

Michael Brandt

**Die pliozänen Fußspuren
von Laetoli**

Michael Brandt

Die pliozänen Fußspuren von Laetoli

Stolperstein und Lehrstück der Paläoanthropologie

STUDIUM INTEGRALE PALÄOANTHROPOLOGIE



1. Auflage 2026

© Copyright der deutschen Ausgabe 2026 by
concepcion SEIDEL OHG / jOTA Publikationen GmbH
Friedrichsgrüner Str. 83 · 08262 Muldenhammer
concepcion.de · info@concepcion.de

Herausgegeben von der Studiengemeinschaft
Wort und Wissen e.V.
wort-und-wissen.org
Studium Integrale

Satz: DESIGNBYTHOLEN, Langgöns
Umschlaggestaltung: Regine Tholen
Titelbild: Science Photo Library / John Reader, Topalov – iStock
Best.-Nr. 644.302
ISBN 978-3-86716-302-6

Inhalt

1. Einleitung	9
2. Entdeckung homininer Fußspuren am Fundplatz G	15
3. Erste Forschungsergebnisse	19
3.1 Fußspuren überraschend menschenähnlich	19
3.2 Urheber der Fußspuren – eine brisante Frage	21
4. Laetoli-Fußabdrücke intermediär oder gar großaffenähnlich?	24
4.1 Übergangsmorphologie nach STERN & SUSMAN (1983)	24
4.2 Scharfe Kritik	25
Laetoli-Fußspuren mit typisch menschlichen Merkmalen	25
<i>Zehen</i>	25
<i>Mediales Längsfußgewölbe</i>	25
<i>Form des Fußes</i>	26
<i>Fußabdruckkinematik</i>	26
Weitere kritische Anmerkungen	26
<i>Schmale Datenbasis von STERN & SUSMAN (1983)</i>	26
<i>Großer Datensatz von TUTTLE (1987)</i>	26
<i>Fußabdruckmuster der Schimpansen</i>	27
<i>Gewichtsverlagerung bei den Laetoli-Fußabdrücken</i>	28
<i>Zehenlänge</i>	29
<i>Schleifspuren an einigen Laetoli-Fußspuren</i>	30
4.3 Weitere frühe Untersuchung bestätigt Menschenähnlichkeit	30
4.4 CLARKES Kehrtwende – von menschlich zu großaffenähnlich	31
Laetoli-Fußspuren schimpansenähnlich?	31
Fußspur G2/3 nur von einem Individuum?	32
Fußspurenverursacher und Fehleinschätzung	32
4.5 DELOISON folgt CLARKES falschem Weg	32
4.6 Laetoli-Homininen mit midtarsalem Bruch?	35
Gratbildung und behaupteter midtarsaler Bruch	36
Grat sedimentologisch verursacht	36
Weitere behauptete nichtmenschliche Merkmale	38
Keine Evidenz für weitere Menschenunähnlichkeit	39
4.7 Gehphasen und midtarsaler Bruch von Mensch und Schimpanse ..	41
Gehphasen beim zweibeinigen Gang von Mensch und Schimpanse	41
Konventionelle Vorstellungen von Dichotomie der midfoot-Mobilität und midtarsalem Bruch	43
Midtarsaler Bruch bei Menschen und Zweifel an Dichotomie	44

5. Barfuß gehende Menschen bestätigen menschliche Merkmale ..	46
5.1 Fußabdrücke gewohnheitsmäßig barfuß gehender	
Machiguenga-Indianer	46
Form der Fußabdrücke	46
Fußabdruckmorphologie	46
Mediales Längsfußgewölbe	46
Zehenlänge und „Barfußlücke“	47
Stellung der Großzehe	47
5.2 Variation von Fußabdrücken barfuß gehender Menschen	49
6. Konservierungsmaßnahmen in den 1990er-Jahren	51
6.1 Planung	51
6.2 Durchführung der Konservierungsmaßnahmen	51
7. Prokrustes-Analysen mit nichtmenschlichem Ergebnis.....	55
7.1 Erste Prokrustes-Analyse von BERGE et al. (2006)	55
Methodik	55
Ergebnisse	55
Kritische Wertung	55
Widerspruch zu CLARKE	56
7.2 Verbesserte Prokrustes-Analyse von BENNETT et al. (2009)	58
8. Laetoli-Homininen stark gebückt oder mit Last vor dem Körper?	59
9. Laetoli-Gang mit gestreckter oder gebeugter Extremität?.....	61
9.1 Homininen von Fundplatz G	61
9.2 Homininen von Fundplatz S	62
10. Gesamtfußanalyse mit neuer Methodik	64
10.1 Pedobarographische statistische parametrische Kartierung	64
10.2 Laetoli-Fußspuren menschlich	65
11. G2/3-Fußspur entzerrt – G3 menschlich	69
12. Sind Fußabdrücke bei den Ausgrabungen 1978/79	
 beschädigt worden?.....	71
13. Deutliche Kritik an erneut behauptetem nichtmenschlichem Gang	73
13.1 Fußkinematik von Laetoli nichtmenschlich	
nach HATALA et al. (2016b).....	73
13.2 Kritik an der Studie von HATALA et al. (2016b).....	74
Ganzfußabdruckanalyse versus regionalisierte Fußabdruckuntersuchung	74
<i>Keine gemeinsame Registrierung der Fußabdrücke</i>	<i>74</i>
<i>Regionalisierte Fußabdruckanalyse statt Gesamtfußabdruckanalyse</i>	<i>74</i>
Variationsbereich größer	75
Geringe Stichprobengröße und Variabilität von Fußabdrücken	75
HATALA et al. gehen nicht optimalen Weg weiter	78

14. Fußabdruckmorphologie und Untergrundssubstrat	79
14.1 Allgemeines zum Untergrund und Fußauftritt	79
Sedimentmerkmale	79
Sedimentprozesse beim Fußauftritt	79
14.2 Holozäne Fußspur von Walvis Bay, Namibia.....	80
14.3 Implikationen für andere Fundplätze	82
14.4 Rezenter Mensch, Walvis Bay, Ileret und Laetoli	83
15. Stasis vom Pliozän bis heute	85
15.1 Spur G1 und G3 von Laetoli, Ileret und modernem Menschen	85
15.2 Erweiterte Analyse mit verbessertem pSPM:	
Laetoli-G1, Ileret, holozäne und lebende Menschen	86
Neue Studie zur Klärung widersprüchlicher Ergebnisse.....	86
Überraschendes Ergebnis.....	87
Interpretation der Resultate.....	88
16. Wert erfahrungsbasierter Analysen anhand spätpleistozäner Fußabdrücke in französischen Höhlen	89
16.1 Morphometrische und erfahrungsbasierte Interpretation von Fußabdrücken	89
16.2 Fähigkeiten von San-Fährtenlesern	90
16.3 Interpretation spätpleistozäner Fußabdrücke der San-Fußspurenleser	93
„Diverticule des Empreintes“ der Niaux-Höhle	93
„Galerie des Disques“ der Höhle Pech-Merle	94
Fontanet-Höhle	95
„Salle des Talons“ in der Höhle Tuc d'Audoubert	96
16.4 Resümee und Schlussfolgerungen	97
17. Neue hominine Spuren am Fundplatz S	100
17.1 Entdeckung	100
17.2 Morphologie der Spuren	101
18. Körpergröße und Gang der Laetoli-Homininen	104
18.1 Alter, Geschlecht, Sexualdimorphismus	104
18.2 Körpergröße.....	104
Fundplatz G	105
Fundplatz S	105
18.3 Kinetik des Ganges	107
Gangparameter	107
Menschen, Menschaffen und Laetoli-Homininen	108
Fußstellung zur Gehrichtung	108
Ganggeschwindigkeit.....	109
War <i>Australopithecus afarensis</i> als Pärchen in Laetoli unterwegs?	110
18.4 Resümee	112

19. Wer waren die Laetoli-Homininen?	113
19.1 Das Problem im evolutionären Kontext	113
19.2 Urheber der Laetoli-Fußspuren	114
Sind Schlüsse von Fußskelettmerkmalen auf die Fußabdruckmorphologie möglich?	114
<i>Knochenmerkmale und Längsfußgewölbe.</i>	115
<i>Struktur der Knochengelenke und midfoot-Mobilität</i>	117
<i>Obere Extremitäten und Rumpf beim Gehen</i>	118
<i>Rumpfbewegung – Knochenstruktur und konträrer empirischer Befund</i> . . .	118
<i>Zusammenfassung</i>	119
Körperbau von <i>Australopithecus afarensis</i> und Lateoli-Fußspuren	120
TUTTLES <i>Homo</i> -Hypothese	121
<i>Zehen von Australopithecus afarensis und Laetoli-Fußspuren</i>	121
<i>Untauglicher Widerlegungsversuch</i>	123
<i>Wissenschaftliche Ignoranz.</i>	123
<i>Zusammenfassung und Schlussfolgerung</i>	125
Allgemeine Erklärungen und falsche Behauptungen zu einer widerlegten Hypothese	125
<i>Begründungen für Australopithecus als Spurenerursacher</i>	125
<i>Kritische Wertung</i>	127
20. Zusammenfassung	129
21. Literatur	133
Glossar	138
Danksagung	140

1. Einleitung

Die homininen* Fußabdrücke von Laetoli mit einem radiometrischen Alter (rJ) von 3,66 Mill. Jahren (DEINO 2011) sind ein zentrales Thema der Paläoanthropologie. Unmittelbar nach den ersten Veröffentlichungen (LEAKEY 1979; LEAKEY & Hay 1979) hat sich ein enormes und bis heute anhaltendes wissenschaftliches und öffentliches Interesse an diesen Fußspuren entwickelt. „Sie sind in Hunderten, wenn nicht Tausenden von wissenschaftlichen Arbeiten erwähnt worden“, schreibt 2016 JUNGERS – und eine Google-Suche nach „Laetoli footprints“ liefert im Juni 2025 ca. 126.000 Ergebnisse.

Das anhaltend große Interesse an den Laetoli-Fußabdrücken wird allgemein damit begründet, dass diese demonstrieren würden, dass ein großaffenähnliches Wesen, *Australopithecus afarensis**, einen recht menschenähnlichen zweibeinigen Gang praktiziert und damit einen entscheidenden evolutionären Schritt hin zum modernen Menschen vollzogen habe. Die Fußspuren von Laetoli würden somit eindrucksvoll zeigen, dass in Afrika einst „Vormenschen“ oder volkstümlicher ausgedrückt „Affenmenschen“ gelebt haben. Diese Sicht ist heute nahezu unumstritten und wird deshalb in praktisch allen Museen, Ausstellungen, digitalen und gedruckten Medien der Öffentlichkeit präsentiert. So schreiben S. SCHILLER und C. RASCHKA (2024, 24) zu den Fußspuren von Laetoli: „Der Fuß wurde mit vollem Körpergewicht belastet, was ein deutlicher Hinweis für den aufrechten Gang ist. Die ... Abdrucksiegel verraten, dass die

Gewichtsverteilung beim Gehen prinzipiell der des Menschen entsprach, wobei sich das Gangmuster der Australopithecinen wohl von denen des modernen Menschen unterschieden hat. ‚Lucy‘ war ... schon ein sicherer ‚Zweibeiner‘ ...“

Aber auch hochrangig publizierte Facharbeiten lassen daran keine ernsten Zweifel aufkommen. Dieser Sachverhalt wird im Folgenden beispielhaft an dem im *Yearbook of Physical Anthropology* im Jahr 2018 publizierten Artikel *One small step: A review of Pliopleistocene hominin foot evolution* von Jeremy DESILVA, Ellison McNUTT, Julien BENOIT und Bernhard ZIPFEL dargestellt.

Zunächst werden aus dieser Arbeit Ausführungen zu den Laetoli-Fußspuren sowie in diesem Zusammenhang diskutierte morphologische Merkmale und davon abgeleitete Funktionen des Fußes von *Australopithecus afarensis* zitiert (DESILVA et al. 2018) und wesentliche Aussagen zusammengefasst. Die Zitate (s. Anhang) sollen sozusagen „den aktuellen Forschungsstand“ zu den Laetoli-Fußspuren kompakt zusammenfassen, auf dessen Basis die Datenlage im vorliegenden Werk im Weiteren kritisch diskutiert wird.

Nach ausführlicher Beschreibung der Fußknochen von *Australopithecus afarensis* stellen DESILVA et al. (2018) zunächst fest, dass die Fußabdrücke von Laetoli von *Australopithecus afarensis* stammen und wichtige menschenähnliche Merkmale aufweisen. Zu diesen

Begriffe mit Stern* werden im Glossar erklärt.

¹ In der englischsprachigen Literatur wird der Fuß in *forefoot*, *midfoot* und *hindfoot* (*rearfoot*) unterteilt. Der *midfoot* wird auch als *midtarsale* Region bezeichnet. Zu den *midtarsalen* Knochen (*midfoot*) gehören die vorderen Fußwurzelknochen *Os naviculare*, *Os cuboideum* und *Os cuneiforme mediale*, *Os cuneiforme intermedium* und *Os cuneiforme laterale*. Zum *hindfoot* gehören die hinteren Fußwurzelknochen *Calcaneus* und *Talus*. Zum *forefoot* gehören die *Ossa metatarsalia* und die *Phalangen*.

In der deutschsprachigen Literatur wird der Fuß in Fußwurzel, Mittelfuß und Zehen unterteilt. Die Zehen werden auch als Vorfuß bezeichnet. Die Fußwurzel entspricht dem *hindfoot* und dem *midfoot*; und der Mittelfuß und Vorfuß dem *forefoot* in der englischsprachigen Literatur. Der Mittelfuß entspricht aber nicht dem *midfoot* in der englischsprachigen Literatur, da er von den *Ossa metatarsalia* und nicht wie der *midfoot* von den vorderen Fußwurzelknochen gebildet wird. Für den Mittelfuß gibt es keinen englischen Begriff (BRANDT 2023a).

Merkmale gehören ein menschenähnlicher Gang, ein ausgeprägter Fersenauftritt, ein steifer lateraler* midfoot¹, ein beginnendes mediales* Längsgewölbe und eine herangezogene Großzehe (Anhang 1).

Diese Ähnlichkeiten täuschen jedoch nach DE SILVA et al. (2018) über subtile Unterschiede zwischen den Fußabdrücken moderner Menschen und denen der Laetoli-Homininen hinweg. Dazu gehören ein intermediär zwischen Großaffe und Mensch entwickeltes mediales Fußgewölbe und eine gegenüber dem modernen Menschen weniger ausgeprägte mediale Gewichtsverlagerung beim Gehen (Anhang 2).

Während viele Studien menschenähnliche Merkmale an den Fußspuren hervorgehoben haben, wurde in anderen Analysen auf primitive menschenaffenähnliche Merkmale hingewiesen. Dazu gehören ein stärker divergierender Hallux, ein midfoot* ohne Steifheit und mit Nachweis eines Bruches, das Fehlen eines Längsgewölbes sowie unter dem Fuß eingerollte seitliche Zehen, wobei letzterer Behauptung widersprochen wurde. Einige Forscher sind der Auffassung, dass die Fußknochen von *Australopithecus afarensis* nicht zu den Fußspuren von Laetoli passen und dass diese daher von einem noch unentdeckten Wesen mit einem menschenähnlicheren Fuß stammen müssen (Anhang 3).

Die Zusammenschau der Daten der Fußknochen von *Australopithecus afarensis* und der von den Laetoli-Fußabdrücken zeigt DE SILVA et al. (2018) zufolge einen *Australopithecus-afarensis*-Fuß, bei dem einige Merkmale (robuste Ferse, vertikale Tibia*, dorsoplantar* flache Basis von MT4 und dorsoplantar hohe Basis von MT2 und MT3) auf eine recht menschenähnliche Funktion hinweisen (Anhang 4).

Der Vorfuß von *Australopithecus afarensis* und die Laetoli-Fußabdrücke zeigen nach DE SILVA et al. (2018) Hinweise auf eine vom modernen Menschen abweichende Fußfunktion in Bezug auf den Fußabstoß und die Gewichtsverlagerung nach medial (in Richtung Körpermitte). Das Vorhandensein eines Fußgewölbes bei *Australopithecus afarensis* wird unter Wissenschaftlern kontrovers diskutiert. Nach DE SILVA et al. (2018) deuten sowohl die

Knochen von Hadar als auch die Fußabdrücke von Laetoli darauf hin, dass bei *Australopithecus afarensis* ein Längsgewölbe existierte, das besser als bei den modernen Menschen entwickelt war, aber eine flachere Ausprägung als der moderne Mensch hatte (Anhang 5).

Im Weiteren spekulieren DE SILVA et al. (2018) darüber, wie ein Zusammenwirken nichtmenschlicher Strukturen von *Australopithecus afarensis* eine Gewichtsverlagerung beim Gehen zur Folge haben könnte, die in Übereinstimmung mit den Laetoli-Fußspuren steht (Anhang 6).

DE SILVA et al. (2018) stellen auf der Basis der von ihnen zitierten Literatur zum Thema fest, dass die Laetoli-Fußabdrücke wichtige menschenähnliche Merkmale aufweisen. Allerdings gibt es auch eine Anzahl Merkmale, wie die mediale Gewichtsverlagerung und der Zehenabdruck sowie der Ausprägungsgrad des medialen Längsgewölbes, die nach ihrer Einschätzung vom modernen Menschen abweichen. Von den Autoren werden zwar Meinungen und entgegengesetzte Auffassungen von verschiedenen Forschern zur Morphologie* der Laetoli-Fußspuren angeführt, diese werden jedoch ohne Diskussion nebeneinander stehen gelassen. Trotzdem entscheiden sich die Autoren für eine *bestimmte* morphologische Interpretation der Laetoli-Fußabdrücke, bestehend aus einem Mix von Merkmalen, die teils ähnlich und teils abweichend vom *Homo sapiens* seien. Weiterhin gehen DE SILVA et al. (2018) ohne Sachdiskussion – Autoren anderer Meinung werden auch hier nur genannt – davon aus, dass *Australopithecus afarensis* der Verursacher der Laetoli-Fußabdrücke war.

DE SILVA et al. (2018) meinen deshalb schon im Vorhinein zu wissen, welche Fußabdruckmerkmale *Australopithecus afarensis* hinterlassen hat und deuten dementsprechend die Knochenmerkmale des *Australopithecus-afarensis*-Fußes funktionell passend zu ihrer Interpretation der Laetoli-Fußspuren.

Es stellt sich die Frage, ob all die genannten Aussagen von DE SILVA et al. (2018) tatsächlich den empirischen Daten entsprechen bzw. von diesen abgeleitet werden können.

Allgemein sind in der Paläoanthropologie unvoreingenommene, fachlich in die Tiefe gehende Übersichtsarbeiten nicht häufig. Russell TUTTLE hat im Jahr 2008 zu den Laetoli-Fußspuren und ihrem Verursacher eine solche, gute Übersicht vorgelegt. Eine Übersichtsarbeit, die auch die seitdem durchgeführten Forschungen berücksichtigt, existiert aber leider bisher nicht. Dieses Defizit soll mit der vorliegenden Monografie behoben werden. Dabei stehen in der Arbeit zwei Fragen im Mittelpunkt, die von der Fachwelt vermeintlich eindeutig beantwortet worden sind:

Unterscheiden sich die homininen Fußspuren von Laetoli von denen des modernen *Homo sapiens*?

War *Australopithecus afarensis* wirklich der Urheber der Laetoli-Fußabdrücke?

Beide Fragen haben eine hohe Relevanz für die Plausibilität derzeitiger evolutionärer Vorstellungen über den Ursprung des Menschen. Der Leser wird überrascht sein, welche Antworten sich aus den zahlreichen Spezialanalysen zu diesen beiden Fragen in der vorliegenden Monografie ergeben.

Anhang: Zitate aus DeSILVA et al. (2018, 43-44)

Anhang 1

„Glücklicherweise können die physischen Überreste von *A. afarensis* an den versteinerten Fußabdrücken von 3,66 Ma gemessen werden, die in Laetoli, Tansania, erhalten sind (Leakey & Harris, 1987). ... Die Fußabdrücke von Laetoli G liefern im Allgemeinen Beweise für einen Homininen mit einem menschenähnlichen Gang (Raichlen, Gordon, Harcourt-Smith, Foster, & Haas Jr, et al. 2010) und einem Fuß mit ausgeprägtem Fersenauftritt, einem steifen lateralen midfoot, einem beginnenden medialen Längsgewölbe und einem adduzierten [herangezogenen] Hallux (Crompton et al., 2012; Day & Wickens, 1980; White, 1980; White & Suwa, 1987).“

„Fortunately, the physical remains of *A. afarensis* can be measured against 3.66 Ma fossilized footprints preserved at Laetoli, Tanzania (Leakey & Harris, 1987). ... The Laetoli G prints generally provide evidence for a hominin with a human-like gait (Raichlen, Gordon, Harcourt-Smith, Foster, & Haas Jr, 2010) and foot function, including a prominent heel-strike, a stiff lateral midfoot, incipient medial longitudinal arch, and adducted hallux (Crompton et al., 2012; Day & Wickens, 1980; White, 1980; White & Suwa, 1987).“

Anhang 2

„Diese oberflächlichen Ähnlichkeiten täuschen jedoch über einige der interessanteren, wenn auch subtilen Unterschiede zwischen den Fußabdrücken des modernen Menschen und denen von Laetoli hinweg. Erstens wurden die Laetoli-Fußabdrücke von einem Homininen mit einem Längsgewölbe hinterlassen, das von der Höhe her zwischen Mensch und Menschenaffe lag und nach modernen Maßstäben als ‚flachfüßig‘ gelten würde (Bennett et al., 2009; Crompton et al., 2012; Hatala et al. 2016; Hatala, Demes & Richmond, 2016). Außerdem zeigen die Abdrücke eine weniger ausgeprägte mediale Gewichtsverlagerung als beim modernen Menschen (Crompton et al., 2012; Stern & Susman, 1983), obwohl es beim Menschen Unterschiede gibt (Hicks, 1953).“

„However, these superficial similarities belie some of the more interesting, albeit subtle, differences between modern human footprints and those at Laetoli. First, the Laetoli footprints were made by a hominin with a longitudinal arch that was intermediate in height between a human and ape, and would be considered “flat-footed” by modern standards (Bennett et al., 2009; Crompton et al., 2012; Hatala et al., 2016; Hatala, Demes, &

Richmond, 2016). Furthermore, the prints reveal that there is less medial weight transfer than is typically found in modern humans (Crompton et al., 2012; Stern & Susman, 1983), though variation exists in humans (Hicks, 1953)."

Anhang 3

„Während viele Studien die menschenähnliche, fortschrittliche Natur der Laetoli-Fußabdrücke hervorgehoben haben, haben andere auch auf das Vorhandensein primitiver großaffenähnlicher Merkmale hingewiesen. Bennett et al. (2009) vermuten, dass die Laetoli-Fußabdruckverursacher einen stärker divergierenden Hallux hatten als moderne Menschen. Meldrum (2004, 2007) und Meldrum, Lockley, Lucas und Musiba et al. (2011) sehen in den Fußabdrücken Beweise für einen midfoot-Bruch* und das Fehlen sowohl einer midfoot-Steifigkeit als auch eines Längsgewölbes. Stern und Susman (1983) stellten fest, dass die seitlichen Zehen unter dem Fuß eingerollt sein könnten, wie es bei zweibeinig gehenden Menschenaffen vorkommen kann, eine Hypothese, der sowohl Tuttle (1985) als auch Berge, Penin, and Pellé (2006) widersprochen haben. Tuttle, Webb, Weidl und Baksh (1990) sowie Tuttle, Webb und Baksh (1991) halten die Laetoli-Fußabdrücke jedoch auch für zu menschenähnlich, um von *A. afarensis* stammen zu können, und schlagen stattdessen vor, dass sie von einem noch unentdeckten Homininen mit einem menschenähnlicheren Fuß stammen – eine Hypothese, der White und Suwa (1987) widersprochen haben. Harcourt-Smith und Hilton (2005) stimmen mit Tuttle et al. (1990, 1991) überein, dass die Fußknochen aus Hadar nicht mit den Fußabdrücken aus Laetoli zusammenpassen.“

„While many studies have highlighted the human-like, derived nature of the Laetoli footprints, others have pointed out the presence of primitive, ape-like features as well. Bennett et al. (2009) suggest that the Laetoli printmakers had a more divergent hallux than modern humans. Meldrum (2004, 2007) and Meldrum, Lockley, Lucas, and Musiba (2011) sees evidence for a midtarsal break in the footprints and the absence of both midfoot rigidity and a longitudinal arch. Stern and Susman (1983) noted that the lateral digits

may be curled under the foot as can happen in apes walking bipedally, a hypothesis countered by both Tuttle (1985) and Berge, Penin, and Pellé (2006). However, Tuttle, Webb, Weidl, and Baksh (1990); Tuttle, Webb, and Baksh (1991) also regard the Laetoli footprints to be too human-like to have been made by *A. afarensis*, and instead proposes that they were made by an as-of-yet undiscovered hominin with a more human-like foot, a hypothesis countered by White and Suwa (1987). Harcourt-Smith and Hilton (2005) have agreed with Tuttle et al. (1990, 1991) that the foot bones from Hadar do not match the footprints made at Laetoli.“

Anhang 4

„Nichtsdestotrotz formen die Fülle der Daten von den Hadar-Fußknochen und den Laetoli-Fußabdrücken ein allgemeines Bild des *afarensis*-Fußes (natürlich unter der Annahme, dass die ‚G‘- und ‚S‘-Abdrücke von Laetoli von *A. afarensis* stammen). Die große, robuste Ferse der Calcanei* von Hadar [d. i. *A. afarensis*] (Latimer & Lovejoy, 1990a, 1990b) steht im Einklang mit einem ausgeprägten Fersenauftritt während des zweibeinigen Gangs (wie auch bei den Laetoli-Spuren). Die Anatomie des Sprunggelenks zeigt, dass eine vertikal ausgerichtete Tibia über dem Fuß geschwungen wurde, wie es beim modernen Menschen der Fall ist, und dass die Dorsalflexion* des Knöchels eingeschränkt war, vielleicht durch eine verlängerte Achillessehne. Aufgrund der relativ dorsoplantar flachen Basis des MT4 ist es wahrscheinlich, dass der Fuß beim Anheben der Ferse im Großzehengrundgelenk, und nicht wie bei anderen Primaten im Tarsometatarsalgelenk* nach dorsal* gebeugt wurde. Die dorsoplantar hohe Basis von MT2 [Metatarsale]* und MT3 lassen vermuten, dass gut entwickelte tiefe plantare* Bänder (z. B. Ligamentum* plantare longum) halfen, den midfoot zu versteifen, wenn die Ferse angehoben wurde. In dieser Hinsicht war der Fuß von *A. afarensis* recht menschenähnlich.“

“Nevertheless, the wealth of data from the Hadar foot bones and the Laetoli footprints form a general picture of the *A. afarensis* foot (assuming of course that the Laetoli “G” and “S” prints were made by *A. afarensis*). The large robust heel of the calcanei from Hadar (Latimer & Lovejoy, 1990a, 1990b) is consistent with a

prominent heel-strike during bipedal gait (as would the Laetoli trackways). The anatomy of the ankle joint demonstrates that a vertically oriented tibia swung over the foot as it does in modern humans, and that ankle dorsiflexion was limited, perhaps by an elongated Achilles tendon. Based on the relatively dorsoplantarly flat base of the Mt4 it is probable that at heel lift the foot would dorsiflex at the metatarsophalangeal joint, not at the tarsometatarsal joint as it does in other primates. Dorsoplantarly tall Mt2 and Mt3 bases would suggest that well developed deep plantar ligaments (e.g., long plantar ligament) helped stiffen the midfoot as the heel was lifting. In these respects, the *A. afarensis* foot was quite human-like.”

Anhang 5

„Es gibt jedoch Hinweise vom forefoot* (Fernández et al., 2016; Susman et al., 1984) und von den Laetoli-Fußabdrücken, dass *A. afarensis* nicht konsequent die Querachse des Fußes abhob und die mediale Gewichtsverlagerung auf die Großzehe fehlte, die typisch für die Fußfunktion des modernen Menschen ist. Die Wölbung des MT1-Kopfes deutet auf die Vielseitigkeit der Füße und die gelegentliche Nutzung der Querachse hin, aber selbst dann implizieren das Fehlen der mediolateralen* dorsalen Erweiterung des Kopfes und die konkave Basis der MT1/konvexen MT1-Facette auf dem medialen Cuneiforme einen Abstoßmechanismus, der nicht so ausgefeilt war wie bei den Menschen heute. Dies könnte das Ergebnis einer dünneren Plantaraponeurose* und eines geschwächten Windlass-Mechanismus* sein (Griffin, Miller, Schmitt & D’Août, 2015; Hicks, 1953). In dieser Hinsicht besteht eine große Übereinstimmung zwischen den Fußfossilien aus Hadar und den Laetoli-Fußabdrücken, die eine geringere mediale Gewichtsverlagerung und damit einen weniger menschenähnlichen Abdruck von der Querachse des Fußes zeigen. Während das plantare Gewölbe dichotomisiert wurde und Wissenschaftler argumentiert haben, dass *A. afarensis* entweder ein Fußgewölbe hatte oder nicht besaß, schlagen wir vor, dass sowohl die Knochen von Hadar als auch die Abdrücke aus Laetoli darauf hindeuten, dass das Fußgewölbe

bei diesem Homininen sehr variabel (DeSilva & Throckmorton, 2010) und weder menschenähnlich noch großaffenähnlich war. Wir schlagen vor, dass nach den derzeitigen Erkenntnissen ein Längsgewölbe bei *A. afarensis* vorhanden und besser entwickelt war als bei modernen Menschenaffen, aber flacher und weniger entwickelt als beim modernen Menschen (DeSilva, Gill et al., 2018a; Prang, 2015b).“

“However, there is evidence from the forefoot (Fernández et al., 2016; Susman et al., 1984) and from the Laetoli footprints that *A. afarensis* did not consistently push off the transverse axis of the foot and lacked the medial weight transfer onto the big toe that typifies modern human foot function. The doming of the Mt1 head implies foot versatility and occasional use of the transverse axis, but even then, the lack of a mediolaterally expanded dorsum of the head and the concave base of the Mt1/convex Mt1 facet on the medial cuneiform implies a push-off mechanism that is not as refined as in humans today. This could be a result of a thinner plantar aponeurosis and a weakened windlass mechanism (Griffin, Miller, Schmitt, & D’Août, 2015; Hicks, 1953). In this respect, we find great consistency between the pedal fossils from Hadar and the Laetoli footprints, which show less medial weight transfer and therefore less human-like push-off from the transverse axis of the foot. Furthermore, while the plantar arch has been dichotomized and scholars have argued that *A. afarensis* either had arches, or did not, we suggest that both the bones from Hadar and the Laetoli prints indicate that arches in this hominin were quite variable (DeSilva & Throckmorton, 2010) and neither human-like nor ape-like. We suggest that the current evidence best describes the *A. afarensis* longitudinal arch as present and better developed than in modern apes, but more flat and less developed than in modern humans (DeSilva, Gill, et al., 2018; Prang, 2015b).“

Anhang 6

„Die große Trochlea peronealis* weist auf eine starke Peronealmuskulatur* bei *A. afarensis* hin. Latimer und Lovejoy (1989) schlagen vor, dass die Peronealmuskeln (*Mm. peroneus longus* und *brevis*) in Ermangelung eines menschenähnlichen

M. triceps surae als Plantarflexoren* fungieren würden. Wir vermuten jedoch, dass *A. afarensis* eine verlängerte Achillessehne besaß (McNutt & DeSilva, 2016). Da die Peronealmuskeln nicht nur sekundäre Plantarflexoren, sondern auch Fußheber sind, würde man bei einer Kontraktion während des Fersenabhebens eine stärkere mediale Gewichtsverlagerung während des Fersenabhebens (Jones, 1941) und nicht eine geringe erwarten, was die Knochen und Fußabdrücke beweisen. Obwohl wegen der medialen Abwinkelung des proximalen Calcaneus* zum distalen* Körper des Calcaneus der Ansatz des *M. triceps surae* medial des Subtalgelenks* gelegen ist und damit eine stärkere Inversion während der Kontraktion fördert als beim modernen Menschen, könnte es sein, dass die Kontraktion des *M. peroneus longus* die Wirkung des *M. triceps surae* ausgleichen und eine neutrale Fußstellung beim Fersenheben bewirken würde (siehe Reeser, Susman, & Stern Jr, 1983).“

„The large peroneal trochlea indicates strong peroneal musculature in *A. afarensis*. Latimer

and Lovejoy (1989) propose that the peroneals (*Mm. peroneus longus* and *brevis*) would operate as plantarflexors in the absence of a human-like *M. triceps surae*; however, we suspect that *A. afarensis* did possess an elongated Achilles tendon (McNutt & DeSilva, 2016). Furthermore, since the peroneals are foot everters in addition to secondary plantar-flexors, if they contracted during heel-lift, one would expect more medial weight transfer during heel-lift (Jones, 1941), rather than less as is evidenced by the bones and footprints. Although we do note that because the proximal calcaneus is medially angled relative to the distal body of the calcaneus, the insertion of the *M. triceps surae* would be medial to the subtalar joint and could promote more inversion during contraction than in modern humans; it could be that simultaneous contraction of the *M. peroneus longus* could counterbalance the action of the *M. triceps surae* and produce a neutral foot position during heel lift (see Reeser, Susman, & Stern Jr, 1983).“