

## Ursprung und Evolution der Sozialorganisation bei Primaten

Alexandra E. Müller und Urs Thalmann

Die Evolution der Sozialorganisation von Primaten war bereits in den 60er Jahren von wissenschaftlichem Interesse, als Crook/Gartlan (1966) ihr Modell mit fünf Anpassungsstufen präsentierten. Die Stufen basierten primär auf dem Aktivitätsmuster, der Ernährung und dem Habitat. Auf der untersten Stufe sahen Crook/Gartlan (1966) die sogenannten solitären, nachtaktiven Primaten. Auch bei Eisenberg et al. (1972) standen die solitären Primaten am Anfang der Entwicklung. Bei den solitären Primaten handelt es sich durchwegs um nachtaktive Halbaffen, die während ihrer Aktivitätszeit alleine unterwegs sind und daher als „*solitary foragers*“ bezeichnet werden (Bearder 1987). Dieser Ausdruck beschreibt zwar den Lebensstil dieser Tiere, aber in keiner Weise die Sozialorganisation. Trotzdem wird die Sozialorganisation von nachtaktiven Halbaffen oft als solitär bezeichnet. Dies würde aber einerseits implizieren, dass alle nachtaktiven Halbaffen die gleiche Sozialorganisation haben, andererseits, dass sie nicht sozial sind, was nicht zutrifft: Obwohl nachtaktive Halbaffen, mit Ausnahme von Wollmakis (*Avahi*), nicht wie die tagaktiven oder kathemeralen Primaten in kohäsiven Gruppen unterwegs sind, haben sie gut ausgebildete soziale Netzwerke, die je nach Art unterschiedlich sind. Es wurde deshalb vorgeschlagen, die Sozialorganisationen von solitären, nachtaktiven Halbaffen als dispers (*dispersed*) zu bezeichnen (Eisenberg et al. 1972).

Charles-Dominique/Martin (1970) betonten die Ähnlichkeiten zwischen grauen Mausmakis (*Microcebus murinus*) und Demidoff-Galagos (*Galagoides demidoffi*) im Bezug auf Grösse, Habitatnutzung, Ernährung, Vokalisation sowie Sozialorganisation, die bei beiden Arten als disperses Harem beschrieben wurde. Weil die Maus- und Katzenmakis (Cheirogaleidae; Lemuriformes) und die Loris und Galagos (Lorisiformes) als die ursprünglichsten Primaten angesehen werden, folgerten Charles-Dominique/Martin (1970), dass die Sozialorganisation des Primatenvorfahrs ebenfalls ein disperses Harem war. Diese Lehrmeinung ist bis heute vertreten worden. Neuere Daten für Maus- und Katzenmakis unterstützen diese Theorie nicht: die Sozialorganisation der Mausmakis (*Microcebus* sp.) sowie von Mirza (*Mirza coquereli*) entspricht einem dispersen Mehrmännchen/Mehrweibchensystem, die Fettschwanzkatzenmakis (*Cheirogaleus medius*) und der Gabelstreifige Katzenmaki (*Phaner furcifer*) sind monogam (Müller/Thalmann 2000).

Die Sozialorganisation umfasst drei Systeme: das Sozialsystem, das Paarungssystem und das räumliche System (Sterling 1993). Das Sozialsystem beschreibt die Beziehungen innerhalb einer Gruppe. Dies ist bei gruppenlebenden Tieren verhältnismässig einfach zu beschreiben, bei nachtaktiven Halbaffen, die mehrheitlich alleine unterwegs sind, ist das schwierig, denn sie kommunizieren mehrheitlich mit Markierungen und/oder Vokalisationen (Charles-Dominique 1977). Daher beruft man sich bei nachtaktiven Halbaffen in erster Linie auf die Zusammensetzung von Schlafgruppen (Harcourt/Nash 1986). Das Paarungssystem beschreibt die zwischengeschlechtlichen Beziehungen und deren Folgen im Bezug auf die Reproduktion. Das Paarungssystem im Feld direkt zu deuten ist praktisch unmöglich. Es braucht genetische

Methoden. Das räumliche System beschreibt die räumlichen Beziehungen im Bezug auf die Revierverteilung und die Revierüberlappungen zwischen den Tieren. Dies ist verhältnismässig einfach herauszufinden, vorausgesetzt, es ist möglich den Tieren zu folgen. Das räumliche System ist oft das einzige, das wir haben, um die Sozialorganisation einer nachtaktiven Art zu bestimmen. Trotzdem sollte dessen Aussagekraft nicht unterschätzt werden. Räumliche Beziehungen geben Auskunft über Beziehungen zwischen und innerhalb der Geschlechter und zeigen auf, wieviele Männchen zumindest theoretisch Zugang zu wievielen Weibchen haben und umgekehrt. Das hier benutzte Klassifikationssystem, um die Sozialorganisationen von nachtaktiven Halbaffen anhand der Resultate aus Freilanduntersuchungen zu beschreiben, beruht auf dem räumlichen System und dem Sozialsystem (Müller/Thalmann 2000).

Die räumlichen Verhältnisse für die meisten Säugetiere kann man grundsätzlich in vier Klassen einteilen: (1) das Revier eines Männchens deckt sich mit dem Revier eines Weibchens (Monogamie), (2) das Revier eines Männchens überlappt die Reviere von mehreren Weibchen und umgekehrt (Mehrmännchen/Mehrweibchen-System), (3) das Revier eines Männchens überlappt die Reviere von mehreren Weibchen (Einmännchen- oder Haremgruppe) und (4) das Revier eines Weibchens überlappt die Reviere von mehreren Männchen (Polyandrie). Ob sich die Reviere von gleichgeschlechtlichen Tieren überlappen, spielt für diese sehr vereinfachte Klassifikation keine Rolle.

In Bezug auf die Sozialität finden wir hingegen grosse Unterschiede, die sich in drei verschiedene Klassen einteilen lassen: (1) die Tiere leben in kohäsiven Gruppen, (2) die Tiere sind mehrheitlich alleine unterwegs, haben aber soziale Netzwerke und (3) die Tiere sind mehrheitlich alleine unterwegs und haben keinerlei Kontakte ausserhalb der Fortpflanzungszeit. Für diese drei Systeme verwenden wir folgende Ausdrücke: (1) gregär (*gregarious*) für Tiere, die in kohäsiven Gruppen leben, (2) dispers (*dispersed*) für Tiere, die meistens alleine unterwegs sind aber in Netzwerken leben, und (3) räumlich (*spatial*) für Tiere, die alleine unterwegs sind und keine sozialen Kontakte zu ihren Artgenossen pflegen.

Bei Fragen zur Evolution der Primaten sollte man sich nicht nur auf die Primaten beschränken, sondern auch andere Säugetiergruppen mit einbeziehen. Deshalb wurden für diese Studie neben den Lemuren und den Loris und Galagos auch ursprüngliche und/oder verwandte Plazentarsäugetiere (Insektenfresser, Elefantenspitzmäuse, Spitzhörnchen, Pelzflatterer) sowie ursprüngliche Beuteltiere (Beutelratten, Beutelmarder) und die Kloakentiere miteinbezogen. Wir gehen von der Annahme aus, dass die am häufigsten auftretende Sozialorganisation einer Gruppe gleichzeitig die ursprüngliche ist.

Bei den Galagos und den Loris, die ausschliesslich nachtaktiv sind, finden wir vorwiegend disperse Mehrmännchen/Mehrweibchen-Systeme. Mindestens eine Art, der Sansibargalago (*Galagoides zanzibaricus*) ist monogam (Harcourt/Nash 1986). Bei den Lemuren finden wir sowohl disperse als auch gregäre Sozialorganisationen (Mehrmännchen/Mehrweibchen-Systeme und Monogamie). Ein Haremsystem wurde bis anhin weder bei den nachtaktiven noch bei den tagaktiven und kathemeralen Arten gefunden. Es fällt auf, dass ein Grossteil der Lemuren monogam ist. Aufgrund der Daten über die Feuchtnasenprimaten können wir noch nicht schliessen, welche Form die ursprüngliche sein könnte, ein disperses Mehrmännchen/Mehrweibchen-System wie auch disperse Monogamie wäre möglich.

Elefantenspitzmäuse und Spitzhörnchen sind mehrheitlich monogam, im Gegensatz zu den Halbaffen hat aber ein Elefantenspitzmauspärchen keinerlei soziale Kontakte. Bei den Spitz-

hörnchen teilen sich in Gefangenschaft Paare die Nestbox, Daten aus dem Freiland sind spärlich. Bei den Insektenfressern finden wir mehrheitlich Promiskuität (ein räumliches Mehrmännchen/Mehrweibchen-System). Insektenfresser sind häufig intolerant gegenüber Artgenossen, ein soziales Netzwerk finden wir kaum. Zur Sozialorganisation der Pelzflatterer gibt es keine Daten. Auch bei den ursprünglichen Beuteltieren, den Beutelratten und den Marderbeutelern, sowie den Kloakentieren ist Promiskuität eindeutig vorherrschend.

Aufgrund dieser Daten schlagen wir vor, dass Promiskuität die ursprüngliche Form der Sozialorganisation bei Säugetieren ist, und dass sich aus dieser Promiskuität ein disperses Mehrmännchen/Mehrweibchen-System als ursprüngliche Form der Sozialorganisation bei Primaten entwickelt hat.

#### Literatur

Bearder S.K. 1987

Lorises, bushbabies, and tarsiers: Diverse societies in solitary foragers. In: Smuts B.B., Cheney D.L., Seyfarth R.M., Wrangham R.W., Struhsaker T.T. (eds.), *Primate Societies*. The University of Chicago Press. Chicago, S. 11-24.

Charles-Dominique P. 1977

*Ecology and Behaviour of Nocturnal Primates*. Duckworth. London.

Charles-Dominique P., Martin R.D. 1970

Evolution of lorises and lemurs. *Nature*, London 227, S. 257-260.

Crook J.H., Gartlan J.S. 1966

Evolution of primate societies. *Nature*, London 210, S. 1200-1203.

Eisenberg J.F., Muckenhirn N.A., Rudran R. 1972

The relation between ecology and social structure in primates. *Science* 176, S. 863-874.

Harcourt C.S., Nash L.T. 1986

Social organization of galagos in Kenyan coastal forests: I. *Galago zanzibaricus*. *Am. J. Primatol.* 10, S. 339-355.

Müller A.E., Thalmann U. 2000

Origin and evolution of primate social organization: A reconstruction. *Biol. Rev.* 75, S. 405-435.

Sterling E.J. 1993

Patterns of range use and social organization in aye-ayes (*Daubentonia madagascariensis*) on Nosy Mangabe. In: Kappeler P.M., Ganzhorn J.U. (eds.), *Lemur Social Systems and Their Ecological Basis*. Plenum Press. New York, S. 1-10.

#### Anschrift:

Alexandra E. Müller, Urs Thalmann  
Anthropologisches Institut und Museum  
Universität Zürich-Irchel  
Winterthurerstrasse 190  
8057 Zürich  
email: aem@aim.unizh.ch

## Impressum

Bulletin der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie  
Bulletin de la Société Suisse d'Anthropologie  
herausgegeben von der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie (SGA/SSA)  
mit Unterstützung der Schweizerischen Akademie der Naturwissenschaften (SANW)

Redaktion ad interim:  
Andreas Cueni, Gerhard Hotz

Korreferentin (textes français):  
Isabelle Gemmerich, Brugg

Layout:  
Andreas Cueni, Kriens

Bezugsort:  
S. Ulrich-Bochsler, Historische Anthropologie, Medizinhistorisches Institut der Universität  
Bern, Fabrikstrasse 29d, CH - 3012 Bern  
Telefon 031/631 84 92. Fax 031/631 37 82. E-mail susi.ulrich-bochsler@mhi.unibe.ch.

Herstellung: Atelier d'Impression de l'Université de Genève  
Couverture: Montage Isabelle Gemmerich d'après un dessin original de Lucrezia Bieler-Beerli  
(Zürich) pour l'exposition du Musée d'Anthropologie de l'Université de Zürich

Erscheinungsweise: Vom Bulletin der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie erscheinen in  
der Regel zwei Hefte pro Jahr (Frühjahr, Herbst), die zusammen einen Band bilden.

ISSN 1420 - 4835

## Freilandforschung über Lemuren am Anthropologischen Institut der Universität Zürich: Resultate, Erfahrungen, Zukunft

Urs Thalmann

### Einleitung

In den letzten Jahren sind Lemuren ein wichtiges Forschungsthema am Anthropologischen Institut der Universität Zürich. Einerseits werden Forschungsarbeiten innerhalb eines Projekts (Durbin 1999; Feistner, 1999) des Durrell Wildlife Conservation Trust (früher Jersey Wildlife Preservation Trust) über den stark bedrohten Alaotra Halbmaki (*Haplemur griseus alaotrensis*) am Lac Alaotra durchgeführt (Abb. 1. e.g. Mutschler 1999). Andererseits wurden intensive Forschungen unter einer Vereinbarung („Accord de Coopération“) mit der Universität Mahajanga in Nordwestmadagaskar durchgeführt (Abb. 1), die ich bereits 1991 initiiert hatte. In diesem kurzen Übersichtsartikel gebe ich eine Zusammenfassung über die Motivation zu dieser Zusammenarbeit und die Bedeutung der Lemuren, die durchgeführten Arbeiten und Resultate, Erfahrungen und die mögliche weitere Entwicklung der Zusammenarbeit.

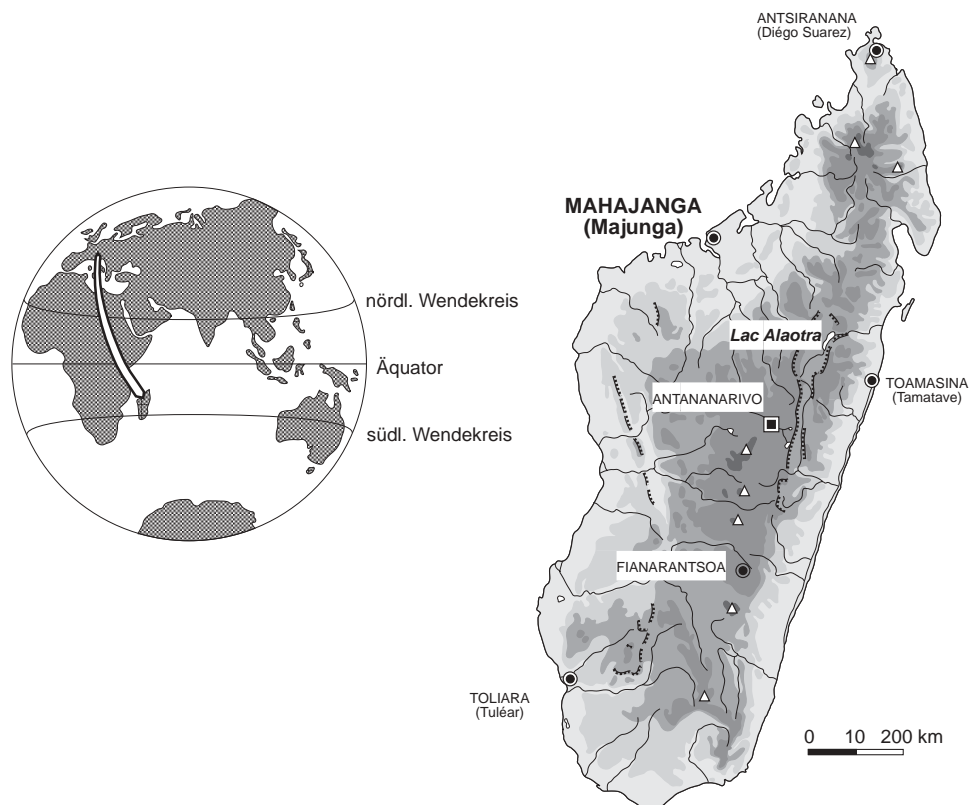


Abb. 1. Madagaskar mit der Hauptstadt Antananarivo und den Provinzhauptstädten. Mahajanga liegt im Nordwesten am Kanal von Moçambique, der Lac Alaotra im Hochland ca. 200-250 km Luftlinie NNW von Antananarivo.

### Motivation, Lemuren zu studieren

Lemuren (Abb. 2) sind von grossem wissenschaftlichen Interesse, die Evolution der Ordnung der Primaten zu erforschen und zu verstehen (e.g. Martin 2000). Gleichzeitig sind sie durch die gegenwärtige Biodiversitätskrise stark bedroht und mit ihnen die verschiedenen Wälder, in denen sie vorwiegend leben.



Abb. 2. Mongozmaki (*Eulemur mongoz*). Mongozmakis leben in gregären monogamen Gruppen und zeigen eine kathemerale Aktivität, d.h. Verteilt über die 24 h des ganzen Tags.

Lemuren (Lemuriformes) sind neben den Loris und Galagos (Lorisiformes), Koboldmakis (Tarsiiformes), Neuweltaffen (Platyrrhini), Altweltaffen (Cercopithecoidea), Menschenaffen und Mensch (Hominoidea) eine der heute lebenden sogenannten „natürlichen Gruppen“ der Ordnung der Primaten (e.g. Martin 1990). Lemuren kommen nur auf der Insel Madagaskar vor; auf den benachbarten Komoren wurden sie eingeführt. In Abwesenheit von anderen Primatengruppen entwickelten sich die Lemuren zu einer sehr grossen Formenvielfalt (Mittermeier et al. 1994; Zimmermann et al. 1998; Groves 2000; Rasoloarison et al. 2000;

Thalmann/Geissmann 2000). Es gibt tagaktive und nachtaktive Arten sowie Arten die substantielle Aktivitäten über den 24h Zyklus eines ganzen Tages verteilen (kathemerale Aktivität. Tattersall 1987). Unter den Lemuren ist der kleinste Primate überhaupt zu finden (Madame Berthes Mausmaki *Microcebus berthae* mit ca. 30 g). Die grössten Lemuren erreichten Körpergewichte von 160-200 kg, ähnlich wie männliche Gorillas. Allerdings sind alle Lemuren über 10 kg Körpergewicht ausgestorben. Vieles deutet darauf hin, dass die Besiedelung Madagaskars durch einen weiteren Primaten vor ca. 1500-2000 Jahren – *Homo sapiens* – der wichtigste Faktor für deren Verschwinden war (Habitatveränderungen, Jagd. Tattersall 1999). Eine grosse Diversität findet man bei den Lemuren auch in den sozialen Organisationsformen: disperse Mehrweibchen/Mehrmännchen-Systeme, disperse Monogamie, gregäre Monogamie und gregäre Mehrweibchen/Mehrmännchensysteme (vgl. auch Artikel von Müller/Thalmann in diesem Heft). Bisher konnten aber keine Organisationsformen nachgewiesen werden, die Harems bei Affen entsprechen würden. Ein Geschlechtsdimorphismus in der Körpergrösse, wie er bei vielen Affen vorkommt, ist unter den Lemuren nicht zu finden. Allerdings kommt es vor, dass Weibchen und Männchen unterschiedlich gefärbt sind, wie beispielsweise bei einigen kleinen Menschenaffen (Gibbons, *Hylobates* spp.). Typisch für Primaten, haben alle Lemuren eine Form eines sozialen Netzwerkes, das sich nicht auf Kontakte während der Paarungszeit oder auf länger dauernde Beziehungen eines Weibchens zu seinen Jungen beschränkt. Lemuren sind also in gewisser Hinsicht sehr ähnlich wie andere Primaten, zeigen aber auch Eigenschaften, wie sie bei anderen Primaten nicht vorkommen. Sie stellen deshalb ein sehr interessantes Modell dar, um einerseits grundlegende biologische Merkmale der Primatenordnung zu erkennen und andere Eigenschaften, die sich gewissermassen als Alternative in eine andere Richtung entwickelt haben. Beispielsweise sind bei gewissen gruppenlebenden Lemurenformen alle erwachsenen Weibchen einer Gruppe in der Lage jedes andere Männchen in der Gruppe von einem Futterplatz zu vertreiben („*Female Dominance*“). Unter den Primaten ist diese Form der weiblichen Dominanz einmalig. Innerhalb der Weibchen und Männchen gibt es eine weitere Hierarchie. Diese Konstellation (Gemeinsamkeiten und Eigenheiten) macht die Untersuchung der Lemuren wissenschaftlich besonders reizvoll, um die Evolutionsgeschichte der Primaten zu ergründen.

Nicht nur die Lemuren sind speziell für Madagaskar, sondern die Insel ist insgesamt von besonderem biologischen Interesse, weil viele Tier- und Pflanzenarten endemisch sind; das heisst, sie kommen nur auf Madagaskar vor. Diese ausserordentlich hohe Endemierate ist darauf zurückzuführen, dass Madagaskar als ozeanische Insel seit sehr langer Zeit von kontinentalen Landmassen isoliert (Abb. 1) und der Faunenaustausch deshalb sehr limitiert ist. Gleichzeitig liegt Madagaskar im Tropengürtel, was allgemein mit einer hohen Biodiversität einhergeht (Abb. 2. Begon et al. 1996). Durch die topographischen Verhältnisse in Kombination mit der geographischen Tropenlage ergeben sich viele Regionen mit unterschiedlichen Temperaturen und Niederschlägen, an welche sich Organismen anpassten. Die Gebirgskette im Osten, die sich fast vollständig vom Norden in den Süden durchzieht, erhält während des ganzen Jahres Steigungsregen, während dahinter das zentrale Hochland und der Westen Madagaskars eine stark ausgeprägte Trocken- und Regenzeit haben. Aufgrund der Kombination der hohen Biodiversität und Endemierate sowie der desaströsen Umweltzerstörung durch eine stark wachsende Bevölkerung, wurde Madagaskar kürzlich als einer von drei sogenannten „hottest Hotspots“ (zusammen mit der süostasiatischen Sunda-region und den Philippinen) für die globale Umwelterhaltung bezeichnet (Myers et al. 2000). Das heisst, Massnahmen zur Erhaltung sind dringendst notwendig.

**Arbeiten und Resultate (Abb. 3; Tab. 1, 2; Anhang)**

In der Entwicklung der Zusammenarbeit des Anthropologischen Institutes der Universität Zürich mit der Universität Mahajanga sind grob drei Phasen zu erkennen (Abb. 3). Nachdem 1991 der „Accord“ unterschrieben war, konnten die ersten Projekte geplant und im Freiland ab 1993 umgesetzt werden. Während dieser Zeit konnten nur wenige Resultate ausgewertet und zur Publikationsreife gebracht werden. Die Auswertungsarbeiten mussten hauptsächlich nach der Rückkehr aus dem Feld durchgeführt werden, was sich in der stark ansteigenden Zahl der Publikationen und Kongresspräsentationen ab etwa 1997 zeigt, also erst 6 Jahre nach der Unterschrift der Vereinbarung und 4 Jahre nach dem Beginn der ersten Projekte im Freiland. Zieht man in Betracht, dass die entsprechenden Projekte in der Schweiz auch noch eine gewisse Planungszeit benötigten, dauert es vom Beginn eines Projektes bis zu seinem Abschluss mit einer Diplom- oder Doktorarbeit länger, als es heute als wünschenswert betrachtet wird.

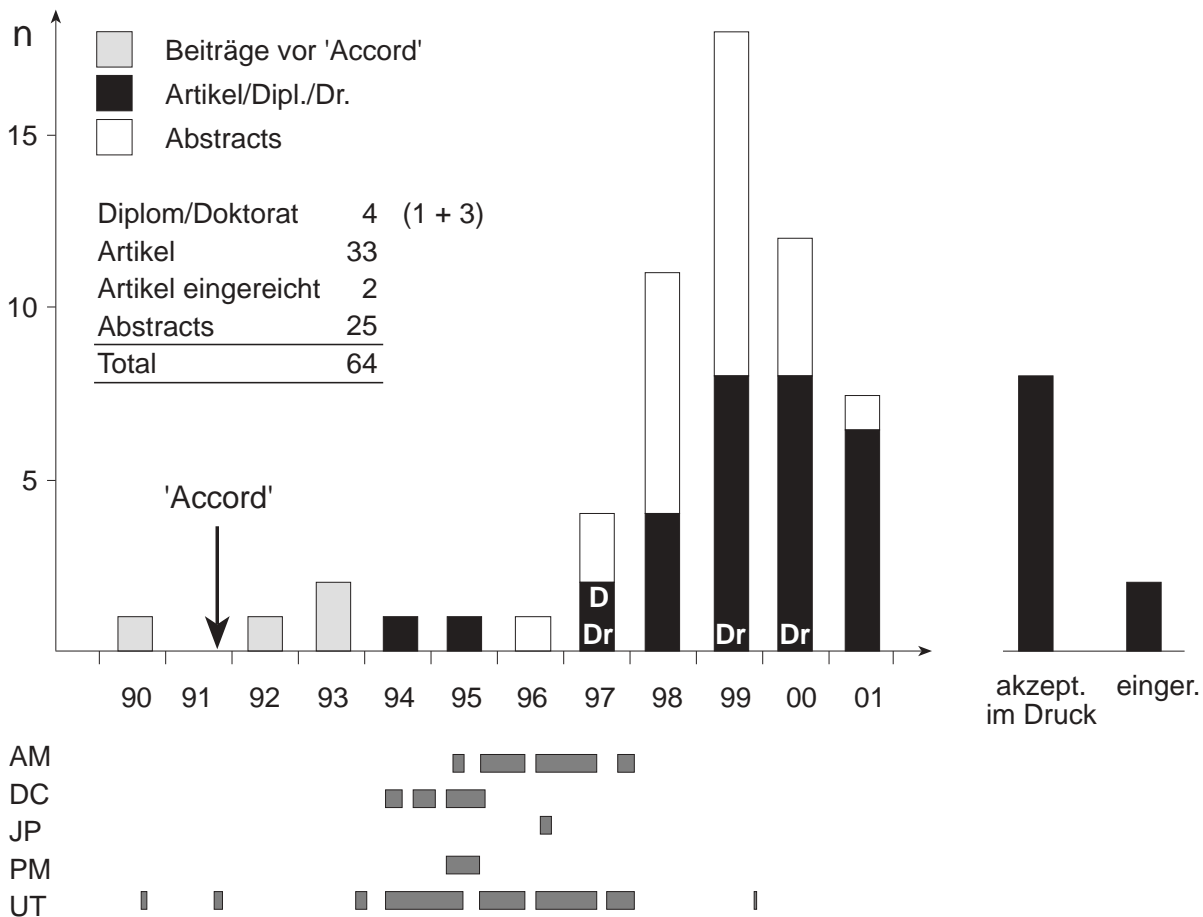


Abb. 3: Entwicklung der Arbeiten von 1990 (erste Feldstudie) bis Mai 2001. Es können 3 Phasen unterschieden werden: i) Anlauf- und Planungszeit bis zu den ersten realisierbaren Feldprojekten, ii) Durchführung der Projekte im Freiland (schraffiert), (iii) Verarbeitung und Publikation der Daten. Während der Freilandarbeit können wegen der schwierigen logistischen und infrastrukturellen Bedingungen Resultate nur in sehr beschränkter Masse definitiv ausgewertet und veröffentlicht werden. AM: Alexandra E. Müller. DC: Deborah J. Curtis. JP: Jennifer Pastorini. PM: Pie Müller. UT: Urs Thalmann.



Einer Verbesserung dieser Situation wird bei einer Fortsetzung der Zusammenarbeit sicher Rechnung getragen werden müssen. Es gilt dabei allerdings zu bedenken, dass die Arbeit mit freilebenden Tieren nicht vollständig planbar ist. Infrastrukturelle Bedingungen, wie man sie in einem industrialisierten Land zur Verfügung hat, werden in den meisten Ländern mit freilebenden Primaten noch lange nicht vorhanden sein. Sehr viele Primaten (alle Lemuren) sind zudem geschützt, und die Forschungsarbeiten können nur mit entsprechenden Bewilligungen durchgeführt werden. Freilandprojekte über Primaten können deshalb nur beschränkt mit den gleichen Kriterien wie Projekte bewertet werden, die gewisse Tierarten als biologische Modelle aussuchen und nutzen, um eine bestimmte Frage zu beantworten.

Die Publikation von Resultaten dauert auch fast 4 Jahre nach der vorläufigen Beendigung einer ständigen Präsenz von mindestens einem Forscher in Madagaskar an. Eine Publikationsliste mit den Arbeiten (Diplom-/Doktorarbeiten, Artikel), für die im Freiland im Rahmen der Kooperationsvereinbarung Forschungen durchgeführt werden konnten, findet sich als Anhang. Die verschiedenen Arbeiten und Präsentationen an Kongressen (Vorträge/Poster) befassten sich vor allem mit dem Verhalten und der Ökologie (Tab. 1) von verschiedenen Lemurenarten (D.J. Curtis; A.E. Müller; P. Müller; U. Thalmann): *Avahi occidentalis* (Wollmaki), *Cheirogaleus medius* (Fettschwanzkatzenmaki), *Eulemur mongoz* (Mongozmaki, Abb. 2), *Lepilemur edwardsi* (Wieselmaki), *Propithecus verreauxi coronatus* (Kronensifaka). Bei allen diesen Arbeiten wurden wichtige und bisher fehlende Grundlagendaten erhoben, im allgemeinen in Verbindung mit einer wissenschaftlichen Fragestellung von übergeordneter Bedeutung. Eine umfangreiche molekularbiologische Studie zur Systematik und Phylogenie der Lemuren mittels mitochondrialer DNA (J. Pastorini) brachte einerseits mehr Licht in die verwandtschaftlichen Verhältnisse zwischen den verschiedenen Lemurentaxa, zeigte aber indirekt auch, dass die Analyse der mtDNA nicht notwendigerweise ausreicht, um den systematischen Status einer Art abschliessend zu beurteilen. Gleichzeitig ergab die Arbeit Hinweise auf neue Taxa, die morphologisch schwer erkennbar sind. Entsprechende Populationen können nun gezielt untersucht werden. Die Kombination morphologischer, chromosomaler und mitochondrialer Merkmale sollte die Beantwortung der Frage ermöglichen, ob es sich bei diesen sogenannten kryptischen Formen um eigenständige neue Arten oder Unterarten handelt.

Tab. 1: Aufschlüsselung aller Beiträge (gedruckt, im Druck oder akzeptiert) nach Themenbereichen.

Themenbereiche	n (alles)	Prozent
Verhalten und Ökologie	25	39
Phylogenie	12	19
Verbreitung/Diversität	10	16
Ernährung und Physiologie	3	2
Ausbildung	2	3
Populationsgenetik	1	2
Morphologie	1	2
Zusammenfassende Darstellungen	10	16
	64	102

Neue Resultate konnten zur Verbreitung und Diversität von verschiedenen Lemurentaxa erbracht werden (*Avahi* cf. *occidentalis* und *A. unicolor*, *Cheirogaleus* cf. *major*, *Daubentonia madagascariensis*, *Hapalemur griseus* cf. *occidentalis*, *Microcebus myoxinus*,

*Propithecus verreauxi coronatus* und *P.v. deckeni*, *Lepilemur* spp.). In diesem Zusammenhang wurde kürzlich auch die neue Lemurenart *Avahi unicolor* beschrieben (Thalmann/Geissmann 2000). Solche Daten sind eine wichtige Grundlage für die Planung von Naturschutzmassnahmen. Andere Themenbereiche sind weniger prominent vertreten. Erwähnenswert ist sicher die Durchführung einer Pilotvorlesung für Studierende im 4. Jahr ihrer Ausbildung zum Lehrer in naturwissenschaftlichen Fächern (Maîtrise d'Enseignement). Fragebogen vor und nach der Durchführung ergaben ein beklagenswertes Bild des Wissensstands. Gleichzeitig wurden Probleme manifest, die es grundsätzlich erschweren, sich für eine verbesserte Ausbildung an der Universität Mahajanga zu engagieren, obwohl dies von den Studierenden explizit sehr begrüsst würde. Insgesamt wurden Resultate in 64 Beiträgen öffentlich verfügbar gemacht oder an Kongressen einem zumeist internationalen Publikum vorgestellt.

Fünf Personen des Anthropologischen Instituts führten im Wesentlichen die Feldarbeit für die verschiedenen Projekte durch (üblicherweise in enger Zusammenarbeit mit Alphonse Zaramody von der Universität Mahajanga). Sie erdachten die Projekte, arbeiteten sie selber aus und waren auch selbst in der Drittmittelbeschaffung für die Durchführung aktiv. Als Erstautoren zeichneten diese Personen verantwortlich für bis dato 37 Beiträge publiziert in schriftlicher Form und 25 Vortrags- und Posterpräsentationen (Tab. 2). Eine umfangreiche Ko-Autorenschaft war ebenfalls beteiligt, sodass insgesamt 20 verschiedene Autoren im Zusammenhang mit schriftlichen Publikationen insgesamt 92 mal und 14 verschiedene Autoren 56 mal im Zusammenhang mit Kongresspräsentationen erscheinen, insgesamt 23 verschiedene Personen 148 mal. Dies mag bezeichnend für die heutige Tendenz und Notwendigkeit vermehrter Zusammenarbeit sein. Zwölf verschiedene Institutionen aus fünf Ländern waren an der Verarbeitung der Resultate beteiligt, was auch die Internationalität der Zusammenarbeit und das internationale Interesse an den Lemuren zeigt.

Tab. 2: Zusammenstellung der Arbeiten, die substantiell auf der Zusammenarbeit zwischen dem Anthropologischen Institut Zürich und der Universität Mahajanga beruhen. Aufschlüsselung nach Arbeiten, Autorenschaft und deren Herkunft aus einem Industrieland (IL) oder Madagaskar (Mad).

	Diplom/Doktor/Artikel			Abstracts Vorträge/Poster			Anzahl kombiniert								
	Personen			Anzahl			Personen			Anzahl					
	I	Ma	Σ	I	Ma	Σ	I	Ma	Σ	I	Ma	Σ			
	L	d		L	d		L	d		L	d				
Erstautoren	5	1	6	3	1	3	4	0	4	2	0	2	61	1	62
				6		7				5		5			
Ko-Autoren	1	5	2	3	16	5	1	2	1	2	6	3	64	22	86
	5		0	9		5	2		4	5		1			
Kombiniert	1	5	2	7	17	9	1	2	1	5	6	5	12	23	148
	5		0	5		2	2		4	0		6	5		
Institutionen	12 (10 in Industrieländern, 2 in Madagaskar)														
Länder	5 (CH, D, GB, Madagaskar, USA)														

Eindeutig erkennbar ist, dass die Autoren aus den Industrieländern in absoluten Zahlen stark überwiegen. Es ist dabei zu berücksichtigen, dass Projekte nur von Zürich aus initiiert

wurden, also von 5 Personen. Insgesamt stammen etwa 3 mal mehr Autoren aus Industrieländern als aus Madagaskar. Die 15 verschiedenen Koautoren aus Industrieländern erscheinen im Durchschnitt 2.6 mal auf einer Publikation (Abstracts: 2.6), während 5 madagassische Autoren durchschnittlich 3.2 mal erscheinen (Abstracts: 3.0). Diese einfachen Zahlen sollen zeigen, dass auf eine adäquate Berücksichtigung der madagassischen Mitarbeiter Wert gelegt wurde.

Tatsache bleibt, dass madagassische Forscher in Madagaskar absolut untervertreten sind, obwohl in diesem Fall darauf geachtet wurde, die Resultate adäquat zu teilen. Eine nominelle Erhöhung ihres Anteils an der Verbreitung der Resultate würde an diesem Faktum nichts ändern. Es sollte eine substantielle Verbesserung der Situation erreicht werden, womit eine höhere nominelle Beteiligung automatisch folgen würde. Dies zu erreichen ist aus verschiedenen Gründen sehr schwer und sehr langwierig. Während die Lösung der eher technisch gelagerten Probleme, wie Informationsbeschaffung, Zugang zu Daten etc. mit der zunehmenden Vernetzung über das Internet möglicherweise nähergerückt ist, sind andere Probleme - jenseits der eigentlichen Forschung - nach wie vor weit von einer Lösung entfernt.

### **Mögliche Zukunft der Zusammenarbeit**

Zweifellos sind Lemuren von einigem wissenschaftlichen Interesse, um die Evolution der Primatenordnung und damit des Menschen besser zu verstehen. Gleichzeitig sind die Menschen hauptsächlich für die gegenwärtige Biodiversitätskrise verantwortlich. Die Aussterberate von Säugetieren und Vögeln liegt heute mindestens 100-1000x höher, als die natürliche und normale Hintergrundrate („Background Extinction“. Primack 1994). Die Lebensräume und Ressourcen für die Menschen selbst sind ebenfalls zunehmend gefährdet.

Eine zukünftige Zusammenarbeit soll auch weiterhin beide Aspekte berücksichtigen. Es geht dabei allerdings explizit nicht darum, in Richtung einer technischen Zusammenarbeit im klassischen Sinne zu gehen. Vielmehr sollen beide beteiligten universitären Institutionen das verfolgen, worin ihre Kompetenz liegt und/oder liegen sollte – in der Forschung und Lehre. Dafür sollen aber die technischen Voraussetzungen geschaffen werden. Zu diesem Zweck habe ich nach Absprache mit Verantwortlichen der Universität Mahajanga ein Konzept für eine zukünftige Forschungspartnerschaft im Sinne der Empfehlungen der Kommission für Forschungspartnerschaften des Schweizerischen Nationalfonds ausgearbeitet (KFPE 1998). Der Inhalt für das Forschungsprogramm wird in einem ersten Projekt in Madagaskar zusammen für vorerst 3 Jahre konkretisiert, einschliesslich eines Projekts zur möglichen und gegebenenfalls wünschbaren Weiterführung des Programms. Diese gemeinsame Planungszusammenarbeit soll dazu dienen, die berechtigten Interessen der Beteiligten möglichst gut zu verankern und zu fördern, mit dem Ziel qualitativ hochstehende Forschung zu betreiben und die Lehre zu verbessern. Es ist dabei absolut klar, dass sowohl Forschungs- als auch Lehrinteressen in einem Entwicklungsland wie Madagaskar und einem industrialisierten Land wie der Schweiz nicht deckungsgleich sind und sein können. Einen für beide Institutionen gangbaren Weg zu finden und zu gehen, ist sicher die erste grosse Herausforderung. Nur wenn die Situation für beide Institutionen vielversprechend erscheint, kann sich eine längerfristige erfolgreiche Zusammenarbeit etablieren. Beide können gewinnen, jeder kann verlieren. Dabei sollte nicht vergessen werden, dass Madagaskar zwar absolut „nur“ ca. 3% der weltweiten Biodiversität aufweist. Der Verlust pro Flächeneinheit gehört allerdings global unter die höchst möglichen Verluste, weil der überwiegende Teil der Biodiversität in Madagaskar

einmalig ist (z.B. Lemuren). Der Verlust der madagassischen Biodiversität für Madagaskar wäre deshalb natürlich ungleich höher.

Die Erde wird nicht gleich untergehen, wenn die Wälder Madagaskars und mit ihnen die meisten Lemuren verschwinden, aber sie würde sicher ärmer. Madagaskar verliert zugleich potentielle Botschafter, die auf einer emotionalen Ebene Menschen ansprechen können, die sich sonst nicht für dieses Entwicklungsland im Indischen Ozean interessieren würden. Beredtes Zeugnis dafür ist ein Film von John Cleese (Monty Python) über ein Auswilderungsprojekt von Varis in Madagaskar (Kershaw/Cleese 1998). Und nebenbei gesagt, Lemuren spielen eine nicht unwichtige Rolle im Naturhaushalt für die Verjüngung des Waldes und einige Formen zuweilen auf dem Speisezettel in ländlichen Gebieten Madagaskars.

## Literatur

Begon M., Harper J.L., Townsend C. R. 1996  
Ecology (3 Aufl.). Blackwell Science Ltd. Oxford.

Durbin J.C. 1999  
Lemurs as flagships for conservation in Madagascar. In Rakotosamimanana B., Rasamimanana H., Ganzhorn J.U., Goodman S.M. (Hg.), New Directions in Lemur Studies. New York. Kluwer Academic/Plenum Publishers, S. 269-281.

Feistner A.T.C. 1999  
Conservation of the Alaotran gentle Lemur. In Rakotosamimanana B., Rasamimanana H., Ganzhorn J.U., Goodman S.M. (Hg.), New Directions in Lemur Studies. New York. Kluwer Academic/Plenum Publishers, S. 241-248.

Groves C.P. 2000  
The genus *Cheirogaleus*: unrecognized biodiversity in dwarf lemurs. Int. J. Primatol. 21, S. 943-962.

Kershaw J., Cleese J.P. 1998  
Born to be wild - operation lemur with John Cleese. WNET/BBC. Bristol.

KFPE (Kommission für Forschungspartnerschaften mit Entwicklungsländern). 1998  
Leitfaden für Forschungspartnerschaften mit Entwicklungsländern–11 Prinzipien. KFPE. Bern.  
Verfügbar in D/E/F über [www.kfpe.unibe.ch](http://www.kfpe.unibe.ch)

Martin R.D. 1990  
Primate origins and evolution: a phylogenetic reconstruction. Chapman and Hall. London.

Martin R.D. 2000  
Origins, diversity and relationships of lemurs. Int. J. Primatol. 21, S. 1021-1049.

Mittermeier R.A., Tattersall I., Konstant W.R., Meyers D.M., Mast, R.B. 1994  
Lemurs of Madagascar. Conservation International. Washington DC.

Mutschler T.W. 1999  
The Alaotran gentle lemur (*Hapalemur griseus alaotrensis*): A study in behavioural ecology. Doktorarbeit. Anthropologisches Institut der Universität Zürich.

Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Fonseca G.A.B., Kent J. 2000  
Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403, S. 853-858.

Rasoloarison R., Goodman S.M., Ganzhorn J.U. 2000

A taxonomic revision of mouse lemurs (*Microcebus*) occurring in the western portion of Madagascar. Int. J. Primatol. 21, S. 963-1019.

Tattersall I. 1987

Cathemeral activity in primates: a definition. Folia Primatol 49, S. 200-202.

Tattersall I. 1999

Patterns of origin and extinction in the mammal fauna of Madagascar. In Reumer J.W.F., De Vos J. (Hg.), Elephants have a snorkel! Papers in honour of Paul Y. Sondaar. DEINSEA 7, S. 303-311.

Thalmann U., Geissmann T. 2000

Distribution and geographic variation in the western woolly lemur (*Avahi occidentalis*) with description of a new species (*Avahi unicolor*). Int. J. Primatol. 21, S. 915-941.

Zimmermann E., Cepok S., Rakotoarison N., Zietemann V., Radespiel U. 1998

Sympatric mouse lemurs in north-west Madagascar: A new rufous mouse lemur species (*Microcebus ravelobensis*). Folia Primatol. 69, S. 106-111.

### **Dank**

Allen direkt Beteiligten ist in den entsprechenden Publikationen gedankt worden. Mein ganz besonderer Dank gilt allerdings Debbie Curtis, Alexandra Müller, Pie Müller und Jenny Pastorini. Sie haben das Risiko auf sich genommen, für ihre akademische Ausbildung mühselige Feldarbeit weit entfernt von zu Hause zu planen, organisieren, die Mittel dafür zu finden und sie unter teilweise recht aussergewöhnlichen Umständen durchzuführen und abzuschliessen, sowie Alphonse Zaramody von der Universität Mahajanga. Er kam durch unsere Anwesenheit in Madagaskar wahrscheinlich mehr als einmal in Situationen, die er sich so nicht gewünscht hätte oder vorstellen konnte (wir natürlich auch), und er war uns eine grosse Hilfe. Ich danke Prof. Dr. Rajabo, und speziell Prof. Dr. Solofoniaina und Prof. Dr. Zafisaona, den verschiedenen Rektoren der Universität Mahajanga. Herrn Prof. Dr. R. D. Martin, Direktor des Anthropologischen Instituts Zürich, danke ich herzlich für die Unterstützung und Betreuung der Arbeiten, ganz besonders für die Englischkorrekturen und die Unterstützung, die in finanziell schwierigen Momenten das Überleben irgendwie ermöglichte. Dass das Engagement in Madagaskar so lange dauerte, ist auch seiner Offenheit gegenüber Projekten zu verdanken, die nicht unbedingt im „Mainstream“ der Forschung schwimmen. Alexandra Müller danke ich sehr herzlich für die Durchsicht dieses Manuskripts.

### **Anschrift:**

Urs Thalmann

Anthropologisches Institut und Museum der Universität Zürich

Winterthurerstr. 190

CH-8057 Zürich

E-mail: uthal@aim.unizh.ch

## Anhang

Publikationen (gedruckt, im Druck, zum Druck akzeptiert) aus der Zusammenarbeit zwischen dem Anthropologischen Institut der Universität Zürich und der Universität Mahajanga in NW Madagaskar (Stand Mai 2001).

### Diplom- und Doktorarbeiten

Curtis D.J. 1997

The Mongoose Lemur (*Eulemur mongoz*): A Study in Behaviour and Ecology. Doktorarbeit, Anthropologisches Institut der Universität Zürich.

Müller A.E. 1999

The Social Organisation of the Fat-tailed Dwarf Lemur, *Cheirogaleus medius* (Lemuriformes, Primates). Doktorarbeit, Anthropologisches Institut der Universität Zürich.

Müller P. 1997

Ökologie und Ernährungsstrategie des Kronensifakas (*Propithecus verreauxi coronatus*). Diplomarbeit, Anthropologisches Institut der Universität Zürich.

Pastorini J. 2000

Molecular Systematics of Lemurs. Doktorarbeit, Anthropologisches Institut der Universität Zürich.

### Artikel in wissenschaftlichen Zeitschriften und Büchern

Curtis D.J. 2000

Food-related behaviour, diet and nutrition in wild mongoose lemurs (*Eulemur mongoz*). In: Bettinger T (Hg.), Mongoose Lemur Management Plan (*Eulemur mongoz*), Cleveland Metroparks Zoo. Cleveland. Seitenangabe

Curtis D.J., Rasmussen, M.A. Akzeptiert

Cathemerality in lemurs. Proceedings of the Centenary Congress of the Anthropological Institute and Museum in Zürich 1899-1999, Universität Zürich.

Curtis D.J., Velo A., Rahelarisoa E.-O., Zaramody A., Müller P. 1998

Surveys on *Propithecus verreauxi deckeni*, a melanistic variant, and *P. v. coronatus* in north-west Madagascar. Oryx 32, S. 157-164.

Curtis D.J., Zaramody A. 1998

Behaviour and ecology of the mongoose lemur. Lemur News 3, S. 20-21.

Curtis D.J., Zaramody, A. 1998

Group size, home range use and seasonal variation in the ecology of *Eulemur mongoz*. Int. J. Primatol. 19, S. 811-835.

Curtis D.J., Zaramody, A. 1999

Social structure and seasonal variation in the behaviour of *Eulemur mongoz*. Folia Primatol. 70, S 79-96.

Curtis D.J., Zaramody A., Green D.I., Pickard A.R. 2000  
Non-invasive monitoring of reproductive status in wild mongoose lemurs (*Eulemur mongoz*).  
Reprod. Fertil. Dev. 12, S. 21-29.

Curtis D.J., Zaramody A., Martin R.D. 1999  
Cathemerality in the mongoose lemur, *Eulemur mongoz*. Am. J. Primatol. 47, S. 279-298.

Curtis D.J., Zaramody A., Rabetsimalona O.D. 1995  
Sighting of the western gentle lemur (*Hapalemur griseus occidentalis*) in north-west  
Madagascar. Oryx 29, S. 215-217.

Müller A.E. 1998  
A preliminary report on the social organisation of *Cheirogaleus medius* (Cheirogaleidae; Pri-  
mates) in north-west Madagascar. Folia Primatol. 69, S. 160-166.

Müller A.E. 1999  
Aspects of social life in the fat-tailed dwarf lemur (*Cheirogaleus medius*): Inferences from  
body weights and trapping data. Am. J. Primatol. 49, S. 265-280.

Müller A.E. 1999  
Social organization of the fat-tailed dwarf lemur (*Cheirogaleus medius*) in northwestern  
Madagascar. In: Rakotosamimanana B., Rasamimanana H., Ganzhorn J.U., Goodman S.M.  
(Hg.), New Directions in Lemur Studies. Kluwer Academic/Plenum Publ. New York, S. 139-  
158.

Müller A.E., Thalmann, U. 2000  
Origin and evolution of primate social organisation: A reconstruction. Biol. Rev. 75, S. 405-  
435.

Müller A.E., Thalmann, U. Akzeptiert  
The biology of the fat-tailed dwarf lemur (*Cheirogaleus medius* E. Geoffroy 1812): New  
results from the field. Proceedings of the Centenary Congress of the Anthropological Institute  
and Museum in Zürich 1899-1999, Universität Zürich.

Müller P., Velo A., Raheliarisoa E.-O., Zaramody A., Curtis, D.J. 2000.  
Surveys of five sympatric lemurs at Anjamena, north-west Madagascar. Afr. J. Ecol. 38, S.  
248-257.

Pastorini J., Forstner M.R.J., Martin R.D. 2000  
Relationships among brown lemurs (*Eulemur fulvus*) based on mitochondrial DNA  
sequences. Mol. Phyl. Evol. 16, S. 418-429.

Pastorini J., Forstner M.R.J., Martin R.D. 2001  
Phylogenetic history of the sifakas (*Propithecus*: Lemuriformes) derived from mtDNA. Am.  
J. Primatol. 53, S. 1-17.

Pastorini J., Forstner M.R.J., Martin R.D. Akzeptiert  
Phylogenetic relationships of the gentle lemurs (*Haplemur*). Proceedings of the Centenary Congress of the Anthropological Institute and Museum in Zürich 1899-1999, Universität Zürich.

Pastorini J., Martin R.D., Ehresmann P., Zimmermann E., Forstner M.R.J. 2001  
Molecular phylogeny of the lemur family Cheirogaleidae (Primates) based on mitochondrial DNA sequences. Mol. Phyl. Evol. 19, S. 45-56.

Thalmann, U. 2000  
Greater dwarf lemurs from the Bongolava (central western Madagascar). Lemur News 5, S. 33-35.

Thalmann, U. 2000  
Lemur diversity and distribution in Western Madagascar - inferences and predictions using a cladistic approach. In: Lourenço W.R., Goodman S.M. (Hg.), Diversité et Endémisme à Madagascar. Paris, Mémoires de la Société de Biogéographie, S. 191-202.

Thalmann U. 2001  
Food resource characteristics in two nocturnal lemurs with different social behavior: *Avahi occidentalis* and *Lepilemur edwardsi*. Int. J. Primatol. 22, S. 287-324.

Thalmann U. Im Druck  
The woolly lemurs, genus *Avahi*. In: Goodman S.M., Benstead, J.B. (Hg.), Natural History of Madagascar. The University of Chicago Press. Chicago.

Thalmann U. Akzeptiert  
Contrasts between two nocturnal leaf-eating lemurs. Proceedings of the Centenary Congress of the Anthropological Institute and Museum in Zürich 1899-1999, Universität Zürich.

Thalmann U. Akzeptiert  
An integrative approach to the study of diversity and regional endemism in lemurs (Primates, Mammalia) and their conservation. Proceedings of the XVIII. (New) International Zoological Congress (Athens, 28 August - 2 September, 2000), Universität Athen.

Thalmann U., Ganzhorn J.U. Im Druck  
The sportive lemurs, genus *Lepilemur*. In: Goodman S.M., Benstead, J.B. (Hg.), Natural History of Madagascar. The University of Chicago Press. Chicago.

Thalmann U., Geissmann T. 2000  
Geographical variation in the western woolly lemur, *Avahi occidentalis*, with a description of a new species. Int. J. Primatol. 21, S. 915-941.

Thalmann U., Kerloc'h P., Müller A.E. & Zaramody A. 1999  
A visit to the Strict Nature Reserve Tsingy de Namoroka (NW Madagascar). Lemur News 4, S. 16-19.



Thalmann U., Rakotoarison N. 1994

Distribution of lemurs in central western Madagascar, with a regional distribution hypothesis. *Folia Primatol.* 63, S. 156-161.

Thalmann U., Zaramody, A. 1999

Teaching Primatology at Mahajanga University (NW Madagascar) - experiences, results and evaluation of a pilot project. In: Rakotosamimanana B., Rasamimanana H., Ganzhorn J.U., Goodman S.M. (Hg.), *New Directions in Lemur Studies*. Kluwer Academic/Plenum Publ. New York, S. 249-268.

Zaramody A., Pastorini J. Im Druck

Indications for hybridisation between red-fronted lemurs (*Eulemur fulvus rufus*) and mongoose lemurs (*E. mongoz*) in Northwest Madagascar. *Lemur News*.

Artikel in allgemeinen Zeitungen

Müller A.E., Thalmann U. 2000

Vom Ursprung der sozialen Organisation bei den Primaten. *Neue Zürcher Zeitung* 10.1.2000, S. 50.

Thalmann U. 2001

Mitten im Konflikt zwischen Mensch und Natur. *Schaffhauser Nachrichten* 15. 2. 2001, S. 2.

## Impressum

Bulletin der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie  
Bulletin de la Société Suisse d'Anthropologie  
herausgegeben von der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie (SGA/SSA)  
mit Unterstützung der Schweizerischen Akademie der Naturwissenschaften (SANW)

Redaktion ad interim:  
Andreas Cueni, Gerhard Hotz

Korreferentin (textes français):  
Isabelle Gemmerich, Brugg

Layout:  
Andreas Cueni, Kriens

Bezugsort:  
S. Ulrich-Bochsler, Historische Anthropologie, Medizinhistorisches Institut der Universität  
Bern, Fabrikstrasse 29d, CH - 3012 Bern  
Telefon 031/631 84 92. Fax 031/631 37 82. E-mail susi.ulrich-bochsler@mhi.unibe.ch.

Herstellung: Atelier d'Impression de l'Université de Genève  
Couverture: Montage Isabelle Gemmerich d'après un dessin original de Lucrezia Bieler-Berli  
(Zürich) pour l'exposition du Musée d'Anthropologie de l'Université de Zürich

Erscheinungsweise: Vom Bulletin der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie erscheinen in  
der Regel zwei Hefte pro Jahr (Frühjahr, Herbst), die zusammen einen Band bilden.

ISSN 1420 - 4835

## 3D-Bewegungsanalyse bei Menschenaffen

Karin Isler

### Einleitung

Die Entwicklung des zweibeinigen Ganges bei den frühen Hominiden ist ein zentrales Thema in der Evolution des Menschen. Um die Morphologie der Fossilien zu interpretieren, sind Kenntnisse über die Lokomotion lebender Primaten wesentlich (Aerts et al. 2000). Bei unseren nächsten lebenden Verwandten, den Menschenaffen, kommen verschiedenartige Bewegungstypen vor, aber Klettern ist bei allen ein wichtiger Teil des Bewegungsrepertoires (Doran 1996). Deswegen wird das vertikale Klettern neben der Suspension auch als Grund für die gemeinsamen morphologischen Anpassungen der Menschenaffen angesehen (Stern et al. 1980). Nach der Vertical Climbing-Hypothese könnte das Klettern an vertikalen Substraten auch präadaptiv für die Entstehung der Bipedie gewirkt haben (Fleagle et al. 1981; Prost 1980; Stern/Susman 1981). Die theoretische Begründung dafür ist, dass die aufrechte Position des Oberkörpers bei beiden Bewegungsweisen zu einer ähnlichen Belastung der Bein- und Hüftmuskeln führt. Unterstützt wurde diese Hypothese durch elektromyographische Untersuchungen, die ebenfalls eine Ähnlichkeit zwischen dem Vertical Climbing bei Menschenaffen und der menschlichen Bipedie feststellten, wohingegen die Bipedie der Menschenaffen der menschlichen nicht ähnelte (Vangor/Wells 1983; Yamazaki/Ishida 1984). Diese Untersuchungen haben aber zum Teil widersprüchliche Resultate geliefert, indem zum Beispiel nicht klar wurde, ob sich nun Vertikales Klettern und Bipedie bei Menschenaffen ähnlich sind oder nicht. Dies liegt vermutlich daran, dass im Labor nur ganz wenige Tiere untersucht werden konnten und die Kinematik der Bewegungen nicht genau beschrieben wurde. Zudem wurden den Unterschieden innerhalb der Menschenaffenarten keine Beachtung geschenkt. Die Fragestellung meiner Dissertation, deren erste Resultate hier vorgestellt werden, lautet deshalb:

- Gibt es Unterschiede zwischen den verschiedenen Menschenaffenarten in der Kinematik des Vertical Climbing? Insbesondere die 3D-Kinematik soll dabei erstmals untersucht werden.
- Kann man daraus Rückschlüsse über die Lokomotion der gemeinsamen Vorfahren und die Evolution der Bipedie ziehen?
- Kann die Vertical Climbing-Hypothese bestätigt werden?

### Methoden

Die Studienobjekte sind verschiedene Menschenaffenarten in Zoos: westliche Flachlandgorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) in Zürich, Bonobos (*Pan paniscus*) in Apenheul, Orang-Utans (*Pongo abelii*) in Jersey und Schopfgibbons (*Hylobates gabriellae* und *H. leucogenys*) in Mulhouse. Die Tiere kletterten an einem vertikalen Seil oder, im Fall der Gibbons, an einem Pfosten und wurden zum Teil mit Futter zum Klettern animiert. Die 3D-Kinematik des Kletterns kann mittels der simultanen Aufnahmen von 4 Videokameras rekonstruiert werden. Um

eine statistische Analyse der Daten zu ermöglichen, wurden pro Art mehrere Individuen aller Geschlechts- und Altersklassen untersucht. Insgesamt wurden 472 Klettersequenzen gefilmt.

Beim vertikalen Klettern handelt es sich um eine Bewegungsweise, in der alle vier Gliedmassen abwechselungsweise eingesetzt werden. Man kann deshalb die gleichen Parameter untersuchen wie beim vierbeinigen Gang am Boden. Verglichen wurden die Schrittfolge, die Schrittdauer, die relative Dauer der Supportphase (der Prozentsatz, den ein bestimmter Fuss innerhalb eines Schrittzklus mit dem Substrat in Berührung ist), die Schrittlänge und die Geschwindigkeit. Mit einer 3D-Analyse-Software (APAS2000) wurde die Position der Gelenke im Raum bestimmt und die Winkel berechnet, in denen die verschiedenen Körpersegmente zueinander stehen. Abduktionswinkel wurden als Projektion des Raumwinkels auf die Grundebene berechnet.

## Resultate

Die Schrittdauer ist bei den Orang-Utans durchschnittlich fast doppelt so lang wie bei den anderen Arten. Die Gibbons machen mit den Armen viel längere Schritte als mit den Beinen. Dies ergibt eine total unregelmässige Schrittfolge, in der die Arme unabhängig von den Beinen agieren. Das ist vermutlich auf den grossen Intermembralindex der Gibbons zurückzuführen.

Die relative Dauer der Supportphase ist der Anteil an einem Schrittzklus, den eine Extremität mit dem Substrat in Berührung ist. Sie ist bei den Gorillas und Orang-Utans höher als bei den flinkeren Bonobos und Gibbons. Bei den Gorillas und Bonobos ist die Supportphase der Arme länger als diejenige der Beine, bei den Gibbons ist es dagegen umgekehrt.

Bei den grossen Menschenaffen werden meistens die diagonal gegenüberliegenden Extremitäten zusammen bewegt, also z.B. der rechte Arm greift zugleich mit dem linken Bein nach oben. Die Gibbons bewegen genauso häufig die Extremitäten der gleichen Körperseite zusammen.

Die Schrittlänge, Geschwindigkeit und 3D-Kinematik wurde vorläufig erst bei den afrikanischen Menschenaffen analysiert. Bei zunehmender Geschwindigkeit nimmt auch die Schrittlänge zu. Geschlechtsunterschiede bestehen bei beiden Arten: Der erwachsene männliche Gorilla macht viel kürzere Schritte (relativ zur Körpergrösse bzw. Beinlänge) als die Weibchen und Jungtiere. Bei den Bonobos dagegen machen die adulten Männchen grössere Schritte, die Weibchen kleinere.

Die Kinematik der Extremitäten unterscheidet sich zwischen Gorillas und Bonobos vor allem im Grad der Abduktion, die der Oberarm bzw. der Oberschenkel während eines Schrittzklus jeweils im gebeugten Zustand einnimmt. Während bei den Gorillas die maximale Abduktion ca.  $45^\circ$  erreicht, d.h. der Arm oder das Bein wird von ihnen in einer Mittelstellung zwischen der Sagittal- und der Coronarebene bewegt, fehlt bei einigen Bonobosequenzen die Abduktion fast vollständig. Sie führen die Gliedmassen in der Sagittalebene nach oben.

## Diskussion

Hunt (1992; 1994) hat Schimpansen in freier Wildbahn beim Klettern beobachtet. Er hat allerdings keine quantitativen Daten über die Kinematik angegeben, sondern nur eine qualitative Beschreibung. Ihm zufolge ist die Extension des Armes bei den Schimpansen nicht sehr ausgeprägt, da der Ellbogen weniger als 10 cm über die Schulter angehoben wird. Zudem ist die Abduktion des Oberarms sehr gering. Daraus schliesst Hunt, dass Schimpansen und Paviane sehr ähnlich klettern, auch wenn sie morphologisch verschieden sind. Er glaubt daher nicht, dass das vertikale Klettern für die gemeinsamen Merkmale der Menschenaffen oder gar für die Entwicklung der Bipedie eine Bedeutung hat.

Meine Daten von mehreren Arten (Isler 2000) widersprechen jedoch den Schlussfolgerungen von Hunt. Bei der maximalen Extension des Armes befindet sich der Ellbogen hoch über dem Schultergelenk und die Gelenke sind fast komplett gestreckt. Die Abduktion des Oberarmes und des Oberschenkels ist ausgeprägt. Nur der Kletterstil der Bonobos gleicht vermutlich demjenigen der Schimpansen Hunts. Daraus folgt also, dass es verschiedene Klettertypen sogar schon innerhalb der Menschenaffen gibt. Dennoch zeigt das Vertikale Klettern von Gorillas, Bonobos, Orang-Utans und Gibbons mehr Gemeinsamkeiten untereinander als zu anderen Primaten, z.B. Klammeraffen oder Makaken, die von Hirasaki et al. (2000) untersucht wurden.

Vorläufig können folgende Schlussfolgerungen gezogen werden:

- Erstens sind Kenntnisse der Kinematik unabdingbar für speziellere Untersuchungen z.B. der Kräfte, der Muskelaktivität etc. Erst wenn man weiss, welche Bewegung für eine Art typisch ist oder häufig vorkommt, kann man auch sagen, dass die im Labor an einzelnen Individuen gewonnenen Daten zuverlässig sind. Dazu sind kinematische Studien in Zoos optimal geeignet.
- Zweitens gibt es deutliche Unterschiede bei der Kinematik des Vertical Climbing zwischen den verschiedenen Menschenaffenarten. Eine Präzisierung der Vertical Climbing-Hypothese ist deshalb notwendig. Welcher spezifische Typ des Kletterns für den zweibeinigen Gang präadaptiv ist, kann man noch nicht sagen. Kandidaten sind Typen mit grosser Extension im Hüftgelenk, aber auch solche, die wie Bonobos wenig Abduktion des Oberschenkels aufweisen.

## Dank

Ich möchte den Mitarbeitern der Zoos von Zürich, Mulhouse, Jersey und Apenheul herzlich für die Erlaubnis für die Filmaufnahmen und ihre Hilfe danken. Finanziell wurde das Projekt von der A.H. Schultz-Stiftung und dem Anthropologischen Institut der Universität Zürich unterstützt.

## Literatur

Aerts, P., Van Damme, R., Van Elsacker, L., Duchene, V. 2000  
Spatio-temporal gait characteristics of the hind-limb cycles during voluntary bipedal and quadrupedal walking in bonobos (*Pan paniscus*). Am. J. Phys. Anthrop. 111, S. 503-517.

- Doran, D.M. 1996  
Comparative positional behavior of the African apes. In: McGrew, W.C., Marchant, L.F., Nishida, T. (Hgs.), Great Ape Societies. Cambridge, S. 213-224.
- Fleagle, J.G., Stern, J.T., Jungers, W.L., Susman, R.L., Vangor, A.K. , Wells, J.P. 1981  
Climbing: a biomechanical link with brachiation and with bipedalism. Symp. Zool. Soc. Lond. 48, S. 359-375.
- Hirasaki, E., Kumakura, H. , Matano, S. 2000  
Biomechanical analysis of vertical climbing in the spider monkey and the Japanese macaque. Am. J. Phys. Anthrop. 113, S. 455-472.
- Hunt, K.D. 1992  
Positional behavior of *Pan troglodytes* in the Mahale Mountains and Gombe Stream National Parks, Tanzania. Am. J. Phys. Anthrop. 87, S. 83-105.
- Hunt, K.D. 1994  
The evolution of human bipedality: Ecology and functional morphology. J. Hum. Evol. 26, S. 183-202.
- Isler, K. 2000  
3D-kinematics of vertical climbing in apes. Am. J. Phys. Anthrop. 30 (Suppl.), S. 187.
- Prost, J.H. 1980  
Origin of bipedalism. Am. J. Phys. Anthrop. 52, S. 175-189.
- Stern, J.T., Jr., Susman, R.L. 1981  
Electromyography of gluteal muscles in *Hylobates*, *Pongo*, and *Pan*: Implications for the evolution of hominid bipedality. Am. J. Phys. Anthrop. 55, S. 153-166.
- Stern, J.T., Jr., Wells, J.P., Jungers, W.L. , Vangor, A.K. 1980  
An electromyographic study of serratus anterior in atelines and *Alouatta*: Implications for hominoid evolution. Am. J. Phys. Anthrop. 52, S. 323-334.
- Vangor, A.K. , Wells, J.P. 1983  
Muscle recruitment and the evolution of bipedality: evidence from telemetred electromyography of spider, woolly and patas monkeys. Ann. Sci. Nat. Zool. Paris 5, S. 125-135.
- Yamazaki, N. , Ishida, H. 1984  
A biomechanical study of vertical climbing and bipedal walking in gibbons. J. Hum. Evol. 13, S. 563-571.

Anschrift:

Karin Isler  
Anthropologisches Institut und Museum  
Universität Zürich  
Winterthurerstrasse 190  
CH-8057 Zürich

## Impressum

Bulletin der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie  
Bulletin de la Société Suisse d'Anthropologie  
herausgegeben von der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie (SGA/SSA)  
mit Unterstützung der Schweizerischen Akademie der Naturwissenschaften (SANW)

Redaktion ad interim:  
Andreas Cueni, Gerhard Hotz

Korreferentin (textes français):  
Isabelle Gemmerich, Brugg

Layout:  
Andreas Cueni, Kriens

Bezugsort:  
S. Ulrich-Bochsler, Historische Anthropologie, Medizinhistorisches Institut der Universität  
Bern, Fabrikstrasse 29d, CH - 3012 Bern  
Telefon 031/631 84 92. Fax 031/631 37 82. E-mail susi.ulrich-bochsler@mhi.unibe.ch.

Herstellung: Atelier d'Impression de l'Université de Genève  
Couverture: Montage Isabelle Gemmerich d'après un dessin original de Lucrezia Bieler-Beerli  
(Zürich) pour l'exposition du Musée d'Anthropologie de l'Université de Zürich

Erscheinungsweise: Vom Bulletin der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie erscheinen in  
der Regel zwei Hefte pro Jahr (Frühjahr, Herbst), die zusammen einen Band bilden.

ISSN 1420 - 4835

## Eine Hypothese zur hormonellen Beeinflussung menschlicher Mikroevolution: Leptin und Hyperostosis frontalis interna

Frank J. Rühli und Maciej Henneberg

### Abstract

The aim of this work is to outline a hypothesis, which links hormonal influence and human microevolution. Based on known data an increase of hyperostosis frontalis interna (HFI) - a unique bilateral thickening of endocranial surface (see also Figure 1) - during most recent times seems to be obvious. Leptin - a pluripotent hormone linked to human body fat regulation has a still debated influence on bone metabolism, for example it interacts with matrix-metalloproteinases.

We now postulate that in earlier times a higher selection pressure favoured a prolonged alterness in order to access sufficient food, a shorter feeling of satiety and a lower fat metabolism rate. In general, this lower metabolic rate could have been achieved by lower levels or decrease biological activity of leptin. Its increase in most recent time could have resulted in a localised bony overgrowth like seen in HFI. Any other biomolecule of similar role or several biomolecules interlinked could be substituted in such theories. More work has to be done to further highlight the important but hardly visible impact of adapting hormonal mechanisms on changing human anatomy.

### Einleitung

In der vorliegenden Arbeit wird eine Hypothese zur hormonellen Beeinflussung menschlicher Mikroevolution erstmalig anhand des Beispiels von Hyperostosis frontalis interna (siehe Abb. 1) und des Hormons Leptin formuliert.<sup>1</sup>

### **Leptin**

Leptin ist vorwiegend ein Adipocyten-Hormon (Zhang et al. 1994). Die Menge von Leptin korreliert mit dem „body mass index“ (= Gewicht/Grösse<sup>2</sup>). Leptin findet sich weniger häufig im braunen als im weissen Fettgewebe und die Blutwerte sind im Schnitt tiefer für Männern als für Frauen. Die Gesamtkörperfettmenge wird unter anderem durch Leptin via Vermittlung eines Sättigungsgefühls (hoher Serum-Leptinspiegel) in verschiedenen Hirnzentren geregelt (Friedmann und Halaas 1998). Dieser Regulationsmechanismus basiert auf einem „feedback - Kreislauf“. Leptin steuert seine Effekte via zahlreiche Transmitter wie Neuropeptid Y, Corticotrophin-releasing Hormon, Glucagon-like Peptid 1, Melanocortin, Luteinisierendes (LH) und Follikel stimulierendes Hormon (FSH) (Schwartz und Seeley 1997). Insulin und Glukokortikoide beeinflussen Leptin positiv; Fasten,  $\beta$ -adrenerge Agonisten und Kälte hingegen wirken hemmend auf Leptin (Friedmann und Halaas 1998). Leptin-Rezeptoren finden sich im

---

<sup>1</sup> Die vorliegende Arbeit basiert hauptsächlich auf einem anderweitig in Englisch eingereichten Manuskript (Rühli und Henneberg *submitted*).



ganzen menschlichen Körper verteilt, wie beispielsweise im Gehirn (Hypothalamus, weiche Hirnhäute), den Gonaden, in der Placenta oder in Endothelzellen (Friedmann und Halaas 1998).

Die Interaktionen von Leptin mit dem Knochenstoffwechsel scheinen vielfältig zu sein. Sie sind immer noch Objekte intensiver Forschung, eine definitive Beurteilung lässt sich daher noch nicht vornehmen. Es wurde beispielsweise festgestellt, dass ein niedriger Leptinspiegel einen negativen Einfluss auf das „growth-hormone-releasing Hormon“ besitzt (Friedmann und Halaas 1998). Es konnte nur eine schwache Korrelation zwischen Leptin und Markern von adulter Knochenresorption oder Knochenformation (bspw. Plasma-Osteocalcin) festgestellt werden (Goulding und Taylor 1998). Leptin scheint aufgrund einer anderen Studie indirekt zentral die Knochenformation (speziell die Osteoblasten) negativ zu kontrollieren (Ducy et al. 2000). Ein positiver Effekt von Leptin auf das Periost bei Mädchen wurde hingegen auch schon beschrieben (Matkovic et al. 1997). Ein fördernder Einfluss auf das Wachstumshormon ist ebenfalls schon festgestellt worden (La Paglia et al. 1998). Zudem konnte auch ein positiver Effekt auf eine Form (welche vor allem eine proteolytische Aktivität in der Placenta zeigt) der sogenannten Matrix-Metalloproteinasen nachgewiesen werden (Castellucci et al. 2000).

### *Hyperostosis frontalis interna*

Hyperostosis frontalis interna (HFI, siehe Abb. 1) ist eine frontale bilaterale endocraniale Knochenverdickung welche üblicherweise seitlich die Arteria meningea media nicht überschreitet (Hershkovitz et al. 1999, Watrous et al. 1993). Es gibt verschiedene histologische Erklärungsmodelle sowie diverse makroskopische Erscheinungsformen werden unterschieden

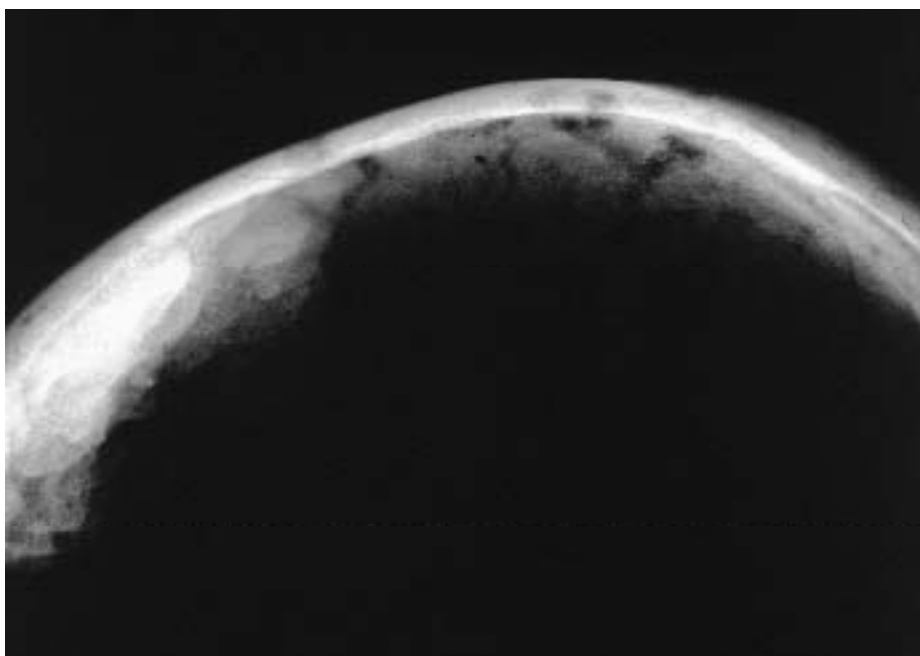


Abb.1: Seitliche Röntgenaufnahme eines Schädeldaches mit frontaler endocranialer Knochenverdickung - am ehesten HFI entsprechend. (Nr. 14542, Pathology Department Collection, Medical School, The University of Adelaide; Röntgenaufnahme: Dr. Jones and Partners, Adelaide)

(Hershkovitz et al. 1999, Moore 1955). Differentialdiagnostisch sollten vor allem folgende Pathologien in Betracht gezogen werden: Ostoidosteom, Morbus Paget, Acromegalie sowie weitere tumoröse Veränderungen (Armelagos und Chrisman 1988). HFI lässt sich jedoch meistens auf Grund der anatomisch aussergewöhnlichen Erscheinungsform unterscheiden.

Die mögliche pathologische Bedeutung von HFI ist immer noch Gegenstand wissenschaftlicher Diskussion. Einige Autoren assoziieren HFI mit anderen vor allem neuro-psychologischen Veränderungen in Form des sogenannten „Morgagni-Stewart-Morel-Moore-Syndrom“ (Morgagni 1719, Stewart 1928, Morel 1930, Moore 1955). Zudem wurden auch diverse Verbindungen mit vorwiegend endokrinen Störungen bereits postuliert (Messerer und Franke 1973, Pawlikowski und Komorowski 1983, Verdy et al. 1978). Insbesondere für Frauen könnte es sich jedoch durchaus auch nur um eine unbedeutende anatomische Alterserscheinung handeln (Brainin und Donner 1979).

Erstaunlicherweise sind erst wenige archäologische Fälle von HFI publiziert worden (Anderson 1993, Angel et al. 1987, Anton 1997, Armelagos und Chrisman 1988, Hahn und Czarnecki 1980, Henschen 1949, Lazer 1996, Nielsen 1970, Sperduti und Manzi 1990, Watrous et al. 1993). Lazer (1996) allein erwähnt 43 Fälle (der insgesamt total bekannten 58 archäologischen Beispiele) in der Nekropole von Pompeii (79 A.D., Italien), jedoch ohne detaillierte Geschlechts- oder Individualaltersangaben. Der älteste bekannte Fall reicht zurück bis 1.5 Ma (Anton 1997). Selbst grosse untersuchte Skelettserien scheinen nicht einen einzigen Fall von HFI aufzuweisen (Hershkovitz et al. 1999). Die moderne Prävalenz von HFI - variierend je nach verwendeter Untersuchungsmethode und Kollektiv - wird hingegen für Frauen mit bis zu 49% angegeben (Verdy et al. 1978). Ein möglicher Häufigkeitsanstieg von HFI mit Beginn der industriellen Revolution (ca 1760) wurde bereits vermutet (Hershkovitz et al. 1999). Zudem wurde eine vergleichsweise höhere Prävalenz für Männer im archäologischen Fundgut schon früher postuliert (Watrous et al. 1993).

### *Mikroevolution*

Als mikroevolutionäre Vorgänge werden meistens Anpassungen beschrieben, welche sich in kürzeren Zeitrahmen innerhalb weniger Generationen manifestieren und beispielsweise diskrete anatomische Veränderungen umfassen. Sie sind daher von den eigentlich evolutionären Adaptationen wie der Erwerb des aufrechten Ganges zu unterscheiden. Mikroevolution kann beispielsweise bedingt sein durch kurzfristige Adaptationen im Selektionsdruck, sich wandelnde Umweltbedingungen (wie veränderte Nahrungszusammensetzung) oder bestimmte variable genetische Faktoren. Beispiele solcher Veränderungen wurden früher schon beschrieben (Ruff et al. 1997, Henneberg und George 1995, Aiello und Wheeler 1995).

### Hypothese

Aus den obig dargelegten Punkten lässt sich folgendes zusammenfassen:

1. Leptin beeinflusst den menschlichen Knochenmetabolismus.
2. Es wird eine Prävalenzzunahme von HFI in jüngster Zeit beobachtet.
3. Mikroevolutionäre Adaptationen aufgrund eines veränderten Selektionsdruckes können stattfinden.

Darauf basierend postulieren wir nun die folgende Hypothese (Rühli und Henneberg *submitted*):

Durch einen abnehmenden Selektionsdruck in jüngster menschlicher Entwicklungsgeschichte wurde ein höherer Metabolismus begünstigt. Dies wird unter anderem erreicht durch einen höheren medianen Leptinblutspiegel. Dies könnte zu einem vermehrten lokalisierten Knochenwachstum (via Matrix-Metalloproteinasen?) in Form von HFI führen.

## Diskussion

Die Hypothese basiert auf früheren Gedanken zur hormonellen Beeinflussung rezenter menschlicher Evolution (Henneberg und Steyn 1995). Auch Friedmann und Halaasi (1998, p. 766) haben festgestellt, dass „*Differences in leptin production and sensitivity could be the result of genetic, environmental and psychological factors*“. Aus evolutionärer Betrachtungsweise kann gesagt werden, dass der Selektionsdruck in früheren Zeiten stärker war. Eine erhöhte und verlängerte Aufmerksamkeit um genügend Nahrung zu finden und speichern war sicherlich bevorzugt. Daher war ein kürzeres Sättigungsgefühl und ein niedrigerer Fettmetabolismus erwünscht. Der verminderte Stoffwechsel könnte durch einen tieferen Serumleptinpiegel oder eine erniedrigte Wirksamkeit von Leptin erreicht worden sein. Die niedere Lebenserwartung in früheren Zeiten kann jedoch verfälschend dazu beitragen, dass die vorwiegend bei älteren Personen auftretende HFI im archäologischen Fundgut seltener beobachtet werden kann.

Für unsere Hypothese sprechen folgende Punkte: Die Zunahme von HFI scheint offensichtlich. Der Einfluss von Leptin auf den Knochenstoffwechsel ist belegt. Der Selektionsdruck in früheren Zeiten war sicherlich grösser. Jegliche Alteration von Hormonen und deren Wirksamkeit (Expression, biologische Verfügbarkeit, Rezeptordichte, Rezeptorinteraktion oder Aktivität) scheint plausibel. Dies könnte sich beispielsweise durch eine Punktmutation sehr leicht manifestieren.

Ein kritisches Argumente wäre beispielsweise die Frage ob sich der Selektionsdruck auch in kürzeren Zeiträumen deutlich verändert hat und sich dies anatomisch signifikant manifestieren würde. Die Zunahme des Genflusses oder veränderte Umweltbedingungen wären mögliche Faktoren. Wieso sollte jedoch HFI - beeinflusst durch Leptin - vorwiegend nur bei postmenopausalen Frauen auftreten? Dies könnte ein Beispiel von Interaktionen zwischen Geschlechtshormonen und Leptin sein; dessen Einfluss auf LH und FSH ist ja bekannt. Der verlängerte Stimulus von Östrogen wurde auch schon als mögliche Ursache der Häufigkeitszunahme von HFI genannt (Hershkovitz et al. 1999). Dieser Stimulus würde in einem solchen Szenario die primären Ossifikationszentren reaktivieren. Die vermutete höhere Prävalenz von HFI für Männer im archäologischen Fundgut (Watrous et al. 1993) könnte Alterationen von Geschlechtshormonen repräsentieren. Wieso sollte das durch Leptin induzierte Knochenwachstum so lokalisiert sein wie im Beispiel von HFI? Ein anatomisch begrenzter Einfluss von Leptin auf das Knochenwachstum scheint möglich. Leptin interagiert ja bekanntlich mit Matrix-Metalloproteinasen. Mäuse ohne Matrix-Metalloprotease zeigen u.a. ein sehr lokalisiertes abnormes Schädeldachwachstum (Holmbeck et al. 1999). Zusätzlich herrschen spezielle anatomische Verhältnisse im Bereich des Manifestationsareals von HFI vor (Hershkovitz et al. 1999): So liegen beispielsweise die Leptomeningen – welche Leptinrezeptoren aufweisen - dem frontalen Schädelknochen eng an. Es findet sich in dieser anatomischen Region auch ein spezielle Blutversorgung. Man bedenke, dass Endothelzellen von Blutgefässen generell ebenfalls Leptinrezeptoren aufweisen. Der frontale Stirnbereich ist zudem bei geringerer Haarbedeckung mehr gegenüber Kälte - welche bekanntermassen hemmend auf Leptin wirkt - exponiert.

Für eine weitergehende Überprüfung unserer Hypothese braucht es noch viel Arbeit. Zuerst sollte HFI sowohl makroskopisch, mikroskopisch und radiologisch eindeutig definiert werden. Mehr archäologische Schädel sollten speziell im Hinblick auf ein Vorliegen von HFI hin untersucht werden. Sind in diesen Kollektionen eventuell auch noch andere skeletale Zeichen von hormonal bedingter Mikroevolution sichtbar? Mehr Forschung auf dem Gebiet der Interaktion von Leptin und adulter Knochenumbau ist nötig. Ist beispielsweise ein spezieller lokaler Leptinrezeptor im frontalen Schädeldach nachweisbar? Als weitere Ansatzpunkt könnten lebende Individuen mit radiologisch gesicherter HFI - Diagnose auf ihren Serumleptinspiegel hin untersucht werden um eine mögliche Korrelation festzustellen.

Leptin wurde bei der Formulierung der Hypothese vor allem deswegen eine solcher gewichtiger Stellenwert eingeräumt, weil diese hormonalen Interaktionen schon einigermaßen gut dokumentiert sind. Jedes andere Biomolekül mit ähnlicher Rolle oder gar mehrere interagierende Biomoleküle könnten theoretisch ebenfalls eingeschlossen werden. Ein solch erst kürzlich erstmalig beschriebenes Hormon wäre beispielsweise Resistin. Es scheint Übergewicht und Diabetes Typ II (Alterszuckerkrankheit) zu verbinden (Steppan et al. 2001). Sein Einfluss auf den Knochenstoffwechsel ist aber aktuell noch nicht erforscht.

Unsere Hypothese ist als Ansatz zu sehen, die schwer dokumentierbare Rolle von Biomolekülen auf die menschliche Evolution aufzuzeigen. Indirekte Hinweise lassen einen wichtigen Einfluss von sich wandelnden Hormonen und deren Effekten auf die sich ebenfalls stetig verändernde menschliche Anatomie vermuten.

#### Literatur

Aiello L.C., Wheeler P. 1995

The expensive tissue hypothesis: The brain and the digestive system in human and in primate evolution. *Curr Anthropol* 36, S. 199-221.

Anderson T. 1993

An Anglo - Saxon case of hyperostosis frontalis interna. *Achaeologia Cantiana* 112, S. 252-259.

Angel J.L., Kelley J.O., Parrington M., Pinter S. 1987

Life stresses of the free black community as represented by the First African Baptist church, Philadelphia 1823-1841. *Am J Phys Anthropol* 74, S. 213-229.

Anton S.C. 1997

Endocranial hyperostosis in Sangiran 2, Gibraltar 1, and Shanidar 5. *Am J Phys Anthropol* 102, S. 111-122.

Armeloagos G.S., Chrisman O.D. 1988

Hyperostosis frontalis interna: a Nubian case. *Am J Phys Anthropol* 76, S. 25-28.

Branini M., Donner K. 1979

Welchen Krankheitswert haben frontale Enostosen? *Wien Klin Wochenschr* 91, S. 586- 590.

Castellucci M., De Matteis R., Meisser A. *et al.* 2000

Leptin modulates extracellular matrix molecules and metalloproteinases: possible implications for trophoblast invasion. *Mol Hum Reprod* 6, S. 951-958.

- Ducy P., Amling M., Takeda S. et al. 2000  
Leptin inhibits bone formation through a hypothalamic relay: a central control of bone mass. *Cell* 100, S. 197-207.
- Friedmann J.M., Halaas J.L. 1998  
Leptin and the regulation of body weight in mammals. *Nature* 395, S. 763-770.
- Goulding A., Taylor R.W. 1998  
Plasma leptin values in relation to bone mass and density and to dynamic biochemical markers of bone resorption and formation in postmenopausal women. *Calcif Tissue Int* 63, S. 456-458.
- Hahn R., Czarnetzki A. 1980  
Premature senescence of the skeleton of a young woman from the Merovingian burial field of Werlesheim. *Antrop Contemp* 3, S. 137-144.
- Henneberg M., George B.J. 1995  
Possible secular trend in the incidence of an anatomical variant: median artery of the forearm. *Am J Phys Anthropol* 96, S. 329-334.
- Henneberg M., Steyn M. 1995  
Diachronic variation of cranial size and shape in the Holocene: A manifestation of hormonal evolution? *Riv Antropol* 73, S. 159-164.
- Henschen F. 1949  
Morgagni's Syndrome. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- HersHKovitz I., Greenwald C., Rothschild B.M. et al. 1999  
Hyperostosis frontalis interna: An anthropological perspective. *Am J Phys Anthropol* 109, S. 303-325.
- Holmbeck K, Bianco P, Caterina J et al. 1999  
MT1-MMP-Deficient Mice Develop Dwarfism, Osteopenia, Arthritis, and Connective Tissue Disease due to Inadequate Collagen Turnover. *Cell* 99, S. 81-92.
- LaPaglia N., Steiner J., Kirsteins L., Emanuele M., Emanuele N. 1998  
Leptin alters the response of the growth hormone releasing factor growth hormone - insulin-like growth factor-I axis to fasting. *J Endocrinol* 159, S. 79-83.
- Lahlou N., Landais P., De Boissieu D., Bougnares P.F. 1997  
Circulating Leptin in Normal children and During the Dynamic Phase of Juvenile Obesity. *Diabetes* 46, S. 989-993.
- Lazer E. 1996  
Revealing secrets of a lost city. An archaeologist examines skeletal remains from the ruins of Pompeii. *Med J Aust* 165, S. 620-623.
- Matkovic V., Ilich J.Z., Skugor M. et al. 1997  
Leptin is inversely related to age at menarche in human females. *J Clin Endocrinol Metab* 82, S. 3239-3245.
- Messerer U., Franke E. 1973  
Hyperostosis frontalis interna beim Diabetes mellitus. *Zschr inn Med* 28, S. 562-564.
- Moore S. 1955  
Hyperostosis Cranii. CC Thomas, Springfield.

Morel F. 1930

L'hyperostose frontale interne. Syndrome de l'Hyperostoses frontale interne avec adipose et troubles cérébraux. Gaston, Doin et Cie., Paris.

Morgagni G.B. 1719

Adversaria Anatomica. Padua.

Nielsen O.V. 1970

Human Remains: Metrical and Nonmetrical Anatomical Variations. Vol. 9. Andelsbogtrykkeriet, Odense.

Pawlikowski M., Komorowski J. 1983

Hyperostosis Frontalis, galactorrhea / hyperprolactinaemia, and Morgagni-Stewart-Morel syndrome. Lancet 8322, S. 474.

Ruff C.B., Trinkaus E., Holliday T.W. 1997

Body mass and encephalisation in Pleistocene Homo. Nature 387, S. 173-176.

Rühli F.J., Henneberg M. *submitted*

Are hyperostosis frontalis interna and leptin linked? A hypothetical approach about hormonal influence on human microevolution. Med Hypotheses

Schwartz M.W., Seeley R.J. 1997

The new biology of body weight regulation. J Am Diet Assoc 97, S. 54-58.

Sperdutti A., Manzi G. 1990

Hyperostosis frontalis interna in a cranial sample from the roman population of Portus. Riv Antropol 68, S. 279-286.

Steppan C.M., Bailey S.T., Bhat S. *et al.* 2001

The hormone resistin links obesity to diabetes. Nature 409, S. 307-312.

Stewart R.M. 1928

Localized cranial hyperostosis in the insane. J Neurol Psychopathol 8, S. 321.

Verdy M., Guimond J., Fauteux P., Aube M. 1978

Prevalence of Hyperostosis frontalis interna in relation to body weight. Am J Clin Nutr 31, S. 2002-2004.

Watrous A.C., Anton S.C., Plourde A.M. 1993

Hyperostosis frontalis interna in ancient Egyptians. Am J Phys Anthropol (Suppl) 16, S. 205.

Zhang Y., Proenca R., Maffei M., Barone M., Leopold L., Friedmann J. 1994

Positional cloning of the mouse obese gene and its human homologue. Nature 372, S. 425- 432.

Anschrift

Dr. med. Frank J. Rühli, Prof. Dr. Maciej Henneberg  
Biological Anthropology and Comparative Anatomy Research Unit  
Department of Anatomical Sciences  
Medical School  
The University of Adelaide  
SA 5005 Adelaide, Australien  
E-mail: ruehli@hotmail.com

## Impressum

Bulletin der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie  
Bulletin de la Société Suisse d'Anthropologie  
herausgegeben von der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie (SGA/SSA)  
mit Unterstützung der Schweizerischen Akademie der Naturwissenschaften (SANW)

Redaktion ad interim:  
Andreas Cueni, Gerhard Hotz

Korreferentin (textes français):  
Isabelle Gemmerich, Brugg

Layout:  
Andreas Cueni, Kriens

Bezugsort:  
S. Ulrich-Bochsler, Historische Anthropologie, Medizinhistorisches Institut der Universität  
Bern, Fabrikstrasse 29d, CH - 3012 Bern  
Telefon 031/631 84 92. Fax 031/631 37 82. E-mail susi.ulrich-bochsler@mhi.unibe.ch.

Herstellung: Atelier d'Impression de l'Université de Genève  
Couverture: Montage Isabelle Gemmerich d'après un dessin original de Lucrezia Bieler-Berli  
(Zürich) pour l'exposition du Musée d'Anthropologie de l'Université de Zürich

Erscheinungsweise: Vom Bulletin der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie erscheinen in  
der Regel zwei Hefte pro Jahr (Frühjahr, Herbst), die zusammen einen Band bilden.

ISSN 1420 - 4835

## Knochenfunde vom spätmittelalterlich-frühneuzeitlichen Galgenplatz in Rottweil, Baden-Württemberg (D)<sup>1</sup>

Thomas Becker

Ehemalige Richtplätze spielen in der archäologischen Forschung immer noch eine untergeordnete Rolle. So kennt man aufgrund der Flurnamen oft die Lage des Galgens als Vollzugsort der hohen Gerichtsbarkeit, jedoch richtet sich das Interesse der Archäologen selten auf solche Orte. Werner Meyer schreibt im Vorwort der Publikation des Wasenplatzes Emmenbrücke/Schweiz, dass bei der Ausgrabung dieser Richtstätte „weitgehend archäologisches Neuland betreten worden“ ist (Manser 1992). Begründet ist dies oft in der absoluten Randlage von Galgenplätzen zum mittelalterlichen Siedlungsareal und daraus folgend aus der fehlenden Notwendigkeit, die Orte im Vorfeld moderner Überbauung auszugraben. Der einzige in Baden-Württemberg ausgegrabene Galgenplatz bei Ellwangen (Ostalbkreis) war durch Windbruch in seiner Substanz gefährdet (Arnold 1992). Beim Galgenplatz von Emmenbrücke drohte die Zerstörung durch ein Bauvorhaben der Schweizer Bundesbahn (K. Diggelmann in Manser 1992). Andererseits müssen Hinrichtungsplätze auch als Stiefkind der Mittelalterarchäologie angesehen werden. So finden sie beispielsweise in nicht allen Fällen eine zumindest nachrichtliche Übernahme in die seit 2000 publizierten Stadtkataster Baden-Württembergs (als erster Band erschien das Stadtkataster von Konstanz). In dem Fehlen von sauber geborgenem und gut dokumentiertem Skelettmaterial ist hier sicherlich der Grund zu sehen, warum in der Anthropologie wenig vom Erscheinungsbild der einzelnen Hinrichtungstechniken am mazerierten Knochen bekannt ist. Rühmliche Ausnahme bilden hier sicher die in geringer Zahl vorhandenen Einzelskelette von Enthaupteten bzw. Erhängten, deren traumatische Veränderung im Bereich der oberen Halswirbelsäule allerdings auch für sich sprechen (Kemkes-Grottenthaler 2000, 199-202 mit weiterer Literatur).

### Material

In der schwäbischen Reichsstadt Rottweil (Baden-Württemberg/Deutschland) oblag die peinliche Gerichtsbarkeit dem Magistratsgericht der Stadt. Leibliche Strafen bis hin zur Hinrichtung wurden durch den Scharfrichter der Stadt durchgeführt. Ort der Hinrichtung war der Galgenplatz der Stadt, der sich westlich von Rottweil an der alten Heerstrasse befand. Hinrichtungen fanden hier vom 14. bis ins 19. Jahrhundert statt. Zu diesem Zeitpunkt wurde die Anlage wohl abgebaut, und blieb heute nur noch durch den Flurnamen „Galgen“ überliefert (Hecht 1999). Allerdings kennen wir das Aussehen des Galgens durch seine Darstellung auf der ins Jahr 1564 datierten Püschgerichtskarte von Rottweil (Abb. 1), wo eine vierschläfrige Anlage auf einem gemauerten (?) Rundsockel abgebildet ist.

---

<sup>1</sup> Das Manuskript stellt eine überarbeitete und erweiterte Version des Vortrags dar, den der Autor auf der Jahrestagung der AGHAS am 6. Mai 2000 in Zürich gehalten hat.





Abb. 1. Ausschnitt aus der Pürschgerichtskarte von Rottweil aus dem Jahre 1564. Der Galgen ist westlich des Tores abgebildet. Foto: G.P.Mager, Rottweil

Als in dem gleichnamigen Gewann 1983 ein Neubaugebiet erschlossen wurde, konnten der Leiter des Stadtarchivs W. Hecht und der Grabungstechniker des Landesdenkmalamts Baden-Württemberg Th. Schlipf etliche Knochen aus dem Aushub einer Baugrube auflesen.

Eine Beobachtung von zugehörigen Befunden bzw. Bergung im anatomischen Verband war aufgrund des fortgeschrittenen Bauablaufs nicht mehr möglich, so dass die aufgelesenen Knochen die einzigen Reste des Rottweiler Galgenplatzes nach seiner Überbauung darstellen.

Die Zahl der so geborgenen Knochenfragmente liess sich durch Zusammensetzen auf 25 Stücke reduzieren. Bei drei Fragmenten war eine anatomische Einordnung aufgrund ihrer geringen Grösse nicht mehr möglich – es liess sich aufgrund der Knochenstruktur lediglich feststellen, dass es sich um menschliches Knochenmaterial handelt. Somit lagen 22 Stücke für eine eingehendere Untersuchung vor.

#### Anthropologische Untersuchung

Die vorliegenden Fragmente verteilen sich über das gesamte Skelett (Abb. 2). Aus den vorhandenen Knochenfragmenten ergibt sich eine Mindestindividuenzahl von zwei Personen, da

die linke Tibia und die linke Fibula doppelt vorliegen. Dass es sich bei den bearbeiteten Knochen sicherlich nicht um sekundär verlagertes Material handelt, beweist die Zusammengehörigkeit von distalem Femugelenk und Patella. An den erhaltenen Beckenfragmenten konnte eine Geschlechtsbestimmung durchgeführt werden, wobei der rechte Teil des Os Ilium mit erhaltener Incisura ischiadica maior als sicher männlich, der linke aufgrund des ungünstigen Bruchs als vielleicht männlich bestimmt wurde. Alle Knochen deuten auf adulte Individuen,

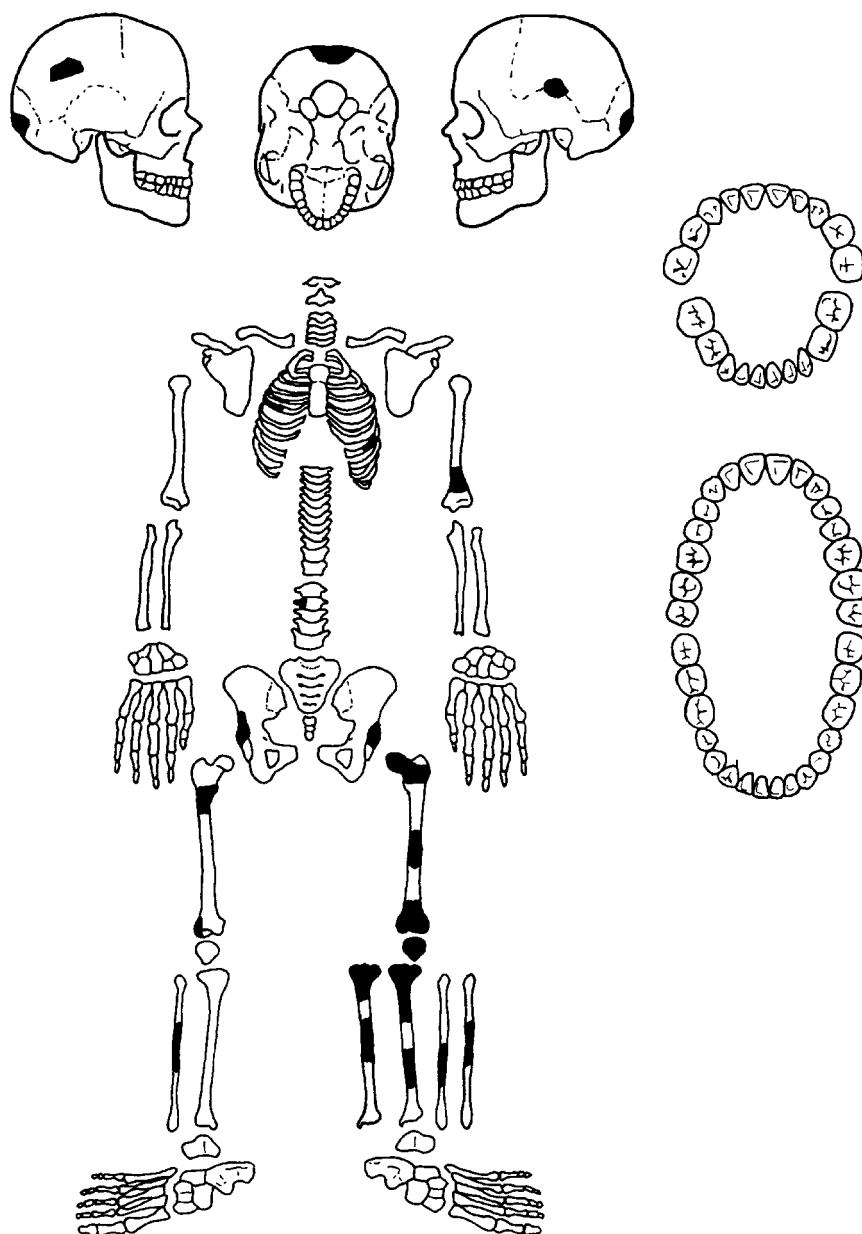


Abb. 2. Verteilung der Knochen vom Rottweiler Galgenplatz über das Skelett. Tibia sin. (prox.) und Fibula sin. (Schaft) liegen doppelt vor.

wobei der Spongiosaabbau in den Gelenkenden der beiden proximalen Femurfragmente den Grad 2 (nach Ascádi/Nemeskéri 1970 73ff.) nicht überschreitet, so dass wir es wohl mit spät-adulten Individuen zu tun haben. Die vorliegenden Reste wurden nach Möglichkeit vermes-

sen, wobei keiner der vorliegenden Knochen mit Ausnahme der linken Patella vollständig war (Masse siehe Anhang). Eine Körperhöhenbestimmung wurde anhand der von Müller bzw. Steele definierten Teilmessstrecken versucht, wobei sich dadurch der Fehler so stark potenzierte, dass mit einer Körperhöhenvarianz von 1,53 bis 1,82 m ein kaum aussagekräftiges Ergebnis vorliegt (Müller 1935, Steele 1970).

Anhand der spärlichen Daten, die die anthropologische Untersuchung erbracht hat, lässt sich sicherlich kein Einzelindividuum rekonstruieren, das dann mit den Archivaufzeichnungen des Magistratsgerichts der Stadt zur Identifikation eines Hingerichteten verglichen werden kann. Bisher gibt es noch keine publizierte Auflistung der durch den Rottweiler Galgen Umgekommenen. Namentlich bekannt sind bisher nur zwei Mörder, die man im Jahre 1788 in Rottweil durch das Schwert hinrichtete. Sie hatten aus akuter Geldnot einen Rottweiler Bürger nachts in seinem Bett erwürgt, um ihn von seiner Barschaft zu erleichtern. Ihnen wurde ein Lied von dritter Seite in den Mund gelegt (Hecht/Maier 1980).

### Traumatische Veränderungen

Den interessantesten Aspekt dieses doch fragmentarischen Materials stellen die Spuren an den Knochen dar, die vielleicht oder sicher mit der Funktion des Fundorts als Galgenplatz in Verbindung gebracht werden können. Dabei fanden sich an vier Knochen Hinweise auf mögliche Gewalteinwirkung.

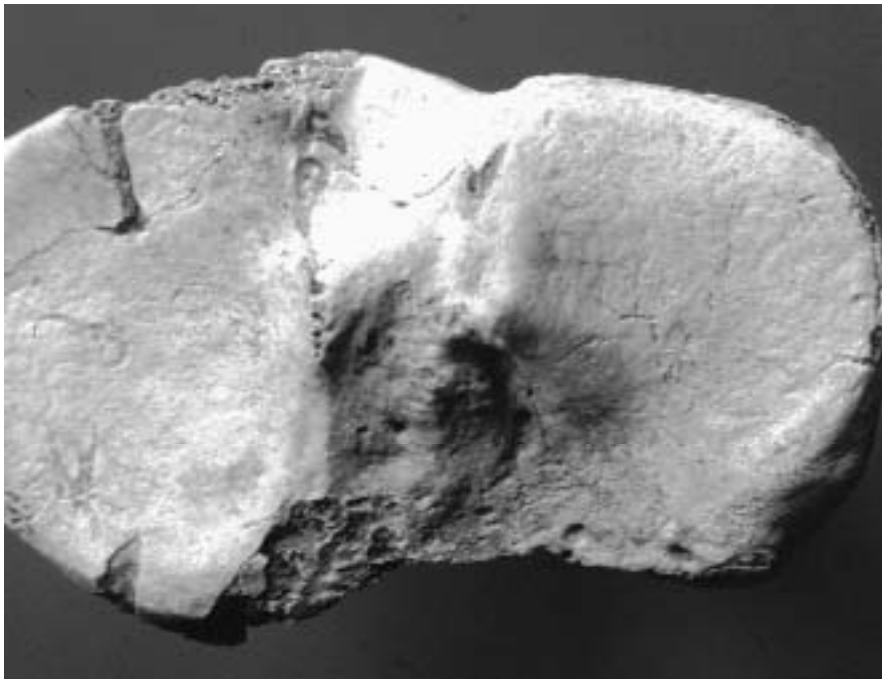


Abb. 3. Rottweil „Galgen“, Tibia sin., Aufsicht auf die proximale Gelenkfläche mit Einkerbung von ventral. ZV 1135/1-1. Foto: R. Schreiber, St. Peter.

Beim ersten Befund handelt es sich um das distale Gelenkende eines linken Femurs, bei dem die Epicondylus lateralis bzw. medialis fehlen. Am Condylus lateralis finden wir eine schräg zur Gelenkfläche verlaufende, relativ gerade Bruchkante, deren Rand leicht komprimiert erscheint. Denkbar wäre hier die Einwirkung scharfer Gewalt, wobei nicht mit letzter Sicher-

heit über den Zeitpunkt der Einwirkung entschieden werden kann. Auch erscheint die Position der Spur ungewöhnlich, da sie einen Schlag von ventral bei gestrecktem Kniegelenk voraussetzt. Eine postmortale Beschädigung am bereits mazerierten Knochen (z.B. bei der Bergung) wäre in diesem Falle auch denkbar.

Ein zweiter Befund findet sich am proximalen Ende einer linken Tibia, das bis auf den fehlenden Bereich um die Tuberositas Tibiae vollständig ist (Abb. 3). Am Condylus lateralis findet sich eine schräg gesetzte Einkerbung. Die Breite beträgt ca. 1 mm, wobei sich der Spalt zum Ende hin kaum verjüngt. Der Befund kann auf einer Länge von 24 mm von proximal nach distal gemessen werden und ist an der weitesten Stelle 9 mm in den Knochen eingetieft. Die Einwirkung ist hier wiederum von ventral ausgehend. Die Beurteilung der Bruchkanten lässt an einen historischen Befund denken, da diese gleich der Knochenoberfläche gefärbt sind. Ein Schwerthieb mit einem Richtschwert wäre zwar denkbar, doch müsste dieses ohne Verkantung aus dem Einhieb herausgezogen worden sein. Ausserdem fällt dem Befund gegenüber eine weitere, jedoch kleinere Einkerbung auf, deren Zusammenhang allerdings unklar ist. Auch hier lässt sich ein postmortaler Zeitpunkt der Anbringung annehmen, da von der Einkerbung keinerlei Berstungsrisse ausgehen, die hier normalerweise zu fordern wären. Allerdings ist der Zeitpunkt zwischen Reaktionslosigkeit des Individuums (= Tod ?) und Bergung nicht weiter zu fixieren.

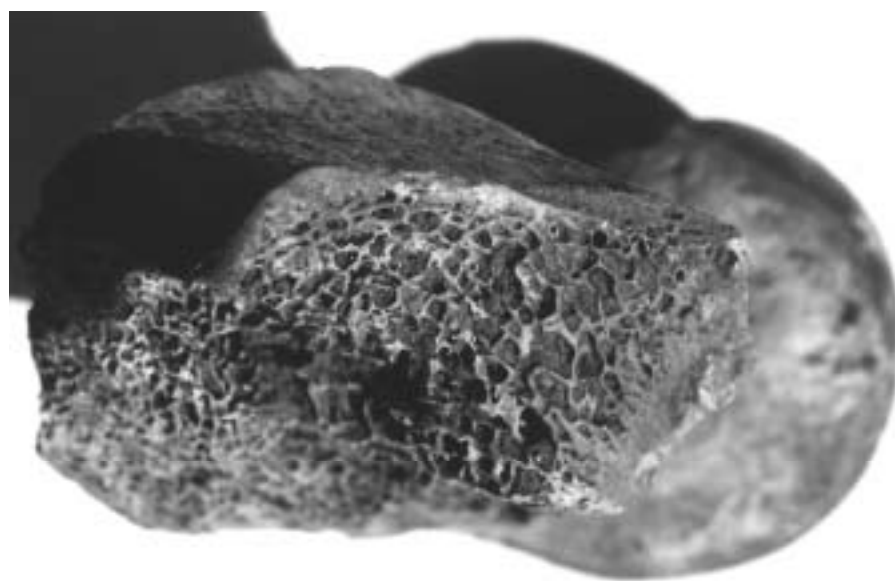


Abb. 4. Rottweil „Galgen“, Femur sin., Ansicht von distal auf die Schnittfläche mit Hiebsspuren. ZV 1135/1-12.

Die nächste traumatische Veränderung stellt eine Einwirkung dar, die sicherlich im Zusammenhang mit dem Galgenplatz steht. Der proximale Teil eines linken Femurs, der teilweise stark beschädigt ist (so fehlt der komplette Trochanter maior), wurde oberhalb des Trochanter minor abgetrennt (Abb. 4). Die Trennung erfolgte durch scharfe Gewalt, am ehesten durch zwei Hiebe mit dem Schwert oder Beil. Ein erster Hieb wurde von schräg oben angesetzt. Er scheint allerdings den Knochen nicht erfolgreich durchtrennt zu haben, denn es wurde ein zweiter Versuch im rechten Winkel von ventrolateral zum Knochen angesetzt. Dieser durchtrennte den Oberschenkel bis über die Mitte hinweg. Der nicht durchgeschlagene

Teil wurde wohl nach medial abgebrochen, wenn dies nicht schon im Zusammenhang mit dem Hieb geschah. Denkbar wäre hier sowohl eine Verkantung der Hiebwaaffe wie auch eine Herbeiführung des Bruches durch Einwärtsbiegen des Beines. An diesem Knochen ist weiterhin am Übergang zwischen Caput femoris und Collum eine sog. Reiterfacette (Menschen des Frühen Mittelalters 1985) zu diagnostizieren.

Wir haben folglich eine eindeutige Abtrennung des linken Oberschenkels dieses Individuums vorliegen. Abtrennungen von Körperteilen als Strafe war in der spätmittelalterlichen bis neuzeitlichen Strafjustiz durchaus gebräuchlich (Schild 1985 208). Allerdings beschränkte man sich hier auf andere Körperregionen, wie z.B. der Hand, der Zunge oder einem Ohr. Es bleibt im Übrigen auch fraglich, ob bei einer solchen Abtrennung der Blutverlust nicht zu gross gewesen wäre, um ihn durch die ärztliche Kunst dieser Zeit erfolgreich stoppen zu können. Auch die unsaubere Abtrennung durch zwei nicht komplett durchgezogene Schläge und die Lokalisation der Abtrennung sprechen eher gegen eine Strafe des lebenden Individuums. Denkbar wäre hier eine Verdoppelung der Strafe durch Hinrichtung mit anschliessender Abtrennung eines oder mehrerer Körperteile, wie sie gelegentlich bei besonders schweren Vergehen verhängt wurden. Eine weitere Möglichkeit wäre eine Zerteilung post mortem, um den Körper in einer – vielleicht zu kleinen – Grube unter dem Galgen zu verscharren. Eine ähnliche Abtrennung im oberen Femurbereich konnte in Rellinghausen erstmals nachgewiesen werden (Alt et al. 1998). Bestattung im nicht-anatomischen Verband belegen die Knochendepots von Ellwangen (Arnold 1991), wobei hier die anthropologische Untersuchung noch zu zeigen hat, ob es sich um Zerteilung oder Aufsammlung der Knochen nach der Hinrichtung durch den Strang handelt. Dass die Delinquenten längere Zeit nach der Vollstreckung des Urteils am Galgen hängen gelassen wurden, belegen nicht nur Schriftquellen, sondern auch die häufige Darstellung von Hängenden im Rahmen von Galgenillustrationen. So finden wir z.B. beim Rottweiler Galgen auf der Püschgerichtskarte zwei noch Hängende dargestellt (Abb. 1), oder bei dem auf einer Jagdgrenzkarte aus der 2. Hälfte des 16. Jahrhunderts dargestellten Galgen von Buchen/Odenwald noch einen (Wackerfuss 1980). Sicherlich kann hinter der einen oder anderen Darstellung dieser Art auch ein Topos vermutet werden. Denkbar wäre bei einer solchen Belassung der Toten am Galgen eine Mazeration an der Luft, durch die sich die Knochen nach und nach aus ihrem anatomischen Verband lösten, und zu einem späteren Zeitpunkt aufgesammelt und verlockt wurden.

Den vierten an den Knochen vom Rottweiler Galgen festzustellenden Befund finden wir ebenfalls an einem Femurfragment. Der erhaltene Abschnitt ist ab der Mitte des Trochanter minor bis etwa 7 cm nach distal am rechten Oberschenkel zu lokalisieren (Abb. 5). Dorsal und ventral gegenüberliegend können wir Beschädigungen auf der Knochenoberfläche belegen. Diese liegen etwas versetzt zu einander. Gelegen an der distalen Bruchkante des Fragmentes zeichnet sich die ventrale Beschädigung durch geringe Reste einer Schnittfläche aus, die jedoch nicht von der direkten Einwirkung einer scharfen Waffe wie z.B. einem Richtschwert oder Beil zu stammen scheinen.

Auf der in Abb. 5 gezeigten dorsalen Seite erkennt man die Reste von mindestens drei der Einhieben, die relativ flach von distal aus auf den Knochen eindrangen. Die Kerbe brach dann jeweils nach proximal aus. Gerade das Gegenüberliegen dieser beiden Einhiebstellen und die sehr flache Führung der Hiebe auf der dorsalen Seite spricht gegen eine direkte Zerteilung als Intention. Hier wäre vielleicht eine andere Möglichkeit denkbar.



Abb. 5. Rottweil „Galgen“, Femur dext., Ansicht von dorsal auf den distalen Teil des Fragmentes mit Einkerbungen in die Oberfläche. ZV 1135/1-5.

Neben dem Hängen und Köpfen ist für die Rottweiler Gerichtsbarkeit auch die Hinrichtungsart des Räderns überliefert. Diese wurde an Männern, die des Mordes oder der Räuberei überführt waren, praktiziert (Ros, in Manser 1992). Man legte den Deliquenten auf scharfe Dreikanthölzer und brach ihm mit einem Wagenrad die Knochen. Nach dieser Tortur wurde der Hinzurichtende auf das Rad geflochten, das auf einen Stab gesteckt in die Höhe aufgestellt wurde. Wenn der Mann das Brechen der Knochen durch das Rad überlebt hatte, starb er hier qualvoll an inneren Blutungen. Einen Gnadentod gewährte man manchem Hinzurichtenden, indem man ihn vor der eigentlichen Räderung erst köpfte (Ros, in Manser 1992).

Es wäre nun denkbar, dass die geschilderten Spuren durch die Einwirkung des Radwurfes bzw. Eindringen der scharfen Dreikanthölzer zustande kamen. Dass bei dieser Hinrichtungsart die Knochen nicht nur gebrochen, sondern auch ihrer Lage disloziert wurden, kann man deutlich an der Darstellung der Räderung eines Räubers in der Spiezer Chronik erkennen (Abb. 6). Der linke Tibiaschaft ragt deutlich aus dem Unterschenkel heraus. In der Malefizordnung des Standes Luzern wird gefordert, dass der Scharfrichter die Knochen des Hinzurichtenden „namblich hinter unnd vor den ellenbogen, ouch ob und nidt dem kniw“ zu brechen hätte (Ros, in Manser 1992). Alle Langknochen beider Extremitäten wären folglich bei einer vorschriftsmässig durchgeführten Räderung gebrochen worden.

Die Deutung dieses Befundes am Knochen in der geschilderten Weise bleibt jedoch zweifellos unsicher. Am einzigen Skelettfund, bei dem durch Vergleich eine Zuweisung zu einer historisch bekannten Überlieferung gelingt und der nach der Enthauptung als Strafverdoppelung gerädert wurde, konnten keine Aussagen gemacht werden. Das Skelett 10 von Emmenbrücke wird von Hu. F. Etter mit dem im Jahre 1712 enthaupteten Hans Hildeprander gleichgesetzt (Etter, in Manser 1992, Tab. 134). M. Harrer kann nach Aktenstudium für das Jahr 1712 nur eine Hinrichtung eines Mannes belegen, der bezeugtermassen als Strafverdoppelung gerädert wurde (Harrer, in Manser 1992, Tab. 220). Leider ist der Erhaltungszustand des Skeletts so schlecht, dass keine diebezüglichen Aussagen getroffen werden konnten (Etter, in Manser 1992).



Abb. 6. Räderung eines Räubers in der Spiezer Chronik aus dem 15. Jh. Beim Delinquenten ist deutlich die Dislokation der linken Tibia zu erkennen (nach Schild 1985 203, Nr. 453. Original in der Burgerbibliothek, Bern).

### Zusammenfassung

Im Rahmen dieses Aufsatzes konnte ein kleiner Lesefundkomplex mit Knochenfunden vom Rottweiler Galgenplatz vorgestellt werden. Es handelt sich mindestens um zwei adulte Individuen. Die geschlechtsdifferenzierbaren Beckenteile belegen bisher nur männliche Individuen. An insgesamt vier Knochenfragmenten konnten traumatische Veränderungen nachgewiesen werden, wobei nur eine sicher mit dem Fundort als Hinrichtungsstätte in Verbindung gebracht werden konnte. Hierbei handelt es sich um eine Zerteilung eines Femurs durch scharfe Gewalt. Bei den übrigen Spuren ist ein Zusammenhang mit Hinrichtungspraktiken denkbar, doch kann eine postmortale Beschädigung, beispielsweise während der Bodenlagerung oder im Rahmen der Bergung, nicht ausgeschlossen werden.

### Danksagung

Mein Dank gilt dem Leiter des Stadtarchivs Rottweil, Herrn Dr. Hecht, für die Möglichkeit, das Material zu bearbeiten, und seine kompetenten Hinweise zur Rechtsgeschichte der Reichsstadt. Herrn Th. Schlipf, Landesdenkmalamt Baden-Württemberg, Arbeitsstelle Rottweil, möchte ich für den Hinweis auf das Material und sonstige Rottweiler Gegebenheiten

danken. Herr Prof. Dr. K.W. Alt, heute Mainz, hatte immer ein offenes Ohr und gab nützliche Hinweise bei der Materialbearbeitung. Die Knochen wurden im Rahmen des Osteologischen Praktikums am Institut für Humangenetik und Anthropologie der Universität Freiburg im Wintersemester 1999/ 2000 unter Leitung des Autors bearbeitet. Aufbewahrungsort: Rottweil, Stadtarchiv, Inv. ZV 1135/1.

#### Literatur

Alt, K.W., Hopp, D., Götz, H., Kuntze K., Pichler S.L, H. Duschner H. 1998  
Hinweise auf mittelalterliche Strafjustiz an menschlichen Skelettresten vom „Büchelturm“ in Rellinghausen. Archäologisches Korrespondenzblatt 28, S. 629-636.

Arnold S. 1991  
Eine frühneuzeitliche Gerichtsstätte in Ellwangen, Ostalbkreis. Arch. Ausgrabungen Baden-Württemberg 1991. Stuttgart, S. 335-336.

Ascádi Gy, Nemeskéri J. 1970  
History of human life span and mortality. Budapest.

Hecht W. 1999  
Rottweil 1643-1802. Die späte Reichsstadtzeit. Rottweil.

Hecht W., K., Maier K. 1980  
Ein neues Lied von zwey Mördern“ aus Rottweil. Jahrbuch für Volksliedforschung 25, S. 88-97.

Kemkes-Grottenthaler A. 2000  
Die Ehren-, Leib- und Lebensstrafen des Mittelalters und der frühen Neuzeit. In: H.-P. Kuhnen (Hrsg.), Morituri – Menschenopfer, Todgeweihte, Strafgerichte. Schriften des Rheinischen Landesmuseums Trier 17, S. 197-200.

Manser J. (u.a.) 1992  
Richtstätte und Wasenplatz in Emmenbrücke (16.-19. Jahrhundert). Schweizerische Beiträge zur Geschichte und Archäologie des Mittelalters 18. Basel.

Martin R. 1914  
Lehrbuch der Anthropologie. Jena.

Menschen des Frühen Mittelalters 1985  
Württembergisches Landesmuseum Stuttgart (Hrsg.), Menschen des Frühen Mittelalters im Spiegel der Anthropologie und Medizin. Katalog zur gleichnamigen Ausstellung (Stuttgart<sup>2</sup>).

Müller G. 1935  
Zur Bestimmung der Länge beschädigter Extremitätenknochen. Anthropologischer Anzeiger 12, S. 70-72.

Schild W. 1985  
Alte Gerichtsbarkeit. Vom Gottesurteil bis zum Beginn der modernen Rechtsprechung. München.

Steele D.G. 1970  
Estimation of stature from fragments of long limb bones. In: T.D. Stewart (Hrsg.), Personal identification in mass disasters. Washington. S. 85-97.



Wackerfuss W. 1980

Eine Jagdgrenzkarte des Raumes südöstlich von Buchen aus der 2. Hälfte des 16. Jahrhunderts. In: R. Trunk, H. Brosch, K. Lehrer (Hrsg.) 700 Jahre Stadt Buchen (Buchen 1980) 99-107.

#### Anschrift

Thomas Becker M.A.  
Universität Freiburg  
Institut für Humangenetik und Anthropologie  
Breisacher Strasse 33  
79106 Freiburg  
email: Thomastalus@aol.com

#### Anhang

##### Aufgenommene Teilmassstrecken der Rottweiler Knochen

Tibia dext. (ZV 1135/1-1)	Martin 3	69mm
	Martin 5	(32,5mm)
	Martin 8	25mm
	Martin 9	20,5mm
	Martin 10	76mm
	Steele 1-3 = Müller 1-4	89mm
Femur dext. (ZV 1135/1-3)	Martin 6	27mm
	Martin 7	26mm
	Martin 8	85mm
Femur sin. (ZV 1135/1-12)	Martin 15	36mm
	Martin 16	(26mm)
	Martin 17	(103mm)
	Martin 18	47mm
Tibia dext. (ZV 1135/1-13)	Müller 1-2	(31mm)
Femur sin. (ZV 1135/1-14)	Steele 4-5	36mm
Patella sin. (ZV 1135/1-18)	Martin 1	44mm
	Martin 2	41mm

Massdefinitionen Martin = Martin 1914; Müller = Müller 1935; Steele = Steele 1970.

## Impressum

Bulletin der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie  
Bulletin de la Société Suisse d'Anthropologie  
herausgegeben von der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie (SGA/SSA)  
mit Unterstützung der Schweizerischen Akademie der Naturwissenschaften (SANW)

Redaktion ad interim:  
Andreas Cueni, Gerhard Hotz

Korreferentin (textes français):  
Isabelle Gemmerich, Brugg

Layout:  
Andreas Cueni, Kriens

Bezugsort:  
S. Ulrich-Bochsler, Historische Anthropologie, Medizinhistorisches Institut der Universität  
Bern, Fabrikstrasse 29d, CH - 3012 Bern  
Telefon 031/631 84 92. Fax 031/631 37 82. E-mail susi.ulrich-bochsler@mhi.unibe.ch.

Herstellung: Atelier d'Impression de l'Université de Genève  
Couverture: Montage Isabelle Gemmerich d'après un dessin original de Lucrezia Bieler-Berli  
(Zürich) pour l'exposition du Musée d'Anthropologie de l'Université de Zürich

Erscheinungsweise: Vom Bulletin der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie erscheinen in  
der Regel zwei Hefte pro Jahr (Frühjahr, Herbst), die zusammen einen Band bilden.

ISSN 1420 - 4835

Bericht über den Workshop der Arbeitsgemeinschaft Bevölkerungs-  
biologie/Populationsgenetik zum Thema  
Paläodemographie – anthropologische, bevölkerungswissenschaftliche und  
statistisch-methodische Aspekte vom 21. Oktober bis 23. Oktober 1999 in  
Rostock

Gerhard Hotz

Die Veranstaltung wurde von folgenden Institutionen oder Arbeitsgruppen organisiert:

- Lehrstuhl für Demographie, Universität Rostock, Prof. Dr. R. Dinkel
- Arbeitskreis "Bevölkerungswissenschaftliche Methoden" der Deutschen Gesellschaft für Bevölkerungswissenschaft
- AG Bevölkerungsbiologie und Populationsgenetik der GfA

Für die Organisation zeichneten (in alphabetischer Reihenfolge):

Prof. Dr. R. Dinkel (Rostock); Prof. Dr. H.D. Schmidt (Ulm); PD Dr. U. Wittwer-Backofen (Giessen)

Reiner Dinkel (Universität Rostock), Paläodemographie aus demographischer Sicht – Ein kritischer Überblick

1. Einführung
2. Die Auswahl demographisch relevanter Informationen
3. Ein exakt oder annähernd altersbestimmtes Gräberfeld: Welche Aussage ist möglich ohne zusätzliche Informationen zu besitzen?
4. Können Modellsterbetafeln und die Annahme über stabilen Populationen die Aussagebreite vergrößern?
5. Sind Aussagen über Fertilität (und/oder Wanderungen) möglich?
6. Schlussfolgerung

Hr. Dinkel erläutert anhand der Stadt Augsburg die Schwierigkeiten, die bei der Interpretation von demographischen Informationen entstehen können. Augsburg ist eine der am besten untersuchten mittelalterlichen deutschen Städte. Es existieren eine Feuerstättenzählung (annähernd 2'000 Feuerstätten), Angaben über die gesamthaft verbrauchten Getreidemengen und Angaben zur Geburtenzahl in Augsburg. Einzig die Bevölkerungszahl von Augsburg fehlt. Je nach Informationsgrundlage kommt man zu sehr unterschiedlichen Einwohnerzahlen. Rechnet man die Einwohnerzahl anhand der Feuerstätten, könnten in Augsburg an die 12'000 Menschen gelebt haben, nach Anzahl der Geburten müsste die Einwohnerzahl weit höher gelegen haben. Die Wahl und Zuverlässigkeit der Informationsquelle ist also von grosser Bedeutung.

Hr. Dinkel kommt zum harten Verdikt, dass eine Gräberfeldpopulation (auch wenn sie vollständig oder annähernd vollständig ergraben worden ist) keine repräsentative Stichprobe darstellt, weil wir nicht wissen, wie gross die Wanderungsbilanz (Migration) war. Zudem weisen Gräberfelder in der Regel eine zu kleine Belegungszahl auf: der Einfluss der kleinen Zahl ist zu gross. Bei kleinen Bevölkerungszahlen kann der Einfluss, ob 3 oder 4 Sterbefälle in einer Altersgruppe geschehen, zu grossen Differenzen bezüglich der altersspezifischen Sterbewahrscheinlichkeit führen. Hr. Dinkel ist der Meinung, dass die 1500 Gräber von Lauchheim nicht ausreichen, eine Sterbetafel zu rekonstruieren. Es sollten mindestens 20'000 Sterbefälle berücksichtigt werden. Sollten trotzdem Sterbetafeln berechnet werden, müssen alle statistischen Parameter, die die Unsicherheit (z.B. Bestimmung des Sterbealters) betreffen, berechnet werden. Solcherart liessen sich die Unsicherheitsbereiche herausarbeiten und eine Überinterpretation der Resultate wäre nicht möglich.

Es ist nun nicht die Meinung, dass Anthropologinnen und Anthropologen keine Paläodemographie mehr betreiben sollten, sondern man muss sich einfach im klaren sein, über welche Anteile der Bevölkerungen demographische Aussagen gemacht werden. Beschränkt der Forschende seine Aussagen auf nur gerade die untersuchte Stichprobe (in den meisten Fällen liegen ja keine vollständig ergrabene Friedhöfe vor), so sind seine Aussagen, abgesehen der methodisch bedingten Fehlerquellen, durchaus akkurat.

Es existieren zwei Arten von Sterbetafeln:

1. UN-Sterbetafeln (1955) / Coale J.C., Demeny P. (1983)
2. Weiss K.M. 1973

Logik von Sterbetafeln:

1955 wurde die Idee geboren, menschliche Absterbeordnungen exakt zu messen; es wurden 300 Sterbetafeln erstellt. Diese wurden einer Clusteranalyse unterzogen und es stellte sich eine Bündelung folgender Muster heraus:

1. hohe Säuglingssterblichkeit geht mit einer tiefen Erwachsenensterblichkeit einher
2. tiefe Säuglingssterblichkeit mit einer höheren Erwachsenensterblichkeit.

Diese Modellsterbetafeln wurden für Länder entwickelt, die über keine oder nur wenige demographische Grunddaten verfügen. Einfache Schätzungen aufgrund solcher Sterbetafeln erfordern oft sehr komplexe Methoden. Anthropologen (und auch Demographen) wählen nun jeweils eine "passend erscheinende" Sterbetafel aus und leiten aus dieser Tafel, die ihnen fehlende Information ab. Solcherart wird von zu vielen Angaben (Prämissen) ausgegangen und es ist deshalb irreführend, überhaupt Analogieschlüsse zu ziehen.

Schlussfolgerung: R. Dinkel empfiehlt die paläodemographischen Daten ohne irgendwelche Korrekturen oder Analogieschlüsse darzustellen.

Literatur:

United Nations 1955

Age and Sex Patterns of Mortality, Model Life-Tables for under-developed Countries, Populations Studies 22. New York.

Coale A.J., Demeny P. 1983  
Regional Model Life Tables and Stable Population. New York.

Weiss K.M. 1973  
Demographic Models for Anthropology. Memoirs of the Society for American Anthropology 27.

Robert Hoppa (University of Manitoba), Ursula Wittwer-Backofen (Universität Giessen),  
Paläodemographie aus anthropologischer Sicht – Neue Chancen und Wege

1. Zielsetzung der Paläodemographie
2. Methoden der Individualdiagnosen
3. Vom Individuum zur Bevölkerung
4. „Status quo
5. Der exemplarische Fall: Demirci-Hüyük
6. Schlussfolgerungen

Randinformationen zu Demirci-Hüyük:

Siedlung aus dem 3. Jahrtausend, Bronzezeit, archäologisch gut untersucht, 200jährige Siedlungsdauer, Gräberfeld vollständig ergraben.

Nekropole Demircihüyük-Sariket, Friedhof der Frühbronzezeit, 700 Bestattungen, Frauen wurden in linker, Männer in rechter Hockerstellung bestattet.

Frau Wittwer-Backofen gab einen prägnanten Überblick über die in der Anthropologie angewandten Altersbestimmungsmethoden. Vor allem erklärte sie die Methode der Zahnzementringe, deren Kausalität noch nicht völlig geklärt ist (Einfluss des Klimas, UV-Lichts usw.).

Demirci-Hüyük ist eine in sich geschlossene Siedlung (kreisförmig angelegte Häuser), die sich ohne die Kreissiedlung zu sprengen, nicht vergrössern kann. Aus dieser Tatsache schliesst U. Wittwer-Backofen, dass es sich bei Demirci-Hüyük um eine stationäre Bevölkerung handelt. Mittels der Sterbetafeln lassen sich nun die Mortalitäts- und Fertilitätsbedingungen der Bevölkerung darstellen (Siedlungsgrösse). Ebenso lässt sich mittels der "Überlebenden" die Lebendbevölkerung als eine hypothetische Bevölkerung rekonstruieren.

Prämissen der Paläodemographie:

1. Mortalität liefert adäquate Information zur Rekonstruktion von Populationsstrukturen
2. Methoden der Datenanalysen sind adäquat
3. Altersbestimmungen der Skelette fehlerfrei
4. Repräsentativität abgesichert

Folgende Aussagen lassen sich zur Siedlung Demirci-Hüyük machen:

Jedem Haus lassen sich 5 Personen zuordnen, deren Altersstruktur folgendermassen aussieht:

Altersstruktur der Haushaltung

Altersgruppe	Personen per Haus
0- bis 1jährig	0.8 Personen
1- bis 14jährig	1.4 Personen
15- bis 40jährig	1.9 Personen
40- bis 60jährig	0.7 Personen
60- bis 80jährig	0.2 Personen
Total	5.0 Personen

*Bruno Kaufmann (Anthropologisches Forschungsinstitut Aesch (Schweiz)),  
Paläodemographie - Sichere Aussagen aus unsicheren Quellen? Paläodemographische Untersuchungen am Skelettmaterial der frühmittelalterlichen/mittelalterlichen Wüstung Berslingen (Kanton Schaffhausen)*

Berslingen ist eine früh- bis hochmittelalterliche Wüstung, die ca. 3 km von der Stadt Schaffhausen entfernt liegt. Die Wüstung Berslingen ist einerseits durch ihre Zeitstellung aussergewöhnlich, andererseits wurde ein grosser Teil der Siedlung ergraben, samt der zugehörigen Kirche und Friedhof.

Nachdem B. Kaufmann die allgemeinen Grabungsbedingungen erläutert hatte, stellte er vor allem die Frage nach der minimalen bzw. maximalem Skelettzahlen. Bei Friedhofsgrabungen wird ein Anthropologe immer vor das Problem, der nicht mehr im anatomischen Verband liegenden menschlichen Knochen, den sog. "Streufunden" gestellt (im archäologischen Fachjargon als "Funde" bezeichnet). In den häufigsten Fällen lassen sich solche Einzelknochen nicht mehr den zugehörigen Individuen zuordnen. Insofern gehen die individual-diagnostischen Informationen, die durch ein Skelett vorliegen würden, verloren. Anhand ausgewählter Knochen (z.B. linkes oder rechtes Femur) lassen sich noch die wahrscheinliche Maximalbelegung des Friedhofs errechnen. Eine Grösse, deren Kenntnis von hervorragender Bedeutung ist, wenn der Forschende über Repräsentanz seiner Resultate Auskunft geben will.

Hr. Kaufmann zeigte den Anwesenden Aspekte der alltäglichen Arbeit eines im Feld tätigen Anthropologen.

#### Literatur

Höneisen M. (Hg.) 2000

Berslingen - ein verschwundenes Dorf bei Schaffhausen - Mittelalterliche Besiedlung und Eisenverhüttung im Durachtal. Schaffhauser Archäologie 3. Schaffhausen.

Kaufmann B. 2000

Die Bevölkerung von Berslingen - Anthropologische Bearbeitung der Gräber. In: Berslingen - ein verschwundenes Dorf bei Schaffhausen - Mittelalterliche Besiedlung und Eisenverhüttung im Durachtal. Schaffhauser Archäologie 3. Schaffhausen, S. 173-181.

Frank Rühli, Thomas Böni (Orthopädische Universitätsklinik Balgrist, Zürich), Möglichkeiten und diagnostische Grenzen der Todesursachenbestimmung aus paläopathologischer Sicht

Hr. Rühli stellte aufgrund des anthropologischen Materials vom Spitalfriedhof St. Johann (Basel) die Möglichkeiten und Grenzen der Todesursachenbestimmung dar. Das Skelettmaterial des Spitalfriedhofes, welches in die zweite Hälfte des 19. Jahrhunderts datiert, eignet sich besonders gut für diesen Zweck, da aufgrund eines Sterberegisters die Todesursachen der meisten Bestattungen bekannt sind.

*Jürg Schott (Universitätsklinikum Carl Gustav Carus, Technische Universität Dresden), Zur Modellierung der Geburtlichkeit für früh- bzw. praekulturelle Bevölkerungen*

Im Zentrum des Referates stand die Überlegung, dass das fertile Potential (e) der Frauen (einer Kohorte) einer historischen bzw. prähistorischen Bevölkerung durch die Geburtenfolge

ausgeschöpft wurde. Solche historischen bzw. prähistorischen Bevölkerungen wiesen in der Regel ein geringes Wachstum auf, ihre Nettoreproduktionsrate (NRR) lag also bei ca. 1. Dabei misst die Nettoreproduktionsrate "die durchschnittliche Anzahl lebendgeborener Töchter, die eine hypothetische Generation von üblicherweise ursprünglich 100'000 weiblichen Personen im Laufe ihres Lebens gebären würden, wenn sich weder die zugrundegelegten altersspezifischen Geburten- noch die altersspezifischen Sterbeziffern veränderten" (Definition NRR nach Höhn 1987: S. 115). Hinter dieser relativ komplizierten Umschreibung steckt die Überlegung, dass eine Population dann wächst, wenn (von kurzfristigen Schwankungen abgesehen) jede Kohorte mehr Nachkommen hinterlässt, als sie selbst umfasst, oder, anders ausgedrückt, wenn eine Frauenkohorte mehr Töchter hinterlässt, als sie selbst umfasst (aus Mueller 1993: 223). Der gegenteilige Fall liegt natürlich bei einem negativen Bevölkerungswachstum vor. Dabei bedeutet  $NRR > 1.0$  eine wachsende,  $NRR = 1.0$  eine gleichbleibende,  $NRR < 1.0$  eine schrumpfende Bevölkerung.

Nun zeigt es sich, dass bestimmte biologische und demographische Parameter relativ konstant sind. So liegt das fertile Alter einer Frau zwischen dem 15. und 45. Lebensjahr (resp. 50. Lebensjahr). Historisch-demographische Untersuchungen ergeben einen beinahe konstanten Geburtenabstand von  $a = 1.8$  bis 2.2 Jahre. Daher sollte sich das fertile Potential ( $e$ ) einer anthropologischen Bevölkerung (z.B. Gräberfeldbevölkerung) mittels der Nettoreproduktionsrate NRR, welche in den meisten Fällen im Bereich von 1.0 liegt, erfassen lassen.

#### Literatur

Höhn Ch., Bolte K.M., Gisser R., Hussmann R. 1987  
Mehrsprachiges Demographisches Wörterbuch. Schriftenreihe des Bundesinstitutes für Bevölkerungsforschung, Sonderheft 16. Boppard am Rhein, S. 223.

Mueller U. 1993  
Bevölkerungsstatistik und Bevölkerungsdynamik. Berlin.

*Eberhard Wormer (Universität München), Rekonstruktion von Mortalitäts- und Fertilitätsprozessen nach Physikatsberichten der Landgerichtsärzte aus den Jahren 1858 bis 1861*

Beitrag findet nicht statt.

*Marc Luy (Universität Rostock), Eine Möglichkeit der Sterbetafelkonstruktion bei grossen Altersspannen in der Paläodemographie*

Marc Luy zeigt anhand der Friedhofsbevölkerung von Ikiztepe, mit welchen Problemen sich ein Demograph aufgrund von paläodemographischen Daten auseinandersetzen muss.

Ikiztepe selbst ist ein frühbronzezeitlicher Friedhof am Schwarzen Meer. Der Friedhof ist vollständig ausgegraben. Die Skelette weisen mehrheitlich einen sehr guten Erhaltungszustand auf. Es liegen 673 Individuen mit einem ausgewogenen Geschlechterverhältnis vor, die Population von Ikiztepe zeichnete sich durch einen grossen Wohlstand aus.

Herausragendes Merkmal anthropologisch-demographischer Daten sind die z.T. sehr weit gefassten Altersspannen. Das Grab-Nr. x soll als Beispiel dienen: es handelt sich hier um eine Frau, welche wahrscheinlich zwischen dem 30. und 50. Lebensjahr verstarb. Für einen Demographen sind solche Altersangaben natürlich ungewohnt. Wie soll man solche grosse Alters-

spannen berücksichtigen? Berücksichtigt man den Mittelwert, also in diesem Falle eine 40jährige Frau, so kommt es zu Abweichungen. Hr. Luy berechnete nun zuerst je eine Sterbetafel aufgrund der unteren und der oberen Altersgrenzen, und erhält so zwei unterschiedliche Sterbetafeln für dieselbe Bevölkerung. Die eine Sterbetafel ergibt eine Lebenserwartung von 22 Jahre, die andere eine solche von 28 Jahren. Werden die Erlebenswahrscheinlichkeiten graphisch dargestellt, ergibt dies zwei mehr oder weniger parallel verlaufende Linien, die einen Bereich definieren, in welchem mögliche Sterbetafelbevölkerungen mit der vorgegebenen Altersstruktur liegen können. Eine graphische Darstellung der Erlebenswahrscheinlichkeiten aufgrund der Mittelwerte liegt erwartungsgemäss zwischen den beiden anderen Linien.

Hr. Luy stellt nun die Überlegung an, dass innerhalb der angegebenen Altersspanne eines beliebigen Individuums die Wahrscheinlichkeit gleich gross ist, dass bewusstes Individuum in einem bestimmtem Abschnitt der Altersspanne liegt. Mit unserem Beispiel erklärt, heisst dies: erwähnte Frau kann mit gleich grosser Wahrscheinlichkeit 30-, 31-, 32-,... oder 50jährig sein. Deshalb kann diese Wahrscheinlichkeit statistisch berücksichtigt werden. Die solcherart berechnete Sterbetafel lässt sich wiederum als Erlebenswahrscheinlichkeitenfunktion graphisch darstellen. Wird nun noch der 95% Konfidenzbereich dargestellt, so erhält man einen sehr engen Vertrauensbereich, indem diese anthropologisch definierte Bevölkerung liegen kann, mit einer unteren Lebenserwartung von ca. 24 und einer oberen Lebenserwartung von ca. 26 Jahren.

Hr. Luy hatte nun seitens amerikanischer Kolleginnen und Kollegen die Kritik erhalten, dass bei einer auf diese Weise betriebenen Demographie beliebige Werte verwendet werden können. Die Resultate dürfen nur als ein absolutes Zufallsprodukt bezeichnet werden. Der Referent hatte diese Kritik als Anregung aufgefasst und sie in die Tat umgesetzt. Er nahm die mit konventionellen anthropologischen Methoden erfassbare Alterslimite (0- bis 80jährig) als Grundlage und bestimmte mittels eines Zufallsgenerators jeweils die gleiche Anzahl (673 Individuen) von "Altersangaben". Diese Prozedur wiederholte er 500mal und stellte die so erhaltenen Erlebenswahrscheinlichkeiten graphisch dar. Diese Erlebenswahrscheinlichkeiten bündeln sich in einem engen Bereich, der aber trotzdem weit über den mit Intervallsberechnungen bestimmten Konfidenzbereich hinausgeht.

Schlussfolgerung: Genauere Altersangaben wären aus demographischer Sicht absolut wünschenswert.

Thomas Weiss (Universität Giessen), Geschlechtsspezifische Lebenserwartung in der Paläodemographie – Aussagemöglichkeiten und methodische Effekte

Referent verhindert, Vortrag von Ursula Wittwer-Backofen gehalten.

*Friedrich W. Rösing (Universität Ulm), Ursula Wittwer-Backofen (Universität Giessen,) Paläodemographische Altersstandards und kulturelle Zulassungsfiler*

Referent verhindert, Vortrag von Ursula Wittwer-Backofen gehalten.



Anschrift

Gerhard Hotz, dipl. nat.  
Amerbachstrasse 35  
CH - 4057 Basel

Eingang: 16.3.01

## Impressum

Bulletin der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie  
Bulletin de la Société Suisse d'Anthropologie  
herausgegeben von der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie (SGA/SSA)  
mit Unterstützung der Schweizerischen Akademie der Naturwissenschaften (SANW)

Redaktion ad interim:  
Andreas Cueni, Gerhard Hotz

Korreferentin (textes français):  
Isabelle Gemmerich, Brugg

Layout:  
Andreas Cueni, Kriens

Bezugsort:  
S. Ulrich-Bochsler, Historische Anthropologie, Medizinhistorisches Institut der Universität  
Bern, Fabrikstrasse 29d, CH - 3012 Bern  
Telefon 031/631 84 92. Fax 031/631 37 82. E-mail susi.ulrich-bochsler@mhi.unibe.ch.

Herstellung: Atelier d'Impression de l'Université de Genève  
Couverture: Montage Isabelle Gemmerich d'après un dessin original de Lucrezia Bieler-Beerli  
(Zürich) pour l'exposition du Musée d'Anthropologie de l'Université de Zürich

Erscheinungsweise: Vom Bulletin der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie erscheinen in  
der Regel zwei Hefte pro Jahr (Frühjahr, Herbst), die zusammen einen Band bilden.

ISSN 1420 - 4835

## DNA survival in Stone Age samples with enantiomeric D/L values of aspartic acid far greater than $80 \times 10^{-3}$

Alfred Czarnetzki, Graeme J. Nicholson and Carsten M. Pusch

### Abstract

A feature discovered by archaeologists in 1996 at the Stone Age burial grounds at al-Buhais 18 (Sharjah, UAE) which contained the remains of four simultaneously interred persons raised questions of the possible kinship relations between the individuals. Analysis of the residual nuclear deoxyribonucleic acid (DNA) molecules from these individuals demonstrated that at least two of the four skeletons share identical alleles at the polymorphic CD4 pentanucleotide (TTTTC)<sub>n</sub> repeat locus. Additional experimental procedures were introduced to the study in order to ensure authenticity of the obtained results. Furthermore, we show that there is no correlation between the degree of racemization of certain amino acids and the prediction of ancient DNA survival. Measuring absolute values of proline and hydroxyproline which are - amongst glycine - indicative of collagen appears more promising in determining informative samples that are applicable to PCR.

### Zusammenfassung

Im Jahr 1996 wurden steinzeitliche Gräber in der Nähe von al-Buhais 18 (Sharjah, Vereinigte Arabische Emirate) ausgegraben; eines dieser Gräber brachte die Überreste von vier simultan begrabenen Personen zu Tage und führte zu Spekulationen über eine mögliche Verwandtschaft dieser Individuen. Die Untersuchung und Interpretation residueller DNA Moleküle, extrahiert aus diesem Skelettmaterial, erbrachte, dass zumindest zwei der vier Individuen einen identischen CD4 Genotyp hatten. Die Analysen konnten allerdings bisher noch nicht in vollem Umfang durchgeführt werden, da die DNA durch Oxidation und/oder Hydrolyse erheblich fragmentiert war und auch in erheblichem Masse quantitativ reduziert vorlag. Zusätzliche experimentelle Prozeduren, unter Verwendung alternativer PCR-Oligonukleotide, wurden zur Untermauerung bzw. Replikation dieses Resultates durchgeführt. Es konnte ebenfalls gezeigt werden, dass die Bewertung des Razemisierungsgrades bestimmter Indikator-Aminosäuren nur eine bedingte Voraussage über den DNA-Erhalt im Knochenmaterial erlaubt. Das Messen des absoluten Aminosäuregehaltes von Prolin und Hydroxyprolin, die - neben Glyzin - indikativ für Knochenkollagen sind, erscheint hingegen für eine prognostische Bewertung PCR-tauglicher Proben weitaus vielversprechender zu sein.

### Introduction

During the 1996 archaeological excavations at al-Buhais 18 (United Arab Emirates, UAE), a Pre-pottery Neolithic site in which hundreds of human burials as well as associated settlement finds and features have been documented (for further details see [URL: [http://www.uni-tuebingen.de/uni/afa/index\\_de.html](http://www.uni-tuebingen.de/uni/afa/index_de.html)]), the remains of four simultaneously interred individuals and their grave goods were discovered (Fig. 1). After the documentation and recovery of the burials, the osteological analysis and interpretation of this unique feature as well as potential of a relationship among the interred persons remained open.

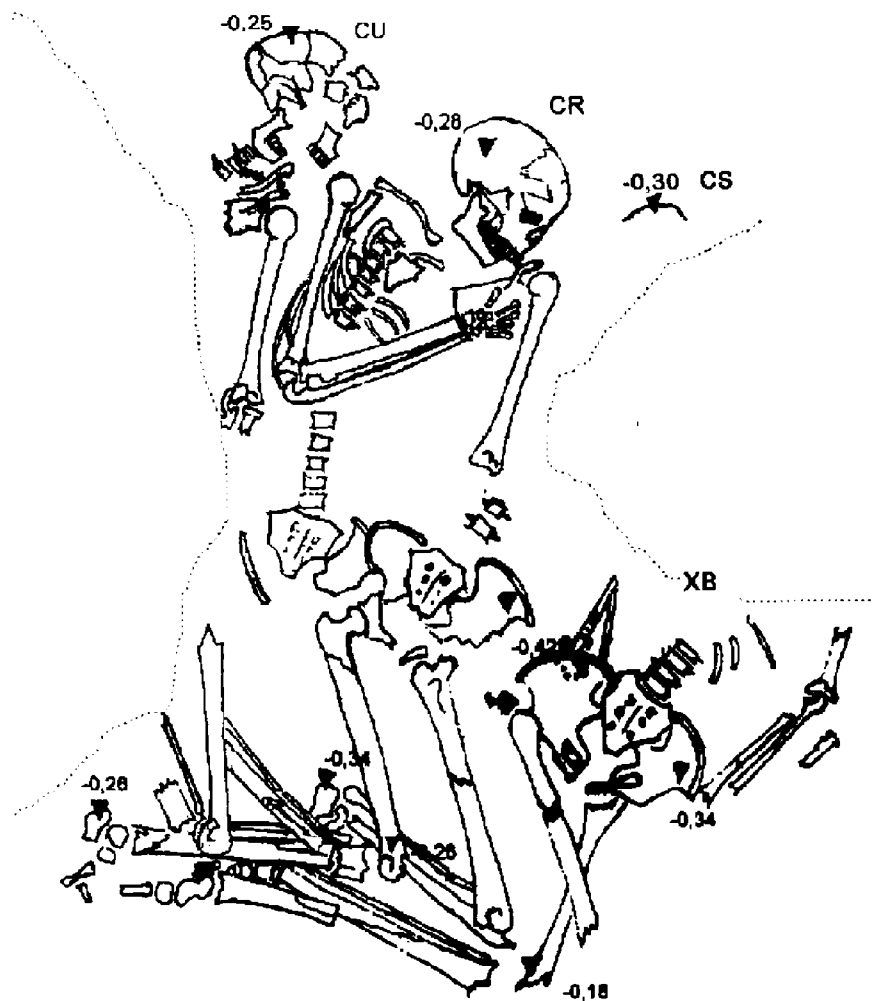


Fig. 1: Multiple burial consisting of individuals XB, CR, CS, CU at al-Buhais 18. Disturbed areas (during previous excavations) are indicated at both sides of the burial pit (drawing: Archaeological Archives Tübingen, modified).

Traditionally, physical anthropologists use morphological features on human remains to directly assess information about an individual's gender, age and the conditions under which they lived. The statistical analysis of epigenetic, morphological variants (discreta) can, under conditions with good bone preservation, allow anthropologists to make inferences about the genetic structure of and thus, the kinship relations within prehistoric societies. However, it should be noted that a direct association between the genetic character of an individual and epigenetic variants has not yet been demonstrated (Hauser/de Stefano 1989, Czarnetzki 2000). In addition, scientists from different fields of research have begun to analyze prehistoric bone material with alternative methods (Poinar et al. 1996, for reviews see Kelman and Kelman 1999 as well as Hofreiter et al. 2001, Pflretzschner 2000a and 2000b, Pflretzschner 2001). The analysis of trace elements for example has been used to determine patterns in nutritional practices within prehistoric populations (e.g. Sealy et al. 1991). It seems therefore logical that questions of kinship between individuals in an archaeological setting can best be addressed by the investigation of the fragmentary remains of residual ancient DNA (aDNA) present in hard and soft tissues (e.g. Hagelberg/Clegg 1991, Kurosaki

et al. 1993, Handt et al. 1994, Salo et al. 1994, Handt et al. 1996, Scholz et al. 1997a, Scholz et al. 1997b, Scholz et al. 1997c, Kelman/Kelman 1999, Gerstenberger et al. 1999, Schultes et al. 2000). Moreover, to determine the state of DNA survival within the hyaline collagen structure of prehistoric bone, the investigation of the content of ancient amino acids and certain D/L values thereof is believed to be a necessary prerequisite (Poinar et al. 1996).

Encoded hereditary information (i.e. DNA) specific to every individual is present in both the mitochondria and nucleus of every cell; thus also in the osteocytes of the bone matrix. After death, natural decomposition begins to degenerate the DNA macromolecule. Further decay of DNA is dependent on the intensity of weathering, the soil chemistry and further damaging reactions such as hydrolysis and oxidation. Under certain conditions of preservation, various sized (i.e. those with a low molecular weight) fragments of the original, high molecular weight DNA may be preserved in bone. Briefly, fortunate circumstances for a good molecular preservation is expected in environments with high salt concentrations at neutral pH or when frost or fast dehydration (i.e. mummification) occurs (Pääbo/Wilson 1991, Lindahl 1993). The condition and amount of highly degraded nucleic acids requires that sensitive methods are developed to extract these residual biomolecules from prehistoric bone samples. As shown below, the successful extraction, analysis and interpretation of residual aDNA has led to the identification of two possibly related individuals at al-Buhais 18.

## Materials and Methods

### Processing of bone samples and preparation for lysis

Only certain regions of the human skeleton are suitable for the successful extraction of residual DNA. Samples are preferably removed from the mid-distal or mid-proximal ends of the diaphyses of long bones where both compact and trabecular bone is present. Thus, under conditions with good bone preservation, sufficient organic components (collagen etc.) can be recovered for the isolation of residual DNA. In order to avoid any contamination while taking the samples, a number of precautions must be taken. Briefly, all steps in the processing and preparation took place under sterile conditions and were conducted on a clean bench with laminar flow (Bachofer Corp.). Latex gloves were worn during all experimental procedures; additionally, mouth masks and plexiglas face masks were worn at critical steps. With a dental drill up to three bone chips of 1-2 cm<sup>2</sup> per sample were excised and a 1-3 mm thick layer of the bone surface was removed to avoid any impurities attached to the sample. In order to maximize the surface for the following lysis process, the bone samples were reduced to a powder in liquid nitrogen. This procedure resulted in approximately 3-5 g of bone powder. Additionally, sample processing was also performed on a mock control (pig bone).

### Amino acid racemization

About 1.0 mg of dried pulverized bone taken from the compacta was hydrolyzed at 110C for 24 h in 200 µl 6 N <sup>2</sup>HCl in <sup>2</sup>H<sub>2</sub>O. After evaporation to dryness, the sample was first esterified (200 µl 2 N <sup>2</sup>HCl in CH<sub>3</sub>O<sup>2</sup>H for 15 min at 110C) and then trifluoroacetylated (100 µl trifluoroacetic anhydride (TFAA) for 10 min at 110C). The acylation reagent TFAA containing the amino acid derivatives was then decanted leaving the bulk of the inorganic salts adhering to the walls of the reaction vial. No further purification was found to be necessary. After removal of excess TFAA, the amino acid derivatives were dissolved in 20 µl of toluene and analyzed by selected-ion gas chromatography-mass spectrometry (SIM-GCMS) on a Chirasil-Val

column. The ions  $m/z$  140, 182 and 156 corresponding to alanine (ala), leucine (leu) and aspartic acid (asp), respectively, were selectively monitored. These ions are essentially free of deuterium in the -C position (Hodges/Smith 1994).

#### Extraction of ancient DNA

A series of tests for the optimization of aDNA protocols indicated that the phenol/chloroform treatment was found to be the most effective method for extracting the severely degraded nucleic acids from prehistoric bones of al-Buhais. In this study, a modified method utilizing this "phenolic crack" has been applied.

To 3.0 g of bone powder 15 ml of a lysis buffer containing 10 mM Tris (pH 8.0), 100 mM EDTA, and 1% SDS is added with a pipette. The mixture was incubated under constant rotation at 250 rpm (Cellshaker GS, Bachofer Corp.) at 37°C overnight. On the following day, the test tubes were centrifuged at room temperature at 6,000  $xg$  for 15 min. Subsequently, three phenol and two chloroform extractions were performed. The aqueous mixture was transferred into a new tube and precipitated with 2 Vol. of isopropanol for 20 min at -20°C. The DNA was then pelleted at 16,000  $xg$  for 20 min and dissolved into 400  $\mu$ l of Tris-EDTA buffer (TE, pH 8.0). In an Eppendorf reaction vessel, two treatments were conducted with the addition of 0.4 U collagenase enzyme (stock solution 1.0 ng/ml) and 1.0  $\mu$ l proteinase K (stock solution 20 mg/ml) for 50 min at 37°C and 60°C, respectively. The extractions described above were repeated twice with 1 Vol. of the recommended chemicals (approx. 400  $\mu$ l). A second precipitation was done O/N with 45  $\mu$ l 3 M NaOAc (pH 5.3) and 900  $\mu$ l ethanol at -20°C. The precipitate was then centrifuged at 14,000  $xg$  for 10 min, the pellet washed with 1.0 ml of 70% ethanol and resuspended in 50  $\mu$ l TE (pH 7.6). After the DNA solution has been prepared the extract itself was further purified from substances (humic acids, fulvic acids, iron ions, tannins etc.) that may have an inhibitory effect on the polymerase chain reaction (PCR). For this purification we used DNA miniprep columns of the respective kits (Qiagen, Macherey & Nagel). For equilibrating and loading of the columns we followed the instructions as specified by the manufacturer. After extraction and purification, the isolated DNA was further analyzed via PCR.

#### Application of human-specific short tandem repeat systems

The DNA in the cell nucleus is of the greatest importance in addressing questions concerning heredity and kinship relations of two or more individuals. A second "type" of DNA resides in the mitochondria of cells. However, due to the nature of its strictly maternal mode of transmission (without recombination processes), mitochondrial DNA (mtDNA) is not suitable for addressing the questions of heredity posed in this study.

On the basis of short tandem repeats (STRs) individual polymorphisms can be analyzed with respect to close hereditary relationships. STR systems are therefore well-suited for typing individuals and are thus also used in forensic medicine (e.g. Hagelberg et al. 1991, Gill et al. 1994). STRs are short sections of DNA (ca. 80-500 base pairs (bp)) which include a repetition of prominent nucleotide motifs of 2-6 bp in length. In this study, individual DNA was typed with both the STR system HumVWA (allele sizes: 134-166 bp, Möller et al. 1994) and HumCD4 (allele sizes: 86-126 bp, Edwards et al. 1991, Wall et al. 1993) utilizing the test kits for DNA typization, namely catalog nos. FK02 and FK05 (Serac Corp.).

### Polymerase chain reaction

Residual aDNA of the four sampled individuals from al-Buhais 18 was investigated with both the HumVWA and the HumCD4 STR system using a combination of hot start, two step, and feeding PCR (i.e. additional application of 2.0 U *Taq*-Polymerase after 15 cycles). The PCR assessments were carried out in a total volume of 50  $\mu$ l which included 0.5-15  $\mu$ l aDNA extract, 200 nM of each primer (Serac), 2.0 U of *Taq*-Polymerase (Goldstar), 200  $\mu$ M of each dNTP in a 1x buffer containing 1.5 mM MgCl<sub>2</sub>, 50 mM KCl, 10% DMSO, 5% glycerol, and 10 mM Tris-HCl (pH 8.9). The PCR program was conducted at 94°C for 4 min, 30 cycles at 94°C for 30 sec, 72°C for 75 sec, and a final step at 72°C for 7 min. PCR products were separated on 9% polyacrylamide gels, and surveyed under UV transillumination (254 nm) after staining with ethidium bromide.

### Controls

The greatest critique of results obtained from the isolation and analysis of aDNA is the possible contamination of samples through non-target modern or vintage DNA. In order to monitor the presence of contaminant DNA, several tests were performed along with the experiments. In this regard, a number of protocols have been published elsewhere and will therefore not presented here in detail (e.g. Pusch/Scholz 1997, Scholz/Pusch 1997, Pusch et al. 1998, Scholz et al. 1998). In addition, a highly sensitive PCR-mediated assay for contamination monitoring was applied to the mock control and the blank extractions as well (Pusch et al. 2000).

### Results

#### Analysis of degraded amino acids

Despite recent methodological and analytical criticism (Collins et al. 1999, Kolman/Tuross 2000) Poinar and colleagues (1996) proposed the degree of amino acid racemization as an indicator of the extent of DNA survival in prehistoric material. We also measured the extent of racemization of the indicative amino acids aspartic acid, alanine and leucine with the SIM-GCMS method using deuterium exchange to differentiate between racemate originally present in the sample and racemate arising from the hydrolysis and processing of the sample (Hodges/Smith 1994). The racemate contents of the four ancient samples XB, CR, CS and CU together with that of a modern control (pig) are listed in table 1. Only one criterion proposed by Poinar et al. (1996) as prerequisite for the presence of amplifiable DNA in ancient samples ( $D/L_{ala}$  and  $D/L_{leu} < D/L_{asp}$ ) was fulfilled by the samples measured. This indicates that the bone powder was not contaminated. The second criterion ( $D/L_{asp} < 80 \times 10^{-3}$ ), however, could not be met by the samples, thus indicating that the DNA extracts are refractory to PCR amplification. Alternatively, the presence of collagen was exemplary determined in one of the samples.

Tab. 1: Racemate content (D/L ratio) of bone samples.

sample	alanine	leucine	aspartic acid
XB	$190 \times 10^{-3}$	$56 \times 10^{-3}$	$293 \times 10^{-3}$
CR	$137 \times 10^{-3}$	$47 \times 10^{-3}$	$309 \times 10^{-3}$
CS	$157 \times 10^{-3}$	$68 \times 10^{-3}$	$338 \times 10^{-3}$
CU	$121 \times 10^{-3}$	$50 \times 10^{-3}$	$351 \times 10^{-3}$
modern control	$2 \times 10^{-3}$	$1 \times 10^{-3}$	$8 \times 10^{-3}$

For this, absolute values of the two indicative amino acids proline and hydroxyproline were measured and compared to values obtained from the modern pig bone. The amount of collagen in the ancient samples was 21.6% of the amount determined in modern bone which is within the values recovered from prehistoric samples displaying good preservation (DeNiro 1985, Ovchinnikov et al. 2000); with a moderate degree of racemization of proline (3.18% D-enantiomer; 1.71% in pig) and hydroxyproline (4.54% D-enantiomer; 2.38% in pig) suggesting that there are moderate levels of diagenetic modification (Ovchinnikov et al. 2000).

#### Analysis of degraded nucleic acids

The bone samples of individuals XB, CR, CS and CU provided aDNA in differing quantity and quality (Tab. 2, Fig. 2). In order to amplify defined fragments of prehistoric DNA by PCR, it was necessary to use small sequence tagged sites (STSs) in the range of <150-200 bp.

Tab. 2: Spectrophotometric measurement of aDNA extracts. Isolated soil DNA from al-Buhais 18 ground was also measured and was then used as reference value for the bone extracts. The amount of 20 ng/ $\mu$ l soil DNA was subtracted from the respective values obtained for the total isolates of XB, CR, CS and CU. This procedure gives insight into the proportion of human-specific DNA within raw extracts.

sample	total aDNA	corrected values
XB	85 ng/ $\mu$ l	65 ng/ $\mu$ l
CR	85 ng/ $\mu$ l	65 ng/ $\mu$ l
CS	30 ng/ $\mu$ l	10 ng/ $\mu$ l
CU	35 ng/ $\mu$ l	15 ng/ $\mu$ l
soil	20 ng/ $\mu$ l	_____

This increases the possibility of amplifying minute fragments of even severely degraded aDNA (e.g. Handt et al. 1996, Höss et al. 1996, Krings et al. 1997). In a number of attempts with the HumVWA system producing allele sizes of 134 bp-166 bp (modern Caucasian population) we have been unable to reach conclusive results. In contrast, with the smallest STR tested (i.e. HumCD4), PCR products could be amplified (Fig. 3). In a total volume of 50 l of PCR mixture the samples from individuals XB and CR produced identical amplicates. Both displayed heterozygosity at the nuclear CD4 locus with genotype 6-7 (i.e. 91 bp / 96 bp). In individual XB allele 7 was identified after reamplification of a 1/100 volume of the first round PCR whereas the individuals CS and CU were refractory to both amplification and reamplification. These results were independently confirmed by two other PCR approaches using further template aliquots. Compared to the modern allele sizes in Caucasian populations, the CD4 variant 7 (EMBL accession number Y11945) is a not yet described length polymorphism in modern DNA (Pusch/Scholz 1998). In order to prove the authenticity of this allele, PCR was performed with CD4-specific primers flanking the pentanucleotide (CTTTT)<sub>n</sub> polymorphic region in 5' and 3' direction, 103-bp upstream (position 199-217) and 108-bp downstream (position 520-499), respectively. This procedure has already been successfully applied to individuals from the Middle Ages (Pusch/Scholz 1998). The overall PCR results using informative primer constellations assigned this 96 bp-long sequence variant of the examined CD4 segment to human 12p13 (data not shown).



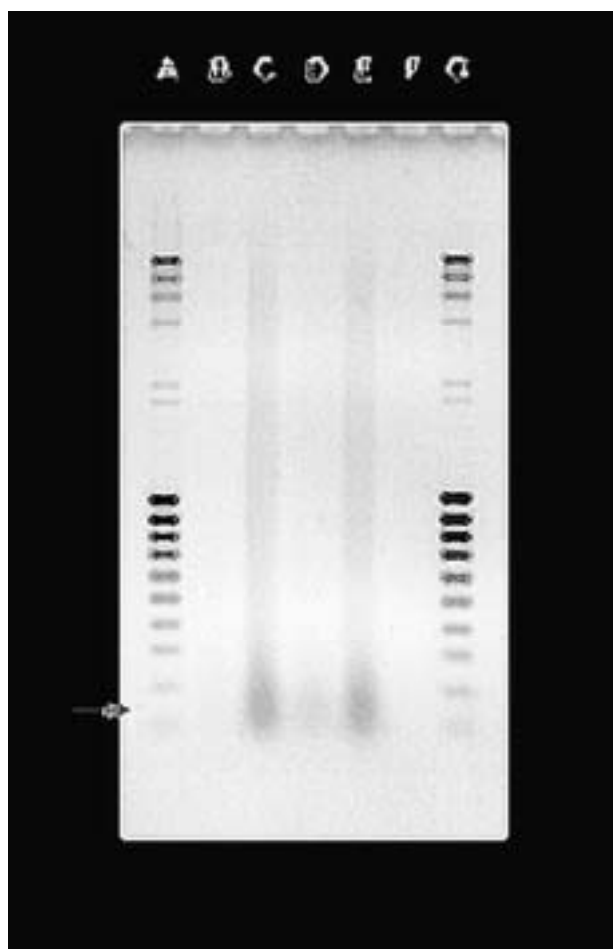


Fig. 2: Gelectrophoretic separation of the isolated aDNA derived from individuals XB, CR, CS and CU. A 1.2% agarose gel was stained with ethidium bromide and the nucleic acids were viewed under 254 nm UV transillumination (EASY plus; Herolab Corp.). Lanes A and G: 100 bp ladder (MBI). B: CS; C: CR; D: CU; E: XB; and F: blank extraction. DNA location on the gel is indicated by an arrow.

## Discussion

It is noteworthy that the PCR results obtained from individuals XB and CR demonstrate the presence of amplifiable as well as authentic DNA. Authenticity of the obtained results is provided by the numerous control experiments that accompanied each step in the analysis of ancient remains (see Materials and Methods). Authenticity is further supported by (i) the state of collagen preservation which appears to be compatible with DNA preservation, (ii) the quantitation of nucleic acid molecules via subtractive UV/vis spectrophotometry indicating the presence of endogenous DNA, (iii) the absence of amplification products from negative, water and mock controls utilizing different contamination monitoring protocols, (iv) amplification of the used STR loci in a well-separated laboratory (i.e. no carry-over contamination with modern trace DNA), (v) reproducibility of results between extracts and when different primer pairs were used, and the fact that (vi) an obviously rare allelic variant has been retrieved.

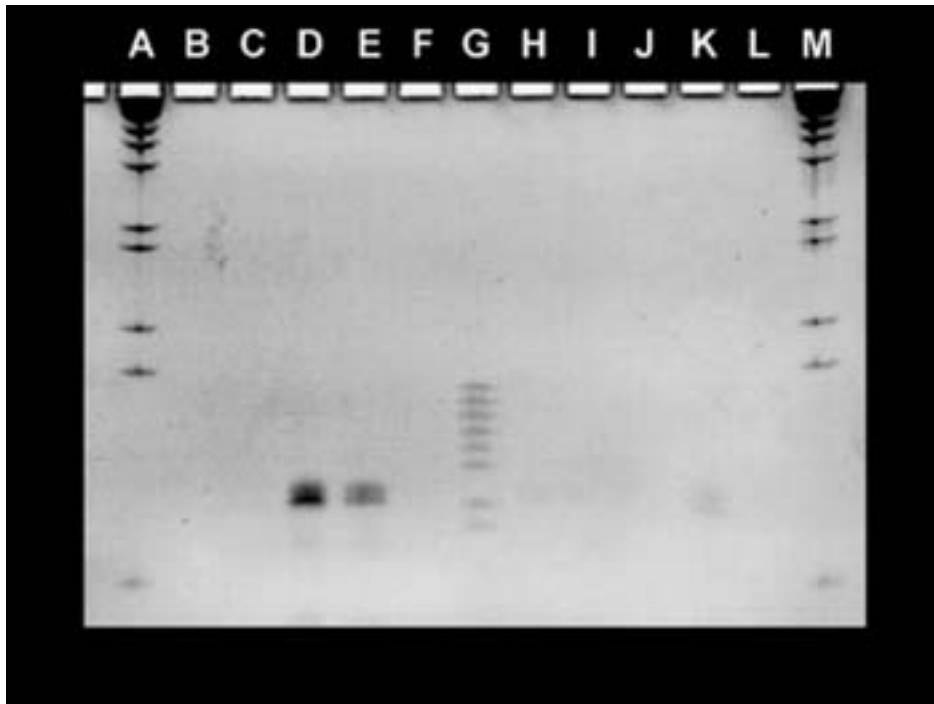


Fig. 3: PCR products amplified from aDNA templates of al-Buhais 18 individuals. HumCD4-specific DNA segments were separated on a 9% polyacrylamide gel, stained with ethidium bromide and viewed under UV transillumination with the EASY plus documentation system (Herolab Corp.). Lanes D and E were positive assays. Lanes A and M: DNA standard marker X (Boehringer Mannheim Corp.). PCR-assay 1/10 B: CS; C: CU; D: XB; E: CR; F: blank extraction I; G: CD4-specific allelic marker (Serac Corp.); PCR-assay 1/100 H: CS; I: CU; J: XB; K: CR; L: blank extraction II.

The racemization values of aspartic acid, leucine and alanine, however, show that all four samples should be refractory to PCR-based amplifications. We conclude therefore that the method proposed by Poinar and colleagues (1996) is only of minor application for palaeogenetic analyses. Further examination concerning the correlation between the amino acid content of bone material and the expected condition of DNA is currently employed and will no doubt elucidate the utility of such a diagnostic system (see also Collins et al. 1999). Our preliminary data from the analysis of the residual collagen content appears to be a promising starting point in this regard. Osteocytes are embedded into lacunae within the bone matrix, and are the sole target for DNA extraction. Given the fact that in mammalian bones the compact bone matrix contains about 80% (of weight) apatite  $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{OH}, \text{Cl}, \text{F}, \text{CO}_3)$ , water, non-collagen proteins, lipids and mucopolysaccharides, but only ~18% (of weight) is due to the protein collagen, it is a strong correlative for the presence of the minute amounts of nucleic acids. The proven survival of less abundant collagen structures in bone thus indicates that other biomolecules may also be preserved. In case of DNA preservation, we here show that it may even serve as an informative template in PCRs. Interestingly, the recent molecular genetic analysis of a ~29,000 years old Neanderthal recovered from the Mezmaiskaya Cave in the northern Caucasus (Golovanova et al. 1999) yielded comparable collagen preservation. Here, the amount of collagen-type debris extracted from a rib fragment was 22% of the average level extracted from modern bones, with 41.6% carbon and 14.7% nitrogen (Ovchinnikov et al. 2000). It appears that both, the influence of frost (Mezmaiskaya) and rapid desiccation (al-Buhais) may produce almost identical conditions for macromolecule preservation in the bone. Consistently, the Mezmaiskaya Neanderthal yielded mitochondrial amplification prod-

ucts of the HVR I D-loop control region of remarkable length (232 bp and 256 bp). Unfortunately, neither the absolute amount of aspartic acid, alanine, and leucine nor enantiomeric D/L values thereof have been determined in the specimen. Thus, a detailed comparison between the racemate contents of al-Buhais and Mezmaiskaya bone is not possible.

According to recent research, the common occurrence of allele 7 in individuals XB, CS and CR is not surprising. In an early medieval cemetery at Neresheim, Germany, this allele was also observed in three individuals (Pusch/Scholz 1998). Within closed populations in which a limited exchange of genetic material takes place the common mechanism influencing on genotypes is mainly random genetic drift. Thus, rare alleles are disproportionately present or will become lost within populations that are restricted by numerous barriers (e.g. geographical, cultural). It is unlikely that a negative selection of a specific DNA variant of the nuclear genome occurs completely (e.g. by bottleneck effects). Differently, such effects are known from mitochondrial haplotypes, where maternal lineages are quite easily lost in small populations. However, the unknown allelic variant at the CD4 locus (allele 7) is also evidenced by a recent serological sampling from Portugal. This means that modern allele frequencies as traced through a modern Caucasian reference population cannot be compared with that of a prehistoric population, regardless of spatial and temporal constraints. However, the genetic make-up of the individuals XB and CR at the CD4 locus is identical. With this feature it can be concluded that these two individuals are "most likely related"; but there is neither evidence for a first or second degree kindred nor do the data sufficiently demonstrate an unequivocal (i.e. statistically significant) kinship relationship. Moreover, the other allele, namely allele 6 is with ~30% one of the most frequent CD4 alleles in Caucasian populations (allele 5: 34.74%, allele 6: 30.53% and allele 10: 30.69%; Serac Corp.). Therefore, a significantly higher amount of confidence is required, as performed in multiple test series known from the application of nuclear DNA markers in forensic medicine. For research of aDNA, however, the use of particular polymorphic nuclear DNA markers is required. These should have an effective amplification size of approximately 100 bp (e.g. D17S928, 67-99 bp; D18S52, 114-130 bp; D18S57, 88-112 bp D18S70, 109-127 bp; ABI PRISM linkage mapping set, Perkin Elmer). These markers are currently used to further prove the relationship between XB and CR. The first three loci mentioned indicate homozygosity for XB and CR, whereas CU was refractory to any of the primer pairs tested (Broghammer et al.; unpublished data). It is necessary to further test the reliability of the XB and CR genotypes by repeating these data at least twice (Hofreiter et al. 2001). Also, we have to exclude that these homozygous allele combinations are erroneously created by allelic drop-out phenomena. The aim of further studies must also include the improvement of quantity and quality of the isolated residual DNA so that other, more effective methods may be utilized for the analyses performed on al-Buhais specimens. Nonetheless, the current data demonstrate that multidisciplinary collaboration among the fields of molecular genetics, palaeogenetics, prehistoric anthropology, archaeobiology and organic chemistry can efficiently answer questions about the prehistoric. Even more attractive in the case of the Neolithic station al-Buhais 18 is the opportunity to establish allele frequencies for the entirety of this prehistoric population. Comparison between al-Buhais and modern populations may lead to an understanding of geographically restricted genome diversities that originated within the last 7,000 years.

#### Acknowledgements

We are indebted to N. Blin (Institute of Anthropology and Human Genetics, Tübingen) for his continuous and invaluable commitment in establishing interdisciplinary work groups. Special thanks to H.-

P. Uerpmann (Institute of Archaeobiology, Tübingen) for generously donating the ancient bone samples, and also to S. Hengst (BfaV, Tübingen) and M. Broghammer (MGL, Tübingen) for technical assistance. Furthermore, we are grateful to I. Giddings (MGL, Tübingen) and T. Prindiville (Institute of Proto- and Prehistory) for critical comments on the manuscript.

#### Literature

Collins M.J., Waite E.R., van Duin A.C.T. 1999

Predicting protein decomposition: the case of aspartic-acid racemization kinetics. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 354, p. 51-64.

Czarnetzki A. 2000

Epigenetische Skelettmerkmale im Populationsvergleich. Eine Apologie. *Bull. Soc. Suisse d'Anthrop.* 6(1), p. 1-88.

DeNiro M.J. 1985

Postmortem preservation and alteration of *in vivo* bone collagen isotope ratios in relation to palaeodietary reconstruction. *Nature* 317, p. 806-809.

Edwards M.C., Clemens P.R., Tristan M., Pizzuti A., Gibbs R.A. 1991

Pentanucleotide repeat length polymorphism at the human CD4 locus. *Nucleic Acids Res.* 19, p. 4791.

Gerstenberger J., Hummel S., Schultes T., Hack B., Herrmann B. 1999

Reconstruction of a historical genealogy by means of STR analysis and Y-haplotyping of ancient DNA. *Eur. J. Hum. Genet.* 7 (4), p. 469-77.

Gill P., Ivanov P.L., Kimpton C., Piercy R., Benson N., Tully G., Evett I., Hagelberg E., Sullivan K. 1994

Identification of the remains of the Romanov family by DNA analysis. *Nat. Genet.* 6, p. 130-135.

Golovanova L.V., Hoffecker J.F., Kharitonov V.M., Romanova, G.P. 1999

Mezmaiskaya Cave, p. A Neanderthal occupation in the Northern Caucasus. *Curr. Anthropol.* 40, p. 77-86.

Hagelberg E., Bell L.S., Allen T., Boyde A., Jones S.J., Clegg J.B. 1991

Analysis of ancient bone DNA, p. techniques and applications. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. Biol. Sci.* 333, p. 399-407.

Hagelberg E., Clegg J. 1991

Isolation and characterization of DNA from archaeological bone. *Proc. R. Soc. Lond. Biol.* 244, p. 45-50.

Handt O., Krings M., Ward R.H., Pääbo S. 1996

The retrieval of ancient human DNA sequences. *Am. J. Hum. Genet.* 59, p. 368-376.

Handt O., Richards M., Trommsdorff M., Kilger C., Simanainen J., Georgiev O., Bauer K., Stone A., Hedges R., Schaffner W., Utermann G., Sykes B., Pääbo S. 1994

Molecular genetic analyses of the Tyrolean ice man. *Science* 264, p. 1775-1778.

Hauser G., de Stefano G.F. 1989

Epigenetic variants of the human skull. *Schweizerbart, Stuttgart.*

Hodges R.S., Smith J.A. 1994

Peptides - Chemistry, structure and biology. *Escom, Leiden.*

- Hofreiter M., Serre D., Poinar H.N., Kuch M., Pääbo S. 2001  
Ancient DNA. *Nature Rev. Genet.* 2, p. 353-359.
- Höss M., Jaruga P., Zastawny T.H., Dizdaroglu M., Pääbo S. 1996  
DNA damage and DNA sequence retrieval from ancient tissues. *Nucleic Acids Res.* 24, p. 1304-1307
- Kelman L.M., Kelman Z. 1999  
The use of ancient DNA in paleontological studies. *J. Vertebrate Paleont.* 19, p. 8-20.
- Kimpton C.P., Walton A., Gill P. 1992  
A further tetranucleotide repeat polymorphism in the vWF gene. *Hum. Mol. Genet.* 1, p. 287.
- Kolman C.J., Tuross N. 2000  
Ancient DNA analysis of human populations. *Am. J. Phys. Anthrop.* 111, p. 5-23.
- Krings M., Stone A., Schmitz R.W., Krainitzki H., Stoneking M., Pääbo S. 1997  
Neandertal DNA sequences and the origin of modern humans. *Cell* 90, p. 19-30.
- Kurosaki K., Matsushita T., Ueda S. 1993  
Individual DNA identification from ancient human remains. *Am. J. Hum. Genet.* 53, p. 638-643.
- Lindahl T. 1993  
Instability and decay of the primary structure of DNA. *Nature* 362, p. 709-715.
- Möller A., Meyer E., Brinkmann B. 1994  
Different types of structural variations in STRs: HumFES/FPS, HumVWA and HumD21S11. *Int. J. Leg. Med.* 106, p. 319-323.
- Ovchinnikov I.V., Gotherstrom A., Romanova G.P., Kharitonov V.M., Liden K., Goodwin W. 2000  
Molecular analysis of Neanderthal DNA from the northern Caucasus. *Nature* 404, p. 453-454.
- Pääbo S., Wilson A.C. 1991  
Miocene DNA sequences – a dream come true ? *Curr. Biol.* 1, p. 45-46.
- Pfretschner H.U. 2000a  
Microcracks and fossilization of Haversian bone. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 216, p. 413-432.
- Pfretschner H.U. 2000b  
Pyrite formation in Pleistocene long bones – a case of very early mineral formation during diagenesis. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 217, p. 143-160.
- Pfretschner H.U. 2001  
Pyrite in fossil bone. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 220, p. 1-23.
- Poinar H.N., Höss M., Bada J.L., Pääbo S. 1996  
Amino acid racemization and the preservation of ancient DNA. *Science* 272, p. 864-866.
- Pusch C., Scholz M. 1997  
DNA Extraction from ancient human bones via enzymatic treatment. *Trends Genet.* 13, p. 417. Technical Tips Online, TTO (<http://www.biomednet.com/db/tto>) T01217.
- Pusch C., Scholz M. 1998  
A novel 96-bp allelic variant of the polymorphic CD4-pentanucleotide locus mapping to 12p13 retrieved from 1,500-year-old nuclear DNA of four alamannic individuals from Neresheim (Germany). *Bull. Soc. Suisse d'Anthrop.* 4, p. 7-11.

- Pusch C.M., Bachmann L., Broghammer M., Scholz M. 2000  
Internal *Alu*-polymerase chain reaction, p. A sensitive contamination monitoring protocol for DNA extracted from prehistoric animal bones. *Anal. Biochem.* 284, p. 408-411.
- Pusch C.M., Giddings I., Scholz M. 1998  
Repair of degraded duplex DNA from prehistoric samples using *Escherichia coli* DNA polymerase I and T4 DNA ligase. *Nucleic Acids Res.* 26, p. 857-859.
- Salo W.L., Aufderheide A.C., Buikstra J., Holcomb T.A. 1994  
Identification of *Mycobacterium tuberculosis* DNA in a pre-Columbian Peruvian mummy. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91, p. 2091-2094.
- Scholz M., Czarnetzki A., Pusch C. 1997a  
Poster demonstration at the 5<sup>th</sup> International Conference on Molecular Biology and Evolution, 1.-4. Juni, Garmisch-Partenkirchen (Germany). Messages from the past, p. Who is who in ancient societies? Relationship determinations on prehistoric total human DNA reveal an extraordinary allele via STR system unknown in previous HumCD4-DNA standard.
- Scholz M., Giddings I., Pusch C.M. 1998  
A polymerase chain reaction inhibitor of ancient hard and soft tissue DNA extracts is determined as human collagen type I. *Anal. Biochem.* 259, p. 283-286.
- Scholz M., Hengst S., Pusch C. 1997b  
Poster demonstration at Ancient DNA IV, 5.-7. Juni, Göttingen (Germany). Archaeometry, death and burial, p. Kinship determinations at the Merovingian burial site of Neresheim, Germany.
- Scholz M., Hengst S., Pusch C. 1997c  
Poster demonstration at Medieval Europe, An International Conference of Medieval and Later Archaeology, 1.-4. October, Brügg (Belgium). Genetic determination of family relationships among individuals in an early Medieval graveyard.
- Scholz M., Pusch C. 1997  
An efficient isolation method for high-quality DNA from ancient bones. *Trends Genet.* 13, p. 249. Technical Tips Online, TTO, p. (<http://www.biomednet.com/db/tto>) T01045.
- Schultes T., Hummel S., Herrmann B. 2000  
Ancient DNA-typing approaches for the determination of kinship in a disturbed collective burial site. *Anthrop. Anz.* 58 (1), p. 37-44.
- Sealy J.C., van der Merwe N.J., Sillen A., Krueger F.J., Krueger H.W. 1991  
<sup>87</sup>Sr/<sup>86</sup>Sr as a dietary indicator in modern and archaeological bone. *J. Arch. Sci.* 18, p. 399-416.
- Wall W.J., Williamson R., Petrou M., Papaioannou D., Parkin B.H. 1993  
Variation of short tandem repeats within and between populations. *Hum. Mol. Genet.* 7, p. 1023-1029.

Adresses

Alfred Czarnetzki  
Osteological Collection of the University of Tübingen  
Dept. of Palaeoanthropology and Osteology  
Eberhard-Karls University  
Wilhelmstrasse 27  
D-72074 Tübingen  
Tel.: (49) 7071-2976164, Fax: (49) 7071-296409  
E-mail: palaeoczarn@uni-tuebingen.de

Graeme J. Nicholson  
Institute of Organic Chemistry  
Eberhard-Karls University  
Auf der Morgenstelle 11  
D-72076 Tübingen  
E-mail: gnicholson@uni-tuebingen.de

Carsten M. Pusch  
Institute of Anthropology and Human Genetics  
Eberhard-Karls University  
Wilhelmstrasse 27  
D-72074 Tübingen  
Tel.: (49) 7071-2972192, Fax: (49) 7071-296409  
E-mail: carsten.pusch@uni-tuebingen.de

Eingang: 18. 10. 2001

## Impressum

Bulletin der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie  
Bulletin de la Société Suisse d'Anthropologie  
herausgegeben von der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie (SGA/SSA)  
mit Unterstützung der Schweizerischen Akademie der Naturwissenschaften (SANW)

Redaktion ad interim:  
Andreas Cueni, Gerhard Hotz

Korreferentin (textes français):  
Isabelle Gemmerich, Brugg

Layout:  
Andreas Cueni, Kriens

Bezugsort:  
S. Ulrich-Bochsler, Historische Anthropologie, Medizinhistorisches Institut der Universität  
Bern, Fabrikstrasse 29d, CH - 3012 Bern  
Telefon 031/631 84 92. Fax 031/631 37 82. E-mail susi.ulrich-bochsler@mhi.unibe.ch.

Herstellung: Atelier d'Impression de l'Université de Genève  
Couverture: Montage Isabelle Gemmerich d'après un dessin original de Lucrezia Bieler-Beerli  
(Zürich) pour l'exposition du Musée d'Anthropologie de l'Université de Zürich

Erscheinungsweise: Vom Bulletin der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie erscheinen in  
der Regel zwei Hefte pro Jahr (Frühjahr, Herbst), die zusammen einen Band bilden.

ISSN 1420 - 4835