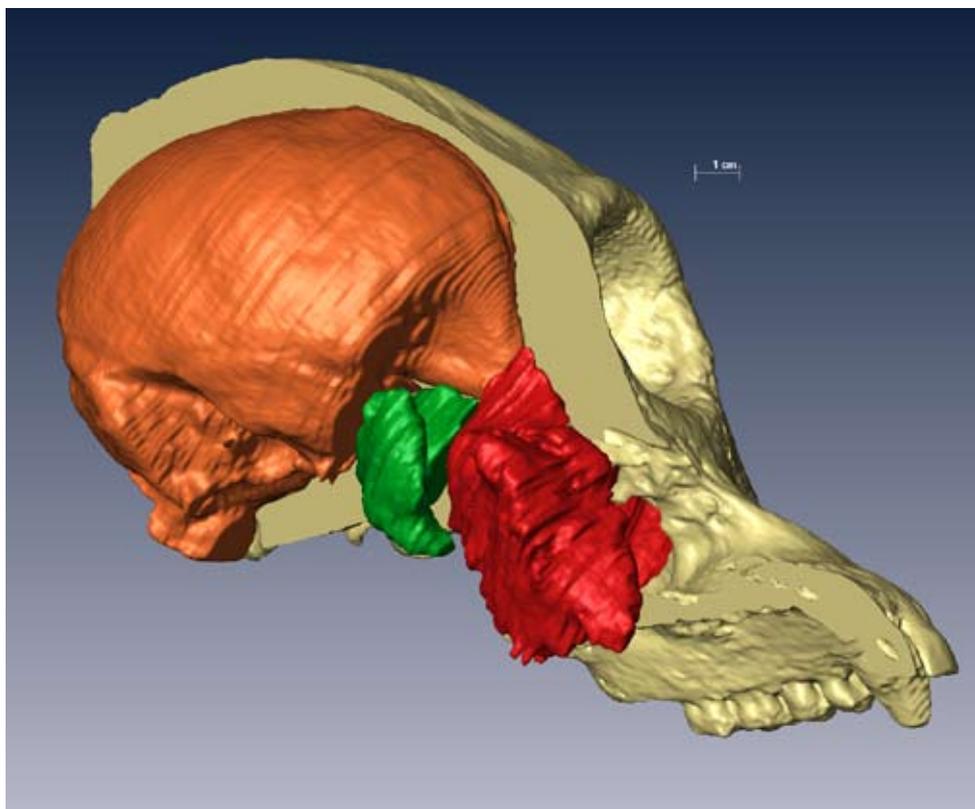
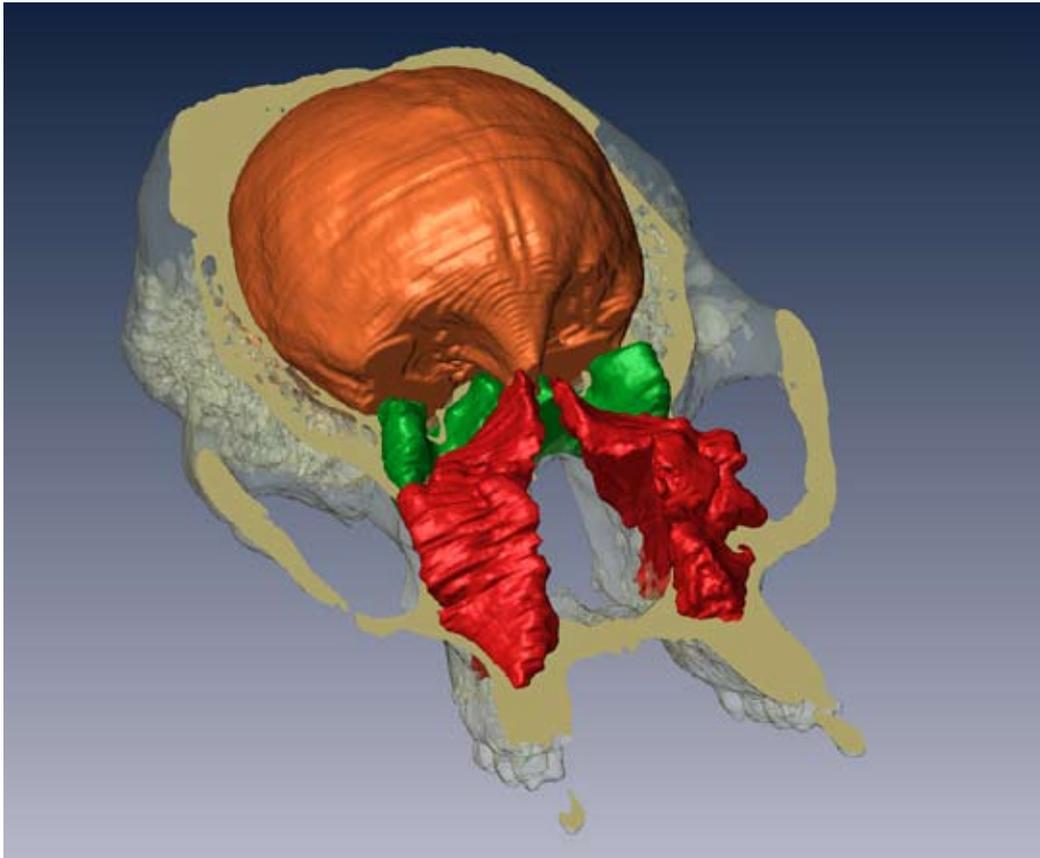


Abb. 12.12: amira-Modelle; *Pongo* maskulin; Maßstab = 1,0 cm; Farbcodierung: blau = Sinus frontalis, rot = Sinus maxillaris, grün = Sinus sphenoidales, gelb = Cellulae ethmoidales

Darstellung der Lagebeziehungen des Endokranium und der Sinus paranasales
oben = Aufsicht von schräg rechts oben mit transversalem Schnitt und Transparenz
unten = Ansicht von schräg rechts frontal mit mediansagittalem Schnitt



Normfotografien: Genus: *Gorilla*; Geschlecht: feminin

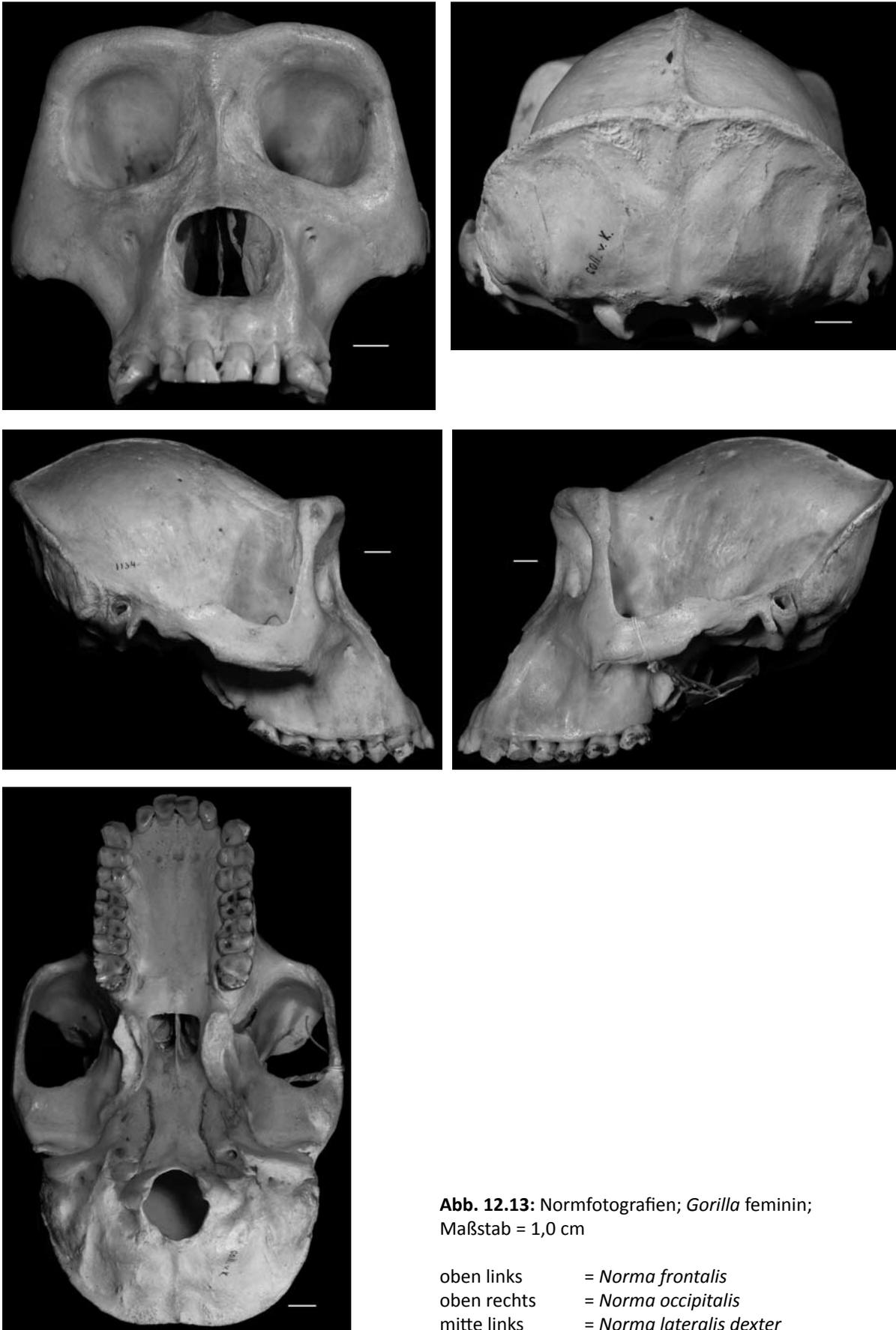


Abb. 12.13: Normfotografien; *Gorilla* feminin;
Maßstab = 1,0 cm

- oben links = *Norma frontalis*
- oben rechts = *Norma occipitalis*
- mitte links = *Norma lateralis dexter*
- mitte rechts = *Norma lateralis sinister*
- unten = *Norma basilaris*



amira-Normen: Genus: *Gorilla*; Geschlecht: feminin

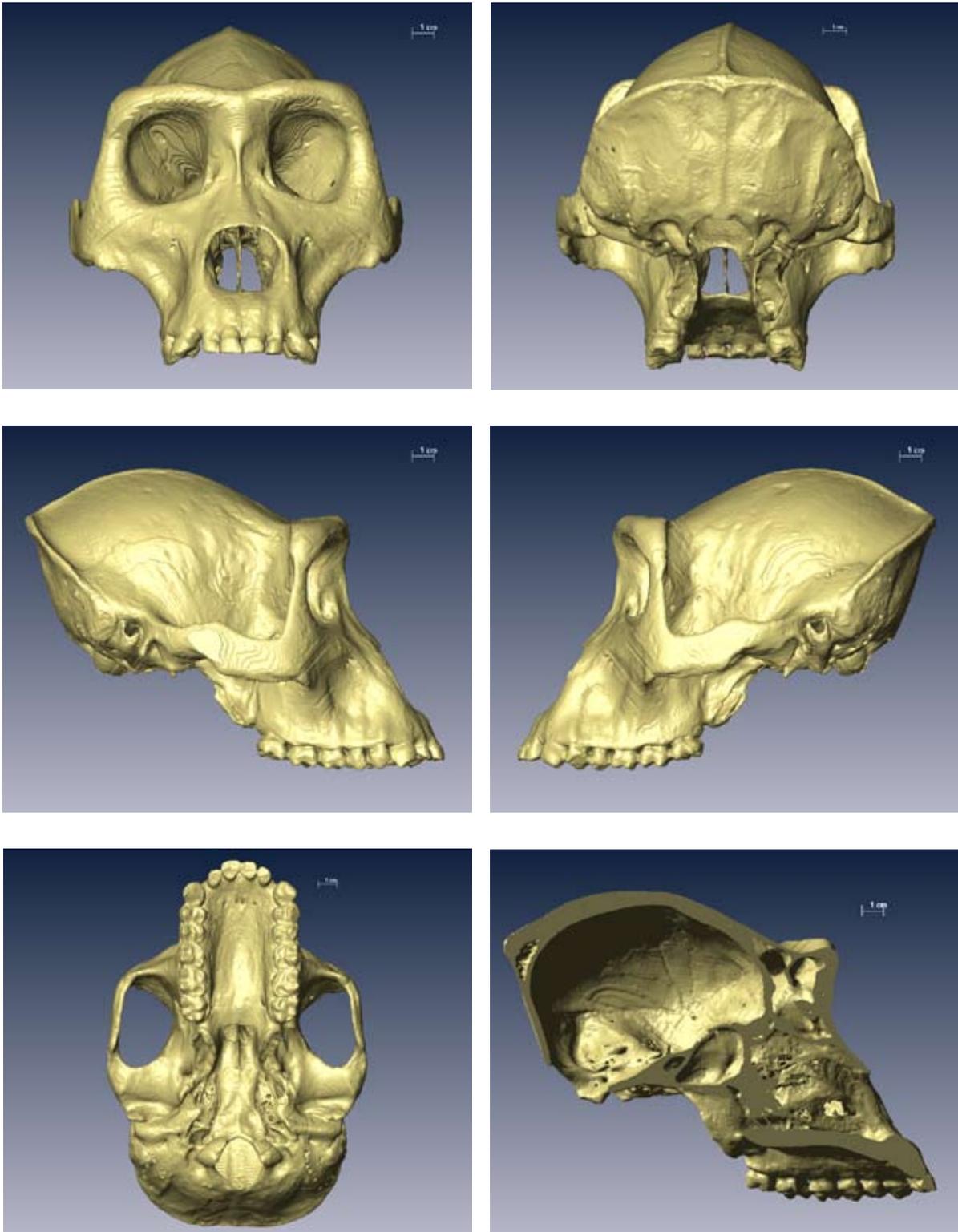


Abb. 12.14: amira-Normen; *Gorilla* feminin; Maßstab = 1,0 cm

- oben links = *Norma frontalis*
- oben rechts = *Norma occipitalis*
- mitte links = *Norma lateralis dexter*
- mitte rechts = *Norma lateralis sinister*
- unten links = *Norma basilaris*
- unten rechts = *Norma sagittalis*



amira Modelle: Genus: *Gorilla*; Geschlecht: feminin

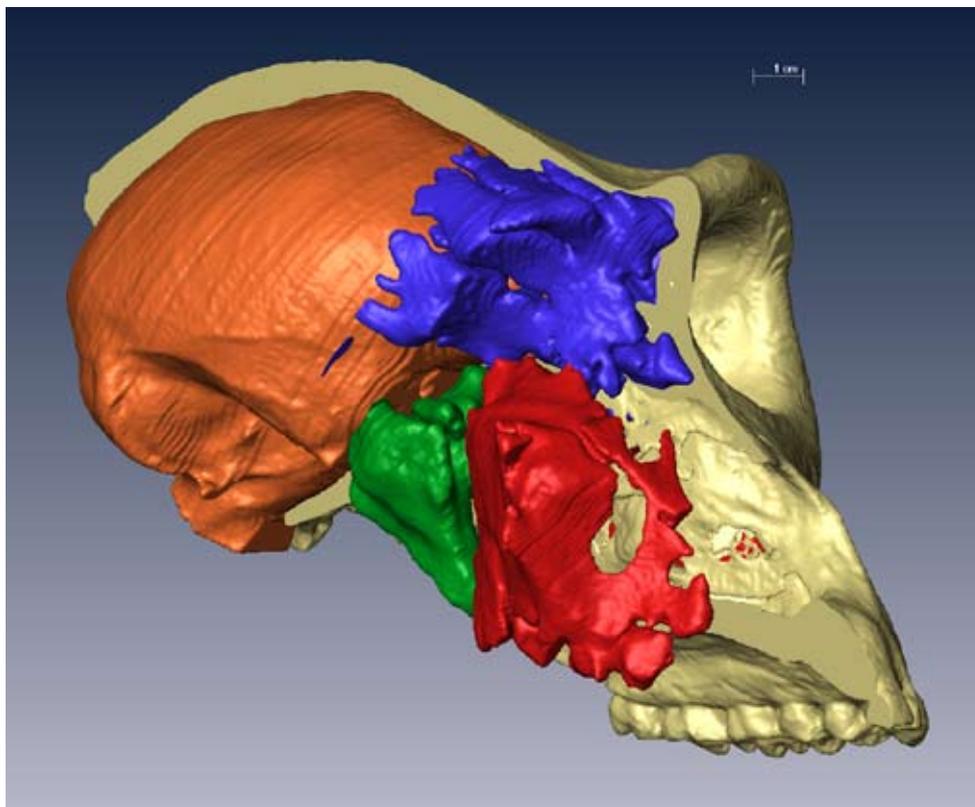
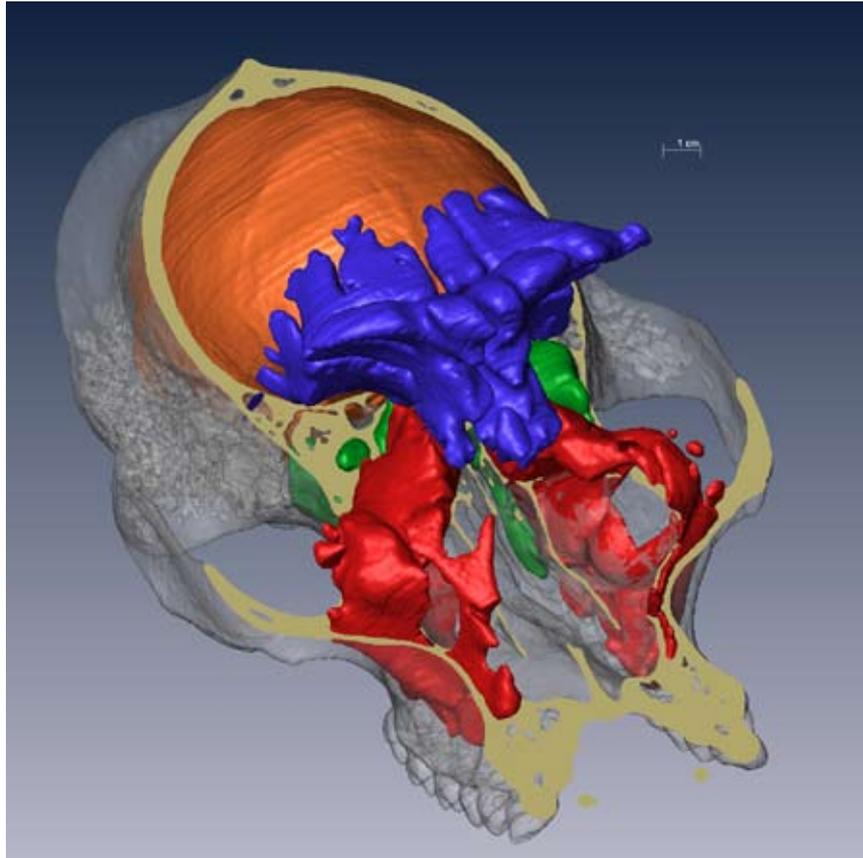


Abb. 12.15: amira-Modelle; *Gorilla* feminin; Maßstab = 1,0 cm; Farbcodierung: blau = Sinus frontalis, rot = Sinus maxillaris, grün = Sinus sphenoidales, gelb = Cellulae ethmoidales

Darstellung der Lagebeziehungen des Endokranium und der Sinus paranasales
oben = Aufsicht von schräg rechts oben mit transversalem Schnitt und Transparenz
unten = Ansicht von schräg rechts frontal mit mediansagittalem Schnitt



Normfotografien: Genus: *Gorilla*; Geschlecht: maskulin

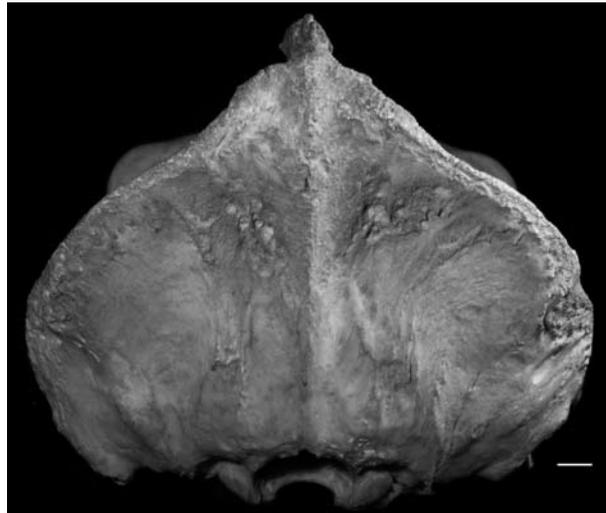


Abb. 12.16: Normfotografien; *Gorilla* maskulin;
Maßstab = 1,0 cm

- oben links = *Norma frontalis*
- oben rechts = *Norma occipitalis*
- mitte links = *Norma lateralis dexter*
- mitte rechts = *Norma lateralis sinister*
- unten = *Norma basilaris*



amira-Normen: Genus: *Gorilla*; Geschlecht: maskulin

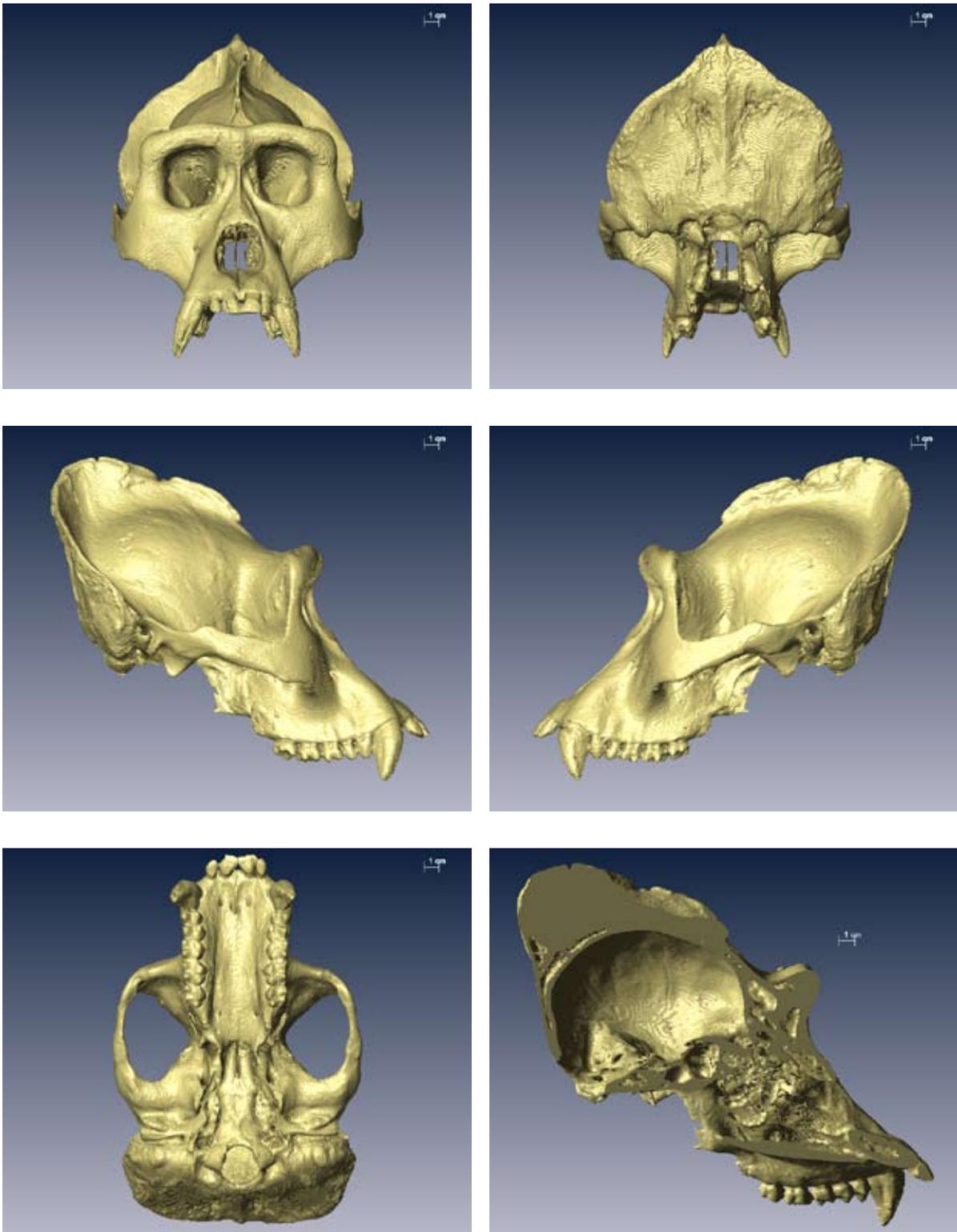


Abb. 12.17: amira-Normen; *Gorilla* maskulin; Maßstab = 1,0 cm

- oben links = *Norma frontalis*
- oben rechts = *Norma occipitalis*
- mitte links = *Norma lateralis dexter*
- mitte rechts = *Norma lateralis sinister*
- unten links = *Norma basilaris*
- unten rechts = *Norma sagittalis*



amira Modelle: Genus: *Gorilla*; Geschlecht: maskulin

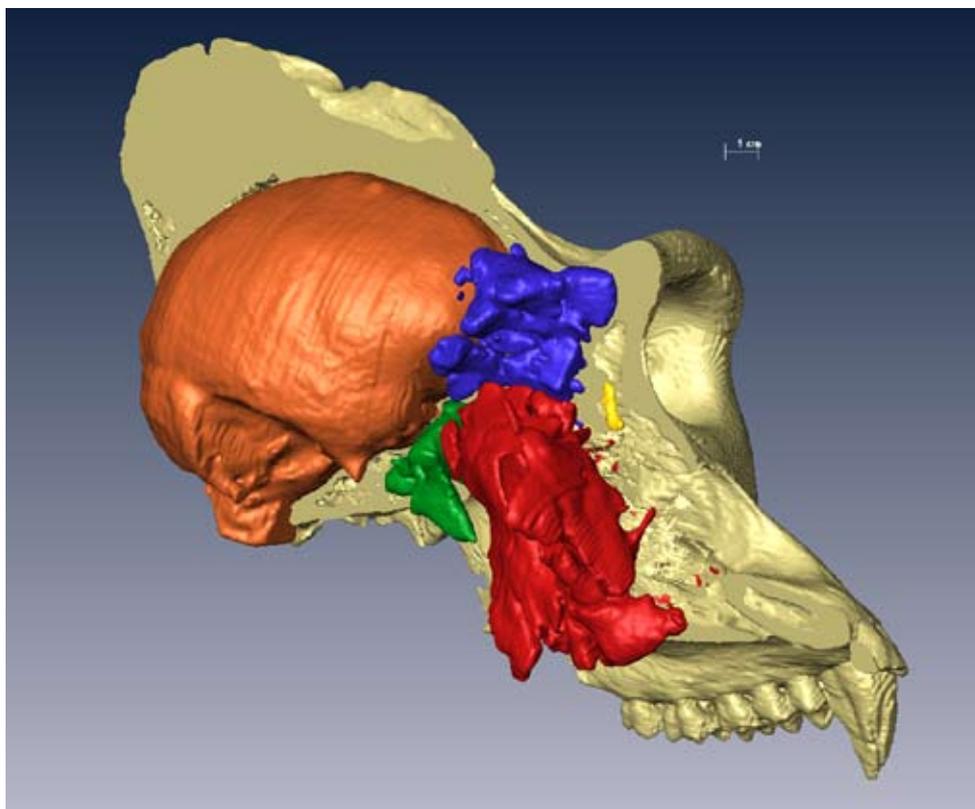
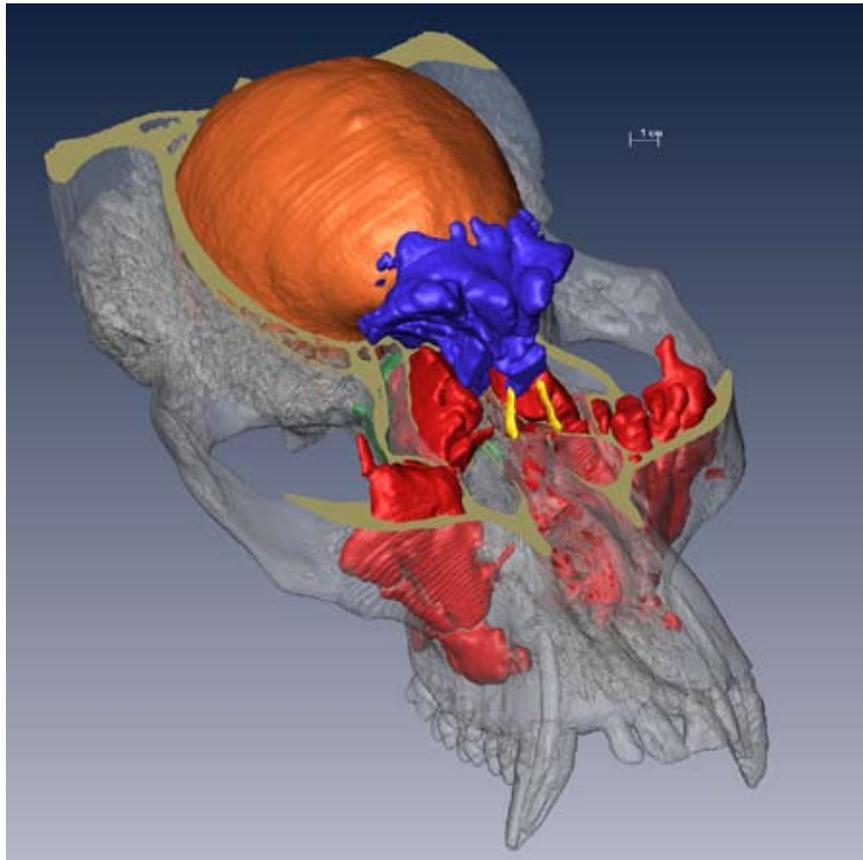


Abb. 12.18: amira-Modelle; *Gorilla* maskulin; Maßstab = 1,0 cm; Farbcodierung: blau = Sinus frontalis, rot = Sinus maxillaris, grün = Sinus sphenoidales, gelb = Cellulae ethmoidales

Darstellung der Lagebeziehungen des Endokranium und der Sinus paranasales
oben = Aufsicht von schräg rechts oben mit transversalem Schnitt und Transparenz
unten = Ansicht von schräg rechts frontal mit mediansagittalem Schnitt



Normfotografien: Genus: *Pan*; Geschlecht: feminin

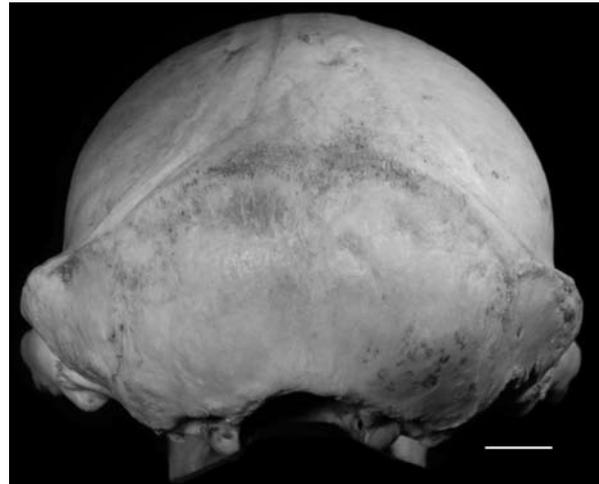
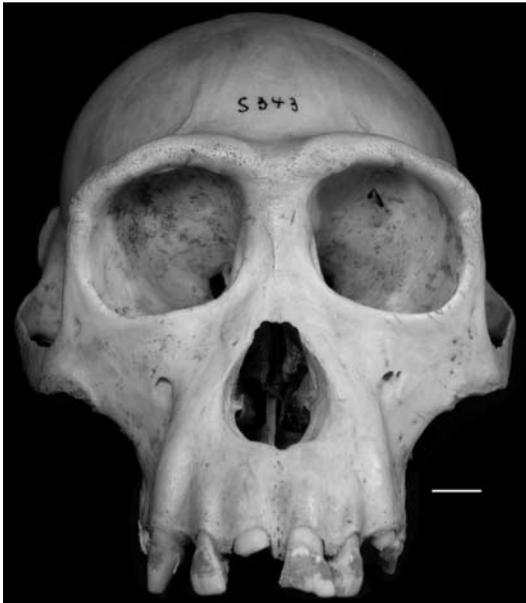


Abb. 12.19: Normfotografien; *Pan* feminin;
Maßstab = 1,0 cm

- oben links = *Norma frontalis*
- oben rechts = *Norma occipitalis*
- mitte links = *Norma lateralis dexter*
- mitte rechts = *Norma lateralis sinister*
- unten = *Norma basilaris*



amira-Normen: Genus: *Pan*; Geschlecht: feminin

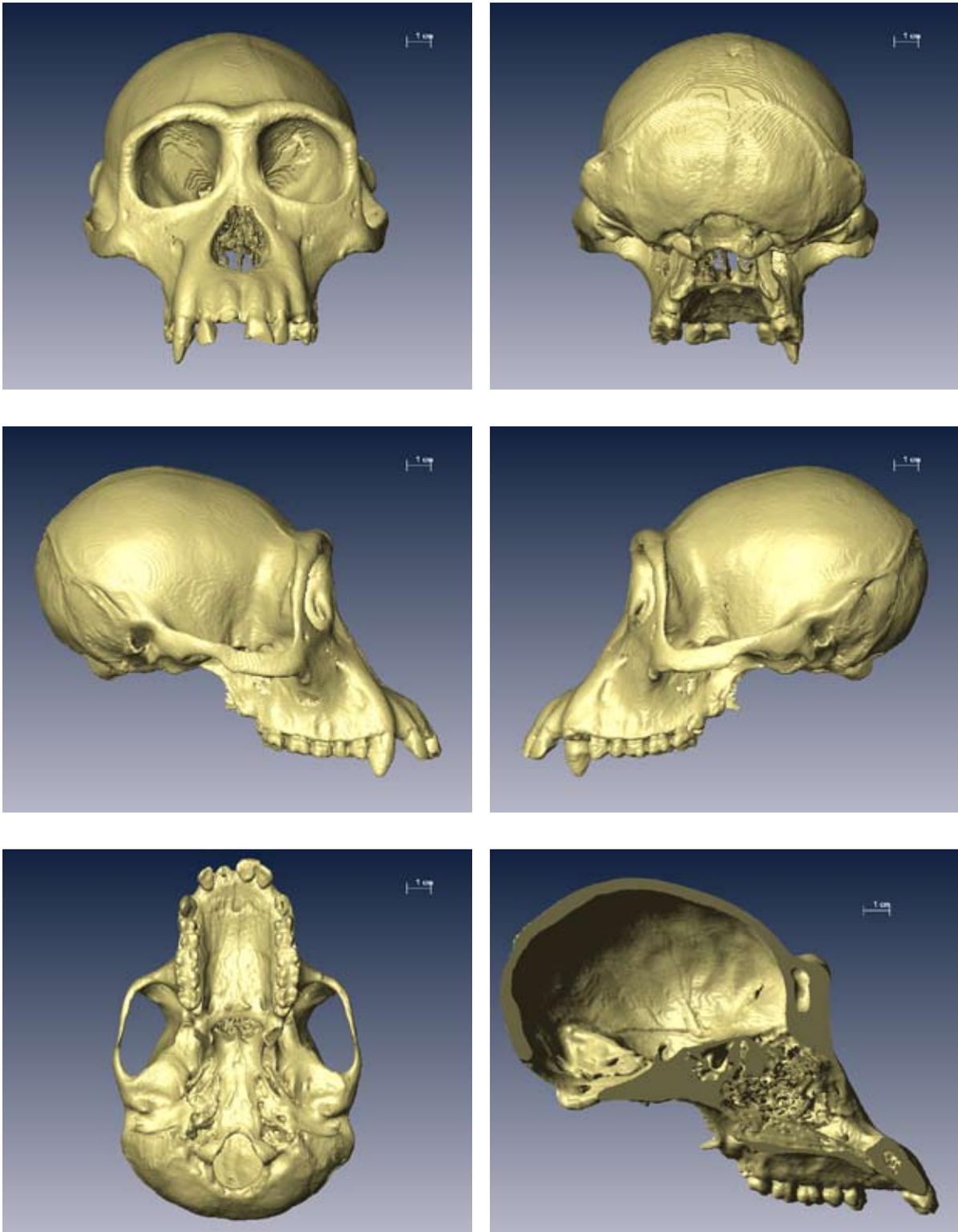


Abb. 12.20: amira-Normen; *Pan* feminin; Maßstab = 1,0 cm

- oben links = *Norma frontalis*
- oben rechts = *Norma occipitalis*
- mitte links = *Norma lateralis dexter*
- mitte rechts = *Norma lateralis sinister*
- unten links = *Norma basilaris*
- unten rechts = *Norma sagittalis*



amira Modelle: Genus: *Pan*; Geschlecht: feminin

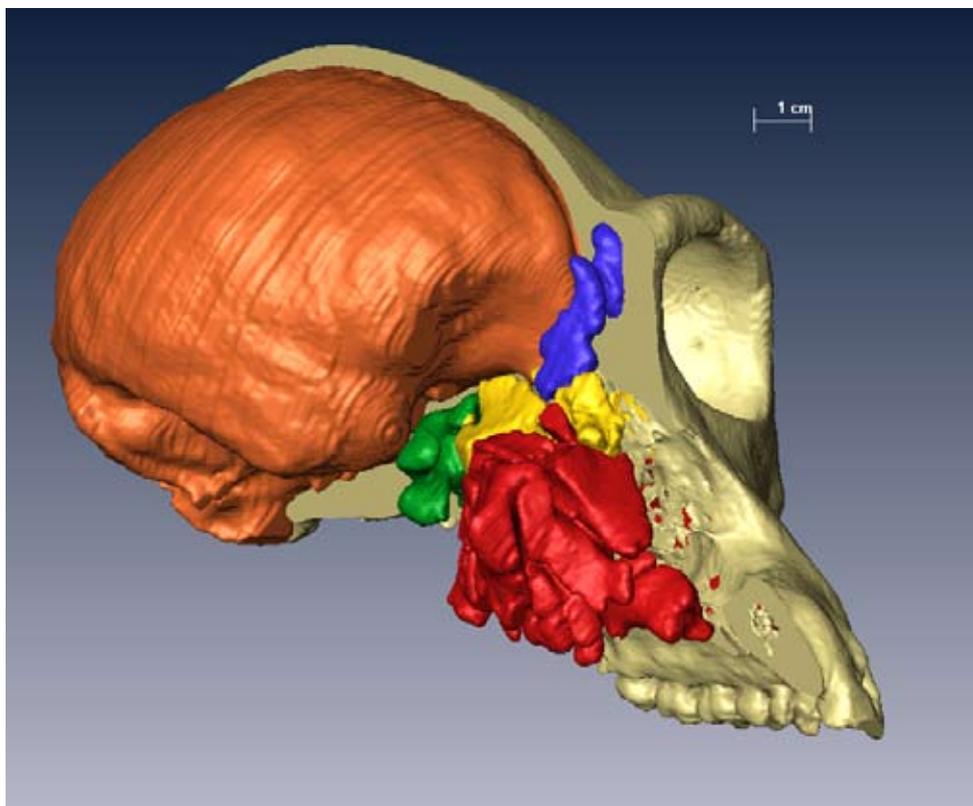
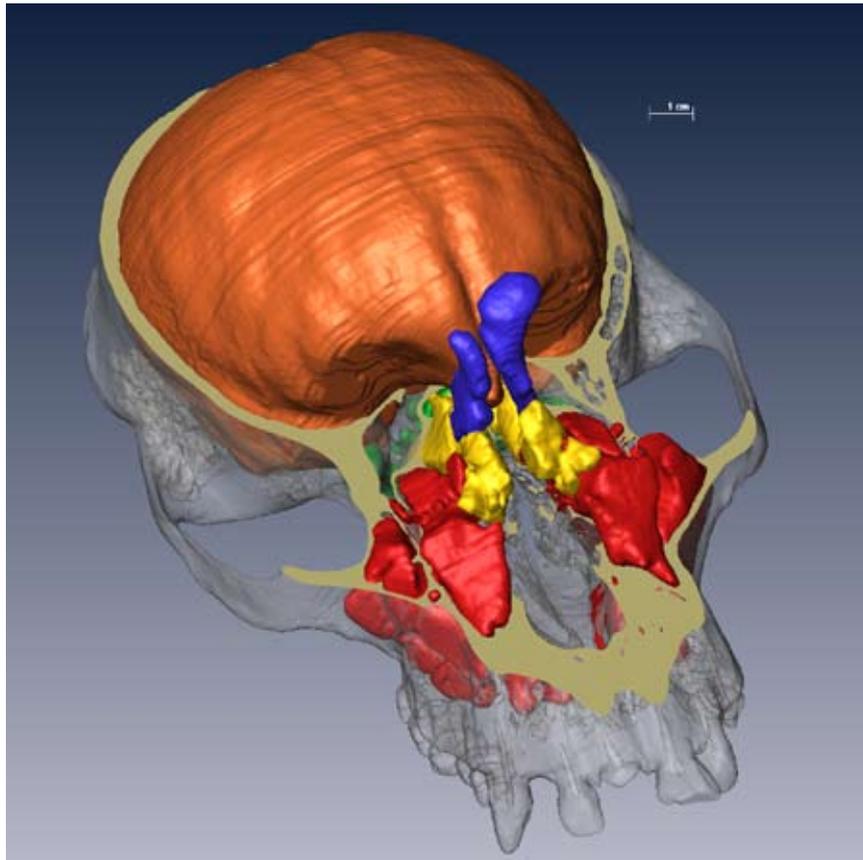


Abb. 12.21: amira-Modelle; *Pan* feminin; Maßstab = 1,0 cm; Farbcodierung: blau = Sinus frontalis, rot = Sinus maxillaris, grün = Sinus sphenoidales, gelb = Cellulae ethmoidales

Darstellung der Lagebeziehungen des Endokranium und der Sinus paranasales
oben = Aufsicht von schräg rechts oben mit transversalem Schnitt und Transparenz
unten = Ansicht von schräg rechts frontal mit mediansagittalem Schnitt



Normfotografien: Genus: *Pan*; Geschlecht: maskulin



Abb. 12.22: Normfotografien; *Pan* maskulin;
Maßstab = 1,0 cm

- oben links = *Norma frontalis*
- oben rechts = *Norma occipitalis*
- mitte links = *Norma lateralis dexter*
- mitte rechts = *Norma lateralis sinister*
- unten = *Norma basilaris*



amira-Normen: Genus: *Pan*; Geschlecht: maskulin

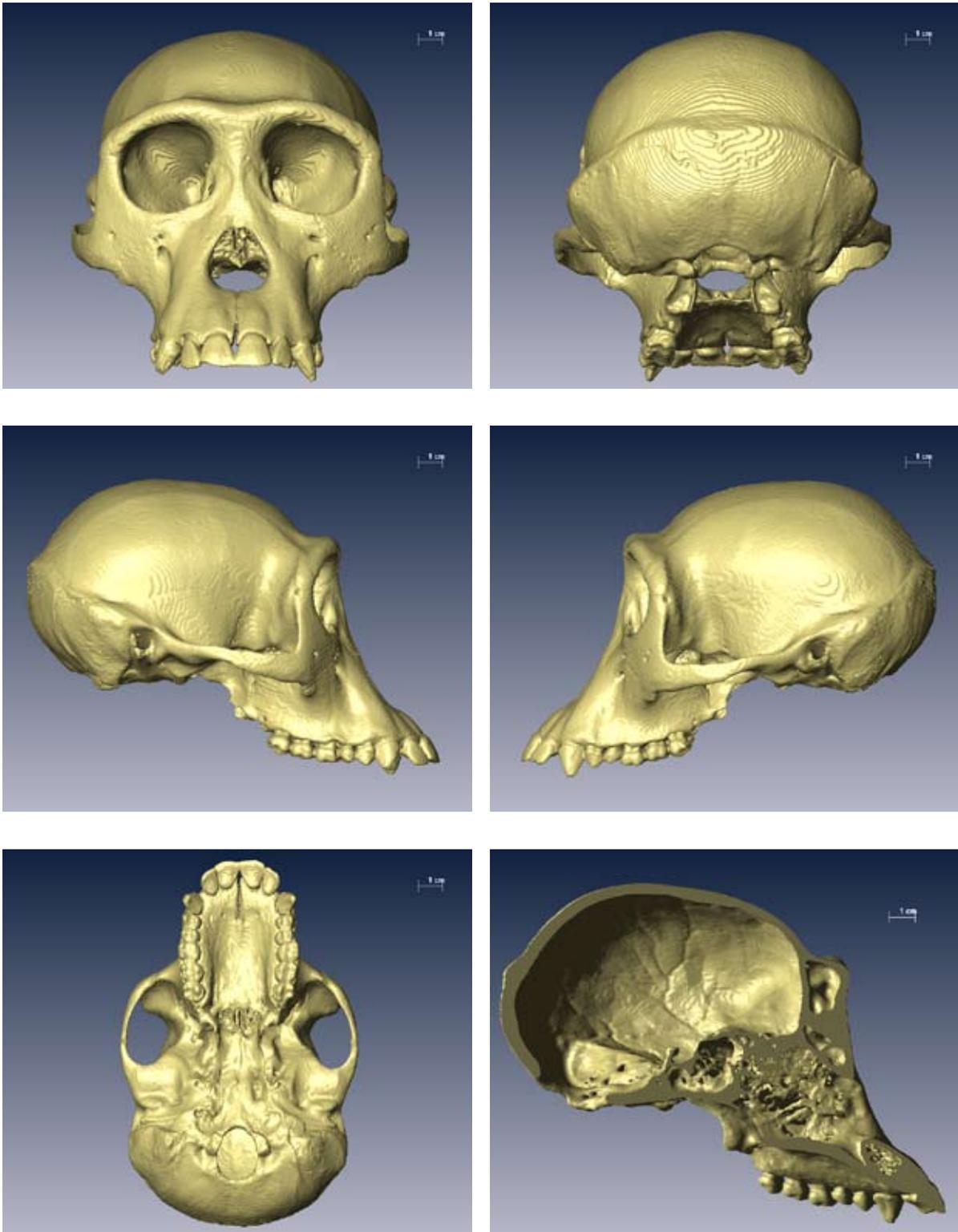


Abb. 12.23: amira-Normen; *Pan* maskulin; Maßstab = 1,0 cm

- oben links = *Norma frontalis*
- oben rechts = *Norma occipitalis*
- mitte links = *Norma lateralis dexter*
- mitte rechts = *Norma lateralis sinister*
- unten links = *Norma basilaris*
- unten rechts = *Norma sagittalis*



amira Modelle: Genus: *Pan*; Geschlecht: maskulin

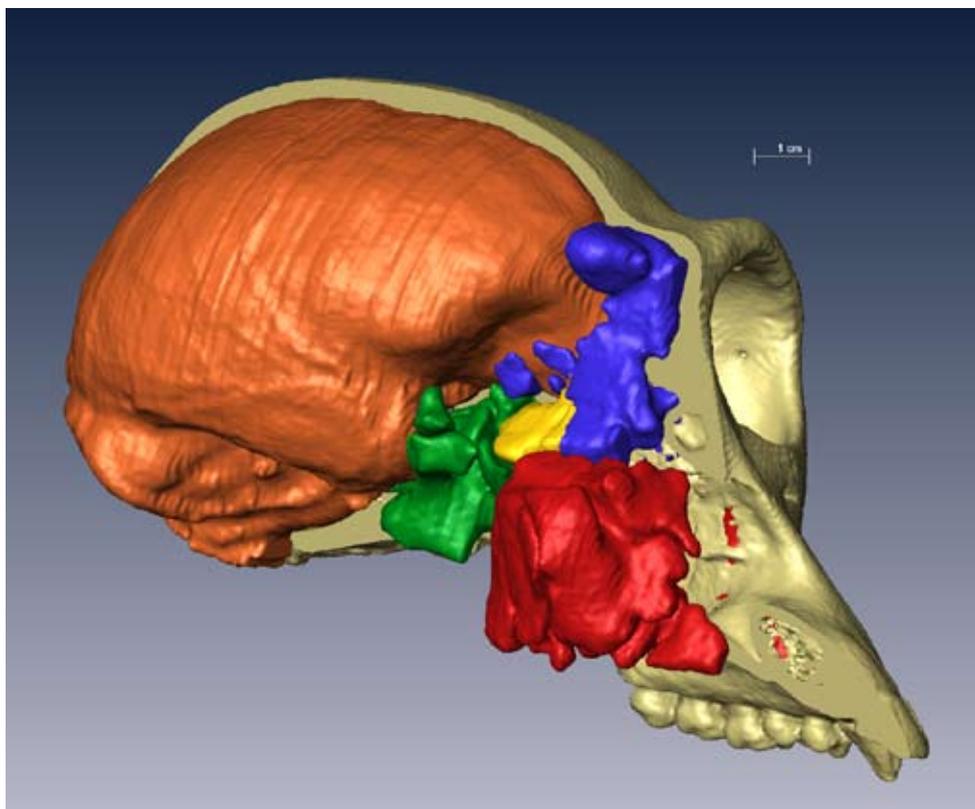
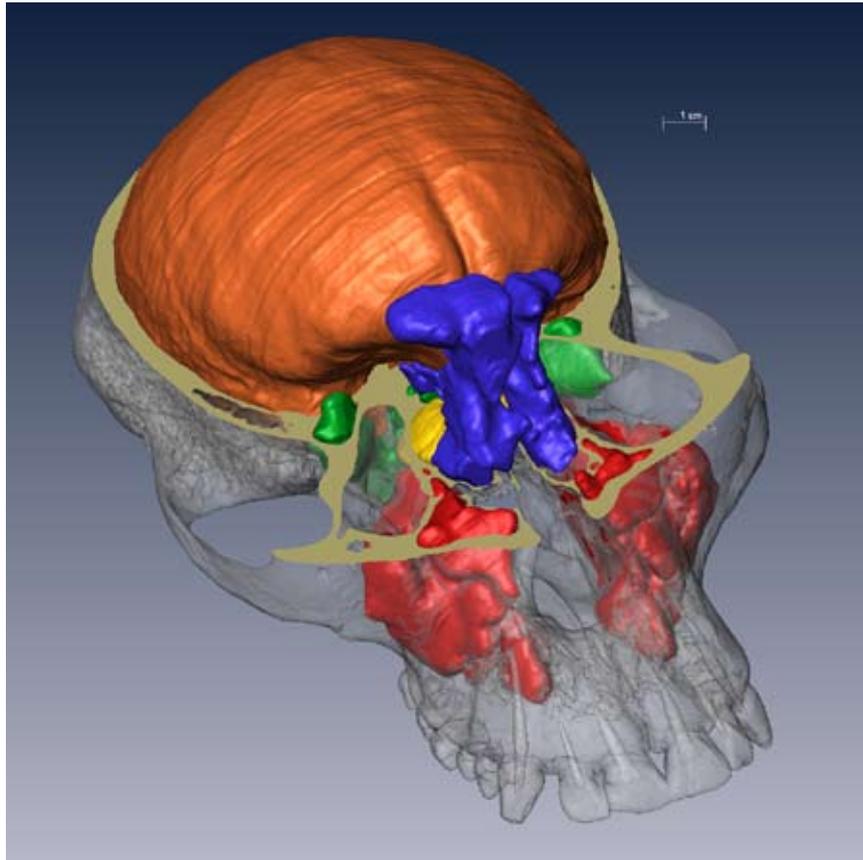


Abb. 12.24: amira-Modelle; *Pan* maskulin; Maßstab = 1,0 cm; Farbcodierung: blau = Sinus frontalis, rot = Sinus maxillaris, grün = Sinus sphenoidales, gelb = Cellulae ethmoidales

Darstellung der Lagebeziehungen des Endokranium und der Sinus paranasales
oben = Aufsicht von schräg rechts oben mit transversalem Schnitt und Transparenz
unten = Ansicht von schräg rechts frontal mit mediansagittalem Schnitt



Normfotografien: Genus: *Homo*; Geschlecht: feminin

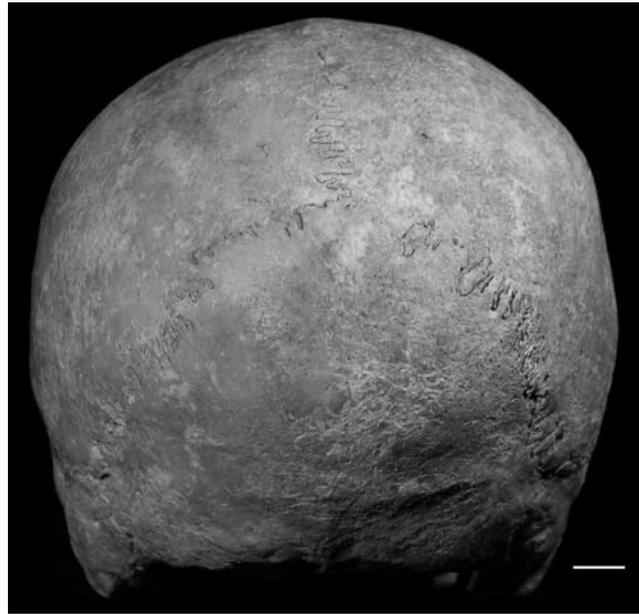


Abb. 12.25: Normfotografien; *Homo* feminin; Maßstab = 1,0 cm

- oben links = *Norma frontalis*
- oben rechts = *Norma occipitalis*
- mitte links = *Norma lateralis dexter*
- mitte rechts = *Norma lateralis sinister*
- unten = *Norma basilaris*



amira-Normen: Genus: *Homo*; Geschlecht: feminin

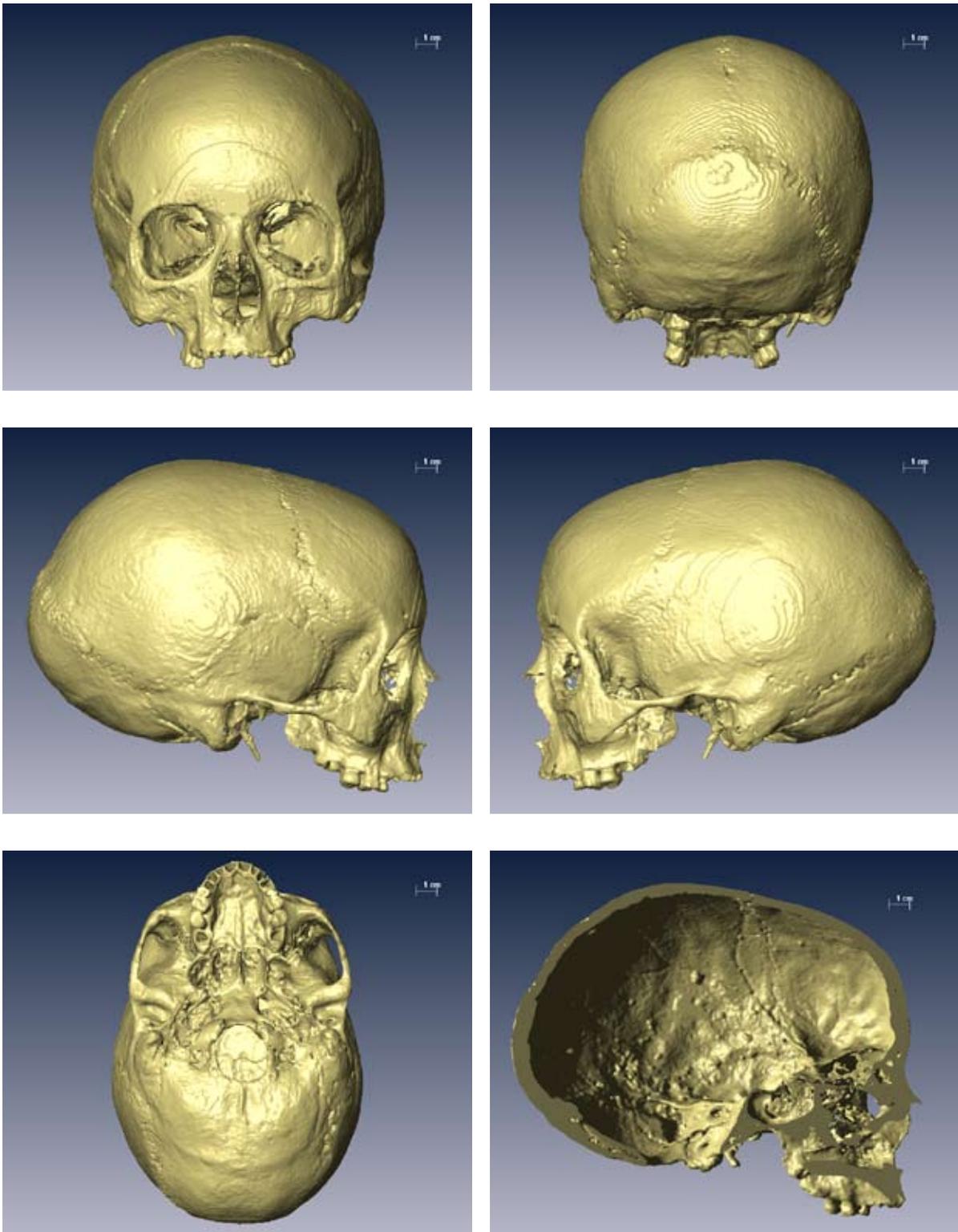


Abb. 12.26: amira-Normen; *Homo* feminin; Maßstab = 1,0 cm

- oben links = *Norma frontalis*
- oben rechts = *Norma occipitalis*
- mitte links = *Norma lateralis dexter*
- mitte rechts = *Norma lateralis sinister*
- unten links = *Norma basilaris*
- unten rechts = *Norma sagittalis*



amira Modelle: Genus: *Homo*; Geschlecht: feminin

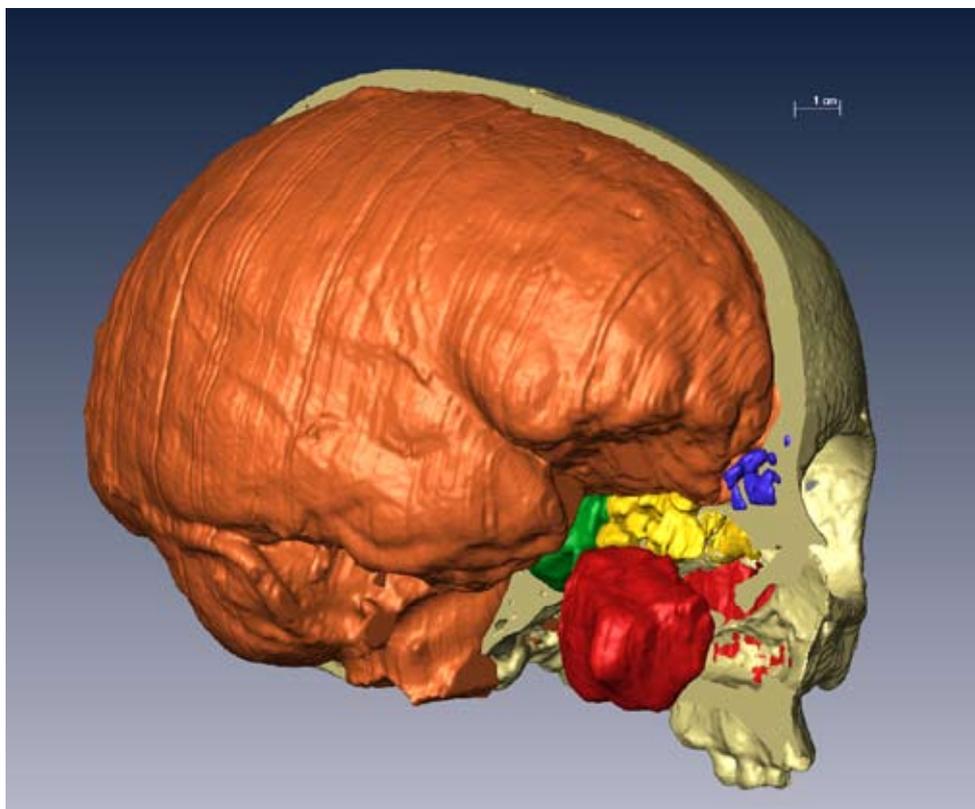
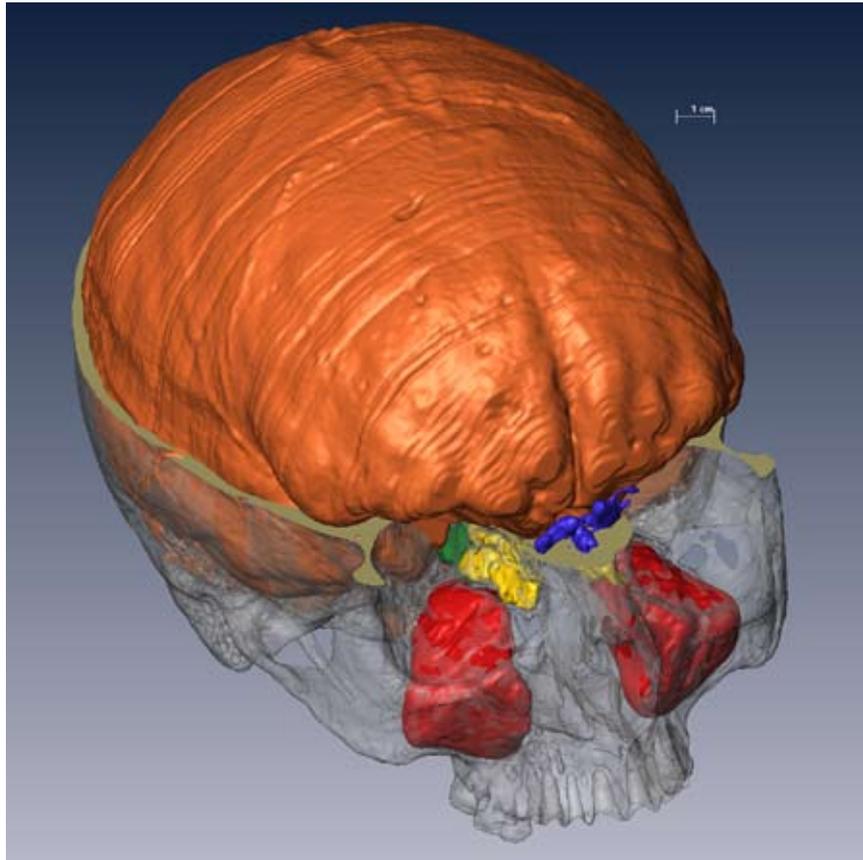


Abb. 12.27: amira-Modelle; *Homo* feminin; Maßstab = 1,0 cm; Farbcodierung: blau = Sinus frontalis, rot = Sinus maxillaris, grün = Sinus sphenoidales, gelb = Cellulae ethmoidales

Darstellung der Lagebeziehungen des Endokranium und der Sinus paranasales
oben = Aufsicht von schräg rechts oben mit transversalem Schnitt und Transparenz
unten = Ansicht von schräg rechts frontal mit mediansagittalem Schnitt



Normfotografien: Genus: *Homo*; Geschlecht: maskulin

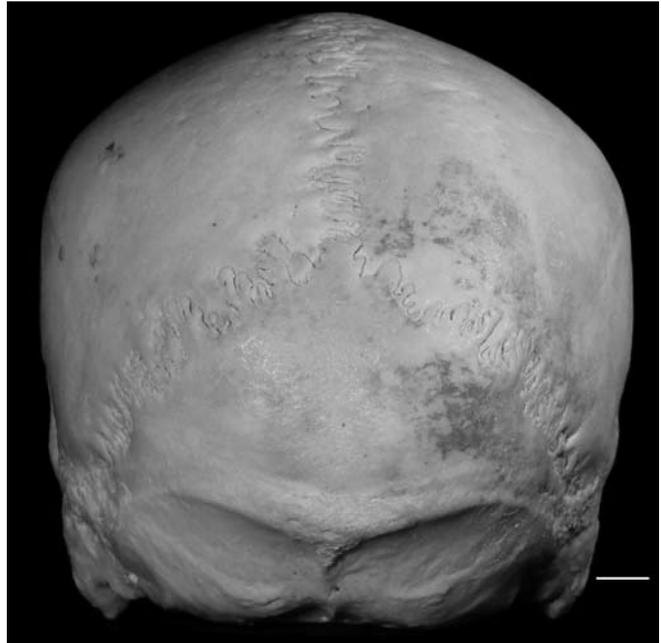
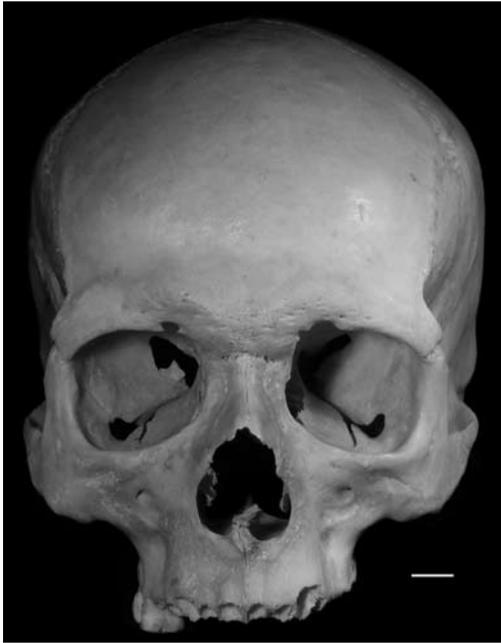


Abb. 12.28: Normfotografien; *Homo* maskulin;
Maßstab = 1,0 cm

- oben links = *Norma frontalis*
- oben rechts = *Norma occipitalis*
- mitte links = *Norma lateralis dexter*
- mitte rechts = *Norma lateralis sinister*
- unten = *Norma basilaris*



amira-Normen: Genus: *Homo*; Geschlecht: maskulin

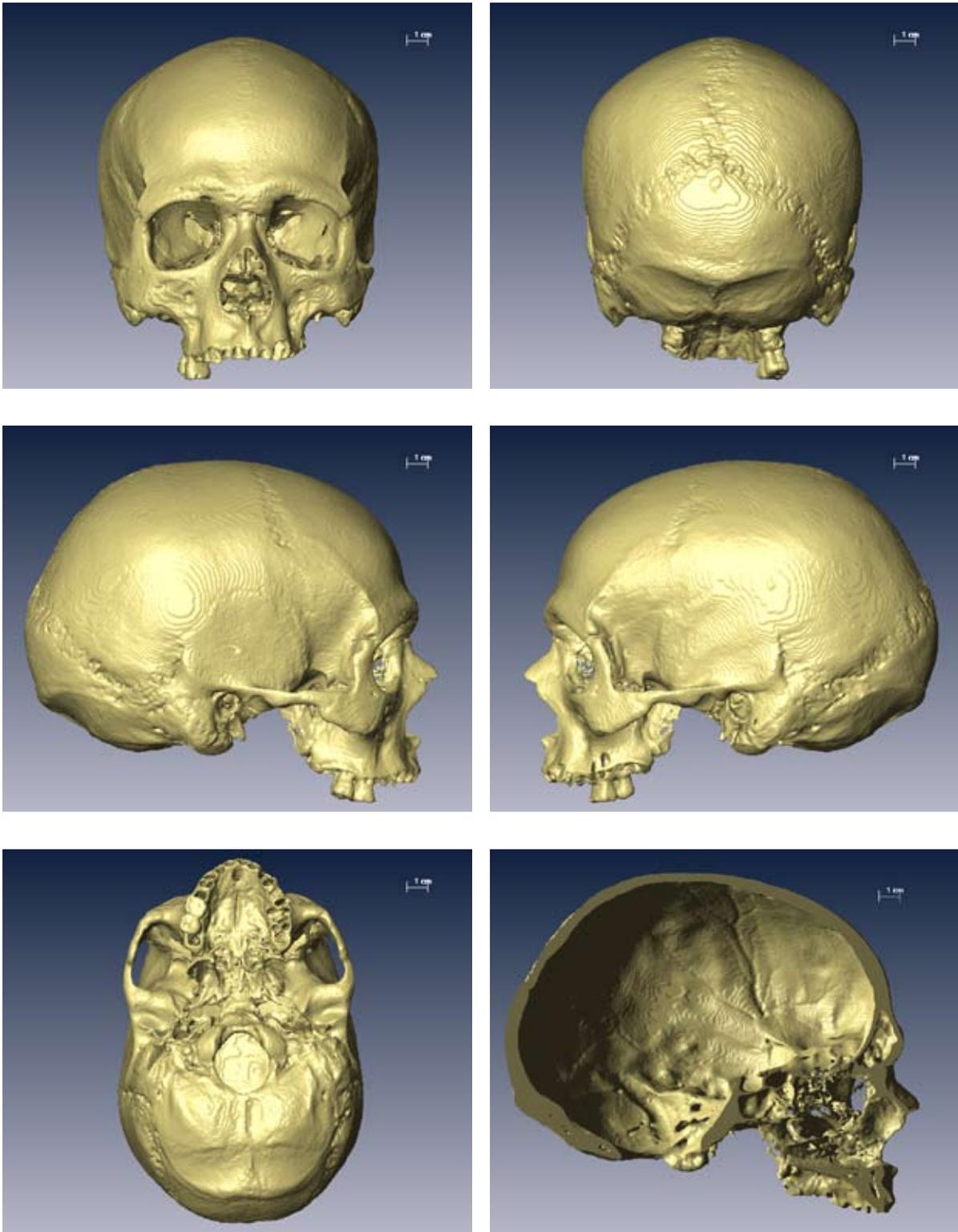


Abb. 12.29: amira-Normen; *Homo* maskulin; Maßstab = 1,0 cm

- oben links = *Norma frontalis*
- oben rechts = *Norma occipitalis*
- mitte links = *Norma lateralis dexter*
- mitte rechts = *Norma lateralis sinister*
- unten links = *Norma basilaris*
- unten rechts = *Norma sagittalis*



amira Modelle: Genus: *Homo*; Geschlecht: maskulin

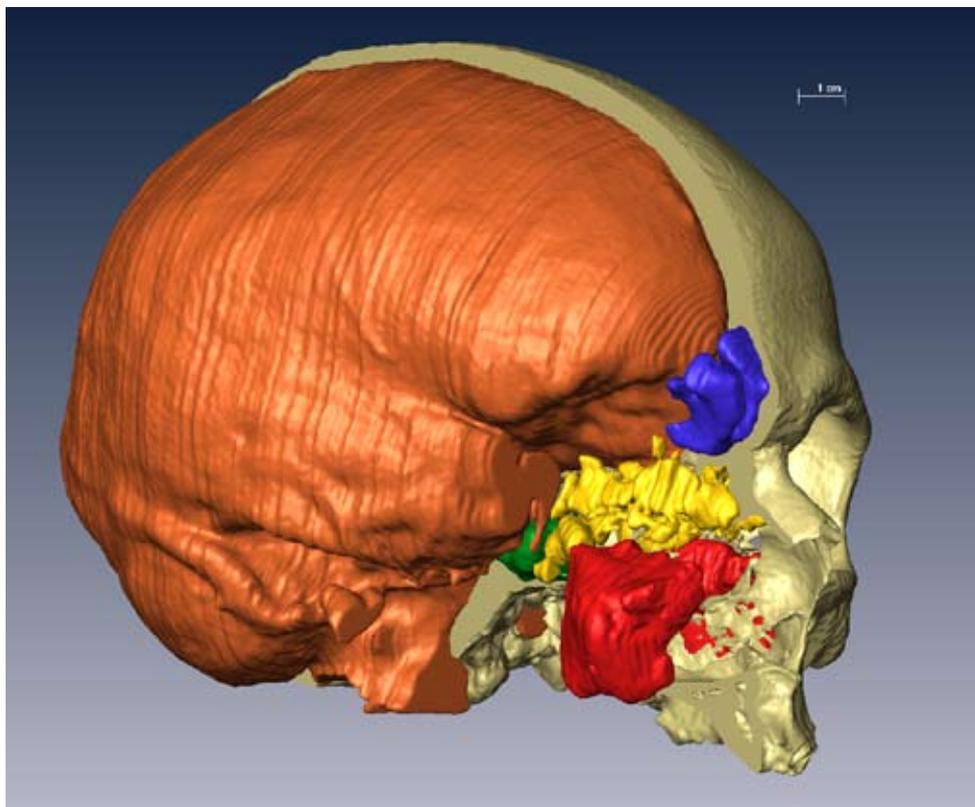
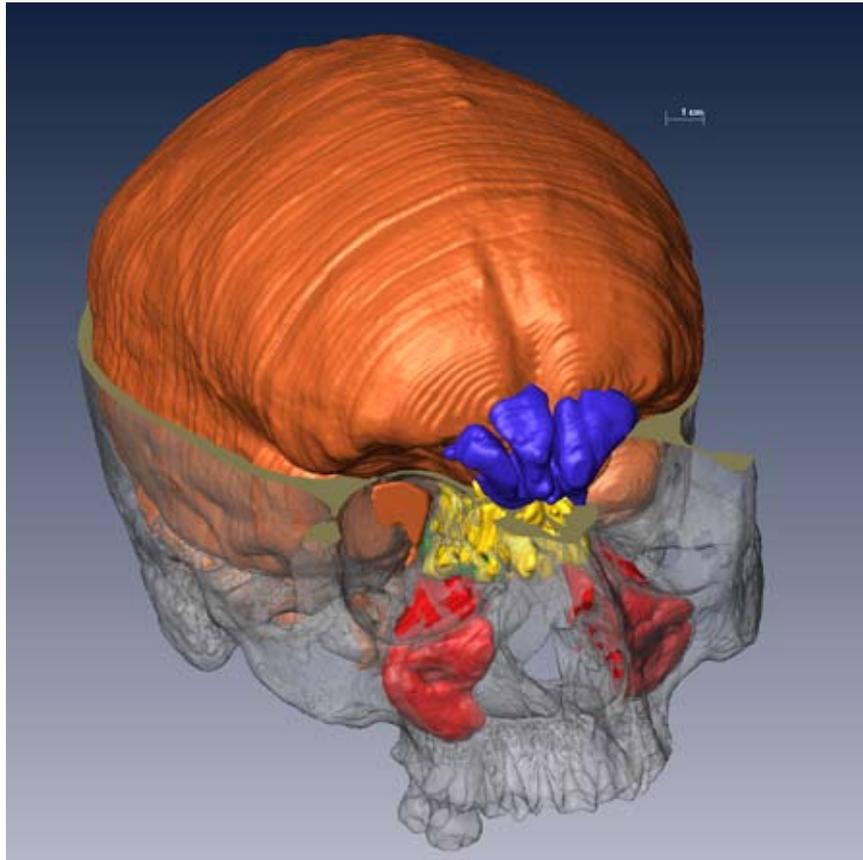
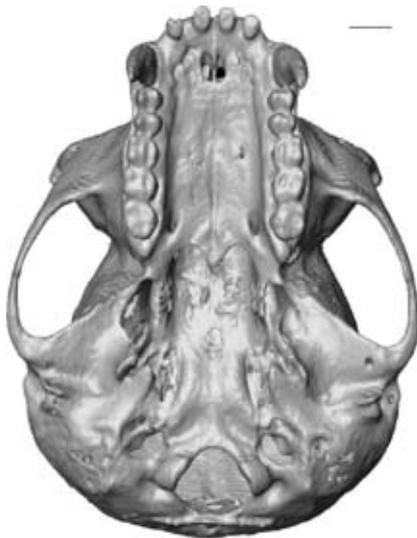


Abb. 12.30: amira-Modelle; *Homo* maskulin; Maßstab = 1,0 cm; Farbcodierung: blau = Sinus frontalis, rot = Sinus maxillaris, grün = Sinus sphenoidales, gelb = Cellulae ethmoidales

Darstellung der Lagebeziehungen des Endokranium und der Sinus paranasales
oben = Aufsicht von schräg rechts oben mit transversalem Schnitt und Transparenz
unten = Ansicht von schräg rechts frontal mit mediansagittalem Schnitt



Hylobates maskulin



Hylobates feminin



Pongo maskulin



Pongo feminin



Gorilla maskulin



Gorilla feminin

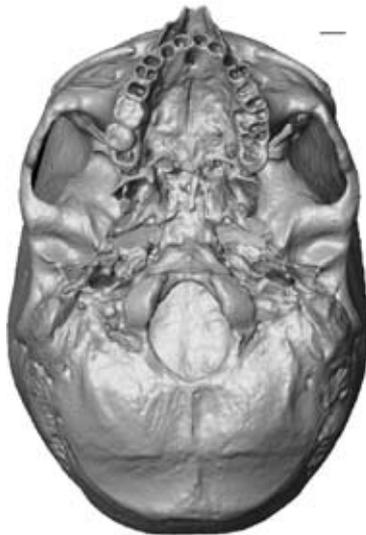
Abb. 12.31: Ektokraniale Ansichten des Basikranium für die Genera *Hylobates*, *Pongo* und *Gorilla* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm



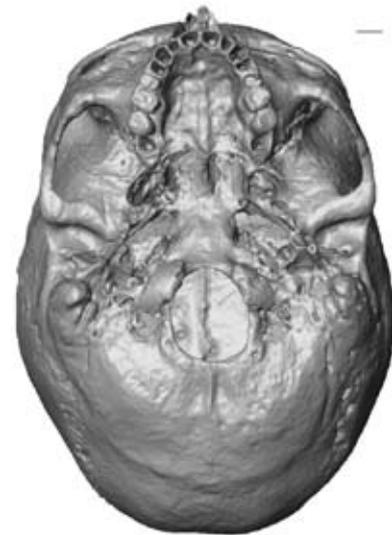
Pan maskulin



Pan feminin



Homo maskulin



Homo feminin

Abb. 12.31 (Fortsetzung): Ektokraniale Ansichten des Basikranium für die Genera *Pan* und *Homo* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm



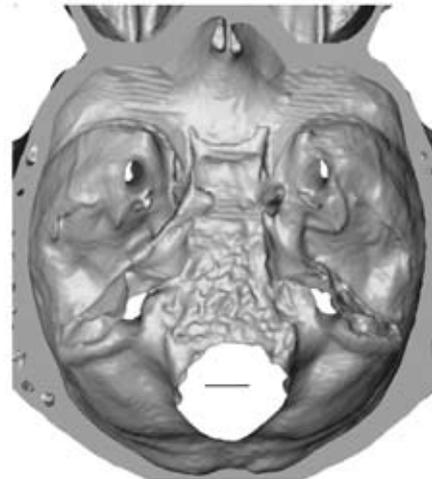
Hylobates maskulin



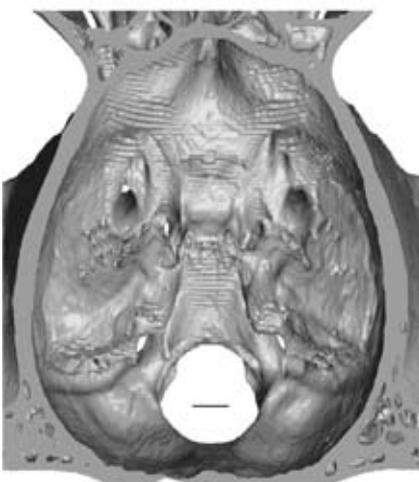
Hylobates feminin



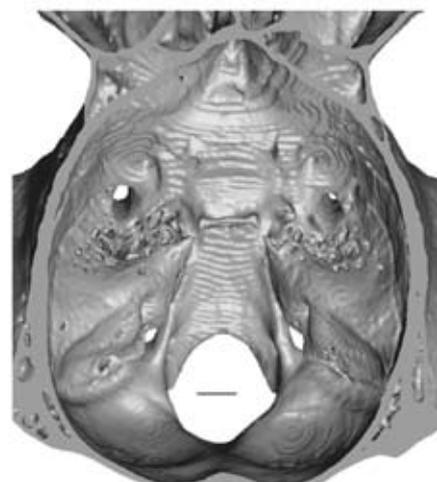
Pongo maskulin



Pongo feminin



Gorilla maskulin



Gorilla feminin

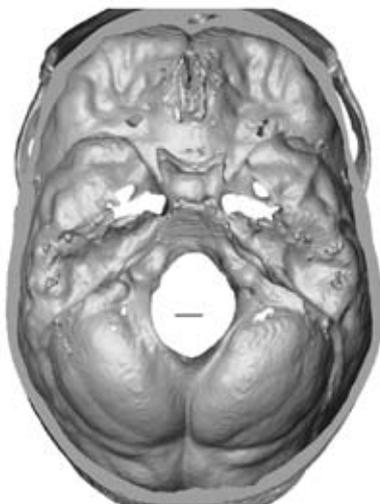
Abb. 12.32: Endokraniale Ansichten des Basikranium für die Genera *Hylobates*, *Pongo* und *Gorilla* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm



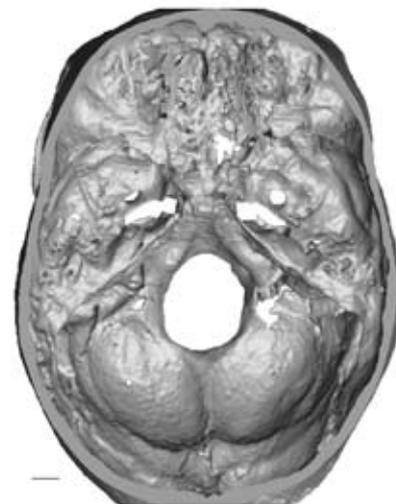
Pan maskulin



Pan feminin



Homo maskulin



Homo feminin

Abb. 12.32 (Forsetzung): Endokraniale Ansichten des Basikranium für die Genera *Pan* und *Homo* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm



Hylobates maskulin



Hylobates feminin



Pongo maskulin



Pongo feminin



Gorilla maskulin



Gorilla feminin

Abb. 12.33: Mediansagittale Ebene für die Genera *Hylobates*, *Pongo* und *Gorilla* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm

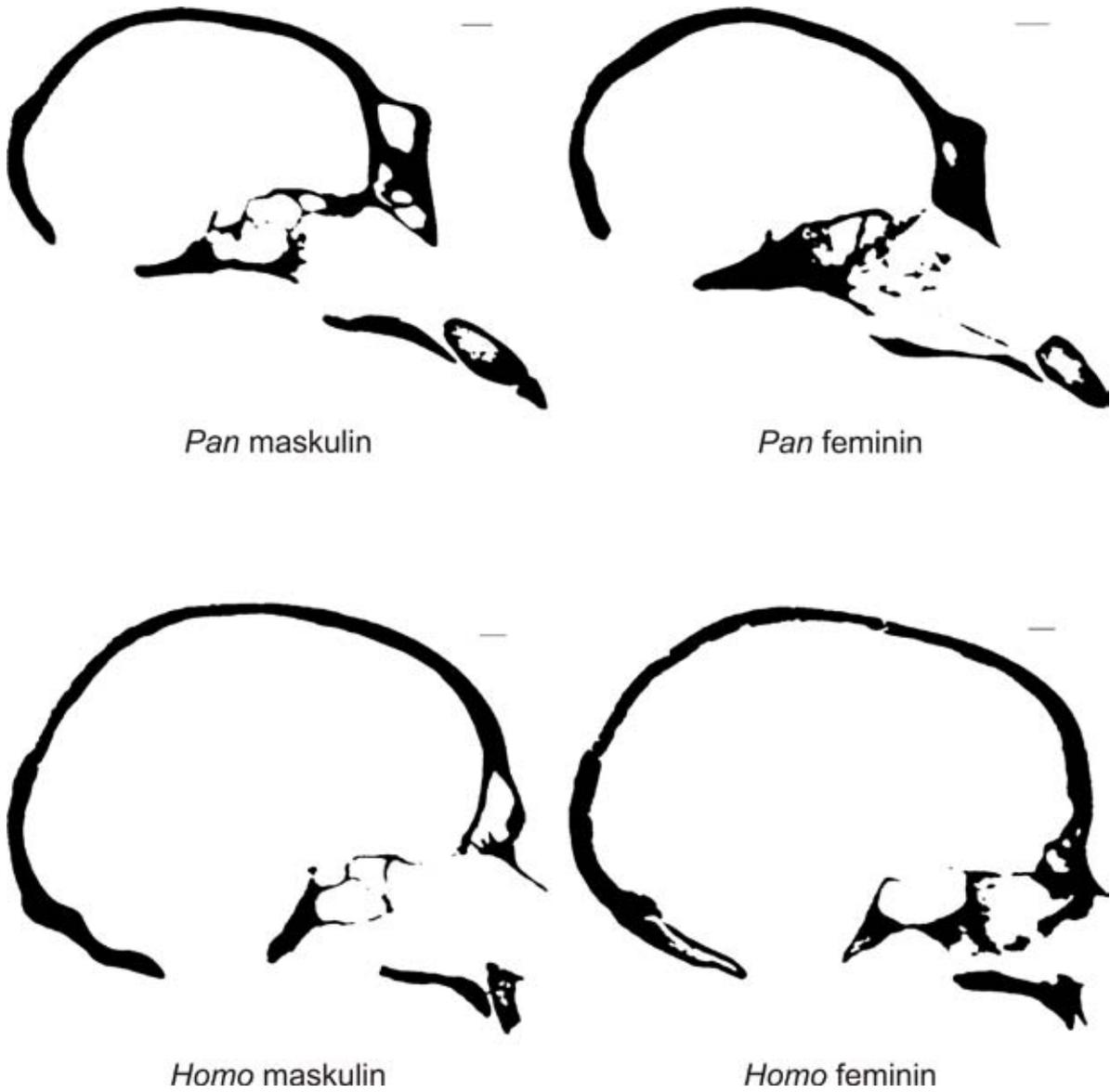


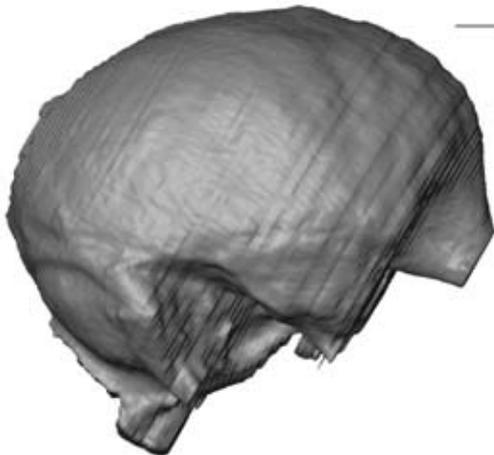
Abb. 12.33 (Fortsetzung): Mediansagittale Ebene für die Genera *Pan* und *Homo* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm



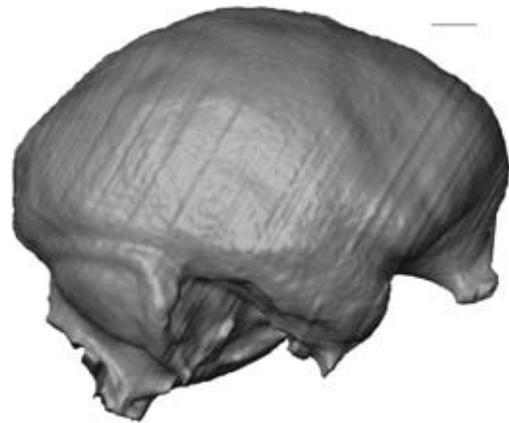
Hylobates maskulin



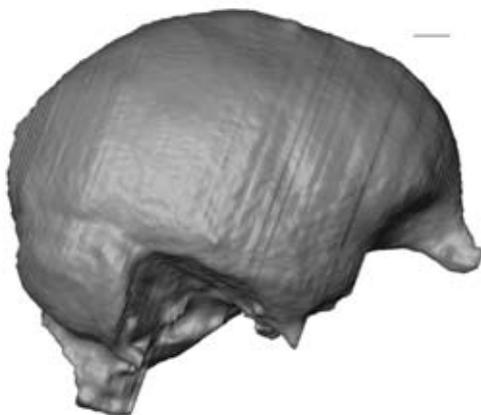
Hylobates feminin



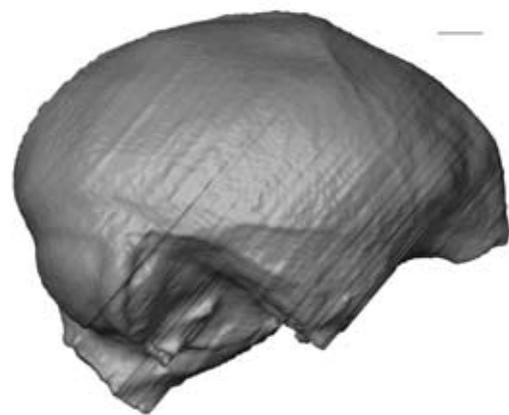
Pongo maskulin



Pongo feminin

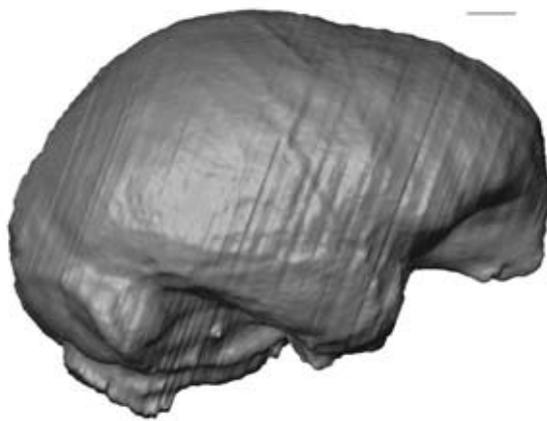


Gorilla maskulin

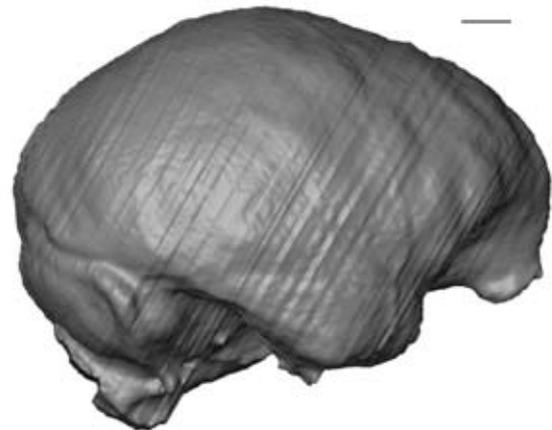


Gorilla feminin

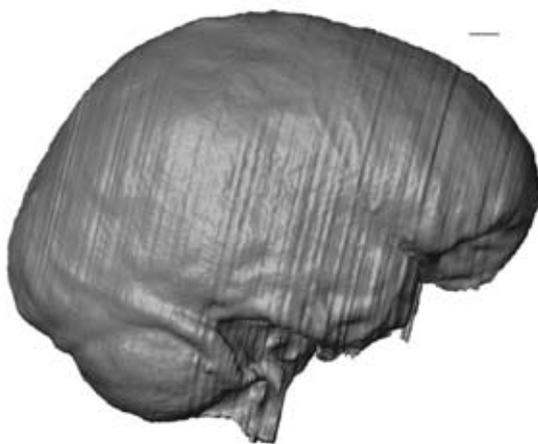
Abb. 12.34: Endokranien in *Norma lateralis dexter* für die Genera *Hylobates*, *Pongo* und *Gorilla* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm



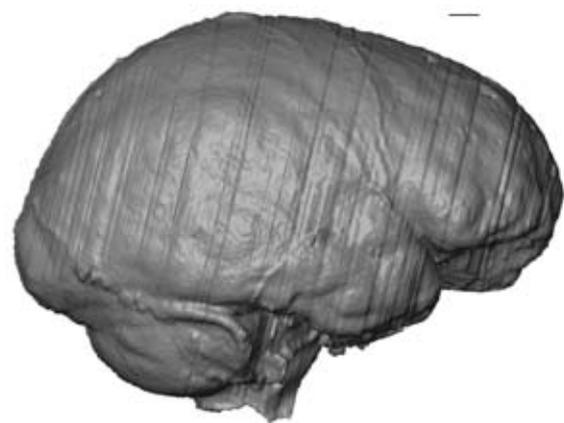
Pan maskulin



Pan feminin

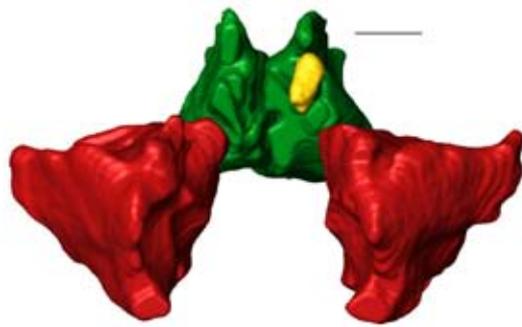


Homo maskulin

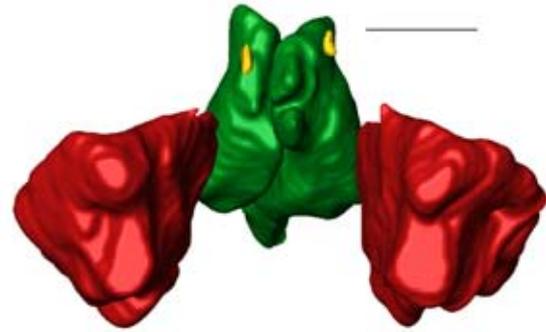


Homo feminin

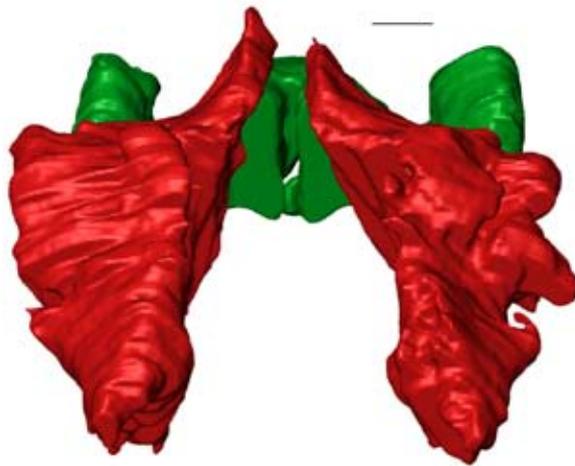
Abb. 12.34 (Fortsetzung): Endokranien in *Norma lateralis dexter* für die Genera *Pan* und *Homo* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm



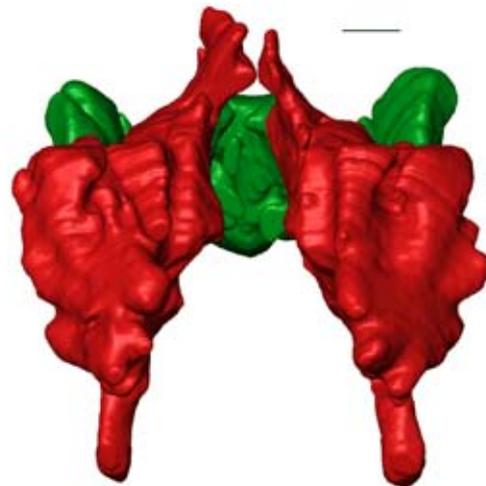
Hylobates maskulin



Hylobates feminin



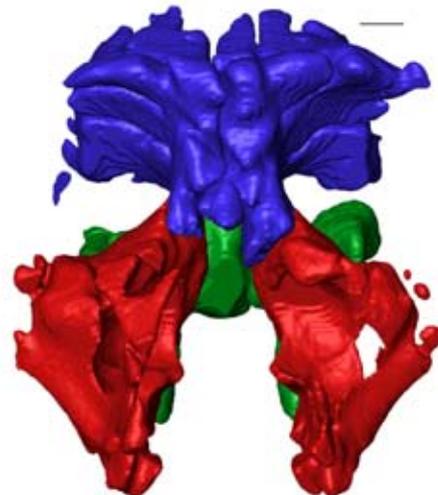
Pongo maskulin



Pongo feminin

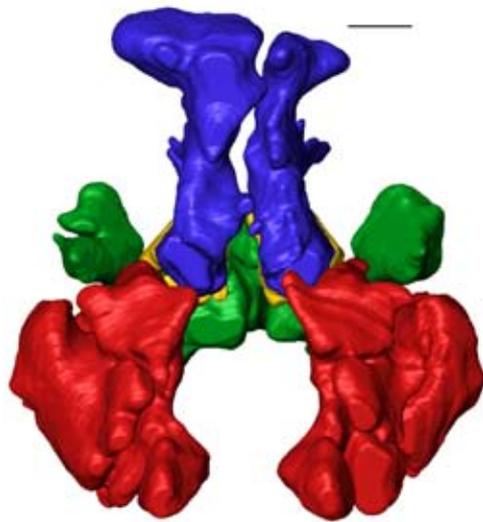


Gorilla maskulin

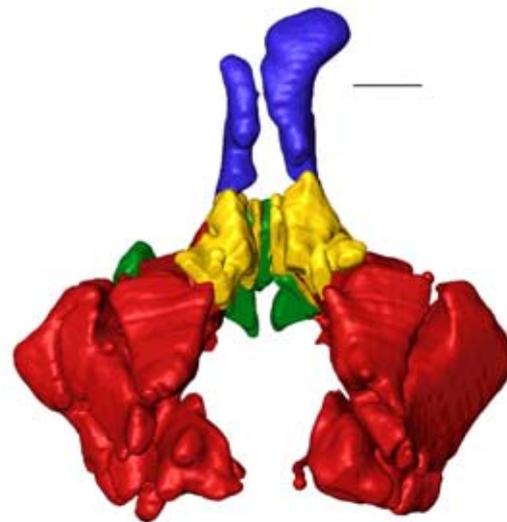


Gorilla feminin

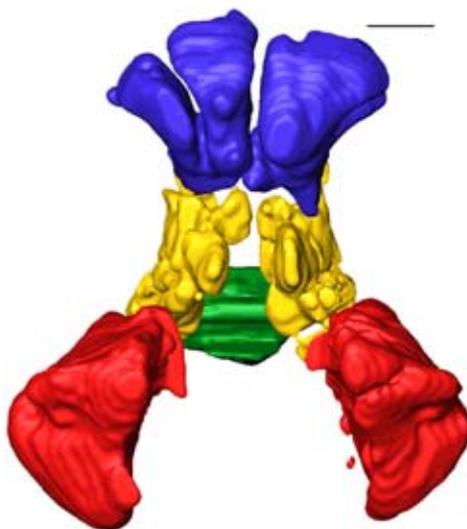
Abb. 12.35: Sinus paranasales in *Norma frontalis* für die Genera *Hylobates*, *Pongo* und *Gorilla* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm; Farbcodierung: blau = Sinus frontalis, rot = Sinus maxillaris, grün = Sinus sphenoidales, gelb = Cellulae ethmoidales



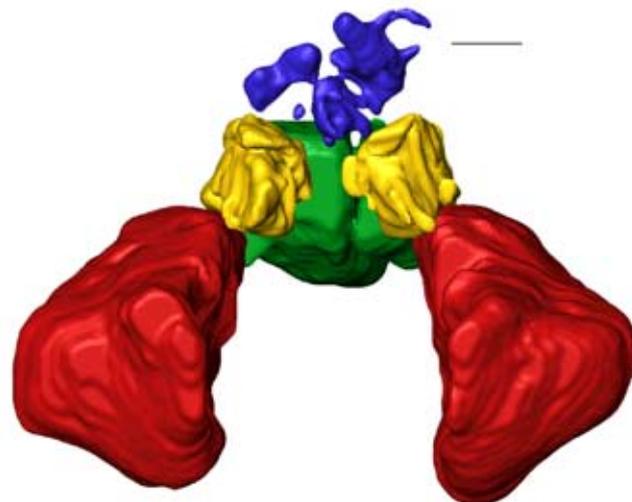
Pan maskulin



Pan feminin

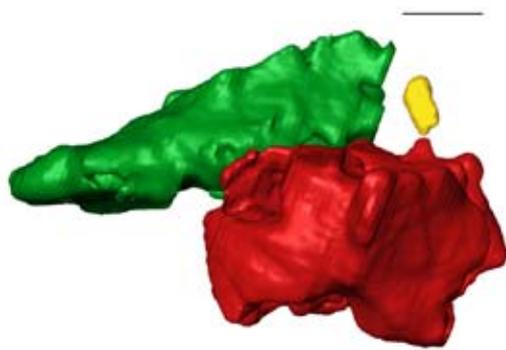


Homo maskulin

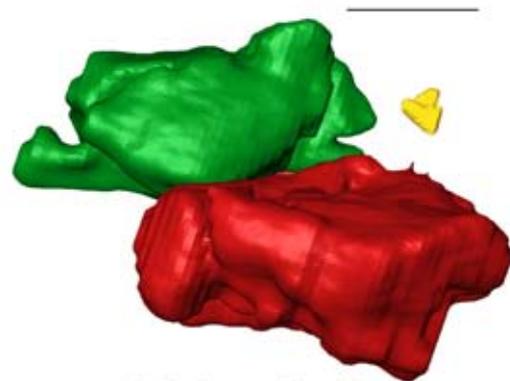


Homo feminin

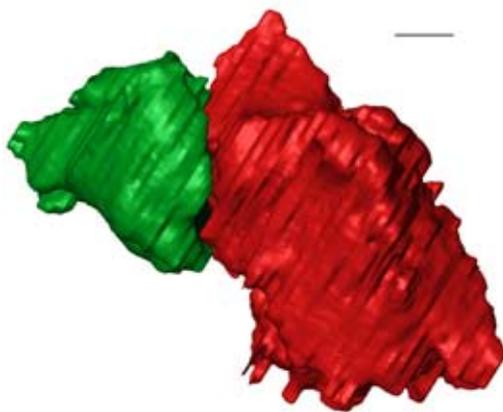
Abb. 12.35 (Fortsetzung): Sinus paranasales in *Norma frontalis* für die Genera *Pan* und *Homo* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm; Farbcodierung: blau = Sinus frontalis, rot = Sinus maxillaris, grün = Sinus sphenoidales, gelb = Cellulae ethmoidales



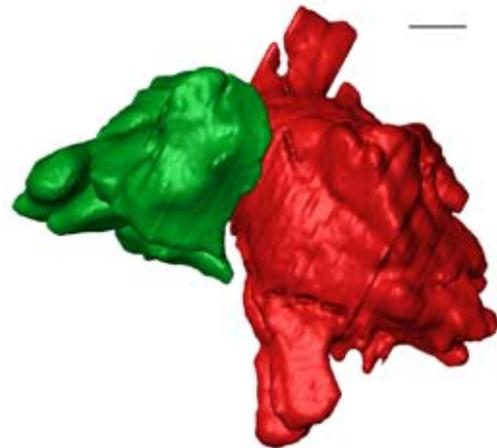
Hylobates maskulin



Hylobates feminin



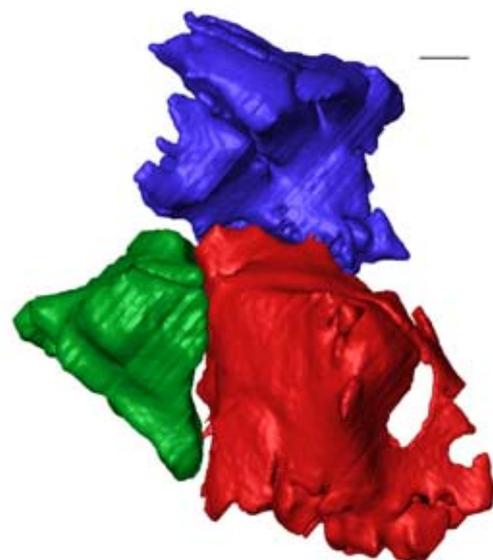
Pongo maskulin



Pongo feminin



Gorilla maskulin



Gorilla feminin

Abb. 12.36: Sinus paranasales in *Norma lateralis dexter* für die Genera *Hylobates*, *Pongo* und *Gorilla* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm; Farbcodierung: blau = Sinus frontalis, rot = Sinus maxillaris, grün = Sinus sphenoidales, gelb = Cellulae ethmoidales

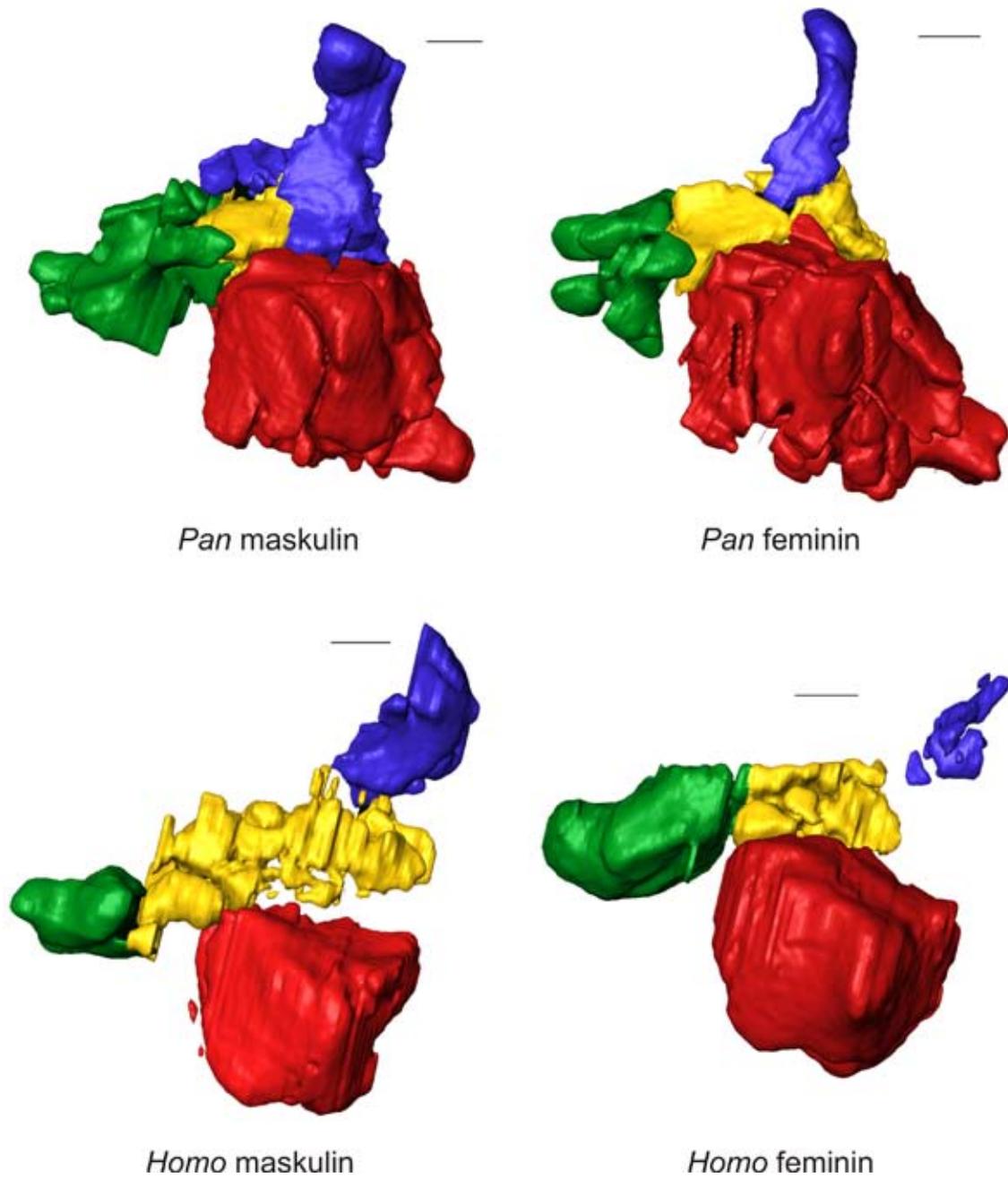


Abb. 12.36 (Fortsetzung): Sinus paranasales in *Norma lateralis dexter* für die Genera *Pan* und *Homo* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm; Farbcodierung: blau = Sinus frontalis, rot = Sinus maxillaris, grün = Sinus sphenoidales, gelb = Cellulae ethmoidales

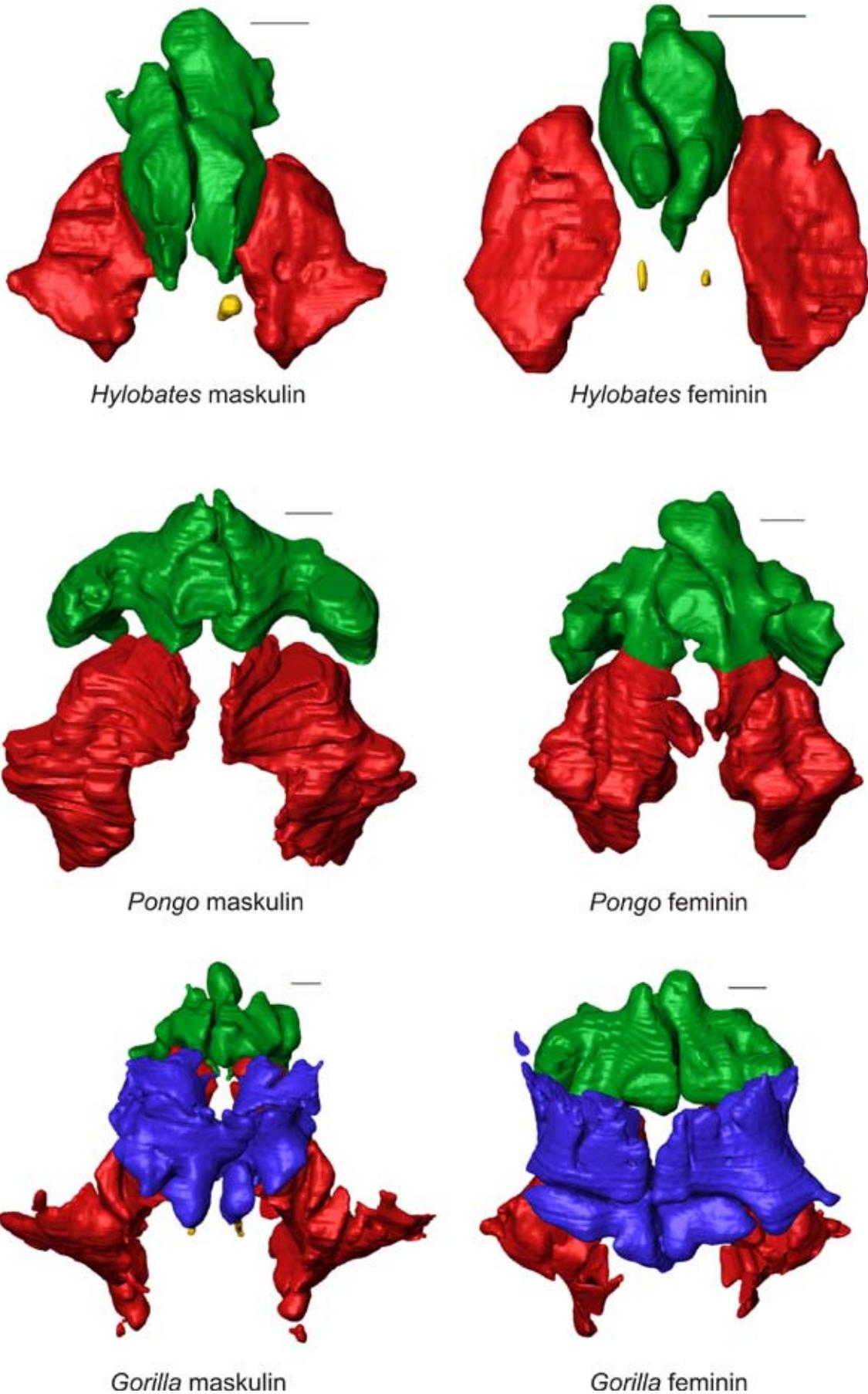
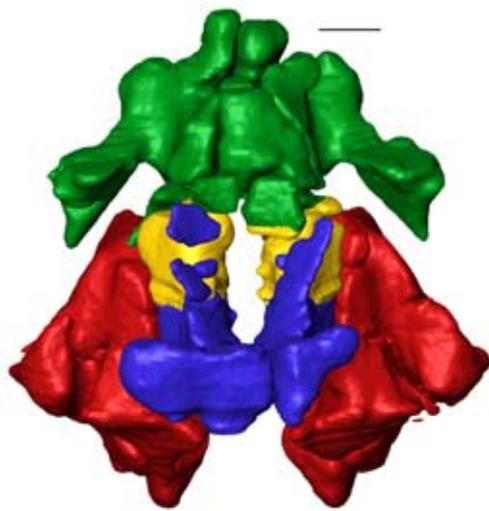
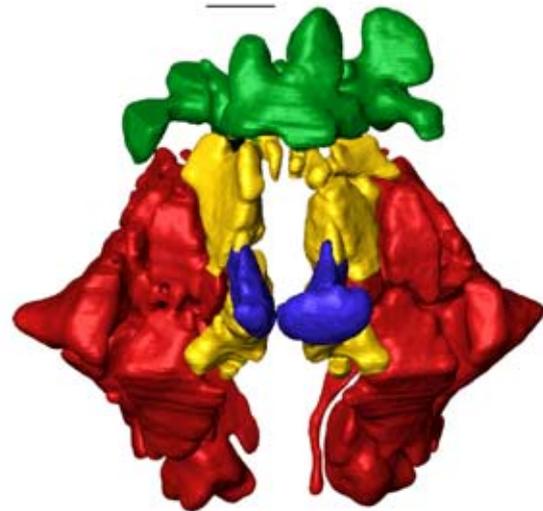


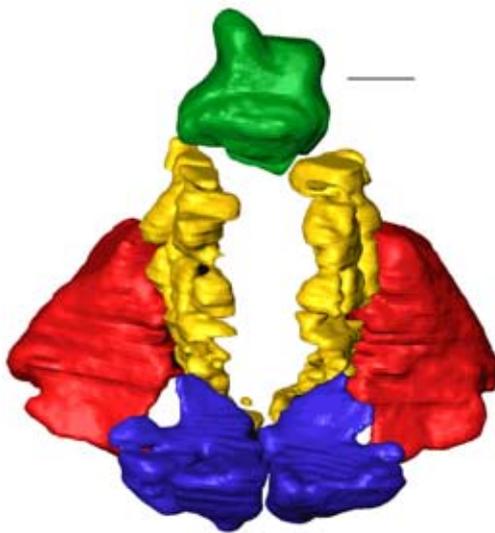
Abb. 12.37: Sinus paranasales in *Norma verticalis* für die Genera *Hylobates*, *Pongo* und *Gorilla* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm; Farbcodierung: blau = Sinus frontalis, rot = Sinus maxillaris, grün = Sinus sphenoidales, gelb = Cellulae ethmoidales



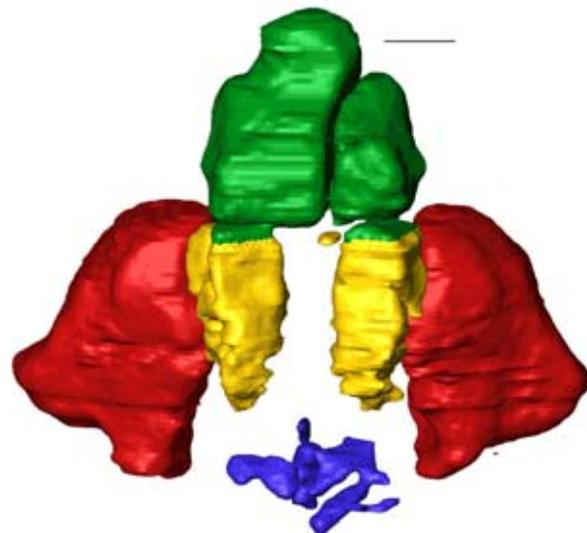
Pan maskulin



Pan feminin



Homo maskulin



Homo feminin

Abb. 12.37 (Fortsetzung): Sinus paranasales in *Norma verticalis* für die Genera *Pan* und *Homo* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm; Farbcodierung: blau = Sinus frontalis, rot = Sinus maxillaris, grün = Sinus sphenoidales, gelb = Cellulae ethmoidales

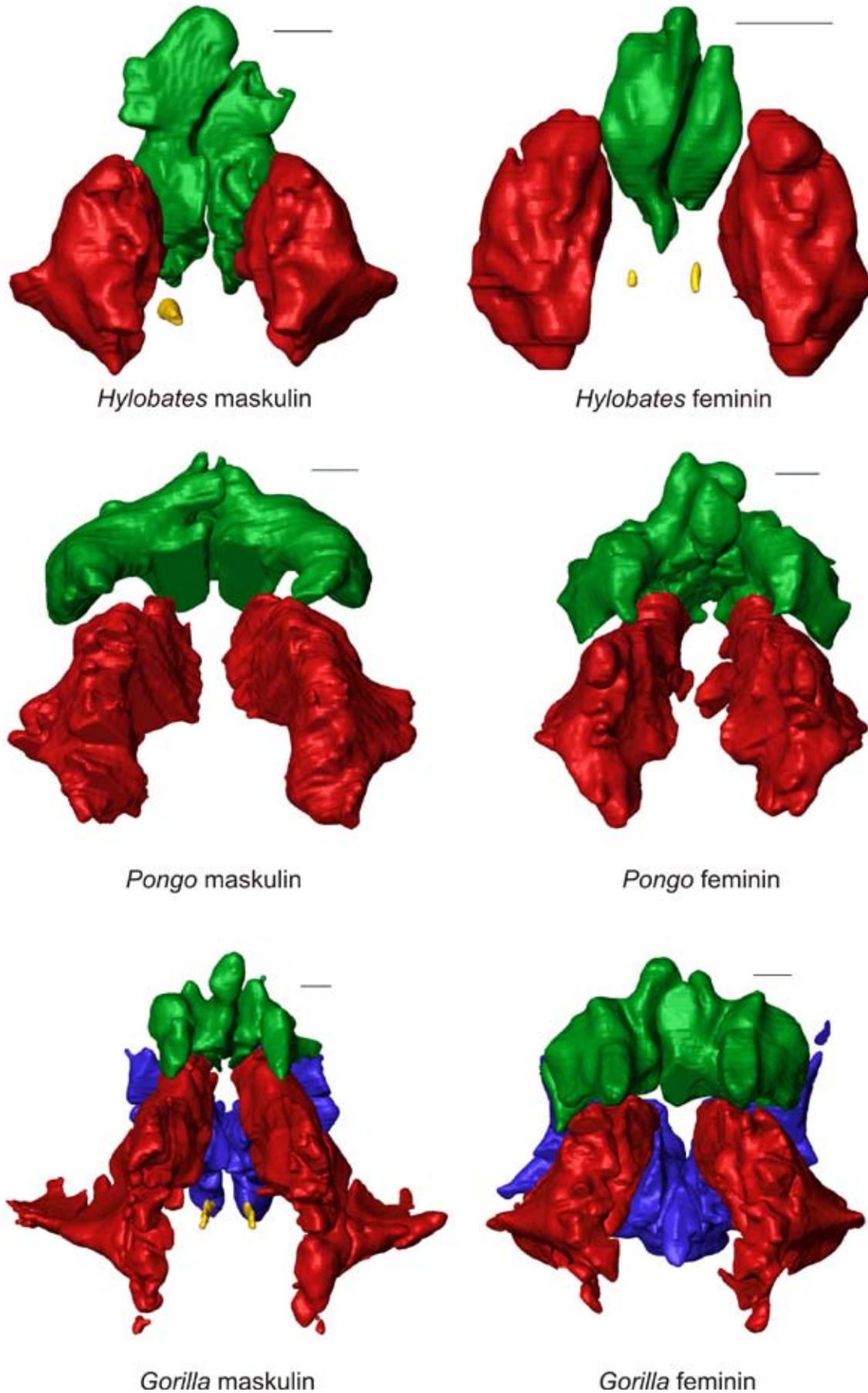
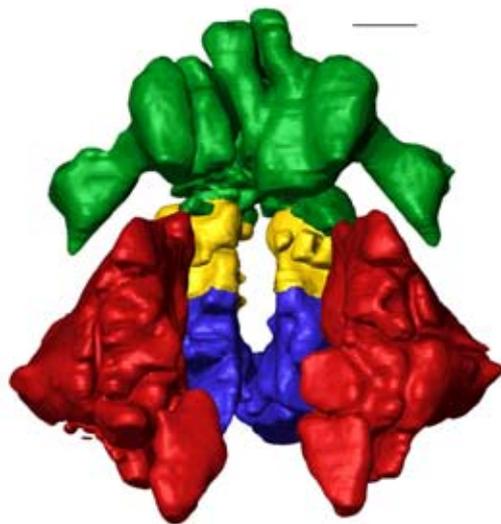
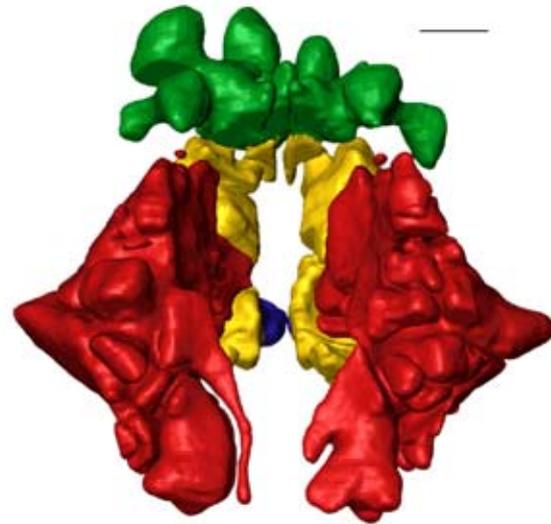


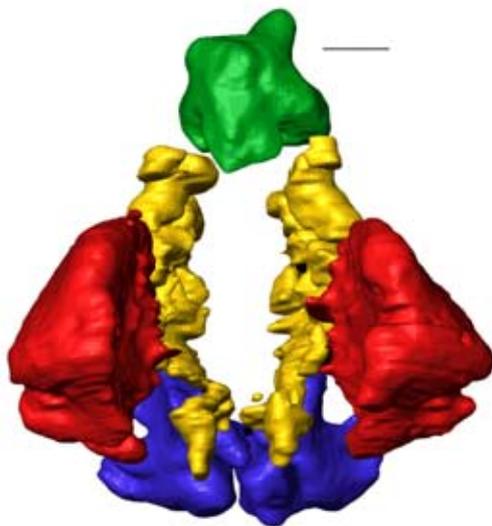
Abb. 12.38: Sinus paranasales in *Norma basilaris* für die Genera *Hylobates*, *Pongo* und *Gorilla* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm; Farbcodierung: blau = Sinus frontalis, rot = Sinus maxillaris, grün = Sinus sphenoidales, gelb = Cellulae ethmoidales



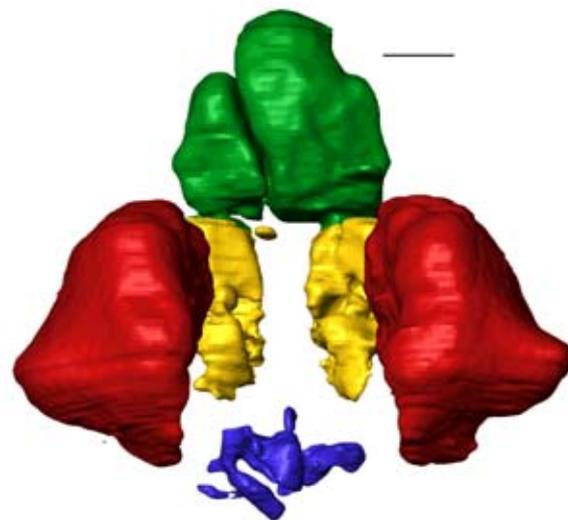
Pan maskulin



Pan feminin

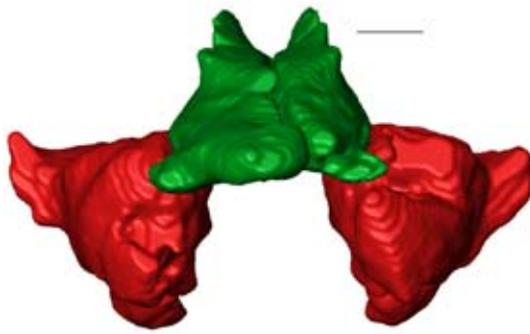


Homo maskulin

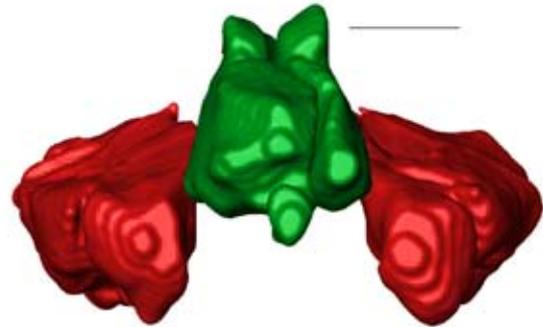


Homo feminin

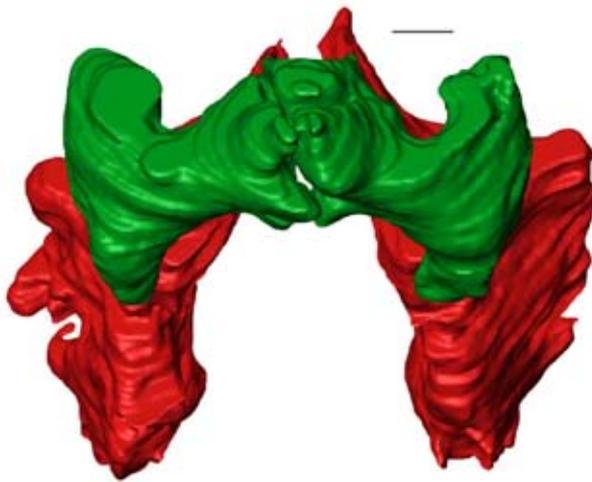
Abb. 12.38 (Fortsetzung): Sinus paranasales in *Norma basilaris* für die Genera *Pan* und *Homo* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm; Farbcodierung: blau = Sinus frontalis, rot = Sinus maxillaris, grün = Sinus sphenoidales, gelb = Cellulae ethmoidales



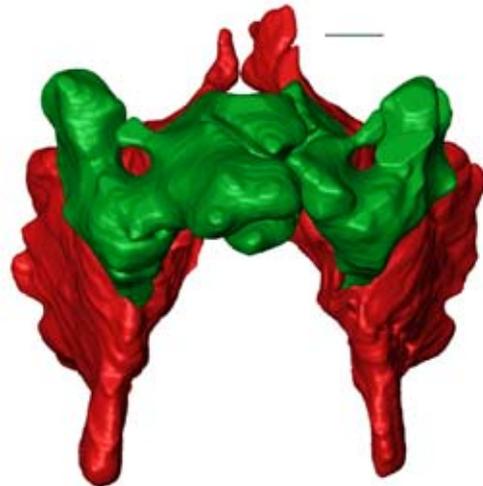
Hylobates maskulin



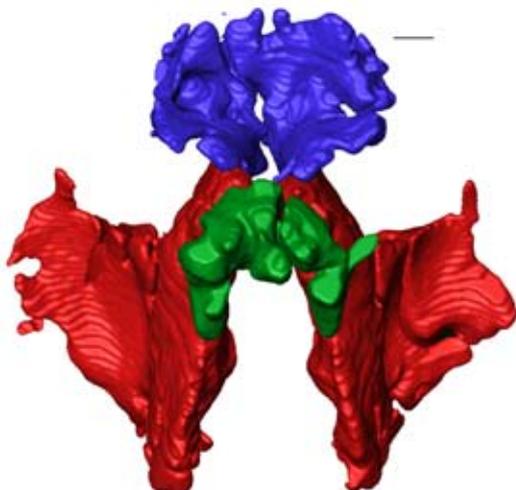
Hylobates feminin



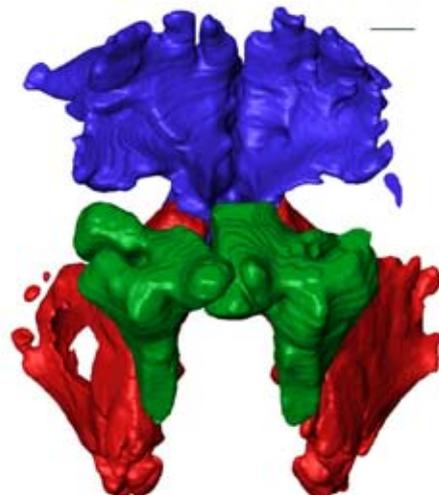
Pongo maskulin



Pongo feminin

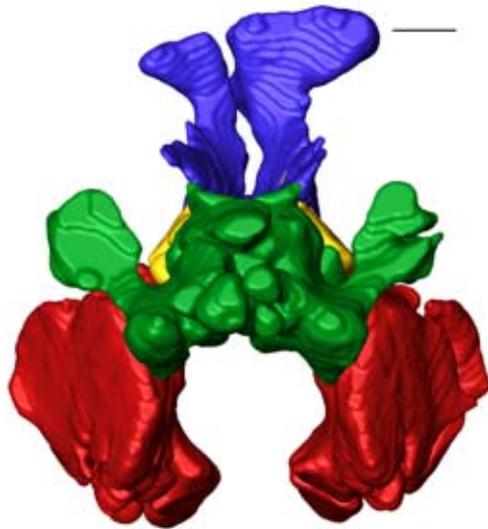


Gorilla maskulin

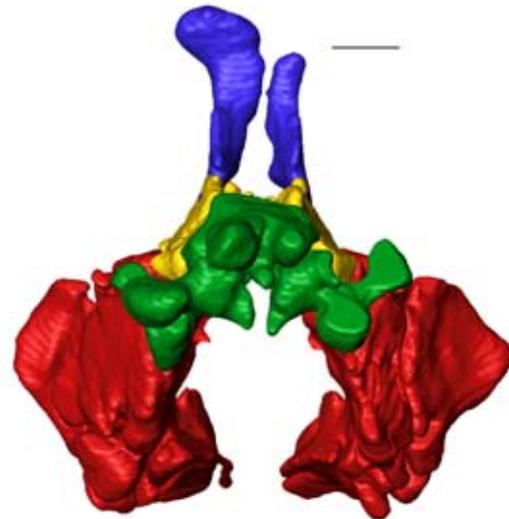


Gorilla feminin

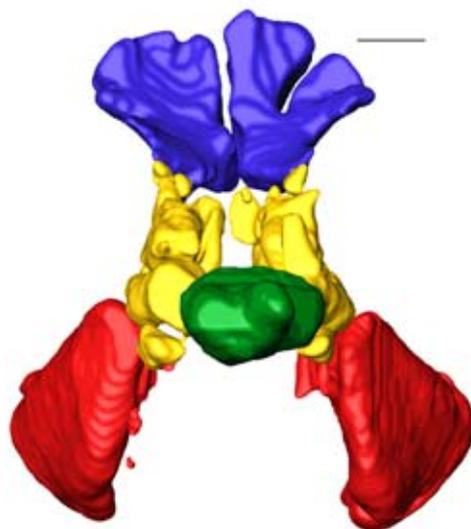
Abb. 12.39: Sinus paranasales in *Norma occipitalis* für die Genera *Hylobates*, *Pongo* und *Gorilla* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm; Farbcodierung: blau = Sinus frontalis, rot = Sinus maxillaris, grün = Sinus sphenoidales, gelb = Cellulae ethmoidales



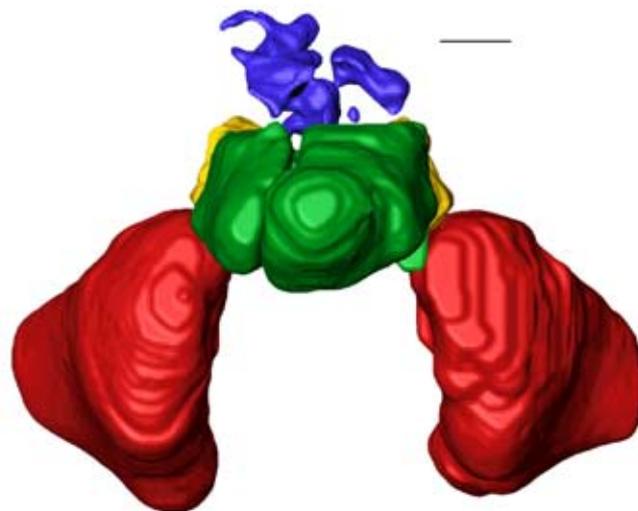
Pan maskulin



Pan feminin



Homo maskulin



Homo feminin

Abb. 12.39 (Fortsetzung): Sinus paranasales in *Norma occipitalis* für die Genera *Pan* und *Homo* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm; Farbcodierung: blau = Sinus frontalis, rot = Sinus maxillaris, grün = Sinus sphenoidales, gelb = Cellulae ethmoidales



12.3 Abbildungsverzeichnis

Kapitel 3

Abb. 3.1: Schädelmerkmale *Hylobates*: oben = feminin, unten = maskulin, Maßstab = 1,0 cm; Erklärungen und Ergänzungen im Text

Abb. 3.2: Schädelmerkmale *Pongo*: oben = feminin, unten = maskulin, Maßstab = 1,0 cm; Erklärungen und Ergänzungen im Text

Abb. 3.3: Schädelmerkmale *Gorilla*: oben = feminin, unten = maskulin, Maßstab = 1,0 cm; Erklärungen und Ergänzungen im Text

Abb. 3.4: Schädelmerkmale *Pan*: oben = feminin, unten = maskulin, Maßstab = 1,0 cm; Erklärungen und Ergänzungen im Text

Abb. 3.5: Schädelmerkmale *Homo*: oben = feminin, unten = maskulin, Maßstab = 1,0 cm; Erklärungen und Ergänzungen im Text

Kapitel 4

Abb. 4.1: Felszeichnungen in der Höhle von Lascaux/Frankreich

Abb. 4.2: Epikur

Abb. 4.3: Aristoteles

Abb. 4.4: Gessner

Abb. 4.5: da Vinci

Abb. 4.6: von Linné

Abb. 4.7: von Goethe

Abb. 4.8: Cuvier

Abb. 4.9: Darwin

Abb. 4.10: Gegenbaur

Abb. 4.11: Mendel

Abb. 4.12: Zusammenhang von Form, Gestalt und Größe

Abb. 4.13: Visualisierung der Centroid Size (offener Kreis repräsentiert den Centroid der Konfiguration) von 16 LM

Abb. 4.14: Vierstufige Hierarchie des Systems modularer Wechselwirkungen

Abb. 4.15: Geometrische vs. klassische Morphometrie; Eliminierung der räumlichen Information durch Streckenmaße: oben = mediansagittale LM, unten = Distanzmaße ohne räumliche Information



Abb. 4.16: 3D-Datensatz der mediansagittalen LM; **a** vor Superimposition, **b** nach Superimposition

Abb. 4.17: Ablauf einer zweidimensionalen Landmarkanalyse. **a** Festlegung und Nummerierung der Landmarks für die betreffende Form, **b** Akquisition der Koordinatenwerte, **c** Datenaufnahme bei mehreren Objekten, **d** Superimposition der homologen Landmarks; farbliche Kennzeichnung der jeweiligen Gruppierungen, **e** multivariate Datenanalyse; Zahlen 1-4 geben die Reihenfolge für die einzelnen Schritte an

Abb. 4.18: Rückkopplungssystem zwischen realem und virtuellem Objekt sowie dem Subjekt des Betrachters

Abb. 4.19: Finite Elemente Modell eines *Macaca*-Kranium

Kapitel 5

Abb. 5.1: Landmarks *Norma frontalis*

Abb. 5.2: Landmarks *Norma lateralis sinister* und *Norma occipitalis*

Abb. 5.3: Landmarks *Norma basilaris*

Abb. 5.4: MicroScribe; rote Zahlen bezeichnen die Gelenke/Freiheitsgrade

Abb. 5.5: Schädelhalterung (Tripod)

Abb. 5.6: Messaufbau mit Tripod und MicroScribe; der rote Kreis zeigt den Durchmesser des Arbeitsbereiches

Abb. 5.7: Organigramm der statistischen Analysen und amira-Arbeitsgänge für sämtliche Datensätze

Abb. 5.8: Screenshot der amira™-Oberfläche mit dem aus Fenstern bestehenden Interface, Erläuterungen siehe Text

Abb. 5.9: Screenshot der amira™-Oberfläche (Segmentation Editor), Erläuterungen siehe Text

Kapitel 6

Abb. 6.1: Mittelwertsgestalten (MWG) sämtlicher Gattungen und Consensus Mean (CM); oben = von lateral links, mitte = von vertikal, unten = von schräg oben links; Farbcodierung: *Hylobates* = rot; *Pongo* = blau; *Gorilla* = pink; *Pan* = grün; *Homo* = violett; CM = schwarz

Abb. 6.2: Mittelwertsgestalt von *Hylobates* im Vergleich mit dem Consensus Mean (CM); Legende wie bei Abb. 6.1

Abb. 6.3: Mittelwertsgestalt von *Pongo* im Vergleich mit dem Consensus Mean (CM); Legende wie bei Abb. 6.1

Abb. 6.4: Mittelwertsgestalt von *Gorilla* im Vergleich mit dem Consensus Mean (CM); Legende wie bei Abb. 6.1

Abb. 6.5: Mittelwertsgestalt von *Pan* im Vergleich mit dem Consensus Mean (CM); Legende wie bei Abb. 6.1

Abb. 6.6: Mittelwertsgestalt von *Homo* im Vergleich mit dem Consensus Mean (CM); Legende wie bei Abb. 6.1



Abb. 6.7: PCA für KD1; **a** = PC1 gegen PC2, **b** = PC2 gegen PC3

Abb. 6.8: PCA für KD2; **a** = PC1 gegen PC2, **b** = PC2 gegen PC3

Abb. 6.9: Einflussreiche LM für die ersten drei Hauptkomponenten von KD1; rote Zahlen bezeichnen die Reihenfolge der Gewichtung von 1 = hoch zu 10 = niedrig

Abb. 6.10: Einflussreiche LM für die ersten drei Hauptkomponenten von KD2; rote Zahlen bezeichnen die Reihenfolge der Gewichtung von 1 = hoch zu 10 = niedrig

Abb. 6.11: CVA für KD1; **a** = CV1 gegen CV2, **b** = CV2 gegen CV3

Abb. 6.12: CVA für KD2; **a** = CV1 gegen CV2, **b** = CV2 gegen CV3

Abb. 6.13: Regressionsanalyse KD1 log Centroid Size (CS) gegen die erste Hauptkomponente (PC1)

Abb. 6.14: Diagramm der Clusteranalyse nach Ward für KD1

Abb. 6.15: Diagramm der Clusteranalyse nach Ward für die Mittelwertsgestalten und den Consensus Mean (CM) von KD1 (2000 Permutationen; Zahlen repräsentieren die Wiederauffindungswahrscheinlichkeit in %)

Abb. 6.16: Diagramm der Clusteranalyse nach Ward für KD2

Abb. 6.17: Diagramm der Clusteranalyse nach Ward für die Mittelwertsgestalten und den Consensus Mean (CM) von KD2 (2000 Permutationen; Zahlen repräsentieren die Wiederauffindungswahrscheinlichkeit in %)

Abb. 6.18: PCA für RD; **a** = PC1 gegen PC2, **b** = PC2 gegen PC3

Abb. 6.19: Einflussreiche LM für die ersten drei Hauptkomponenten von RD; rote Zahlen bezeichnen die Reihenfolge der Gewichtung von 1 = hoch zu 10 = niedrig

Abb. 6.20: CVA für RD; **a** = CV1 gegen CV2, **b** = CV2 gegen CV3

Abb. 6.21: Diagramm der Clusteranalyse nach Ward für RD

Abb. 6.22: Diagramm der Clusteranalyse nach Ward für die Mittelwertsgestalten und den Consensus Mean (CM) von RD (2000 Permutationen; Zahlen repräsentieren die Wiederauffindungswahrscheinlichkeit in %)

Abb. 6.23: PCA für medianLM-3D; **a** = PC1 gegen PC2, **b** = PC2 gegen PC3

Abb. 6.24: Einflussreiche LM für die ersten drei Hauptkomponenten von medianLM-3D; rote Zahlen bezeichnen die Reihenfolge der Gewichtung von 1 = hoch zu 10 = niedrig

Abb. 6.25: CVA für medianLM-3D; **a** = CV1 gegen CV2, **b** = CV2 gegen CV3

Abb. 6.26: Diagramm der Clusteranalyse nach Ward für die Mittelwertsgestalten und den Consensus Mean (CM) von medianLM-2D (2000 Permutationen; Zahlen repräsentieren die Wiederauffindungswahrscheinlichkeit in %)

Abb. 6.27: Mittelwertsgestalten und Consensus Mean (CM) von medianLM-2D

Abb. 6.28: Mean Shape zu *Hylobates*; Zahlen repräsentieren Deformationsfaktoren (<1 = Kontraktion / >1 = Expansion); Farbcodierung: purpur = Kontraktion / grün = Expansion



Abb. 6.29: Mean Shape zu *Pongo*; Zahlen repräsentieren Deformationsfaktoren (<1 = Kontraktion / >1 = Expansion); Farbcodierung: purpur = Kontraktion / grün = Expansion

Abb. 6.30: Mean Shape zu *Gorilla*; Zahlen repräsentieren Deformationsfaktoren (<1 = Kontraktion / >1 = Expansion); Farbcodierung: purpur = Kontraktion / grün = Expansion

Abb. 6.31: Mean Shape zu *Pan*; Zahlen repräsentieren Deformationsfaktoren (<1 = Kontraktion / >1 = Expansion); Farbcodierung: purpur = Kontraktion / grün = Expansion

Abb. 6.32: Mean Shape zu *Homo*; Zahlen repräsentieren Deformationsfaktoren (<1 = Kontraktion / >1 = Expansion); Farbcodierung: purpur = Kontraktion / grün = Expansion

Abb. 6.33: PCA für das Faziale Modul (FM); **a** = PC1 gegen PC2, **b** = PC2 gegen PC3

Abb. 6.34: CVA für das Faziale Modul (FM); **a** = CV1 gegen CV2, **b** = CV2 gegen CV3

Abb. 6.35: PCA für das Neurokraniale Modul (NM); **a** = PC1 gegen PC2, **b** = PC2 gegen PC3

Abb. 6.36: CVA für das Neurokraniale Modul (NM); **a** = CV1 gegen CV2, **b** = CV2 gegen CV3

Abb. 6.37: PCA für das Basikraniale Modul (BM); **a** = PC1 gegen PC2, **b** = PC2 gegen PC3

Abb. 6.38: CVA für das Basikraniale Modul (BM); **a** = CV1 gegen CV2, **b** = CV2 gegen CV3

Abb. 6.39: Einflussreiche LM für die ersten drei Hauptkomponenten aller Module (**a** = FM, **b** = NM, **c** = BM); rote Zahlen bezeichnen die Reihenfolge der Gewichtung von 1 = hoch zu 10 = niedrig

Abb. 6.40: Superimposition der Basis cranii-LM für nicht-menschliche Hominoidea (**a**) und mit *Homo* (**b**); Öffnung des Foramen magnum mit Linien gekennzeichnet

Kapitel 7

Abb. 7.1: Laterale Ansicht einer ontogenetischen Serie von *Gorilla*; **a** nur Milchgebiss, **b** M¹ durchgebrochen, **c** M² durchgebrochen, **d** adultes Männchen; faziales Winkelmaß zwischen Sellion-Prosthion-Ebene und Frankfurter Horizontale zeigt die Prognathisierung des Fazialkraniums mit dem Alter (aus AIELLO und DEAN 1990)

Abb. 7.2: Schema der Hypothese, dass afrikanische Menschenaffen verschiedene Positionen auf derselben ontogenetischen Trajektorie besetzen; Die Größe und Gestalt des *Gorilla*-Schädels repräsentiert dabei eine Prolongation des *Pan*-Wachstums (aus FLEAGLE 1999; SHEA 1988)

Abb. 7.3: Durchtrittsstellen für Nerven und Gefäße an der Schädelbasis (aus SCHÜNKE ET AL. 2006); Visualisierung der Lagebeziehungen von Foramina, Canales, Pori und Fissurae

Abb. 7.4: CT-Slice von *Pan* maskulin (Höhe postorbitale Einschnürung) zur Präsentation endokranieler Höhlungen



Kapitel 12

Abb. 12.1: Normfotografien; *Hylobates* feminin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.2: amira-Normen; *Hylobates* feminin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.3: amira-Modelle; *Hylobates* feminin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.4: Normfotografien; *Hylobates* maskulin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.5: amira-Normen; *Hylobates* maskulin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.6: amira-Modelle; *Hylobates* maskulin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.7: Normfotografien; *Pongo* feminin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.8: amira-Normen; *Pongo* feminin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.9: amira-Modelle; *Pongo* feminin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.10: Normfotografien; *Pongo* maskulin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.11: amira-Normen; *Pongo* maskulin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.12: amira-Modelle; *Pongo* maskulin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.13: Normfotografien; *Gorilla* feminin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.14: amira-Normen; *Gorilla* feminin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.15: amira-Modelle; *Gorilla* feminin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.16: Normfotografien; *Gorilla* maskulin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.17: amira-Normen; *Gorilla* maskulin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.18: amira-Modelle; *Gorilla* maskulin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.19: Normfotografien; *Pan* feminin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.20: amira-Normen; *Pan* feminin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.21: amira-Modelle; *Pan* feminin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.22: Normfotografien; *Pan* maskulin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.23: amira-Normen; *Pan* maskulin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.24: amira-Modelle; *Pan* maskulin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.25: Normfotografien; *Homo* feminin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.26: amira-Normen; *Homo* feminin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.27: amira-Modelle; *Homo* feminin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.28: Normfotografien; *Homo* maskulin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.29: amira-Normen; *Homo* maskulin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.30: amira-Modelle; *Homo* maskulin; Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.31: Ektokraniale Ansichten des Basikranium für die Genera *Hylobates*, *Pongo* und *Gorilla* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm



Abb. 12.32: Endokraniale Ansichten des Basikranium für die Genera *Hylobates*, *Pongo* und *Gorilla* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.33: Mediansagittale Ebene für die Genera *Hylobates*, *Pongo* und *Gorilla* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.33 (Fortsetzung): Mediansagittale Ebene für die Genera *Pan* und *Homo* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.34: Endokranien in *Norma lateralis dexter* für die Genera *Hylobates*, *Pongo* und *Gorilla* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.35: Sinus paranasales in *Norma frontalis* für die Genera *Hylobates*, *Pongo* und *Gorilla* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.36: Sinus paranasales in *Norma lateralis dexter* für die Genera *Hylobates*, *Pongo* und *Gorilla* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.37: Sinus paranasales in *Norma verticalis* für die Genera *Hylobates*, *Pongo* und *Gorilla* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.38: Sinus paranasales in *Norma basilaris* für die Genera *Hylobates*, *Pongo* und *Gorilla* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm

Abb. 12.39: Sinus paranasales in *Norma occipitalis* für die Genera *Hylobates*, *Pongo* und *Gorilla* (virtuelle Modelle); Maßstab = 1,0 cm



12.4 Tabellenverzeichnis

Kapitel 3

Tab 3.1: Schädelknochen des Neuro- und des Viszerokraniums

Tab. 3.2: Desmale bzw. chondrale Herkunft der Knochen des Schädels

Tab. 3.3: Kraniodentale und sonstige Merkmale sowie Biologie des rezenten *Homo* vs nicht-menschliche Hominoidea

Tab. 3.4: Cephalisationskonstanten (CC) der Hominoidea (inkl. fossile Formen der Hominini)

Tab. 3.5: Strukturen und Funktionen des mastikatorischen Systems

Tab. 3.6: Merkmale und Synapomorphien von Neandertaler und modernem Menschen

Kapitel 5

Tab. 5.1: Material nach Sammlungen/Instituten und Gattungen geordnet

Tab. 5.2: Material nach Gattungen und Altersgruppen geordnet

Tab. 5.3: Material nach Gattungen und Geschlecht geordnet

Tab. 5.4: Definitionen der Landmarks

Tab. 5.5: Lokalisation der LM in Bezug zu den knöchernen Anteilen des Fazial, Neurokranial- und Basalkranium

Tab. 5.6: Univariate Statistik der Messfehlerwerte für *Symphalangus* und *Pongo*

Tab. 5.7: Radiologisch aufgenommene und zur Rekonstruktion verwandte Individuen

ab. 5.8: Parameter für den Philips Brilliance CT 64-channel Helix-Scanner

Tab. 5.9: Einstellungen für LEICA Digilux 1 Kamera

Kapitel 6

Tab. 6.1: Vergleich der ersten drei PCs mit erklärter Varianz in Prozent / Prozente kumulativ für die Datensätze KD1, KD2, RD, sämtliche Module und LM mediansagittal

Tab. 6.2: CVA Testwerte für alle Datensätze

Tab. 6.3: NPMANOVA Testwerte für alle Datensätze gesamt; oben euklidisches Distanzmaß, unten Korrelation

Tab. 6.4: NPMANOVA-Werte für die Gattungen (KD1)

Tab. 6.5: NPMANOVA-Werte für die Gattungen (KD2)

Tab 6.7: MANCOVA Testwerte für medianLM-3D



Tab. 6.6: NPMANOVA-Werte für die Gattungen (KD2)

Tab. 6.8: Beschreibung der Transformationen vom ‚Mean Shape‘ zu den jeweiligen Gattungen aus einer Thin-Plate-Spline Analyse der mediansagittalen LM (medianLM-2D)

Tab. 6.9: Übersicht Mantel-Test für alle Gattungen

Tab. 6.10 Mittelwerte der Korrelationskoeffizienten für die Gattungen (euklidisches Distanzmaß)

Tab. 6.11: Übersicht der CVA-Testwerte für RD und die Module (FM, NM, BM)

Tab. 6.12: MANCOVA-Testwerte für RD und die Module aus RD

Tab. 6.13: ANOSIM-Testwerte für die Geschlechter aus RD

Tab. 6.14: Module MANCOVA-Werte für die Geschlechter

Tab. 6.15: Volumina der virtuellen Endokranien (in cm³)

Tab. 6.16 Volumina der Sinus paranasales (in cm³)

Tab. 6.17: Index aus Volumina des Fazial- (FK) und Neurokranium (NK); (in cm³)

Kapitel 9

Tab. 9.1: Status der untersuchten Genera nach der Roten Liste der IUCN (International Union for Conservation of Nature)

Kapitel 12

Tab. 12.1: Hauptkomponenten mit erklärter Varianz in Prozent / Prozente kumulativ für KD1, KD2 und RD

Tab. 12.2: Hauptkomponenten mit erklärter Varianz in Prozent / Prozente kumulativ für RD Module

Tab. 12.3: Hauptkomponenten mit erklärter Varianz in Prozent / Prozente kumulativ für medianLM-3D und -2D