W+W Special Paper B-22-1

Homininen-Schädel: „Stolpersteine“ des Grundtypmodells?

Eine schöpfungstheoretische Deutung der Funde von Dmanisi

Benjamin Scholl
November 2022

https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-22-1_dmanisi.pdf

Bild: Der Schädel D2700 aus Dmanisi in Georgien (Wikimedia: Rama, CC BY-SA 3.0 fr)

Inhalt

Kompakt 3

1. Einleitung 4

2. Das Grundtypmodell der Homininen nach Brandt (2017) 4

3. Die Schädelflächenvergleiche nach Schroeder et al. (2017) 6

3.1 Die Methoden der Schädelflächenvergleiche 6
3.2 Die Schädelvergleiche nach einzelnen Fossilien 6
3.3 Die Ergebnisse der Schädelanalysen auf Artniveau 7
3.4 Diskussion der Schädelvergleiche 9

4. Wie menschlich war *Homo erectus* aus Dmanisi? 10

4.1 Wie menschenähnlich waren die fünf Schädel aus Dmanisi? 10
4.2 Waren die Schädel von Dmanisi außergewöhnlich klein? 12
4.3 Wie menschlich war das Körperskelett aus Dmanisi? 13
4.4 Welche menschlichen Fähigkeiten legen die Steinwerkzeuge aus Dmanisi nahe? 15
4.5 Parallelen zwischen *Homo erectus* aus Dmanisi und Afrika belegen hohe kognitive Fähigkeiten trotz kleiner Schädel 17
4.6 Exkurs: Wie menschlich war „*Homo*“ *habilis*? 18

5. Fazit 21

Glossar 22

Anhang 23

Literatur 38

Homininen-Schädel: „Stolpersteine“ des Grundtypmodells?

Eine schöpfungstheoretische Deutung der Funde von Dmanisi

Benjamin Scholl

Die Schädel von *Homo erectus* aus Georgien und von *„Homo“ habilis* aus Afrika gelten als mögliche Übergangsformen in der Evolution des Menschen. Damit könnten sie dem Grundtypmodell widersprechen, wonach Menschen und nichtmenschliche Homininen keine gemeinsamen Abstammungsbeziehungen aufweisen. Anhand neuerer Studien wird der Frage nachgegangen, ob diese Formen aus Grundtyp-Perspektive tatsächlich problematische „Stolpersteine“ darstellen.

Abb. 1 Der Schädel D2700 sowie vier weitere Schädel aus Dmanisi in Georgien werden teilweise als Übergangsformen von großaffenähnlichen Australopithecinen zu echten Menschen angesehen. Die Ergebnisse einer Studie von Schroeder et al. (2017) weisen aber selbst bei den meisten Homininen-Schädeln auf eine ziemlich klare Abgrenzung zwischen großaffenähnlichen Grundtypen* und echten Menschen hin. (Wikimedia: Rama, CC BY-SA 3.0 fr)

Kompakt

Schädel früher Homininen*[1] werden immer wieder als Evolutionsbelege einer mutmaßlichen Abstammung des Menschen aus affenähnlichen Vorfahren angeführt – wie zum Beispiel die kleinen Schädel von *Homo erectus ergaster georgicus* aus Dmanisi. Schroeder et al. (2017) verglichen anhand von Messpunkten verschiedene Flächen auf den Schädeln bei diesen und anderen Homininen. Ihre Ergebnisse lassen sich entgegen der Vorstellung, dass Homininen-Schädel „Stolpersteine des Grundtypmodells“ darstellen könnten, überraschend gut im Rahmen separat erschaffener Grundtypen von echten Menschen einerseits und großaffenähnlichen Australomorphen andererseits deuten. Außerdem widersetzt sich die enorme innerartliche Variabilität* der Homininen-Schädel ganz allgemein einer widerspruchsfreien Stammbaumrekonstruktion.

In der Fachliteratur finden sich viele weitere Argumente, die zur Grundtyp-Perspektive passen und verdeutlichen, dass die Homininen-Fossilien insgesamt (vgl. Wood & Boyle 2016), die Schädel und auch das Körperskelett (vgl. Lordkipanidze et al. 2007) prinzipiell eine Unterscheidung der Grundtypen der Australomorphen (inklusive des sogenannten *„Homo“ habilis*) und der echten Menschen ermöglichen. Besonders beachtenswert sind außerdem die kognitiven und technischen Fähigkeiten der Menschen von Dmanisi vor 1,77 bis 1,85 MrJ (Millionen radiometrischen Jahren) in der Werkzeugherstellung (Baena et al. 2010; Ferring et al. 2011). Diese Funde belegen zusammen mit Acheuléen-Funden aus Afrika (Semaw et al. 2020), dass ein kleines Gehirn bei den Menschen von Dmanisi kein Argument für eine nichtmenschliche Intelligenz darstellt. Alles in allem kann man daher *Homo erectus* aus Dmanisi mit guten Argumenten aus Grundtyp-Perspektive als echten Menschen deuten.

[1] Begriffe, die mit einem * markiert sind, werden im Glossar erläutert.

1. Einleitung

In evolutionären Modellen zur Entstehung des Menschen werden Schädel verschiedener fossiler Arten häufig angeführt, um eine Entwicklung von Affen zu Menschen zu belegen. Dazu gehören insbesondere die sogenannten *„Homo"*-Arten *rudolfensis, habilis* und *naledi* mit zweifelhaften menschlichen Merkmalen einerseits und andererseits vor allem die angeblich „primitiv" gebauten Schädel von *Homo erectus/ergaster* aus Dmanisi in Georgien (vgl. Lordkipanidze et al. 2013). So heißt es in der deutschsprachigen Wikipedia: „Die homininen* Fossilien von Dmanisi gelten als mögliches Bindeglied zwischen den frühesten Vertretern der Gattung *Homo* aus Afrika und den späteren aus Asien bekannten Fossilien des *Homo erectus*".[2] Sigrid Hartwig-Scherer schrieb 2002(b) über den neu entdeckten Schädel D2700 (s. Abb. 1) mit nur ca. 600 cm³ Gehirnvolumen (eigentlich Schädelkapazität) im *Studium Integrale Journal*, dass „die Befunde eher auf Australopithecinen [bzw. *„Homo" habilis*] hinweisen […]." Allerdings wird dieser Schädel heute allgemein *Homo erectus (ergaster georgicus)*[3] zugeordnet. Michael Brandt (2017, 93) stuft die Dmanisi-Funde im Werk „Frühe Homininen" als echte Menschenform *Homo erectus* ein und nicht als großaffenähnliche Australopithecinen. Die Frage lautet daher: Sind die genannten Schädel tatsächlich einerseits „Stolpersteine" des Grundtypmodells* und andererseits ein klarer Hinweis auf eine Evolution der Gattung *Homo* aus großaffenähnlichen Vorfahren?

Eine Studie zum mathematischen Schädelvergleich der Homininen von Lauren Schroeder et al. (2017) führt vor diesem Hintergrund zu überraschenden Ergebnissen. Diese werden zunächst vorgestellt und anschließend der Sichtweise des Grundtypmodells nach Brandt (2017) gegenübergestellt und hinsichtlich neuerer paläoanthropologischer Ergebnisse diskutiert.

2. Das Grundtypmodell der Homininen nach Brandt (2017)

Während man im evolutionären Modell davon ausgeht, dass sich der gemeinsame Vorfahr von Schimpanse und Mensch vor 5 bis 7 MrJ (Millionen radiometrischen Jahre) über viele verschiedene Zwischenstufen zu Schimpansen und Menschen entwickelte, verfolgt das Grundtypmodell einen ganz anderen Ansatz. Hier wird von getrennt erschaffenen, aber spezialisierungsfähigen Grundtypen ausgegangen.

Aus dem Grundtypmodell kann man generell die Erwartung ableiten, dass Arten des gleichen Grundtyps sich untereinander im Allgemeinen stärker entsprechen als Arten eines davon unabhängigen Grundtyps. Natürlich können sich bei einzelnen Merkmalen, wie der Körpergröße, oder gewissen mikroevolutionären* Anpassungen an ähnliche Lebensräume (z. B. Fellbeschaffenheit oder Größe der Körperanhänge je nach Klima) Arten unterschiedlicher Grundtypen auch ähnlicher sein als verwandte Arten des gleichen Grundtyps, wenn diese in anderen Lebensräumen leben. Dies wurde insbesondere bei Verhaltensweisen für Vögel, Säugetiere und Menschen schon aufgezeigt, welche anderen Arten gleichartiger Lebensräume in vielen Verhaltensstrategien mehr ähnelten als verwandten Arten in andersartigen Lebensräumen (vgl. Scholl 2021). Vom allgemeinen Körperbau (so wie auch von kognitiven Fähigkeiten und der Genetik) wäre eine häufige und auffallend große Übereinstimmung zwischen Arten unterschiedlicher Grundtypen aber erklärungsbedürftig. Gründe dafür könnten sein, dass 1. funktionsmorphologische Zusammenhänge einen ähnlichen funktionalen Körperbau erfordern, dass 2. die Einordnung der Arten zu den jeweiligen Grundtypen fehlerhaft ist, oder dass 3. es gar keine abgrenzbaren Grundtypen gibt, weil es eine gemeinsame makroevolutive* Abstammung aller Lebewesen gibt.

[2] Wikipedia.de, aufgerufen am 25.02.2022, https://de.wikipedia.org/w/index.php?title=Hominine_Fossilien_von_Dmanissi&oldid=218433192.

[3] Die Systematik bei der Benennung der Funde aus Dmanisi ist umstritten. Manche benennen diese Art nur als *Homo georgicus*. Die meisten Wissenschaftler würden sie allerdings als Unterart von *Homo erectus* bezeichnen (vgl. Wood & Boyle 2016). Allerdings gibt es dieselbe Diskussion auch bei *Homo ergaster* (der frühe afrikanische *Homo erectus*), der dann als *Homo erectus ergaster* bezeichnet werden würde. Da nun die Funde aus Dmanisi in Georgien aber *Homo erectus ergaster* ähneln, wäre die aktuell am ehesten anerkannte Schreibweise: *Homo erectus ergaster georgicus*. Aus Grundtyp-Perspektive könnte man sogar *Homo sapiens erectus ergaster georgicus* schreiben, aber das erscheint doch etwas umständlich.

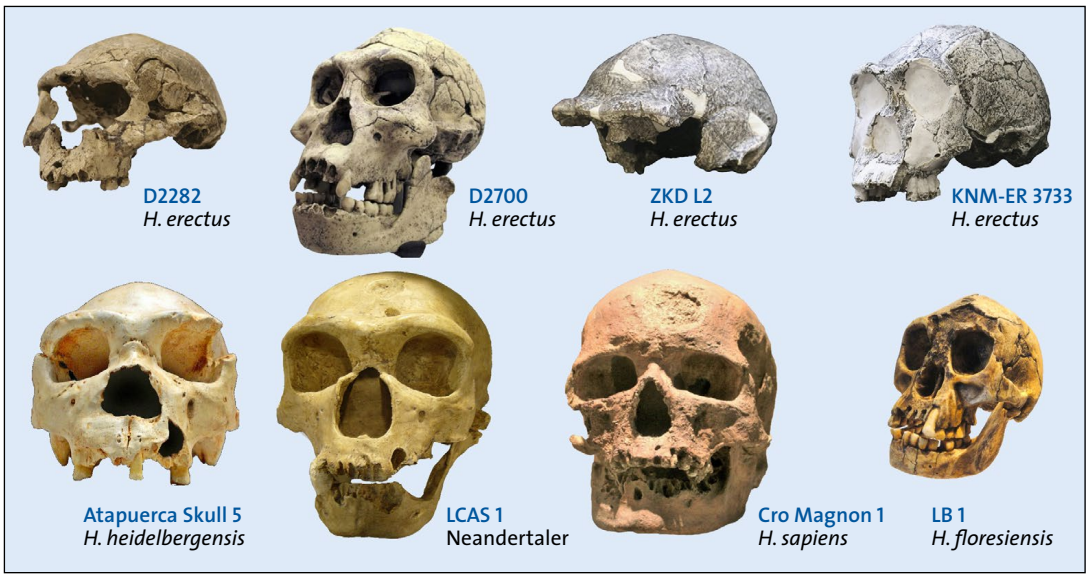


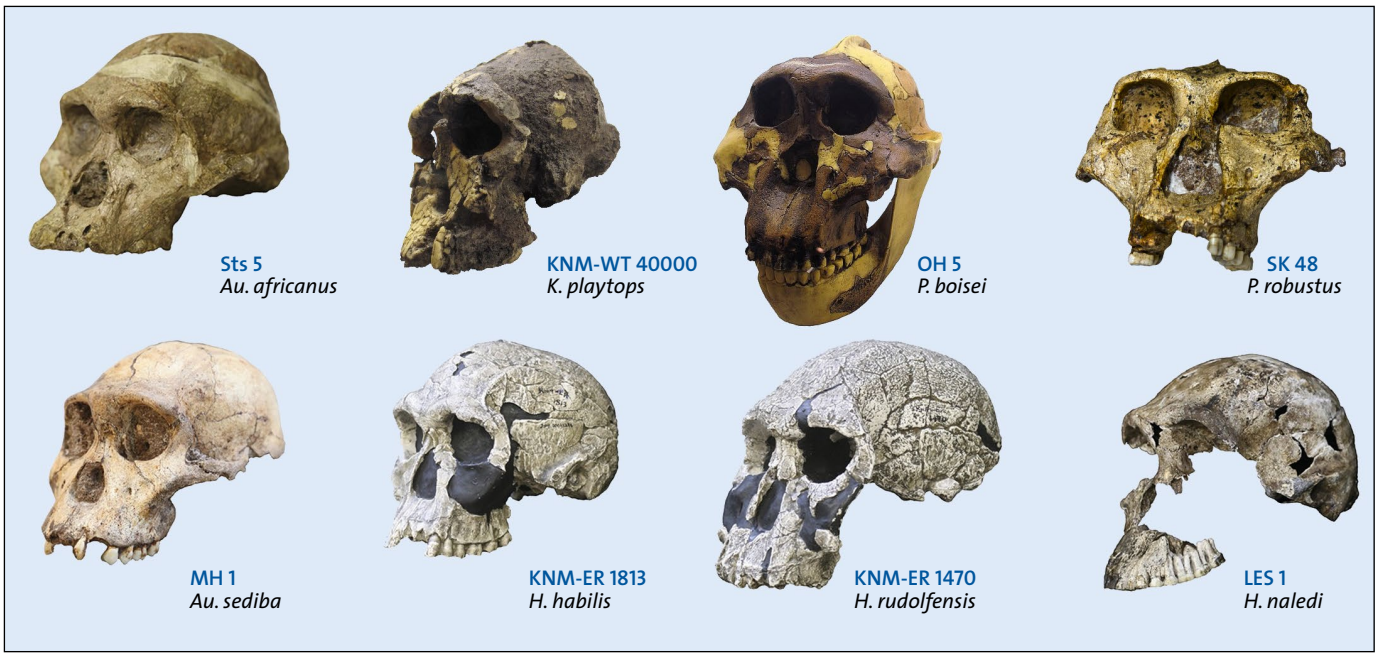
Abb. 2 Fossilien, die dem gemeinsamen Grundtyp echter Menschen zugeordnet werden (Größenverhältnisse nicht standardisiert). (nach Wikimedia: John Hawks et al. 2017, CC BY 4.0; Rama, CC BY-SA 3.0 FR; José-Manuel Benito Álvarez, CC BY-SA 2.5; Luna04, CC BY 2.5; 120, CC BY 2.5; Daderot, CC0)

Da Fossilien aber prinzipiell keine Etiketten mit korrekter Artzuschreibung oder Grundtyp-Zuordnung besitzen, ist es generell möglich, verschiedene Grundtypenmodelle zu entwerfen. Im deutschen Sprachraum wird im Werk „Frühe Homininen" von Michael Brandt (2017) das bisher umfassendste Grundtypmodell der Homininen zugrunde gelegt. Es soll daher für diese Arbeit als Referenz dienen. Brandt (2017) ordnet dem Grundtyp der echten Menschen aufgrund von Merkmalen des Körperskeletts sowie Kunst- und Werkzeugfunden folgende fossile Formen zu: *Homo erectus/ergaster* inklusive *H. erectus georgicus, H. floresiensis,* die *Homo*-Formen aus dem Mittelpleistozän (z. B. Heidelberger Mensch und Neandertaler) und *H. sapiens* (vgl. Abb. 2).

Nach Brandt (2017) sind folgende fossile Arten einem oder mehreren großaffenähnlichen Grundtypen zuzuordnen, die separat von den echten Menschen erschaffen worden sind: *Australopithecus* wie zum Beispiel *A. africanus* und *A. sediba*; *Paranthropus* wie zum Beispiel *P. boisei* und *P. robustus*, sowie die sogenannten *„Homo"*-Arten *„Homo" rudolfensis, habilis* und *naledi* (vgl. Abb. 3). Es existierten noch einige weitere und ältere fossile Arten der nichtmenschlichen Homininen (wie z. B. *Kenyanthropus platyops*), die aber von der Studie Schroeder et al. (2017) nicht einbezogen wurden und daher hier nicht näher thematisiert werden.

Die spannende Frage lautet nun, ob die Schädelflächen-Vergleiche von Schroeder et al. (2017) mehr Ähnlichkeiten der Schädel innerhalb der Grundtyp-Grenzen nach Brandt (2017) aufzeigen, oder ob sich stärkere Ähnlichkeiten zwischen Arten verschiedener Grundtypen (Menschen und nicht-menschliche Homininen) abzeichnen. Im letzteren Fall ergäben sich kritische Anfragen an das Grundtypmodell.

Abb. 3 Fossilien der Australomorphen, die einen oder mehrere großaffenähnliche Grundtypen bilden (Größenverhältnisse nicht standardisiert). (nach Wikimedia: John Hawks et al. 2017, CC BY 4.0; Rama, CC BY-SA 3.0 FR; Yisela Alvarez Trentini, CC BY-SA 4.0)



3. Die Schädelflächenvergleiche nach Schroeder et al. (2017)

3.1 Die Methode der Schädelflächenvergleiche

Die Schädel und Unterkiefer der verschiedenen Homininen sind zum Teil ziemlich unterschiedlich gebaut. Daher legten Schroeder et al. (2017) 19 markante Orientierungspunkte fest (vgl. Anhang Tab. 1), deren Abstände sie in Bezug auf fünf Flächen mittels der Generalisierten Prokrustus-Analyse* verglichen haben (s. Abb. 4; vgl. Anhang Tab. 2).

Schroeder et al. (2017) errechneten für je zwei Schädel, inwieweit sich diese untereinander hinsichtlich einer durch Markierungspunkte begrenzten Schädelfläche unterscheiden (vgl. Abb. 5). Sind die Unterschiede gering, bedarf es also nur einer geringfügigen Veränderung der Fläche beim ersten Fossil, um sie mit der entsprechenden Fläche beim zweiten Fossil zur Deckung zu bringen. Die Prokrustus-Analyse zweier Schädel lässt sich allerdings in beide Richtungen berechnen, je nachdem, welche Schädelfläche als Ausgang gewählt wird, sodass sich daraus keine evolutionären Abfolgen ableiten lassen. Solche Prokrustus-Analysen wurden insgesamt für alle verfügbaren Schädel in allen verfügbaren Zweierkombinationen anhand fünf verschiedener Flächen durchgeführt.

Insgesamt verwendeten Schroeder et al. (2017) für ihre Schädelvergleiche ca. vierzig verschiedene fossile Schädel von zwölf Homininen-Spezies (vgl. Anhang Tab. 3). Dabei sei angemerkt, dass die Autoren die Einordnung „Mittelpleistozäner *Homo*“ verwenden, und damit die beiden Menschenformen *Homo heidelbergensis* und Neandertaler gebrauchen. Um die Prokrustus-Analyse zu kalibrieren, wurden zudem 80 Schimpansenschädel (*Pan troglodytes*) und 100 Schädel erwachsener Afrikaner (*Homo sapiens*) als Vergleichswerte verwendet.

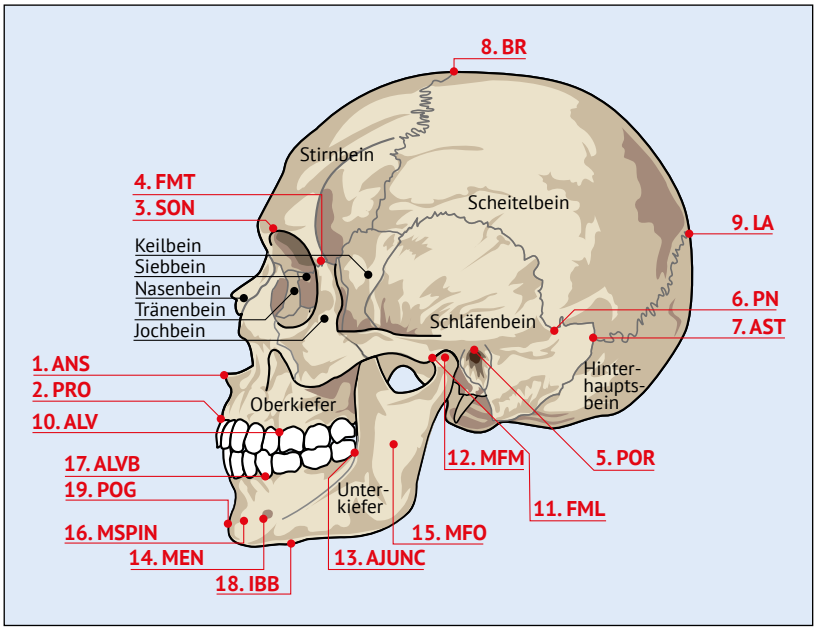


Abb. 4 Die untersuchten Markierungspunkte der Studie von Schroeder et al. (2017) in roter Farbe. (Eigene Abbildung; Zeichnung Johannes Weiss).

3.2 Die Methode der Schädelflächenvergleiche

Die Ergebnisse der Prokrustus-Analysen der einzelnen Fossilfunde von Schroeder et al. (2017) werden ausführlich im Anhang (Anhang Tabellen 4 bis 8) dargestellt. An dieser Stelle sei nur auf einige verallgemeinerte Befunde der Flächenvergleiche der konkreten Fossilfunde hingewiesen, die in Tabelle 1 zusammengefasst sind.

In Tabelle 1 fällt auf, dass 72 Prozent (43 von 60) der engsten Beziehungen der Schädel- bzw. Unterkieferflächen nach Schroeder et al. (2017) den Erwartungen des Grundtypmodells von Brandt (2017) entsprechen.

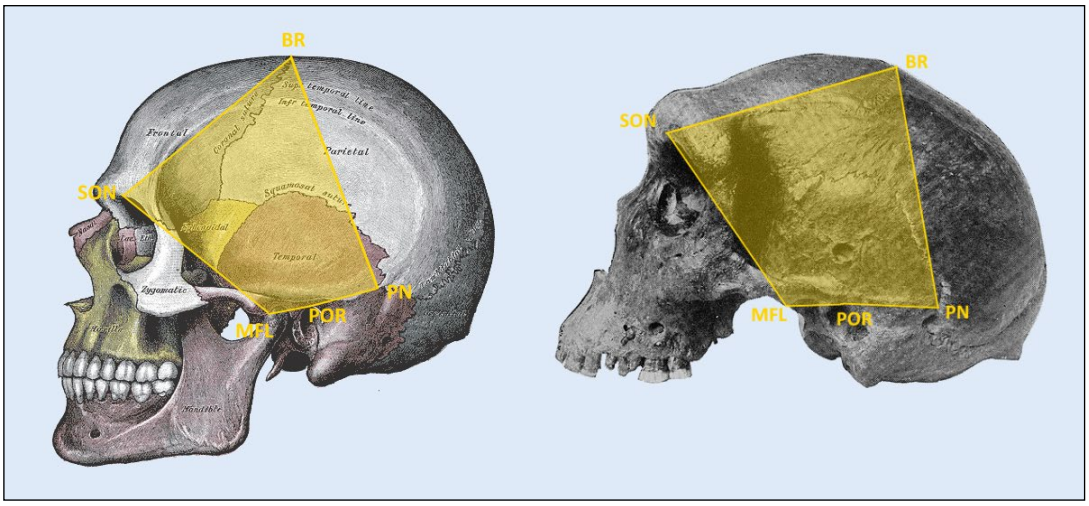


Abb. 5 Die laterale Vergleichsfläche für Studie 1 beim modernen *Homo sapiens* und beim Schädel von Kabwe 1 (Broken Hill), der dem Sammeltaxon* *Homo heidelbergensis* (bzw. *H. rhodesiensis*) zugeordnet wird (ungefähre Größenverhältnisse). (Eigene Darstellung nach: Wikimedia: Kambwe 1 nach Wellcome Collection gallery, CC BY 4.0)

Überblick der fossilen Studien 1-5	Studie 1	Studie 2	Studie 3	Studie 4	Studie 5	Insgesamt
Anzahl untersuchter Arten	6	6	8	6	12	
Anzahl Fossilien (in den Studien 1-5 wurden öfters dieselben verwendet)	9	9	12	6	24	**60**
Engste Beziehungen der Fossilien passend zum Grundtypmodell	7	4	11	3	18	**43 (71,7 %)**
Engste Beziehungen der Fossilien entgegen Grundtypmodell	2	5	1	3	6	**17 (28,3 %)**
Fossilien, bei denen ein innerartlicher Vergleich möglich war	5	5	7	X	19	**36**
Artübergreifende Ähnlichkeit größer als innerartliche Ähnlichkeit	5	4	6	X	12	**27 (75 %)**
Innerartliche Ähnlichkeit größer als artübergreifende Ähnlichkeit	0	1	1	X	7	**9 (25 %)**

Tab. 1 Überblick über wichtige Ergebnisse der Prokrustus-Analysen 1-5 von Schroeder et al. (2017) mit den Fossilien aus Grundtyp-Perspektive (basierend auf Anhang Tab. 4-8).

Drei Viertel der Schädel sind ähnlicher zu artfremden Homininen-Schädeln als zu denen der Artgenossen.

Das bedeutet, dass eine deutliche Mehrheit der Schädelflächen eine größere Ähnlichkeit zu Schädeln innerhalb des gleichen Grundtyps aufweist als zu Schädeln eines anderen Grundtyps.

Doch wie könnte man die Tatsache interpretieren, dass 28 Prozent der Schädel zu Schädeln anderer Grundtypen die größte Flächenähnlichkeit besitzen? Aus evolutionärer Perspektive ließen sich diese Befunde als Indizien dafür deuten, dass Übergangsformen vorliegen. Aus Grundtyp-Perspektive ist es erstens möglich, dass die Zuordnungen der Fossilien zu den Grundtypen falsch sind. Zweitens wäre es aber auch denkbar, dass Schädelflächen so variable Strukturen sind (z. B. in mikroevolutiver Anpassung an den Lebensraum), dass sie als gutes diagnostisches Merkmal für eine Grundtypenzuordnung nicht geeignet sind. Ein Hinweis für die zweite Deutung könnte der Befund darstellen, dass bei drei Vierteln (27/36) der Fossilien, bei denen Schädel zum innerartlichen Vergleich eingeschlossen waren, die größte Ähnlichkeit nicht zu einem Schädel aus der eigenen Art bestand – wie man erwarten würde –, sondern zu dem Schädel einer anderen Art. Das wiederum bedeutet, dass nur bei einem Viertel (9/36) der Fälle das innerartliche Vergleichsmaterial am ähnlichsten war. Sofern nun die Schädel den Arten taxonomisch* korrekt zugeordnet wurden, kann man daraus schlussfolgern, dass die Schädelflächen selbst innerhalb derselben Homininenarten zu variabel für Verwandtschaftsableitungen sind. Schädel können also sowohl für Fragestellungen der Taxonomie als auch der evolutionären Abstammung und bei der Frage nach der Grundtypzuordnung bestenfalls Tendenzen nahelegen.

3.3 Die Ergebnisse der Schädelanalysen auf Artniveau

Schroeder et al. (2017) haben nicht nur die Prokrustusdistanzen der Schädel und Unterkiefer nach einzelnen Individuen, sondern auch nach Arten zusammengestellt. Diese wurden anhand der fünf Flächenstudien miteinander verglichen. In Tabelle 2 sind die Mittelwerte für alle fünf Studien aufgeführt.

Im Ergebnis erfüllen elf von dreizehn untersuchten Spezies (ca. 85%) die Erwartung des Grundtypmodells von Brandt (2017), dass Schädel eher den Schädeln einer anderen Art desselben Grundtyps entsprechen als den Schädeln eines fremden Grundtyps.

Die Schädel der Australomorphen sind einander sehr ähnlich und deutlich verschieden von den Schädeln der echten Menschen.

Alle untersuchten Australomorphen[4] haben jeweils die engste Beziehung zu den Schädeln innerhalb der Australomorphen, welche nach Brandt (2017) einen oder mehrere großaffenähnliche Grundtypen darstellen. Es ist zu betonen, dass diese engsten Beziehungen einen ziemlich geringen Prokrustus-Abstand haben (jeweils unter 0,1). *Australopithecus sediba* ähnelt nicht nur *Australopithecus africanus* und *Paranthropus robustus* in den Schädelflächen besonders stark, sondern überraschenderweise auch den angeblichen „*Homo*"-Arten *naledi* und *rudolfensis*. Letzteren ist gemeinsam, dass sie mit „*Homo*" *habilis* insbesondere aufgrund des Schädelbaus öfter als evolutionäre Vorfahren des Menschen

[4] Die hier untersuchten Australomorphen sind: „*Homo*" *rudolfensis*, *habilis* und *naledi*, *Paranthropus boisei* und *robustus* sowie *Australopithecus sediba* und *africanus*.

Summe	Australopithecus africanus (A.a.)	Australopithecus sediba (A.s.)	Paranthropus robustus (P.r.)	Paranthropus boisei (P.b.)	„Homo“ rudolfensis (H.r.)	„Homo“ habilis (H.h.)	„Homo“ naledi (H.n.)	Homo erectus georgicus (H.e.g.)	Homo erectus (H.e.)	Homo floresiensis (H.f.)	Mittelpleistozäner Homo (M H.)	Frühmoderner H. sapiens (fm H.s.)	Heutiger H. sapiens (h H.s.)
Beteiligte Studien	*3+4+5*	*1+5*	*5*	*3+5*	*2+5*	*4+5*	*1+2+3+4+5*	*3+5*	*1+2+4: inkl. H.e.g.*	*1+2+3+4+5*	*3+5*	*1+2+3+4+5*	*1+2+3+4+5*
A.a.	X	**0,0694**	0,0903	0,1173	0,1257	0,1541	0,1353	0,1559	0,1543	0,2021	0,1670	0,1826	0,1705
A.s.	**0,0694**	X	0,0817	0,1059	0,0972	0,1620	0,0820	0,1778	0,1244	0,1251	0,2033	0,1850	0,1798
P.r.	0,0903	**0,0817**	X	0,1456	0,1352	0,2178	0,1226	0,2250	0,2039	0,1400	0,2439	0,1921	0,2089
P.b.	0,1173	0,1059	0,1456	X	0,1317	**0,0896**	0,1186	0,1563	0,1353	0,1788	0,1638	0,1670	0,1512
H.r.	0,1257	**0,0972**	0,1352	0,1317	X	0,1831	0,1122	0,2162	0,1522	0,1598	0,2008	0,1937	0,1786
H.h.	0,1541	0,1620	0,2178	**0,0896**	0,1831	X	0,1035	0,1269	0,0906	0,1606	0,1470	0,1337	0,1145
H.n.	0,1353	**0,0820**	0,1226	0,1186	0,1122	0,1035	X	0,1445	0,0978	0,1387	0,1496	0,1521	0,1287
H.e.g.	0,1559	0,1778	0,2250	0,1563	0,2162	0,1269	0,1445	X	0,0937	0,1792	**0,0901**	0,1012	0,0931
H.e.	0,1543	0,1244	0,2039	0,1353	0,1522	**0,0906**	0,0978	0,0937	X	0,1510	0,1037	0,1177	0,1004
H.f.	0,2021	**0,1251**	0,1400	0,1788	0,1598	0,1606	0,1387	0,1792	0,1510	X	0,1873	0,1979	0,1827
M. H.	0,1670	0,2033	0,2439	0,1638	0,2008	0,1470	0,1496	0,0901	0,1037	0,1873	X	0,0938	**0,0840**
fm H.s.	0,1826	0,1850	0,1921	0,1670	0,1937	0,1337	0,1521	0,1012	0,1177	0,1979	0,0938	X	**0,0524**
h H.s.	0,1705	0,1798	0,2089	0,1512	0,1786	0,1145	0,1287	0,09305	0,1004	0,1827	0,0840	**0,0524**	X

Tab. 2 Errechnete Mittelwerte aller fünf Prokrustus-Analysen für Schädel und Unterkiefer der untersuchten Arten. Bei Studie 1+2+4 wurde das Datenmaterial von *Homo erectus (ergaster) georgicus* mit *Homo erectus* gemeinsam untersucht. **Fette** Zahlen zeigen die größte Ähnlichkeit der Schädelflächen (kleine Prokrustuswerte). Die **blaue** Markierung zeigt an, dass die größte Ähnlichkeit innerhalb der Grundtypenzuordnung nach Brandt (2017) liegt, während **rote** Zahlen dieser Grundtypenzuordnung widersprechen – die nächste Ähnlichkeit innerhalb des passenden Grundtyps wird dann **grün** markiert. (Eigene Darstellung nach Schroeder et al. 2017, SOM Table 4.1.–4.5.)

vorgeschlagen werden; gegen diese Sicht wurden jedoch von Brandt (2017, 51–92) vor allem Merkmale des Körperskeletts angeführt. Doch auch die Schädelflächen von *„Homo“ habilis* weisen keine Ähnlichkeit zu einer Art der echten Menschen auf, sondern haben insgesamt die größte Nähe zu *Paranthropus boisei*, der vor ca. 2 MrJ ein Zeitgenosse von *„Homo“ habilis* war.

Sieht man von zwei Ausnahmen ab (s. u.), besitzen auch die echten Menschen die größte Nähe zu einer anderen Art innerhalb des Grundtyps echter Menschen. Diese Nähe ist beim frühmodernen Menschen in Beziehung zum heutigen *Homo sapiens* sehr groß (Prokrustus-Abstand nur 0,0524) und beim Mittelpleistozänen *Homo* zum heutigen *Homo sapiens* groß (0,0840). Besonders überraschend ist, dass *Homo erectus* aus Dmanisi in den Studien, in denen er getrennt von den anderen *Homo-erectus*-Formen untersucht wurde, die größte Nähe zum Mittelpleistozänen *Homo* (0,0901) aufweist. *Homo erectus* aus Dmanisi besitzt also keine besondere Nähe zu einem der sogenannten frühen *„Homo“*-Arten *rudolfensis* und *habilis* (Studie 3+5: 0,127 bzw. 0,145). Dies widerspricht der evolutionären Sichtweise von Lordkipanidze et al. (2013) deutlich, da diese Autoren ausschließlich aufgrund der Schädelmerkmale die Arten *Homo erectus*, *„Homo“ habilis* und *rudolfensis* zu einer einzigen gemeinsamen Art zusammenfassen wollen.

Die erste Ausnahme, die nicht zum diskutierten Grundtypmodell zu passen scheint,

Besonders überraschend ist, dass *Homo erectus* aus Dmanisi die größte Nähe zum Mittelpleistozänen *Homo* und nicht zu *„Homo“ rudolfensis* und *habilis* aufweist.

stellt *Homo floresiensis* dar, von dem die größte Gruppe der Forscher annimmt, dass es sich um einen auf der Insel von Flores verzwergten Nachkommen von *Homo erectus* handelt – wobei auch andere Abstammungsverhältnisse und auch krankheitsbedingte Merkmale diskutiert werden (vgl. Hartwig-Scherer 2005; Brandt 2015). *Homo floresiensis* weist als einzige Art zu gar keinem anderen Schädel eine größere Nähe (unter 0,1) auf. Insgesamt ist er aber *Australopithecus sediba* (0,1251) am ähnlichsten; dies gilt allerdings auch für vier andere Homininen-Schädel der Australomorphen, die ebenfalls jeweils *A. sediba* am stärksten ähneln. Berger et al. (2010) und Brandt (2017, 11) hatten aber die große Ähnlichkeit des Schädels und des Unterkiefers von *Australopithecus sediba* zu *A. africanus* und anderen Australopithecinen aus Südafrika betont. Eventuell spielt bei einer groben Ähnlichkeit der Schädelflächen die vergleichbare Gehirngröße von jeweils ca. 420 cm³ von *A. sediba* und *Homo floresiensis* eine Rolle (vgl. Berger et al. 2010; Kubo et al. 2013), die aber nichts mit einer gemeinsamen Abstammung zu tun haben muss. Lacruz et al. (2019) halten allometrische* Größenänderungen bei ähnlich aussehenden Merkmalen des Gesichtsschädels

und Oberkiefers ganz allgemein für eine mögliche Interpretationsalternative zu der Deutung einer phylogenetischen Verwandtschaft. Insgesamt scheint aber aufgrund der Daten die Deutung nahezuliegen, dass der Schädel von *Homo floresiensis* einzigartig unter den Homininen ist. Schlussfolgerungen über seine Verwandtschaftsbeziehungen allein auf Grundlage der Schädelflächen sind somit sehr spekulativ.

Die zweite Ausnahme ist *Homo erectus.* Dieser weist zu *„Homo" habilis* mit 0,0906 die größte Nähe auf; hat aber auch zu *Homo erectus georgicus* mit 0,0937 eine fast genauso große Nähe. Die Nähe zu *„Homo" habilis* sollte aber nicht überbetont werden, weil von *„H." habilis* nur in den Studien 4 und 5 fossiles Vergleichsmaterial vorliegt. Außerdem entsteht die größere Nähe von *Homo erectus* zu *„Homo" habilis* als zu *Homo erectus* aus Dmanisi im Wesentlichen durch einen einzigen Unterkiefer aus Studie 4. Nur dieser *Homo erectus* zugeordnete Unterkiefer SK 15 weist in Studie 4 eine größere Nähe zu *„Homo" habilis* auf (unter 0,1), was aber auf keinen der drei anderen Unterkiefer zutrifft. Dem Paläoanthropologen John Hawks (2016) zufolge ist zudem die korrekte Zuordnung des Unterkiefers SK 15 unklar, und mittlerweile stellen „eine Reihe Wissenschaftler" SK 15 nicht zu *Homo erectus*, sondern stattdessen zu *„Homo" habilis* (vgl. Curnoe 2006: Die größte Ähnlichkeit der Messwerte besteht zu *„Homo" habilis*, s. Anhang Tab. 15). Eine dementsprechende Nähe zu *„Homo" habilis* von SK 15 ist daher nicht überraschend.

Insgesamt lassen sich also auch die Ähnlichkeitsbeziehungen der Schädelflächen von *Homo floresiensis* und *Homo erectus* aus Grundtypenperspektive befriedigend interpretieren.

3.4 Diskussion der Schädelvergleiche

Versucht man die entsprechenden Verhältnisse der Schädelflächen in ein evolutionäres Modell zu überführen, wie es Schroeder et al. (2017, Figure 4) in Form von fünf Cladogrammen* getan haben, ergeben sich deutliche Probleme, weil sich diese Cladogramme widersprechen. Ein widerspruchsfreies Stammbaummodell ist also bereits bei fünf Schädelflächen nicht möglich – geschweige denn bei Betrachtung des ganzen Skeletts.

Schroeder et al. (2017) stellen in Bezug auf *„Homo" naledi* generell fest: „Die Beziehungen zwischen *H. naledi* und anderen Taxa innerhalb dieser Gruppe sind jedoch unklar." Nur die erwartbare enge Verbindung von frühmodernem und heutigem *Homo sapiens* stellt eine gut fundierte Gemeinsamkeit aller Cladogramme dar. Besonders bemerkenswert ist auch, dass die als „primitiv" bezeichneten Schädel von *Homo erectus georgicus* (vgl. Hartwig-Scherer 2002b) bis auf das zweite Cladogramm immer klar von den Australomorphen abgrenzbar sind.

Für die nicht auflösbare Widersprüchlichkeit der Cladogramme kommen zwei Gründe in Frage. Erstens könnte sie wenigstens zum Teil methodisch durch das viel zu geringe Datenmaterial bedingt sein (Studie 1, 2 und 4 basierten nur auf sechs Arten mit in Summe nur je neun bzw. sechs Fossilien). Zweitens könnten die Widersprüche auch daher rühren, dass Schädelformen viel zu variabel sind, um daraus klare Verwandtschaftsverhältnisse ableiten zu können. Das wiederum wäre bei dem Modell mehrerer Grundtypen mit mosaikartig verteilten Merkmalen der polyvalent* erschaffenen Grundtypen zu erwarten. Es muss auch erwähnt werden, dass Cladogramme als reine morphologische Ähnlichkeitsanalysen noch nichts über evolutionäre Abstammungsverhältnisse oder Zeitverhältnisse aussagen, da solche je nach zugrundeliegenden Theorien erst in die Daten hineingedeutet werden (vgl. Junker & Scherer 2013, 246).

Fasst man die Befunde aus Grundtypenperspektive zusammen, ergeben sich folgende interessante Ergebnisse:

Erstens besteht bei einer Mehrheit der einzelnen Schädel eine größere Ähnlichkeit zu Schädeln außerhalb der eigenen Art, obwohl Vergleichsmaterial innerhalb der jeweiligen Art vorlag. Dies zeigt die hohe Variabilität der Schädelmorphologie und warnt deutlich vor evolutionären Schlüssen allein aufgrund von Schädel- und Unterkiefermessungen (wie bei Lordkipanidze et al. 2013).

Zweitens zeigen immerhin 72 Prozent der untersuchten Fossilien in den einzelnen Flächen von Schädel bzw. Unterkiefer die größte Ähnlichkeit zu Arten, die nach Brandt (2017) dem passenden Grundtyp entsprechen.

Drittens gibt es eine große Übereinstimmung der Schädelmorphologie der einzelnen Arten und ihrer Einordnung ins Grundtypmodell. Elf von dreizehn Homininen-Spezies haben die größte Ähnlichkeit zu Arten aus den jeweils erwarteten Grundtypen. Besonders hervorzuheben ist, dass alle Australomorphen – inklusive der sogenannten *„Homo"*-Arten *rudolfensis, habilis* und *naledi* – ihre jeweils ähnlichsten Schädelformen innerhalb der Australomorphen besitzen. Nicht nur das Körperskelett (s. Kap. 4; vgl. Brandt 2017, 51–92; Collard & Wood 2015), sondern auch die Schädel legen damit einen Ausschluss dieser Arten aus der Gattung *Homo* nahe. Die Schädel von *Homo erectus* aus Dmanisi sind von denen der Australomorphen verschieden. Dieser mit ca. 2 MrJ erste fossil nachgewiesene echte Mensch besaß

ein menschliches Körperskelett, einen gewohnheitsmäßigen (habituellen) menschlichen Gang und menschliche Fähigkeiten in der Werkzeugherstellung und -nutzung (vgl. Brandt 2017, 93–116). *„Homo“ rudolfensis* und *habilis* waren Zeitgenossen von *Homo erectus* (*„Homo“ habilis* sogar für ca. 0,5 MrJ); und *„Homo“ naledi* ist nur wenig älter als der moderne Mensch (vgl. Wood & Boyle 2016; Dirks et al. 2017; Vidal et al. 2022). Solche Befunde lassen diese Arten nicht als geeignete menschliche Vorfahren erscheinen.

Viertens kann man die beiden Ausnahmen – nämlich die Ähnlichkeit der Schädelflächen von *Homo floresiensis* und *Homo erectus* zu zwei Australomorphen (*Australopithecus sediba* bzw. *„Homo“ habilis*) – auch im Rahmen eines Grundtypmodells deuten. *Homo floresiensis* könnte aufgrund seines extremen Zwergwuchses als einzigartiger Mensch interpretiert werden, der deshalb zu keinem der untersuchten Hominiden eine besonders große Ähnlichkeit der Schädelflächen aufweist. *Homo erectus* ist hingegen möglicherweise *„Homo“ habilis* deswegen minimal näher als *Homo erectus georgicus*, weil es methodische Mängel gab (zu wenig Vergleichsmaterial und unsichere Artzuordnung von SK 15).

Fünftens – und das ist vielleicht das überraschendste Ergebnis: Ausgerechnet die Schädel von *Homo erectus georgicus* lassen sich sowohl hinsichtlich der durchschnittlichen Flächendistanzen als auch in möglichen Cladogrammen deutlich von allen Australomorphen abgrenzen und sind deshalb begründet in die Gruppe der echten Menschen zu integrieren. Sie eignen sich daher nicht gut als Übergangsform von Australomorphen zu Menschen.

4. Wie menschlich war *Homo erectus* aus Dmanisi?

In den vorherigen Kapiteln wurde mithilfe der Schädelflächen gezeigt, dass *Homo erectus* aus Dmanisi der Gattung *Homo* zugeordnet werden kann. Dennoch wird von Evolutionsbiologen immer wieder in Frage gestellt, ob es sich bei diesen Fossilien um vollwertige Menschen gehandelt hat. Zur Überprüfung dieser Hypothese werden im Folgenden weitere Befunde der Fossilien und assoziierter Steinwerkzeuge diskutiert.

4.1 Wie menschenähnlich waren die fünf Schädel aus Dmanisi?

Gabunia et al. (2000) verglichen die beiden Dmanisi-Schädel 1 und 2 (D2280 & D2282) mit sechs *Homo-erectus*-Funden aus Asien und Afrika. Ihr Ergebnis lautet: „(D)ie neuen Fossilien sind in Größe und Morphologie vergleichbar mit *Homo ergaster* von Koobi Fora, Kenia“. Ca. 80 Prozent der Schädel-Messwerte (ebd., Tab. 1–3) liegen direkt im Variationsbereich des *Homo ergaster* bzw. ziemlich nahe daran (max. 10 % Unterschied).

Lordkipanidze et al. (2006 ; vgl. Anhang Tab. 1) untersuchten auch Schädel 3 (D2700, mit Unterkiefer D2735) und Schädel 4 (D3444, mit Unterkiefer D3900). Die Mehrheit (je nach Schädel 66 % bis 100 %) der ca. 50 messbaren Schädelmerkmale (ebd., Tab. 1–2) der Dmanisi-Schädel 1 bis 4 liegt im bzw. in der Nähe des Variationsbereiches von *Homo erectus* (max. 10 % Unterschied). Trotz aller Gemeinsamkeiten, die mit den frühen *„Homo“*-Arten *rudolfensis* und *habilis* bestehen, führen Lordkipanidze et al. (2006) neun abgrenzbare *Homo*-Merkmale der Dmanisi-Funde auf, die die Dmanisi-Funde mit allen anderen (echten) Menschen teilen (vgl. Anhang Tab. 10). Schlussendlich fassen Lordkipanidze et al. (2006) ihre Ergebnisse so zusammen: „Obwohl diese Ansammlung zahlreiche primitive Merkmale aufweist, lassen sich die Dmanisi-Schädel am besten in die Gattung *H. erectus* einordnen.“

Aus dem zahnlosen Schädel 4 von Dmanisi (D3900 und D3444) leiten Roberts (2018) und Hartwig-Scherer (2006) übrigens die Schlussfolgerung ab, dass dieser alte Mensch von Gruppenmitgliedern mit Nahrung versorgt worden

Abb. 6 Diese Dmanisi-Schädel 1 bis 4 waren vor Schädel 5 (D4500) entdeckt worden. (nach Wikimedia: Gerbil, CC BY-SA 4.0)

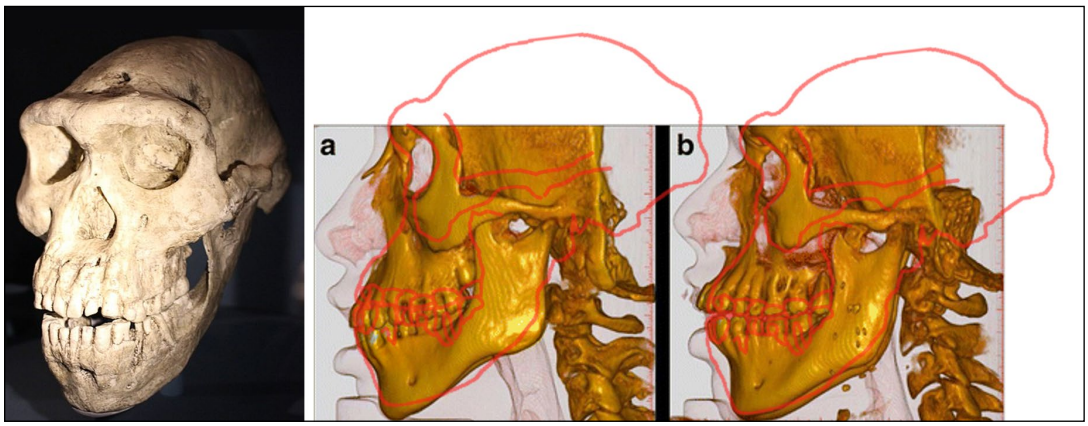


Abb. 7 Prognathie, d. h. ein vorstehender Ober- und Unterkiefer, kommt nicht nur bei *Homo-erectus*-Dmanisi-Schädel 5 (D4500; links und seitlicher Umriss in rot) vor, sondern auch bei heutigen Menschen (3D-Rekonstruktionen) mit Möbius-Syndrom (Größenverhältnisse des Umrisses ungefähr an Augenhöhlen und Kiefer orientiert). (Emöke Dénes, CC BY-SA 4.0; Pedersen LK et al. 2017, CC BY 4.0; Umriss: nach Lordkipanidze et al. 2013, Fig. S3).

wäre, da er jahrelang zahnlos überleben konnte. Eine solche Fürsorge unter Primaten wurde bisher nur bei einem einzigen zahnlosen Schimpansen in freier Wildbahn diskutiert (vgl. Lordkipanidze et al. 2006). Damit ist eine typisch menschliche Fürsorge (vgl. Scholl 2018) bei *Homo erectus* aus Dmanisi sehr wahrscheinlich.

Lordkipanidze et al. (2013) stellten beim Schädel 5 aus Dmanisi (D4500; s. Abb. 7) eine einzigartige Kombination eines sehr kleinen Gehirnvolumens von 546 cm³ mit Prognathie* (vorstehender Ober- und Unterkiefer) fest (vgl. Anhang Tab. 9). Allerdings tritt eine deutliche Prognathie auch bei heutigen Menschen auf, die unter verschiedenen Erkrankungen, wie z. B. dem Möbius-Syndrom, leiden.

Lordkipanidze et al. (2013, Tab. S4) verglichen Schädel 5 (D4500) anhand von 30 qualitativ kategorisierten Vergleichswerten mit 37 anderen fossilen Homininen-Schädeln. Die Auswertung ihrer Daten zeigt, dass es auch unter den Schädeln von Dmanisi eine große Vielfalt an Merkmalen gab (Anhang Abb. 2). Dies warnt vor voreiligen taxonomischen Schlussfolgerungen bei Schädelmerkmalen. Zusammenfassend schreiben Lordkipanidze et al. (2013) über die Funde aus Dmanisi: „Verschiedene Merkmale des Schädelgewölbes und der Schädelbasis weisen auch auf eine Verwandtschaft mit *H. erectus* aus Ostasien hin […]."

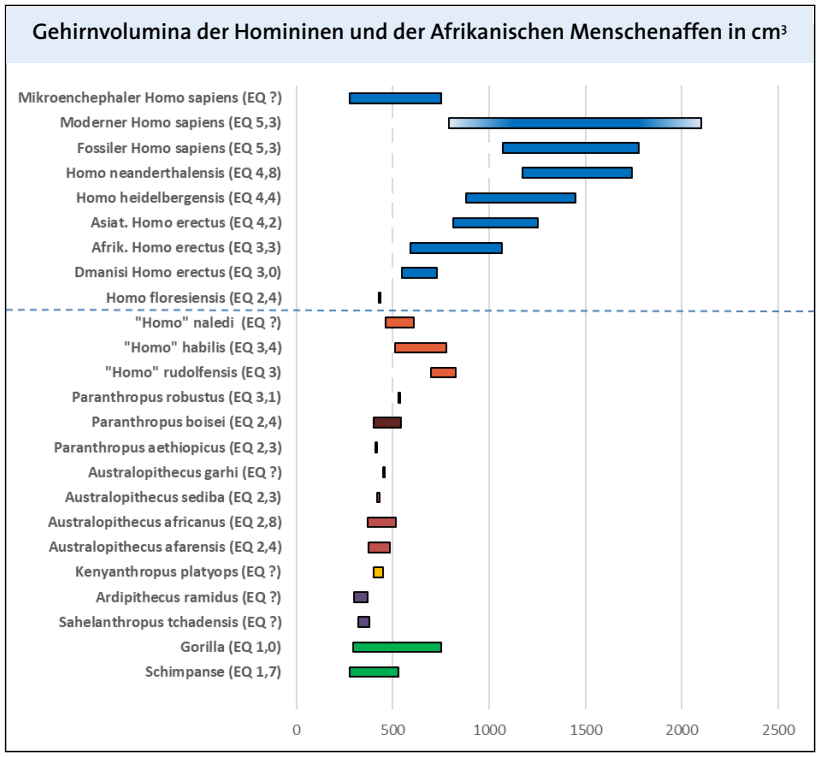
John Hawks (2013) kommt nach persönlicher Begutachtung des Dmanisi-Schädels D4500 zu folgenden Schlüssen: „Insgesamt habe ich den Eindruck, dass dieses Basicranium [untere Schädelregion] sehr ähnlich wie beim Menschen gebaut ist – ein sehr robuster Mensch mit einem kleinen Hirngehäuse – aber dennoch ein Mensch. […] und in der Tat ist er in seiner Konfiguration menschenähnlicher als ähnlich große Schädel des *Homo habilis* wie KNM-ER 1813 oder OH 24." Diese Feststellung begründet Hawks (2013) insbesondere mit der *Homo-erectus*-ähnlichen Morphologie des Kauapparates und des Gesichtes. Auch die anderen Dmanisi-Schädel mit kleinerem Gehirnvolumen sind „in den meisten Bereichen der Anatomie gute *Homo-erectus*-Schädel" (ebd.). Die Zähne sind nicht australopithecusartig und weisen eine ähnliche Robustheit wie *Homo erectus* aus Sangiran in Indonesien auf.

Die mehrheitlich anerkannte Ähnlichkeit zwischen *Homo erectus* aus Dmanisi und Afrika ist auch deshalb interessant, da gerade der Gesichtsschädel des frühen afrikanischen *Homo erectus* ein klares Abgrenzungsmerkmal von Australomorphen darstellt. Lacruz und Kollegen (2019), zu denen auch Chris Stringer und Bernhard Wood gehören, beschreiben den Bau des Gesichtsschädels als „eines der stärksten Argumente" für die Abtrennung zwischen *„Homo" habilis* bzw. *rudolfensis* und dem frühen afrikanischen *Homo erectus*. Dies liegt daran, dass das flache Gesicht mit grazilerem Unterkiefer von *Homo erectus* mehr dem modernen Menschen ähnelt als bei den anderen beiden Arten. Zudem widerspricht nach Lacruz et al. (2019) der Fossilbericht der Theorie, dass *„Homo" habilis* besser an Fleischkonsum angepasst gewesen sei als die Australopithecinen. Dessen Schädel- und Kiefermorphologie eignet sich also nicht als Übergangsform zum frühen *Homo erectus*.

Hawks (2013) weist zudem darauf hin, dass die Vielfalt der Schädelformen der Dmanisi-Funde im Vergleich gar nicht so außergewöhnlich ist. Bei genauerer Betrachtung wird ebenso bei der Darstellung von Lordkipanidze et al. (2013, Fig. S7) deutlich, dass die Variationsbreite von *„Homo" habilis* (inklusive *rudolfensis*) hinsichtlich der Schädelform und der Schädeldecke nicht niedriger als bei *Homo erectus* (inklusive *georgicus*) ist, sondern dieser Variationsbreite ungefähr gleicht. Damit wird auch die Hypothese von Lordkipanidze et al. (2013) entkräftet, dass man *„Homo" habilis* und *rudolfensis* einfach in das Merkmalsspektrum der Funde von Dmanisi integrieren könnte, um dann eine einzige gemeinsame Art zu bilden. Auch Christoph Zollikofer zufolge unterscheiden sich laut *Zeit Online* die fünf variablen Dmanisi-Schädel nicht mehr voneinander „als fünf Individuen unter Schimpansen oder Menschen" (Schadwinkel 2013).

Letztlich kritisiert Wood (2014) in einem Überblicksartikel über 50 Jahre Forschung an *„Homo“ habilis* die genannte taxonomische Schlussfolgerung der Funde von Dmanisi durch Lordkipanidze et al. (2013) außergewöhnlich scharf: „Selbst wenn man akzeptiert, dass ihre Methoden der Datenerfassung solide sind, was ich nicht tue, stelle ich ihre Schlussfolgerungen in Frage.“ Wood (2014) sowie Collard & Wood (2015, 2130) kritisieren nämlich, dass Lordkipanidze und Kollegen ausschließlich einige Schädelmerkmale verwendet und viele weitere Unterscheidungsmerkmale ignoriert haben: Dazu zählen eine Detailanalyse des Basicraniums, des knöchernen Innenohrs, der Bau des Fußes und der Hand, die Form und Stärke der Langknochen, relative Zahngröße und auch die Individualentwicklung (vgl. Anhang Tab. 11). Zusammengefasst halten Collard & Wood (2015) die Gründe von Lordkipanidze et al. (2013) für die Zusammenlegung von *„Homo“ habilis* und *Homo erectus* zu einer einzigen gemeinsamen Art für ungerechtfertigt und wenig tragfähig.[5]

Abb. 8 Gehirnvolumina der Homininen und der Afrikanischen Menschenaffen in cm³. Die Angaben sind bei fragmentarisch vorliegenden Fossilien oft Schätzungen, während bei heutigen Arten und auch bei Menschen mit Mikroencephalie-Erkrankung auch Extremfälle abgebildet sind. In Klammern ist der Encephalisationsquotient (EQ)* angegeben, der die Gehirngröße im Verhältnis zur Körpergröße darstellt. (Eigene Darstellung nach: Antón et al. (2016, Tab. 1); Barks et al. (2016); Begun (2012, Tab. 8.1., 8.2.); Brandt (1995, 14–19, 25); Brandt (2017, 84f, 88); Brunet et al. (2002); Falk et al. (2007); Hawks et al. (2017); McCarthy et al.; Roberts (2018, 62–165); Robson & Wood (2008); Russell (2014); Semaw et al. (2020); Tobias (1987); Zihlman & Bolter (2015))



4.2 Waren die Schädel von Dmanisi außergewöhnlich klein?

Ohne Zweifel sind die Schädel von Dmanisi mit 546 bis 775 cm³ im Vergleich mit heutigen Menschen außerordentlich klein (Lordkipanidze et al. 2007). Die Dmanisi-Schädel liegen im Bereich der sogenannten *„Homo“*-Arten *rudolfensis, habilis* und *naledi* sowie am oberen Variationsbereich des Gorillas (vgl. Abb. 8). Diese Tatsache entspricht evolutionären Erwartungen an Übergangsformen zu heutigen Menschen aus großaffenähnlichen Vorfahren. Außerdem widerspricht sie einer klaren Abgrenzung der Grundtypen in den Gehirngrößen (wie bei Junker & Scherer 2013, Abb. 15.15). Dennoch weist Simpson (2015) auf die möglichen Parallelismen in der Gehirngrößenentwicklung hin, was evolutionäre Abstammungsrekonstruktionen erschwert.

Obwohl heutige Menschen mit einem durchschnittlichen Gehirnvolumen von circa 1300 bis 1350 cm³ ein relativ großes Gehirnvolumen aufweisen[6], gibt es eindeutige Hinweise darauf, dass kleine Gehirne nicht zwangsläufig gegen eine Zugehörigkeit zur Gattung *Homo* oder für eine verminderte Intelligenz sprechen.

Dies zeigt sich in der Tatsache, dass das Gehirnvolumen des modernen Menschen auch heute stark in Abhängigkeit von Population, Klima, Geschlecht und individuellen Merkmalen variiert. Wells (1942) beschreibt beispielsweise den erstaunlich winzigen, aber nicht pathologischen Schädel eines Menschen aus Peru mit 485 cm³ (vgl. Abb. 9). Und auch zwei von 229 Melanesiern besaßen bei Messungen von Schlaginhaufen (1950–51) nur ein Schädelvolumen von 790 bzw. 900 cm³ (nach Brandt 2000, 13f). Messungen von nur ca. 1000 cm³ Schädelvolumen sind beim modernen Menschen nichts Außergewöhnliches (vgl. ebd. sowie Falk et al. 2007, Tab. 1). Damit liegen auch die Schädelvolumina von *Homo heidelbergensis* (ca. 1200 cm³) und die der meisten Funde von *Homo erectus* im Variationsbereich gesunder heutiger Menschen. Außerdem zeigen ein Schädel von *Homo erectus* aus Afrika (DAN5;

[5] Das ausführliche Original-Zitat von Collard & Wood (2015, 2130f): „However, Lordkipanidze et al.'s (2013) claim is not defensible. Even if one accepts that their methods of data capture are sound – which we do not – their conclusions are based on a flawed analysis and a logical fallacy. The analytical flaw is that their method fails to distinguish between a morphologically very distinctive and large-brained Neanderthal cranium and the small-brained Dmanisi Skull 4. […] That the landmarks Lordkipanidze et al. (2013) employ are unable to distinguish them strongly suggests that the landmarks are inadequate for assessing the limits of fossil hominin species. The logical fallacy is that they take three-dimensional cranial shape to be the arbiter of early hominin taxonomy, yet many of the features that have been used to distinguish *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *H. ergaster*, and *H. erectus* (e.g., detailed basicranial morphology, bony labyrinth morphology, foot morphology, long bone strength, life history, relative tooth size) are not captured in such an analysis. There is no justification for claiming to refute a taxonomic hypothesis when the grounds for doing so are so limited.“

[6] Angaben zu durchschnittlichen Gehirnvolumina heutiger Menschen: Roberts 2018: 1300 cm³; McKee et al. 2016, 17: 1330 cm³; Tobias 1987 sowie Bräuer 1996, 56: 1350 cm³; Robson & Wood (2008) sogar 1478 cm³.

vgl. Abschnitt 4.5) und der Schädel von *Homo floresiensis*, dass die kleinen Schädel aus Dmanisi unter fossilen Menschenformen nicht außergewöhnlich sind.

Auch im relativen Verhältnis zur eher geringen Körpergröße von ca. 149 cm sind die Gehirne aus Dmanisi mit einem Encephalisationsquotienten von 2,6 bis 3,1 klein (Lordkipanidze et al. 2007). Allerdings eignet sich die relative Hirngröße, die mittels Encephalisationsquotient bestimmt wird, ebenfalls wenig zur Einschätzung der Intelligenz einer fossilen Menschenform. Der Encephalisationsquotient (EQ) ist ein relatives Verhältnis von Gehirngewicht zu Körpergewicht: *EQ = gemessenes Hirngewicht / erwartetes Hirngewicht aufgrund des Körpergewichtes.* Was als Hirngewicht erwartet wird, unterscheidet sich aber je nach Autor (je nachdem ob man Säugetiere oder Affen oder Menschenaffen als Referenz nimmt). Daher können sich EQ-Werte selbst bei gleichen Werten für Gehirn- und Körpergewicht unterscheiden (vgl. Brandt 2000, 20–26). Übrigens haben der Große Tümmler und der Weißstirn-Kapuzineraffe einen EQ, der doppelt bis drei Mal so groß ist wie beim Schimpansen, obwohl sie als weniger intelligent gelten. Selbst der EQ des Gibbons liegt über dem des Schimpansen, während der Gorilla sogar unter dem Schnitt der sonstigen Altweltaffen liegt, obgleich Gorilla und Schimpanse ungefähr als ziemlich gleich intelligent gelten (vgl. Brandt 2000, 25; Roth 2010, 340f). Roth (2010, 340f) schlussfolgert: „Wir kommen also zu dem Schluss, dass der EQ kein wirklich gutes Maß für tierische [bzw. menschliche] Intelligenz ist“ (vgl. auch Brandt 2000, 26).

Der Encephalisationsquotient ist kein wirklich gutes Maß für tierische und menschliche Intelligenz.

Brandt (2000, 22) gibt außerdem zu bedenken: „In der Diskussion um den Ursprung des Menschen muß betont werden, daß ein direkter Rückschluß von der Gehirngröße auf die geistigen Fähigkeiten nicht möglich ist.“ Dies hat verschiedene Ursachen. Einerseits ist der Zusammenhang von Gehirngröße und Körpergröße noch nicht befriedigend erklärbar. Andererseits korreliert ein gutes Dutzend von lebensgeschichtlichen, ökologischen und sozialen Parametern mit der Gehirngröße und erschwert die Deutung der Zusammenhänge von Gehirngröße, Körpergröße und Intelligenz (Brandt 2000, 22, 25). Auch die Schlüsse von Schädelinnenausgüssen auf angeblich nichtmenschliche Intelligenz bei *Homo erectus* aus Afrika und Georgien weist Brandt (2021) übrigens als spekulativ zurück.

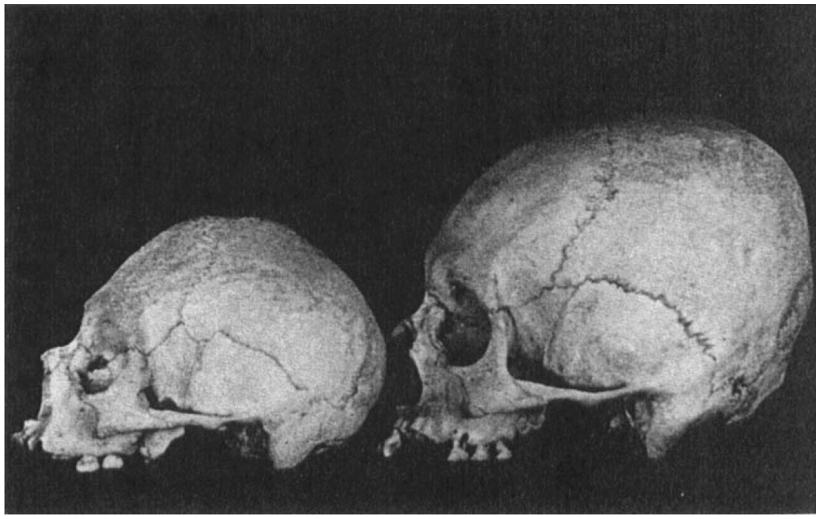


Abb. 9 Links: Ein extrem kleiner subadulter Schädel aus Peru, bei dem Wells (1942) nur 485 cm³ Gehirnvolumen bestimmte, aber außer der winzigen Größe und einer gewissen Prognathie sonst keine krankhaften Veränderungen feststellen konnte. Rechts: Ein durchschnittlicher Schädel eines Peruaners mit ca. 1380 cm³ Gehirnvolumen. (Aus Wells 1942, 427)

Zusätzlich sei noch erwähnt, dass es bei der Angabe des maximalen Gehirnvolumens von *„Homo“ habilis* und *rudolfensis* Unklarheiten gibt (vgl. Brandt 2000, 14–19; 2017, 88f). Bis auf wenige Ausnahmen wird nämlich für das Gehirnvolumen von *„Homo“ habilis* ca. 510 bis 700 cm³ angegeben (vgl. Tobias 1987; Lordkipanidze et al. 2007; Collard & Wood 2015; Hawks et al. 2017). Es liegt damit deutlich niedriger als in Abb. 8 dargestellt und reicht somit noch in den Variationsbereich heutiger Gorillas. Solche Ausnahmen der Gehirnvolumina über 700 cm³ von *„Homo“ habilis* bzw. *rudolfensis* werden in Abb. 10 zusammengefasst, sind aber in der Rekonstruktion und auch teilweise in der Taxonomie (KNM-ER 1590 und 3732) umstritten.

4.3 Wie menschlich war das Körperskelett aus Dmanisi?

Der Fundkontext spricht nach Lordkipanidze et al. (2006) dafür, dass die Menschen von Dmanisi eine gemeinsame Population bildeten, da die Fossilien auf 9 m² Fläche und in geologisch zeitlicher Nähe (max. 10.000 rJ Abstand) sowie mit deutlichen morphologischen Ähnlichkeiten gefunden wurden.

Abb. 10 Kontroverse Ausnahmen der Gehirnvolumina über 700 cm³ von *„Homo“ habilis* bzw. *rudolfensis*

Fossil	Zuordnung	Erhaltungszustand	Rekonstruierte Gehirngröße
OH 7	Typusexemplar *„Homo“ habilis*	zwei Scheitelbeinfragmente und Unterkiefer	Rekonstruktionen streuen von 580 bis 824 cm³ (Brandt 2017, 84f); 729 cm³ (Hawks et al. 2017)
KNM-ER 1470	Typusexemplar *„Homo“ rudolfensis*	stark fragmentiert, Rekonstruktion umstritten	Früher 752 cm³; Rekonstruktion Bromage et al. (2008): 700 cm³ und deutliche Prognathie (nach Brandt 2017, 88f).
KNM-ER 1590	*„Homo“ rudolfensis* (Hawks et al. 2017); aber umstritten (Anhang Tab. 14); nicht klar *rudolfensis* zuzuordnen (Antón 2012)	ein paar obere Zähne und Schädelfragmente (Antón 2012, Tab. 2)	825 cm³ (Hawks et al. 2017); unbekannt („?“) bzw. „groß“ (Antón 2012, Tab. 2+6)
KNM-ER 3732	*„Homo“ rudolfensis* (Hawks et al. 2017); aber umstritten (Anhang Tab. 14); *Homo ergaster* (Begun 2012, Tab. 8.1)	ein Teil des Schädeldachs bis zum Hinterhaupt (Antón 2012, Tab. 2)	750 cm³ (Hawks et al. 2017)

Lordkipanidze et al. (2007) stellen das Körperskelett-Material von Dmanisi vor.[7] Auf Grundlage der Messdaten von Lordkipanidze et al. (2007, Tab. S4) wird deutlich, dass das Körperskelett aus Dmanisi nur ca. 10 Prozent derjenigen Merkmale exklusiv mit dem Schimpansen (bzw. Afrikanischen Menschenaffen) teilt, die der Mensch nicht hat (vgl. Anhang Abb. 3). Der Anteil der eindeutig menschlichen Merkmale und auch der nicht schimpansenartigen Merkmale ist hingegen viel höher und spricht nicht für eine evolutionäre Abstammung aus schimpansenähnlichen Vorfahren – genau im Gegensatz zu den Australopithecinen.

Bei den Australopithecinen liegen leider sehr wenige Vergleichswerte vor, aber die Anzahl der Körperskelettmerkmale ist insgesamt eindeutig nicht menschen-, sondern eher schimpansenartig. Bei *Homo erectus* (KNM-WT 15000) und beim „frühen *Homo*" bzw. „cf. *Homo habilis*" liegt insgesamt wenig Vergleichsmaterial vor – wobei die taxonomische Zuordnung beim Skelettmaterial des „frühen *Homo*" unsicher ist. Allerdings bestätigen Lordkipanidze et al. (2007), dass Statur und Proportionen von KNM-WT 15000 „in fast allen Aspekten" modern (menschlich) sind, und dass auch die Gliedmaßen-Proportionen von Dmanisi dem modernen Menschen ähneln.

Der Schädel D4500 gehörte den Fundumständen zufolge nach Lordkipanidze et al. (2013) wahrscheinlich zu Körperskelettfunden mit „nahezu modernen Proportionen des menschlichen Körpers". Auch Roberts (2018, 110f) bezeichnet die Merkmale des Menschen aus Dmanisi – trotz einiger Unterschiede hinsichtlich Langknochen und Fuß – als ähnlich zum heutigen Menschen, was auf „eine sehr effiziente Laufweise schließen lässt, die ähnlich war wie die moderner Menschen". Lordkipanidze et al. (2007) leiten ebenfalls vom Bau der Wirbelsäule, von der Länge und dem Bau der unteren Gliedmaßen, der anliegenden Großzehe und dem Bau des Fußes (trotz einiger „primitiverer" Merkmale als bei *Homo erectus* aus Afrika) eine biomechanisch effiziente Eignung für das ausdauernde menschliche Laufen und Gehen ab.

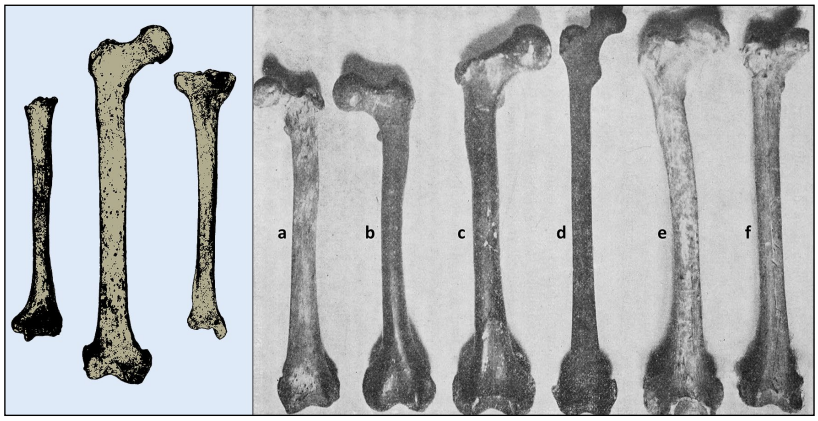


Abb. 11 Das Körperskelett aus Dmanisi ist deutlich menschlich konfiguriert. Links sind Oberarm-, Oberschenkel- und Schienbeinknochen (D4507, D4167, D3901) aus Dmanisi dargestellt. Rechts sind Oberschenkel von heutigen Menschen und Neandertalern zum Vergleich abgebildet: **a**. heutiger Europäer, **b**. Neandertaler (Le Moustier), **c**. Neandertaler (Spy), **d**. heutiger Australier, **e**. Neandertaler (Neandertal), **f**. Neandertaler (Aurignac). (Links: Johannes Weiss nach Lordkipanidze et al. (2007), Fig. 2; Rechts: Von Bardeleben (1917–1918) Anatomischer Anzeiger 50, 248)

Alle Körperskelett-Elemente von *Homo erectus* aus Afrika stehen mit einem ausdauernden zweibeinigen Gang im Einklang.

Auch Domínguez-Rodrigo et al. (2015) bestätigen, dass die Reste des Körperskeletts aus Dmanisi „denen des modernen Menschen ähnlich waren" – ebenso wie auch das mögliche *erectus*-Becken KNM-ER 3228 aus Kenia. Die Autoren stellen damit einen Vergleich des Körperskeletts von Dmanisi zu *Homo erectus* aus Afrika her.[9] Collard & Wood (2015, 2110) wiederum schreiben – trotz mancher Besonderheiten im Detail – über die Körperskelett-Funde von *Homo erectus* aus Afrika ganz allgemein: „**Alle** postkranialen Elemente stehen jedoch im Einklang mit einer **gewohnheitsmäßig aufrechten Haltung** und einem Bipedalismus [zweibeinigem aufrechtem Gang] mit weiter Reichweite" (Hervorhebung hinzugefügt). Dies gilt nicht für *Australopithecus* und auch nicht für „*Homo*" *habilis*, der Collard & Wood (2015, 2131) zufolge affenähnliche Körperproportionen aufwies.[10]

Brandt (2017, 106) weist zudem darauf hin, dass auch der Wirbelsäulenkanal des *Homo erectus* aus Dmanisi hinsichtlich der Größe, Form

[7] D4166: Schulterblatt; D4162/D4161/D2724: Schlüsselbein; D2716/D2855: 1. Rippe; D4063: 2. Rippe; D2717: 11. Rippe; D2673/D2674/D2721/D2713/D2672: Wirbel C2/C3/Th3/Th10/L1; D2715/D2680/D4507: Oberarmknochen; D2679/D3480: körperfernes Fingerglied; D3160/D4167: Oberschenkelknochen; D3418: Kniescheibe; D3901: Schienbein; D4110: Sprungbein; D4111: mittlerer Keilbeinknochen; D3442: Mittelfußknochen I; D2671/D2669: Mittelfußknochen I/IV; D3479: Mittelfußknochen III; D2021/D4165: Mittelfußknochen III/IV; D4508: Mittelfußknochen V; D2670: 1. körperfernes Zehenglied; D3877: Zehenendglied.

[8] Vgl. Anhang Tab. 14 hinsichtlich der von Lordkipanidze et al. (2007) verwendeten Fossilien: KNM-ER 741, 813, 1472, 1481, 1504, 1823, OH 8, 48 und HO 34. „cf." bedeutet in der Taxonomie eine Ähnlichkeit zu einer gewissen Art, die aber nicht ganz sicher ist.

[9] Domínguez-Rodrigo et al. (2015) führen zum Beispiel an, dass das 1,84 MrJ alte Fingerglied OH 86 aus Olduvai in Tansania modern menschlich war – ganz im Gegensatz zu den Australopithecinen und OH 7 von „*Homo*" *habilis*. Die Ähnlichkeit zum ebenfalls menschenähnlichen Fingerglied des Turkana Boys (ca. 1,5 MrJ) legt nahe, dass es sich bei OH 86 um einen Fingerknochen von *Homo erectus* gehandelt haben könnte. Dies könnte damit ein weiteres Argument für ein menschliches Körperskelett von *Homo erectus* darstellen.

[10] Collard & Wood (2015) weisen außerdem die Hypothese von Pontzer (2012) zurück, dass *Australo-*

und Höhe menschenähnlich konfiguriert war. Dies gilt auch für die menschlichen Schultermerkmale von Dmanisi und die Schulter des *Homo erectus* aus Nariototome (Brandt 2017, 93). Außerdem stellt Brandt (2018) ein Modell von Anton & Kuzawa (2017) vor, das die Unterschiede zwischen *Homo erectus* aus Dmanisi zum afrikanischen und asiatischen *Homo erectus* anhand von Umweltanpassungen über mehrere Generationen erklärt. Somit könnte die verminderte Körpergröße[11] durch frühere Reife aufgrund von Selektionsdruck durch Raubtiere sowie saisonale Ressourcenknappheit bedingt sein. Auch Lordkipanidze et al. (2007) sehen ökologische Gründe als eine mögliche Erklärung für die unterschiedlichen Körper-Proportionen bei *Homo erectus* an.

Bezogen auf Schädel und Körperskelett kommen auch Wood & Boyle (2016) aus taxonomischer Sicht zu dem Schluss, dass alle Arten der Australomorphen sich mit „hoher Sicherheit" bzw. „starken Hinweisen" von den Arten abgrenzen lassen, welche Brandt (2017) den echten Menschen zuordnet. *Homo erectus* grenzen Wood & Boyle (2016) mit Verweis auf sechs Studien[12] von *„Homo" habilis* (inklusive *rudolfensis*) ab. Da sie aber nur „wenig" Hinweise auf eine Abgrenzung der verschiedenen Formen von *Homo erectus* aus Georgien, Afrika und Asien untereinander finden, stellt dies ein weiteres Argument dafür dar, *Homo erectus* als paläoanthropologisch valide Menschenart inklusive Dmanisi zu betrachten.

Zusammengefasst lassen sich daher sowohl Schädel als auch Körperskelett aus Dmanisi – trotz einer Reihe von Besonderheiten – als menschlich einstufen.

4.4 Welche menschlichen Fähigkeiten legen die Steinwerkzeuge aus Dmanisi nahe?

Lordkipanidze et al. (2006) schreiben über Dmanisi, dass dort viele Tierknochen, aber

Abb. 12 Links ein Acheuléen-Werkzeug (Mode II) von *Homo erectus* aus Afrika und rechts ein Oldowan-Werkzeug (Mode I) aus Dmanisi. (Gerbil, CC BY-SA 3.0)

auch Steinwerkzeuge (vgl. Abb. 12) und einige mit Steinwerkzeugen bearbeitete Knochen gefunden wurden. Die Fundsituation deutet darauf hin, dass die Menschen von Dmanisi Aas oder selbst gejagtes Fleisch verzehrten. Außerdem finden sich dort Steine von ca. 5 bis 10 cm Durchmesser (meist Basalt oder Andesit), die von mehreren hundert Metern Entfernung herbeigetragen wurden, sowie große Steine mit bis zu 35 cm Länge, die für „schwerere Hämmer- oder Brecharbeiten" verwendet wurden (ebd.). Die dortigen Steinwerkzeuge wurden als „einfache" Geröll-Abschläge beschrieben (Hartwig-Scherer 2000; 2002a), was aber nicht ganz den neueren Befunden entspricht, wie im Folgenden gezeigt wird.

Baena et al. (2010) berichten detaillierter über die Steinwerkzeuge aus den Schichten A und B. Ferring und Kollegen (2011) äußerten sich über die Datierung der Schichten in Dmanisi und gaben für die steinwerkzeugführenden Schichten A2 bis A4 ein Alter von 1,85–1,78 MrJ und für B (inklusive B1 bis B2) ein Alter von 1,77–1,76 MrJ an. *Homo erectus georgicus* besiedelte Dmanisi ihren Ergebnissen zufolge in mehreren Wellen, aber insgesamt nur über einen Zeitraum von ca. 80.000 rJ. Dies bedeutet, dass alle von Baena et al. (2010) besprochenen Steinwerkzeuge ca. 1,77 bis 1,85 MrJ alt sind.

Insgesamt verwendeten die Menschen von Dmanisi nach Baena et al. (2010) 24 verschiedene Rohmaterialien. Außerdem sind einige Steinkerne komplexer abgebaut als andere und tragen verschiedene Abfolgen von Längs- und Quernarben übereinander. Auch Ferring et al. (2011) führen drei Beispiele von Steinkernen auf, die in der Hand gedreht wurden, um die richtigen Abschlagspositionen zu finden. Daraus schlussfolgern Baena et al. (2010), dass „die Fertigkeiten beim Abschlagen [der Steine] weder simpel noch statisch waren, und dass die Qualität des Rohmaterials ein wichtiger Faktor für die technologischen Unterschiede zwischen diesen frühen Fundstellen war […]." Außerdem schätzten nach Baena et al. (2010) die Menschen aus Dmanisi die natürlichen Gege-

pithecus und *Homo* dieselben Gliedmaßen-Proportionen gehabt hätten, und schreiben: „Alle diese Schätzungen sind problematisch" (ebd.). Sie begründen dies mit deutlichen methodischen Mängeln hinsichtlich spekulativer Messgrößen bei zu fragmentarischen Fossilien oder mit der unsicheren taxonomischen Zuordnung der Fossilien.

[11] Für das wahrscheinlich männliche Individuum von D4500 liegt nach Lordkipanidze et al. (2013) die geschätzte Körpergröße bei 146 bis 166 cm und das geschätzte Körpergewicht bei 47 bis 50 kg, was am unteren Ende des Variationsbereichs des afrikanischen *Homo erectus* und des modernen Menschen liegt.

[12] Tobias 1991; Wood 1991, 1992; Spoor et al. 2007; Leakey et al. 2012, 2015.

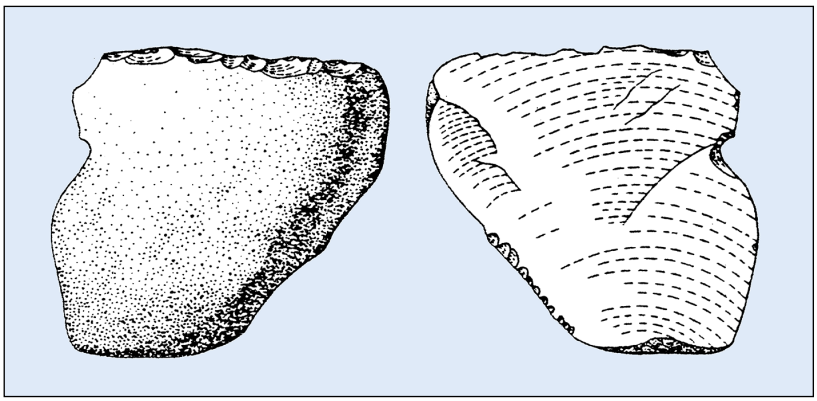


Abb. 13 Ein Steinwerkzeug aus Dmanisi mit einer kontinuierlichen retuschierten Kante. (Brandt 2019, 160, Abb. 8.18.2)

benheiten des Ausgangsgesteins (z. B. die natürlichen Winkel) vor der Bearbeitung gründlich ein. Dies spricht dafür, dass *Homo erectus georgicus* effizient denken und arbeiten konnte, um mit möglichst wenig Mühe die benötigten Steinwerkzeuge herzustellen.

Baena et al. (2010) vermuten aufgrund experimenteller Grundlage, dass in den zwei Fund-Clustern der Steinwerkzeuge aus Dmanisi wahrscheinlich zwei verschiedene Perkussionstechniken von *Homo erectus georgicus* angewendet wurden: Erstens die langsame Perkussion mit direkter Schlagbewegung, was zu wenig Retuschierungen (wenn auch zu einigen multipolar abgebauten Steinkernen) führt (old level IV). Und zweitens die schnelle Perkussion mit kurviger Schlagbewegung, die klar kontinuierliche retuschierte Stücke erzeugt (old level II). Mit der schnellen Perkussion entstanden so retuschierte Stücke (vgl. auch Abb. 13) wie roter Hornstein mit guter Qualität und größere Splitter aus gelbem Tuff (> 10 cm Länge und > 2 cm Dicke), die auch mittels sekundärer Abtragung noch zum Teil „intensiv" modifiziert wurden. Baena et al. (2010) sind auch besonders an der Vielfalt der Narben auf den Steinwerkzeugen interessiert.[13]

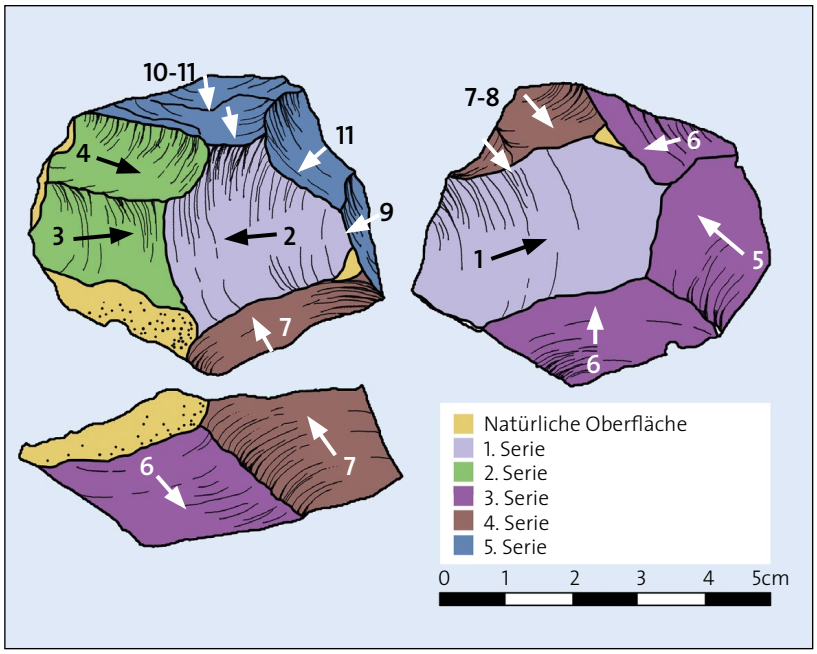


Abb. 14 Der Sternkern aus Dmanisi, der wie ein Levallois-Kern aussieht („Levallois looks like core"), offenbart die komplexen Fertigungstechniken der Menschen aus Dmanisi. (eigene Darstellung nach Baena et al. 2010, Fig. 2)

Wirklich überraschend ist aber das, was Baena et al. (2010) über die Qualität einiger Steinkernkerne schreiben: „Von der Morphologie her könnten diese als Diskoid-Kerne[14] oder sogar als **Levallois**-Kerne betrachtet werden" (Hervorhebung hinzugefügt; vgl. Abb. 14). Die Levallois-Technik ist nämlich hochkomplex und setzt ein erstaunlich hohes Niveau an kognitiven und manuellen Fähigkeiten voraus (vgl. Scholl 2022a), die man dem frühen *Homo erectus* von Dmanisi aus evolutionärer Perspektive sicherlich nicht zutrauen würde. Baena et al. (2010) ergänzen aber, dass einer Analyse zufolge trotz gleicher Struktur wohl nicht die hochkomplexe und standardisierte Levallois-Technik angewendet worden ist, die sonst meist nur *Homo heidelbergensis* und dem Neandertaler zugestanden wird (vgl. Scholl 2022a).[15]

Evolutionär gesehen könnte man erwarten, dass sich komplexere Werkzeugkulturen langsam über lange Zeiträume in Korrelation zu einer Weiterentwicklung des Gehirns und der damit einhergehenden Intelligenz entwickelt haben. Dies scheint die Fundsituation in Dmanisi aber zu widerlegen, da Baena et al. (2010) von einer Besiedlungszeitspanne von nur 10.000 bis 100.000 rJ ausgehen, in der die Abschlagstechniken sich schnell statt in langen Zeiträumen verändert haben.

Doch selbst wenn die Steinwerkzeuge von Dmanisi wirklich nur ganz „einfache" Steinwerkzeuge gewesen wären – was aber beispielsweise die kontinuierlichen Retuschen widerlegen –, wäre ein Schluss auf mangelnde Intelligenz bei den Urhebern dennoch nicht angebracht. Selbst die ca. 1 MrJ jüngeren Menschen aus Gran Dolina bei Atapuerca (*Homo antecessor* bzw. *heidelbergensis*) sind mit vergleichsweise „einfachen" Abschlagswerkzeugen ausgekommen (Hartwig-Scherer 2002a). Auch der Vergleich mit den Steinwerkzeugen heutiger Naturvölker in Australien und Tasmanien zeigt deutlich, dass von der Quali-

[13] „Ein weiterer interessanter Aspekt der lithischen Assemblage von Dmanisi ist die Variabilität der technischen Stigmata, die auf den Plattformen und den ventralen Oberflächen der Steine dokumentiert sind."

[14] Diskoide sind rundliche Steinkernformen, die mittels Abschlägen von Ober- und Unterseite abgebaut werden, bis der Rest nicht weiter verwendbar ist. Sie kommen ab der Oldowan-Kultur vor (vgl. Hoffmann 2012, 83f).

[15] Konkret schreiben sie über die Diskoid-Kerne: „Diese sogenannten Diskoide zeigen im Vergleich zu den klassischen mittelpaläolithischen Diskoiden andere Muster in der Organisation ihrer Narben. Diese […] zeigen einen Wechsel in Serien (diskontinuierlich) und nicht Narbe für Narbe, wie es normalerweise die klassische Diskoidabschlagskonzeption des Moustérian kennzeichnet, wie sie von Boëda (1993) oder Peresani (1998) definiert wurde."

tät der Steinwerkzeuge nicht auf die Intelligenz der Hersteller geschlossen werden kann (s. Abb. 15). Deren Steinwerkzeuge waren teilweise komplett ohne „Retuschierung oder sonstige Formgebung“ und wurden zum Teil nur mittels eines einzigen Abschlags hergestellt oder sogar ganz ohne Bearbeitung genutzt (Brandt 2019, 398f).

Alles deutet darauf hin, dass die erste menschliche Besiedlung in Dmanisi in Georgien Menschen mit einer bedeutenden Erfahrung in der Bearbeitung von Steinen umfasste.

Die folgende Schlussfolgerung von Baena et al. (2010) bringt die erstaunlichen Befunde über die kognitiven Fähigkeiten der Menschen aus Dmanisi gut auf den Punkt: „Alles deutet darauf hin, dass die erste menschliche Besiedlung in Dmanisi in Georgien Menschen mit einer bedeutenden Erfahrung in der Bearbeitung von Steinen umfasste, die – soweit bekannt – innerhalb eines kurzen Zeitraums mehrere Veränderungen in Bezug auf die Anpassung an bestimmte lithische Umgebungen, die Auswahl von Rohstoffen und technische Strategien ermöglichte.“

4.5 Parallelen zwischen *Homo erectus* aus Dmanisi und Afrika belegen hohe kognitive Fähigkeiten trotz kleiner Schädel

Nach einer neueren Arbeit von Semaw et al. (2020) bestehen einige Gemeinsamkeiten von *Homo erectus* in Afrika mit den Funden aus Dmanisi. In Äthiopien in Gona (Afar-Region) wurden zwei Schädel in wenigen Kilometern Entfernung und evolutionär gesehen nicht allzu großem zeitlichem Abstand (ca. 1,25 bzw. 1,5/1,6 MrJ) geborgen, die sich vom Bau her aber deutlich unterschieden. Der jüngere Schädel BSN12 war mit ca. 800 bis 900 cm³ Gehirnvolumen deutlich größer und robuster, während der ältere Schädel DAN5 ähnlich wie die Dmanisi-Funde nur ca. 598 cm³ Gehirnvolumen aufwies (vgl. Abb. 16). Semaw et al. (2020) sehen trotz einiger Unterschiede typische *Homo-erectus*-Merkmale bei beiden Schädeln und schließen daraus, dass *Homo erectus* eine Spezies mit großen Geschlechterunterschieden war. Dieser deutliche Sexualdimorphismus könnte sich eventuell aufgrund kleiner und isolierter Populationen besonders schnell entwickelt haben (ebd.). Kleine Gehirne und deutlicher Geschlechtsdimorphismus treten auch bei den

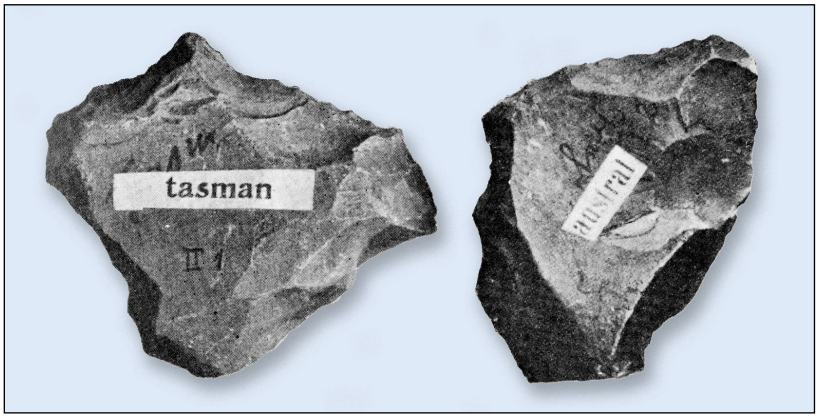


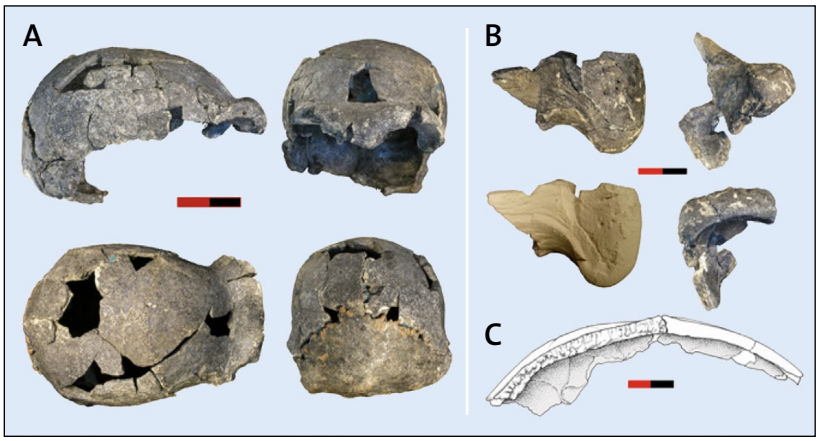
Abb. 15 Steinartefakte moderner Australier und Tasmanier, die auch nicht deutlich stärker bearbeitet sind als die Mode-I-Werkzeuge aus Dmanisi. Originalgröße (aus Klaatsch 1908, Tafel IV). Links: Doppelt-Hohlschaber mit feiner Retuschierung der Spitze und der seitlichen Vertiefungen aus Tasmanien. Rechts: Ein Schnabelinstrument aus Australien (Frazers Island). (Brandt 2019, 398, Abb. 16.57.1–2)

Funden aus Dmanisi auf und sind damit für die verschiedenen Formen von *Homo erectus* nichts Außergewöhnliches. Nach Semaw et al. (2020) ähnelt der kleine DAN5-Schädel morphologisch den Dmanisi-Schädeln, ebenso wie zwei anderen afrikanischen Schädeln von *Homo erectus*. BSN12 zeigt hingegen Ähnlichkeiten zu asiatischen und anderen afrikanischen *erectus*-Schädeln. Die Unterschiede zwischen DAN5 und den asiatischen *Homo-erectus*-Schädeln (wie zum Beispiel Hirngröße) sind den Autoren zufolge möglicherweise von der Körpergröße abhängig.

Die Acheuléen-Steinwerkzeugfunde im Kontext mit dem sehr kleinen Schädel DAN5 widerlegen, dass die Schädelgröße einen Indikator für eine niedrige Intelligenz darstellt.

Gemeinsam mit den Schädeln beschrieben Semaw et al. (2020) außerdem in derselben Fundschicht der beiden Fundorte jeweils Steinwerkzeuge vom einfacheren Oldowan (Mode I) und vom komplexeren Acheuléen (Mode II) – zusammen mit Schnittspuren an Tierknochen (bei DAN5). Die Acheuléen-Steinwerkzeugfunde (s. Abb. 17) im Kontext mit dem winzigen Schädel DAN5 mit 598 cm³ Gehirnvolumen von *Homo erectus* sind besonders erstaunlich und widerlegen, dass die Schädelgröße einen Indikator für eine niedrige Intelligenz darstellt.

Abb. 16 Zwei *Homo-erectus*-Schädel aus Afrika, die beide mit Steinwerkzeugen der Mode I und II im Fundkontext entdeckt worden sind. A: DAN5/P1 aus verschiedenen Perspektiven, B: BSN12/P1 aus verschiedenen Perspektiven, C: BSN12/P1 das Schädeldach entlang der Mittellinie anterior (Maßstabsbalken bei A 40 mm und bei B & C 20 mm). (© AAAS: Semaw et al., Sci. Adv. 2020; 6:eaaw4694, Fig. 3, CC BY-NC 4.0, Credit: Scott W. Simpson, Case Western Reserve University)



Die nächste Sensation ist, dass es nicht, wie manche Forscher glaubten, zu einer Ablösung der einfachen Oldowan-Kultur durch die komplexere Acheuléen-Kultur kam, sondern dass beide Werkzeugtechnologien nebeneinander bestanden. Außerdem wurden sie beide von derselben Homininenart *Homo erectus* hergestellt und nicht von verschiedenen Homininenarten mit unterschiedlichen Entwicklungsstufen. Offenbar wurden Typ-I- und Typ-II-Werkzeuge je nach Einsatzzweck, Rohmaterial und sicher auch Fertigungsaufwand eingesetzt. An beiden Fundorten wurden sowohl Chopper und Splitter von Mode I als auch Faustkeile und Picks (lange Schneidwerkzeuge) von Mode II gefunden. Auch an den sonstigen Fundorten von *Homo erectus* mit Mode II und großen Schneidewerkzeugen kamen nach Semaw et al. (2020) „fast immer" auch Kerne der Mode I vor.

Obwohl im Zeitraum von 1,6 bis 0,5 MrJ Mode II (Acheuléen) schon bei *Homo erectus* bekannt war, tauchen Semaw et al. (2020) zufolge an vielen archäologischen Fundorten trotzdem nur Mode-I-(Oldowan-)Steinwerkzeuge auf, wofür die Autoren die Unterschiede der Rohmaterialen als Ursache ausmachen. Wie in Abschnitt 4.4 am Beispiel von Dmanisi, Atapuerca und heutigen Naturvölkern aufgezeigt wurde, muss die ausschließliche Nutzung einfacher Steinwerkzeuge keine geringere Intelligenz bedeuten, sondern kann stattdessen mit ökologischen und kulturellen Rahmenbedingungen erklärt werden. Auch Semaw et al. (2020) schließen ihren Artikel mit dem Hinweis, dass die Belege eine „große Verhaltensvielfalt und -flexibilität" bei den *Homo-erectus*-Populationen nahelegen.

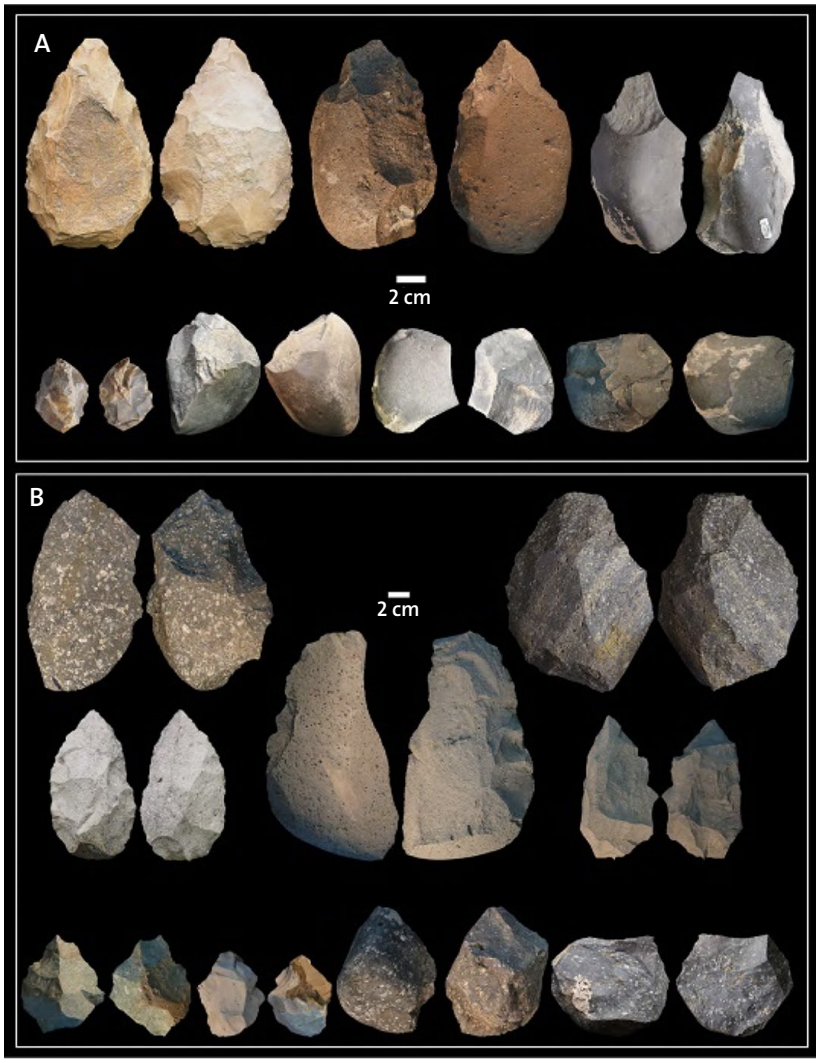


Abb. 17 Die gefundenen Werkzeuge: **A**: Diese Werkzeuge stammen aus dem Fundkontext von BSN12. **B**: Diese Steinwerkzeuge stammen aus dem Fundkontext von DAN5. Jeweils in der untersten Reihe sind die Werkzeugtypen von Mode I (Oldowan) dargestellt. Darüber sind die Acheuléen-Werkzeuge der Mode II dargestellt, die dort ebenfalls gefunden wurden. Bei B in der mittleren Reihe fällt vorne ein besonders schön gearbeiteter Faustkeil auf (vergleichbar mit A: erstes Steinwerkzeug), der einem Menschenschädel zugeordnet wurde, der nur 598 cm^3 Gehirnvolumen besaß. (© 2020 AAAS: Semaw et al., Sci. Adv. 2020; 6:eaaw4694, Fig. 4, CC BY-NC 4.0, Credit: Michael J. Rogers, Southern Connecticut State University)

4.6 Exkurs: Wie menschlich war *„Homo" habilis*?

In vielen evolutionären Entwicklungsmodellen des Menschen wird eine Evolutionsreihe von Australopithecinen über *„Homo" habilis* zu den frühen *Homo-erectus*-Formen aus Afrika bzw. Dmanisi postuliert. Dies wird mit einer Reihe von Ähnlichkeiten zwischen *„Homo" habilis*, *Homo erectus* und heutigen Menschen begründet. Tatsächlich sind *„Homo" habilis* und *rudolfensis* – und noch stärker *Homo erectus* – in quantitativen cladistischen★ Analysen in der Regel deutlich menschenähnlicher als die Australopithecinen und andere Homininen, welche insgesamt deutlich nichtmenschlich sind (vgl. Smith & Grine 2008, Fig. 1–3; sowie Anhang Tab. 10–13). Daher ist es für eine Bewertung der Fossilien aus Grundtyp-Perspektive hilfreich, überblicksartig zu besprechen, ob *„Homo" habilis* als ebenso menschlich bezeichnet werden kann wie *Homo erectus* aus Dmanisi.

Collard & Wood (2015) hatten *„Homo" habilis* eindeutig als Australomorphen und nicht als Menschen beschrieben (vgl. Anhang Tab. 11). Sie schreiben, dass die Gliedmaßen-Proportionen des sicher *„Homo" habilis* zugeordneten OH-62-Teilskelettes „mindestens so affenartig" wie die von *Australopithecus afarensis* waren (vgl. Abb. 18). Das Knie von *„Homo" habilis* war „nur unvollkommen" an den aufrechten Gang angepasst und der Fuß passt nicht zu einem menschlich schreitenden Gang (ebd.). Der Teilfuß OH 8 weist „tüchtige" affenähnliche Kletteranpassungen auf, während ihm hinsichtlich Ferse und Großzehe einige der funktionellen Elemente des menschlichen Ganges fehlen (ebd.). Auch Brandt (2017, 86–88) und Prahabat et al. (2021) weisen auf menschenuntypische Proportionen bei *„Homo" habilis* hin. Obwohl manche Autoren vom Bau des Daumens bei *„Homo" habilis* einen menschlichen Griff ableiten wollen, war dessen Hand nach Collard & Wood (2015) insgesamt vor allem affenartig und besaß affenähnliche Fingerglieder. *„Homo" habilis* war also in dieser Hinsicht den Australopithecinen viel ähnlicher als den Menschen.

Insgesamt hält Wood (2014) *„Homo“ habilis* nicht einmal für ähnlich genug zu *Homo erectus*, um als dessen direkter Vorfahre betrachtet werden zu können.

Da Bernard Wood ein halbes Jahrhundert intensiv an *„Homo“ habilis, rudolfensis* und *Homo erectus* geforscht hat, soll hier noch ein längeres Zitat von ihm angeführt werden: „Obwohl *H. habilis* im Allgemeinen größer ist als *A. africanus*, haben seine Zähne und Kiefer die gleichen Proportionen. Die wenigen Hinweise auf seine Körperform, seine Hände und Füße deuten darauf hin, dass *H. habilis* viel besser klettern konnte als die unbestrittenen Vorfahren des [heutigen] Menschen. Wenn man also *H. habilis* zu *Homo* hinzufügt, hat die Gattung ein unzusammenhängendes Durcheinander von Merkmalen. Andere sind da anderer Meinung, aber ich denke, man muss sich die Daten herauspicken, um zu einer anderen Schlussfolgerung zu kommen. Meiner Meinung nach sollte der handy man [*H. habilis*] einer eigenen Gattung angehören – weder *Australopithecus* noch Mensch.“[16] Insgesamt hält Wood (2014) *„Homo“ habilis* nicht einmal für ähnlich genug zu *Homo erectus*, um als dessen direkter Vorfahre betrachtet werden zu können.[17]

Außerdem ist ein nicht zu unterschätzendes Problem bei der Bestimmung von Merkmalen, die typisch für *„Homo“ habilis* bzw. *rudolfensis* sein sollen, dass in der Paläoanthropologie heftig gestritten wird, welche Fossilien diesen Arten überhaupt zugeordnet werden sollen (Anhang Tab. 14 gibt dazu einen Überblick; vgl. Simpson 2015).

Grabowski et al. (2015) wollen OH 8 und das Typusexemplar OH 7 deswegen von *„Homo“ habilis* ausschließen, weil ihnen OH 8 zu gorillaähnlich und OH 7 „in den meisten Aspekten“ zu primitiv erscheint. Dementsprechend halten sie von allen Körperskelettfunden nur OH 62 und KNM-ER 3735[18] für „zuverlässig“ *„Homo“ habilis* zugehörig, während *„Homo“ rudolfensis* „derzeit kein zugehöriges Postcranium* [Körperskelett]“ besitzt. Grabowski et al. (2015) geben aber zu, dass die Befunde allgemein auf ein „australopithecinenähnliches“ Körperskelett von *„Homo“ habilis* hinweisen. Dieser Trend, unliebsame Fossilien aus *„Homo“ habilis* zu entfernen, um dessen postulierte Menschenähnlichkeit zu verteidigen, zeigt sich besonders ausgeprägt bei Clarke (2008). Dieser will KNM-ER 1813, OH 13, OH 24 und Stw 53 deshalb aus *„Homo“ habilis* ausschließen, weil sie ihm im Vergleich zu KNM-ER 1470 (der meist *„Homo“ rudolfensis* zugeordnet wird) und zum fragmentarischen OH 7 zu *Australopithecus*-ähnliche Gesichtszüge, zu kleine Gehirne und im Fall von Stw 53 zu meerkatzenartigen Bogengänge im Innenohr[19] hätten. Dieser Interpretation von Clarke (2008) sind bisher unlike *H. erectus* to be its immediate ancestor, so a simple, linear model explaining this stage of human evolution is looking less and less likely.“

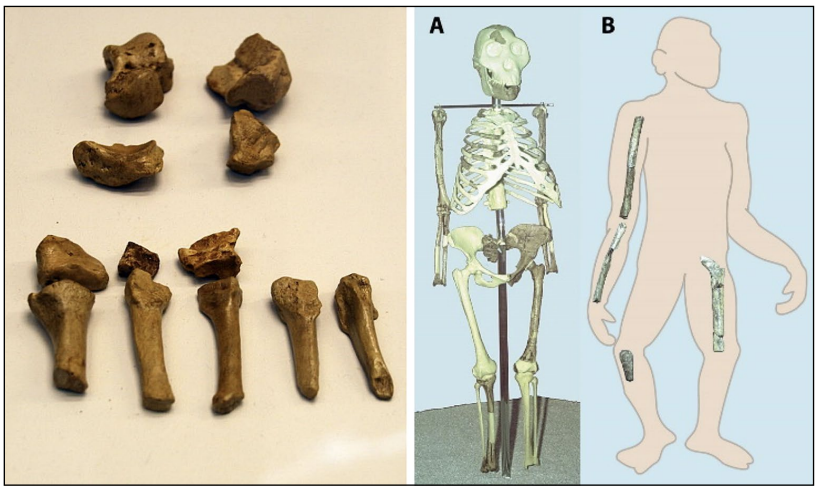


Abb. 18 Der Teilfuß OH 8 und die Langknochen von OH 62 (B) von *„Homo“ habilis* im Vergleich mit einer Skelettrekonstruktion von *Australopithecus afarensis* („Lucy“; A). (Wikimedia: Nachosan, CC BY-SA 3.0; Evolution: Ein kritisches Lehrbuch 2013, Abb. 15.9)

Abb. 19 Die folgenden Schädel werden *„Homo“ habilis* zugeschrieben, sind aber bis auf OH 7 (dem Holotyp der Spezies) letztlich alle umstritten: OH 7 (kaum erhalten), OH 24, KNM-ER 1805, KNM-ER 1813, SK 847 und Stw 53 (vgl. Anhang Tab. 14). (Wikimedia: Nachosan, CC BY-SA 3.0; Guérin Nicolas, CC BY-SA 3.0; Ryan Somma, CC BY-SA 2.0; Tiia Monto, CC BY-SA 3.0; Rhuangagabi, CC BY-SA 4.0)

[16] „Although *H. habilis* is generally larger than *A. africanus*, its teeth and jaws have the same proportions. What little evidence there is about its body shape, hands and feet suggest that *H. habilis* would be a much better climber than undisputed human ancestors. So, if *H. habilis* is added to *Homo*, the genus has an incoherent mishmash of features. Others disagree, but I think you have to cherry-pick the data to come to any other conclusion. My sense is that handy man should belong to its own genus, neither australopith nor human.“

[17] „The ongoing debate about the origins of our genus is part of *H. habilis*'s legacy. In my view, the species is too

[18] Nach Leakey et al. (1989, 170f) weist KNM-ER 1504 eine große Ähnlichkeit zu KNM-ER 3735 auf, wobei letzterer „schimpansenähnliche Proportionen“ besitzt.

[19] Brandt (2017, 86–88) weist außer auf die meerkatzenartigen Bogengänge bei StW 53 von *„Homo habilis“* noch auf die menschlichen Bogengänge bei *Homo erectus* und die großaffenartigen Bogengänge bei *Australopithecus afarensis* und *africanus* hin, was unterschiedliche Fortbewegungsweisen dieser Arten als möglich erscheinen lässt.

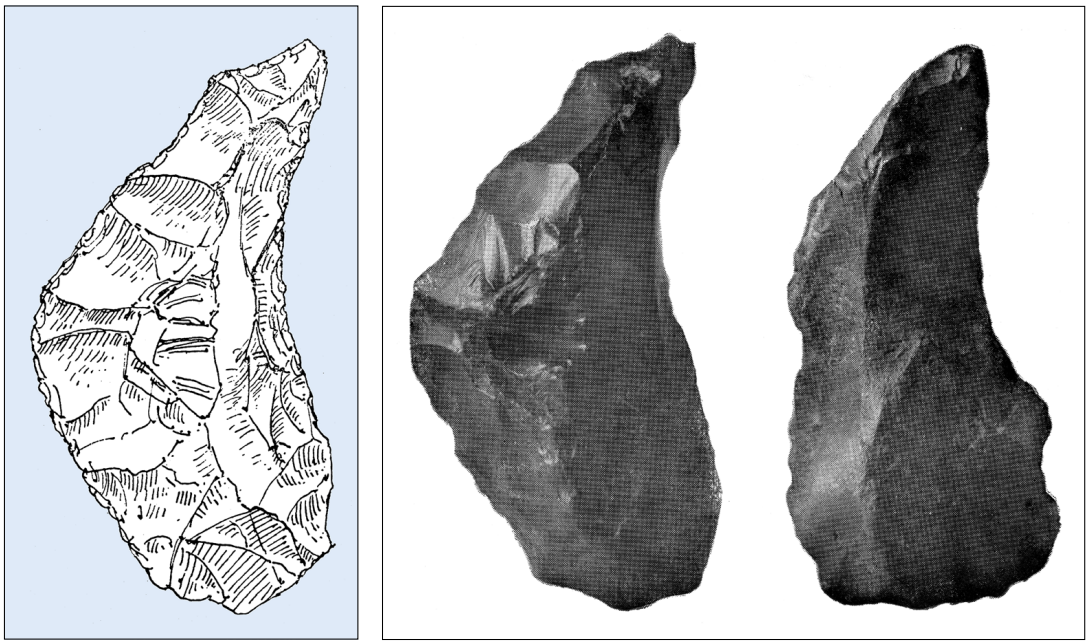


Abb. 20 Dieses Steinwerkzeug könnte Capitan & Marty (1924) zufolge als Steinwerkzeug aus der Kultur des Aurignacien von *Homo sapiens* in der jüngeren Altsteinzeit akzeptiert werden (vgl. Brandt 2019, 387) – wenn es nicht so alt wäre. Dieser Fund stammt aus einer geologischen Schicht bei Aurillac in Frankreich mit 7 MrJ (ebd., 343), die damit älter ist als die unumstrittenen Homininen – und genauso alt wie der älteste potentielle Hominine *Sahelanthropus*, der aber nicht in Europa, sondern in Afrika beheimatet war. (Darstellung: Brandt 2019, 389, Abb. 16.55)

kaum Kollegen gefolgt. Collard & Wood (2015, 2108, 2131) hatten hingegen sogar überlegt, ob man nicht *„Homo" habilis* (Holotypus OH 7) und den breitgesichtigen *„Homo" rudolfensis* (Holotypus KNM-ER 1470) in zwei verschiedene Gattungen außerhalb der Gattung *Homo* verorten sollte.

Auch der Kauapparat sowie die daraus abgeleitete Ernährung spricht bei *„Homo" habilis* und *rudolfensis* für eine affenähnliche Bauweise bzw. Ernährung; und bei *Homo erectus* für eine menschliche (Brandt 2017, 89f, 184). Nach Collard & Wood (2015, 2134) ist noch zu ergänzen, dass die relativen Größen des Kauapparates bei den echten Menschen (*Homo erectus* bzw. *ergaster, H. neanderthalensis* und *H. floresiensis*) die größte Nähe zum heutigen Menschen besitzen. Die nächste Beziehung zu *„Homo" rudolfensis* hat hingegen *Paranthropus robustus*; und die größte Ähnlichkeit zu *„Homo" habilis* besitzt *Australopithecus africanus*.

Es ist schon länger bekannt, dass *„Homo" habilis* – zu Deutsch „der geschickte Mensch" – gar keine nachgewiesene Sonderrolle bei der Herstellung von Steinwerkzeugen besitzt (z. B. Roberts 2018, 102f). Der Name weckt schlichtweg falsche Erwartungen, da mittlerweile anerkannte Steinwerkzeuge aus Lomekwi mit 3,3 MrJ deutlich älter sind als diese Hominenart. Es ist auch umstritten, ob *„Homo" habilis* überhaupt schon zu der Zeit existierte, aus der man die mit 2,58 MrJ ältesten anerkannten Oldowan-Werkzeuge nachgewiesen hat (vgl. Wood & Boyle 2016; Braun 2019). Außerdem fand man in Bed I in Olduvai neben Oldowan-Werkzeugen (Mode I) nicht nur *„Homo" habilis,* sondern auch *Paranthropus boisei* (Roberts 2018, 102f). In der Fachliteratur werden daher sowohl *Paranthropus* als auch *Australopithecus* oder *Kenyanthropus platyops* als mögliche Steinwerkzeughersteller diskutiert (ebd.). Des Weiteren ist aufgrund der Größe der Werkzeuge und aufgrund von nichtmenschlichen Kletteranpassungen der Hände, affenartiger Hirnstruktur und fehlender Notwendigkeit der Steinwerkzeugnutzung bei diesen Australomorphen nicht davon auszugehen, dass sie fähige Steinwerkzeughersteller waren (Brandt 2017, 130). Zudem hat Brandt (2019) aufgezeigt, dass es Steinwerkzeuge mit typisch menschlichen Bearbeitungsspuren schon deutlich länger als fossil nachgewiesene Homininen gibt (bis zu ca. 56 MrJ alt). Dementsprechend könnten auch bisher nicht gefundene echte Menschen die Steinwerkzeughersteller der Werkzeuge gewesen sein, die man bisher Australomorphen zuschreibt.

Bereits im Jahr 1996 hatte Bernard Wood in einem Museumsband, der gemeinsam mit namhaften Kollegen wie z. B. den Leakeys, Chris Stringer, Tim White, Alan Walker und Leslie Aiello erstellt worden war, die hier vorgestellten Kritikpunkte an der angeblichen Menschenähnlichkeit von *„Homo" habilis* deutlich betont. Woods Einschätzung lautete (1996, 36f): „In allen Punkten stimmen die frühen *Homo*-Arten [*habilis* und *rudolfensis*] mehr mit den Australopithecinen als [mit] späteren Formen von *Homo* überein." Allerdings stellt sich die Frage, wieso diese Kritik bisher weitgehend ungehört in Schulbüchern, Museen, Vorträgen und Artikeln verhallt ist.

5. Fazit

Die Vergleiche der Schädelflächen von Schroeder et al. (2017) sind trotz aller damit verbundenen Schwierigkeiten (z. B. der hohen innerartlichen Variabilität und der zum Teil geringen Vergleichsmengen) insgesamt ein Hinweis für die Tragfähigkeit des Grundtypmodells nach Brandt (2017). Ausgerechnet die vielfältigen und als „primitiv" bezeichneten Schädel aus Dmanisi lassen sich auf Artniveau gut in den Grundtyp des echten Menschen integrieren. Bemerkenswert an den Ergebnissen von Schroeder et al. (2017) ist vor allem, dass auf der Basis der Schädelflächen die Australomorphen auf Artniveau eine klar in sich geschlossene Gruppe bilden, was gut zum Grundtypmodell nach Brandt (2017) passt.

Die fünf Schädel von Dmanisi weisen unbestritten einige „primitiv" wirkende Merkmale und mit ca. 550 bis 775 cm³ auch sehr kleine Gehirnvolumina auf – wie auch der afrikanische *Homo-erectus*-Schädel DAN 5. Diesen Befund kann man entweder als Argument einer evolutionären Abstammung von *Homo erectus* von den frühen *„Homo"*-Arten oder als unabhängige Umweltanpassungen verschiedener Grundtypen mit variablen Schädelmerkmalen deuten. Während gegen die erste Deutung viele sonstige Merkmale der Fossilien sprechen (vgl. Wood 2014; Collard & Wood 2015; Wood & Boyle 2016), kann man für die zweite Deutung die hohe Schädelvariabilität nach Schroeder et al. (2017) sowie den insgesamt sehr großen Variationsbereich der Schädelgrößen von ausgestorbenen und heute lebenden Menschen anführen (vgl. Brandt 2000). Die Hypothese von Lordkipanidze et al. (2013), dass die Vielfalt der Schädel aus Dmanisi so groß sei, dass auch *habilis* und *rudolfensis* der Art *Homo erectus* zugeordnet werden sollten, kann mit guten Gründen zurückgewiesen werden (vgl. z. B. Lordkipanidze et al. 2007; Hawks 2013; Wood 2014; Collard & Wood 2015; Wood & Boyle 2016 sowie Lacruz et al. 2019). Die einzelnen Schädel und auch das Körperskelett aus Dmanisi zeigen eine deutliche Ähnlichkeit zu *Homo erectus* aus Afrika und Asien und auch zu modernen Menschen.

Zudem wurden erstaunlich komplexe Werkzeugfunde aus Dmanisi von Baena et al. (2010) vorgestellt, die für menschliche manuelle und kognitive Fähigkeiten der Menschen aus Dmanisi und damit gegen mangelnde Intelligenz bei kleineren Gehirnen sprechen. Dies wird auch durch die Tatsache gestützt, dass gemeinsam mit dem winzigen *Homo-erectus*-Schädel DAN5 (598 cm³ Hirnvolumen) in Afrika sowohl einfachere Oldowan-Werkzeuge (Mode I) als auch anspruchsvollere Acheuléen-Faustkeile (Mode II) gefunden wurden. Der Fund von Oldowan-Werkzeugen oder kleinen Schädeln an sich ist damit bei menschlichen Homininen kein Hinweis auf mangelnde kognitive Fähigkeiten. Brandt (2019) zufolge ist sowieso davon auszugehen, dass Menschen aufgrund von Werkzeugfunden deutlich früher in der Erdgeschichte nachweisbar sind, als dies in heutige evolutionäre Modelle passen würde.

Außerdem zeigte sich, dass von *„Homo" habilis* und *rudolfensis* seit über 25 Jahren viele großaffenartige Eigenschaften bekannt sind, die klar gegen eine Zugehörigkeit zur Gattung *Homo* sprechen. Des Weiteren sind sich Paläoanthropologen gar nicht einig, welche Fossilien man *„Homo" habilis* und *rudolfensis* eigentlich zuordnen sollte. Von diesen Befunden ist allerdings noch wenig ins öffentliche Bewusstsein gedrungen.

Alles in allem zeigen die hier vorgestellten Daten, dass die Schädel der Homininen keine Stolpersteine für das Grundtypmodell nach Brandt (2017) darstellen und dass auch schwierig erscheinende Fossilbefunde – wie die von Dmanisi oder von *„Homo" habilis* – innerhalb eines Schöpfungsmodells separat erschaffener Grundtypen deutbar sind.

Glossar

Allometrie: nichtlineare Größenänderungen eines Organismus im Verhältnis zu anderen Organen bzw. zum Gesamtorganismus, oder durch konstant unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeiten verursachte regelhafte Proportionsänderungen eines Organs im Verhältnis zu anderen Organen bzw. zum Gesamtorganismus (Brandt 1995, 139).

Basicranium: untere Schädelregion

Cladogramm: dichotomes (gabeliges) Verzweigungsmuster, das die stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen verschiedenen Gruppen (Taxa) von Lebewesen darstellen soll. Es wird auf der Basis gemeinsamer als „abgeleitet" interpretierter Merkmale erstellt; jede Abzweigung ist mithilfe mindestens eines abgeleiteten (autapomorphen) Merkmals, also einer evolutionären Neuheit, zu begründen.

Encephalisationsquotient (EQ): relatives Verhältnis von Gehirngewicht zu Körpergewicht: *EQ = gemessenes Hirngewicht / erwartetes Hirngewicht aufgrund des Körpergewichtes*. Was als Hirngewicht erwartet wird, unterscheidet sich aber je nach Bezugsrahmen.

Grundtyp: Alle Individuen, die direkt oder indirekt durch Kreuzung verbunden sind, werden zu einem Grundtyp gerechnet; dabei spielt die Fruchtbarkeit der Hybriden keine Rolle, ebenso wenig, ob die Hybriden unter natürlichen Bedingungen oder in Gefangenschaft (Züchtung) entstanden sind (Junker & Scherer 2013, 44). Grundtypen werden im biblischen Grundtypmodell als Entsprechung für die geschaffenen „Arten" im Schöpfungsbericht (Genesis 1–2) betrachtet.

Homininen: vermutete Vorfahren des Menschen im Rahmen des Evolutionsmodells seit Aufspaltung von den Schimpansenvorfahren vor ca. 5 bis 7 MrJ

Makroevolution: Entstehung neuer, bisher nicht vorhandener Organe, Strukturen und Bauplantypen, damit verbunden auch die Entstehung *qualitativ* neuen genetischen Materials (Junker & Scherer 2013, 44)

Mikroevolution: Evolution innerhalb vorgegebener Organisationsmerkmale; quantitative Veränderung *bereits vorhandener* Organe, Strukturen oder Baupläne (Junker & Scherer 2013, 44)

Phylogenie: evolutionäre Stammesgeschichte

Polyvalenz: Im Grundtypmodell geht man davon aus, dass die erschaffenen Grundtypen von Anfang an mit einer großen genetischen Variationsbreite ausgestattet waren, also im Rahmen von Mikroevolution ganz unterschiedliche Erscheinungsformen (Phänotypen) hervorbringen konnten.

Postcranium: Körperskelett (mit Ausnahme des Schädels)

Postcranial: zum Körperskelett gehörend

Prognathie: vorstehender Oberkiefer

Prokrustus-Analyse: Bei der Prokrustus-Analyse werden zwei Flächen durch möglichst geringe Änderungen zur Deckung gebracht. Je weniger Änderungen notwendig sind, desto ähnlicher sind sich zwei Flächen.

Taxon: Gruppe von Lebewesen (z. B. Art oder Gattung), die eine Einheit in der biologischen Systematik bildet

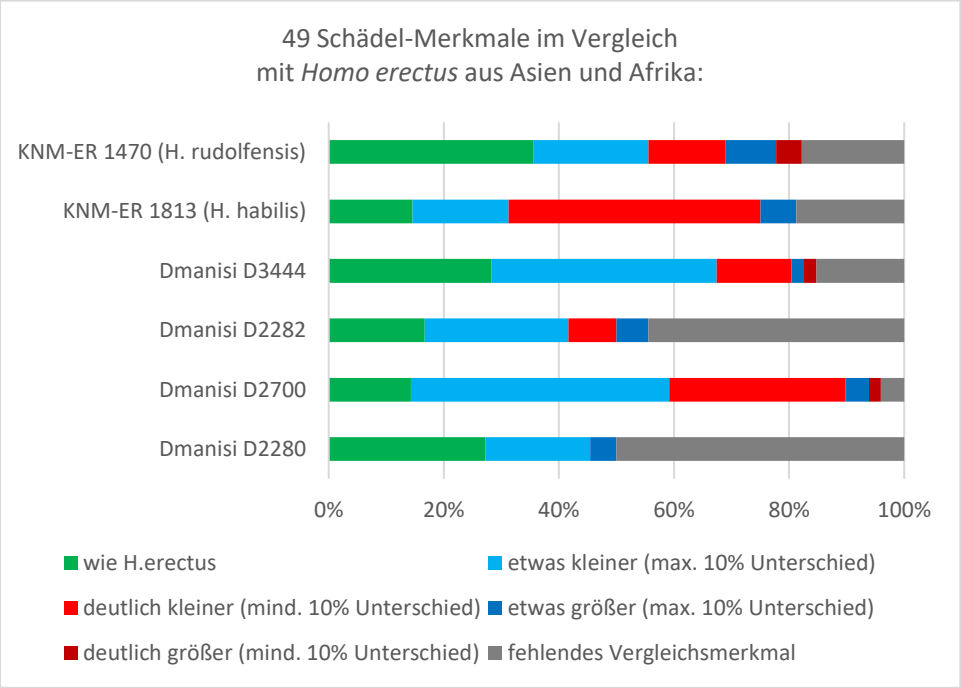
Taxonomie: der Bereich der Systematik, welcher Lebewesen in systematische Kategorien einordnet

Taxonomische Begriffe:

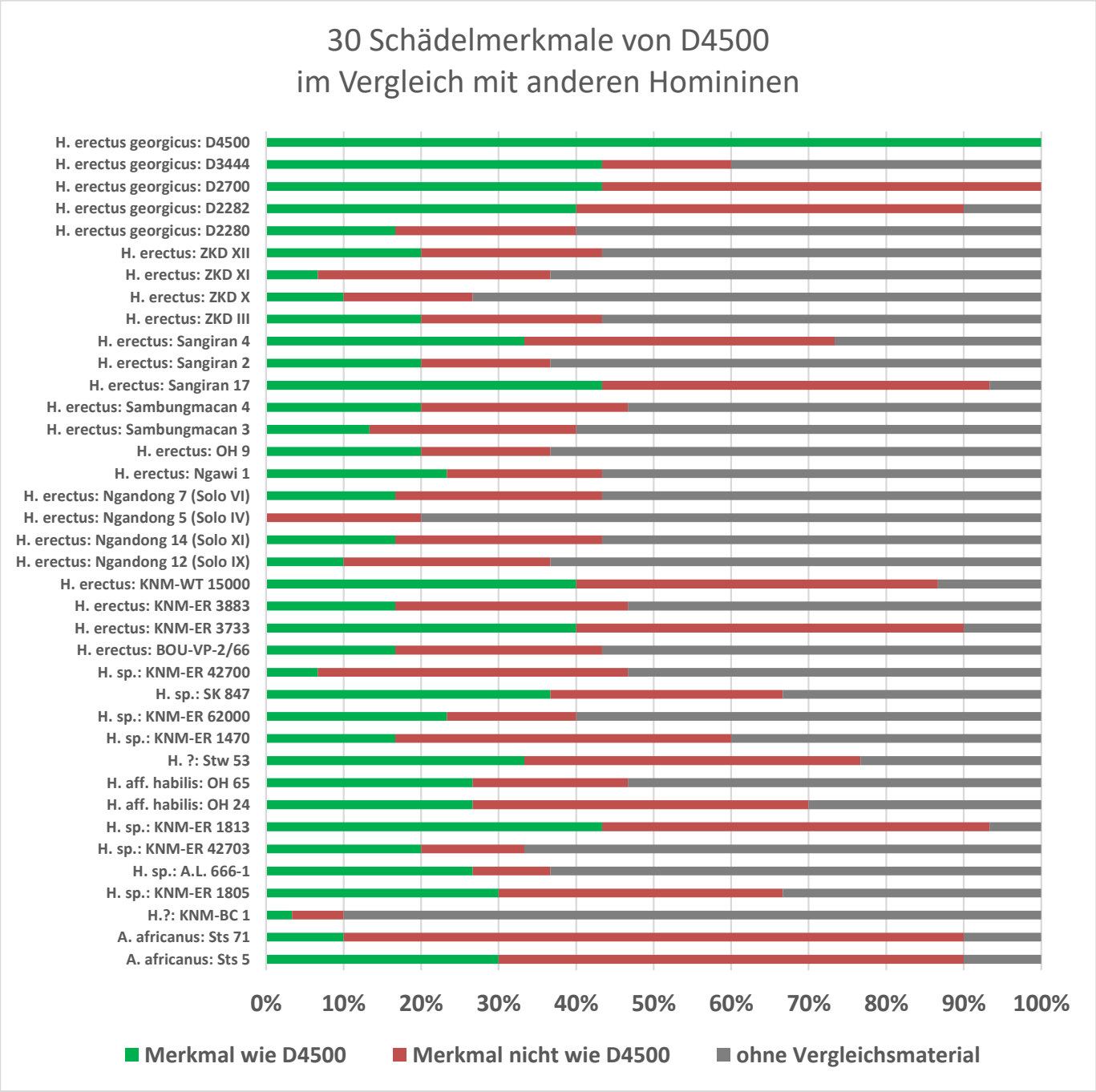
- **sp. = „species":** bedeutet, dass die genaue Art unbekannt ist
- **cf. = „confer":** ähnlich, vergleichbar; beruht auf einer unsicheren Zuordnung aufgrund von Erfahrungswerten
- **aff. = „species affinis":** soll anzeigen, dass Funde mit einer bekannten Art eng verwandt aber nicht identisch sind
- **s.l. = „sensu latu":** im erweiterten Sinn (z. B. *„Homo" habilis* inklusive *rudolfensis*)
- **s.s. = „sensu strictu":** im engeren Sinn (z. B. *„Homo" habilis* ohne *rudolfensis*)

Variabilität: Vielfalt

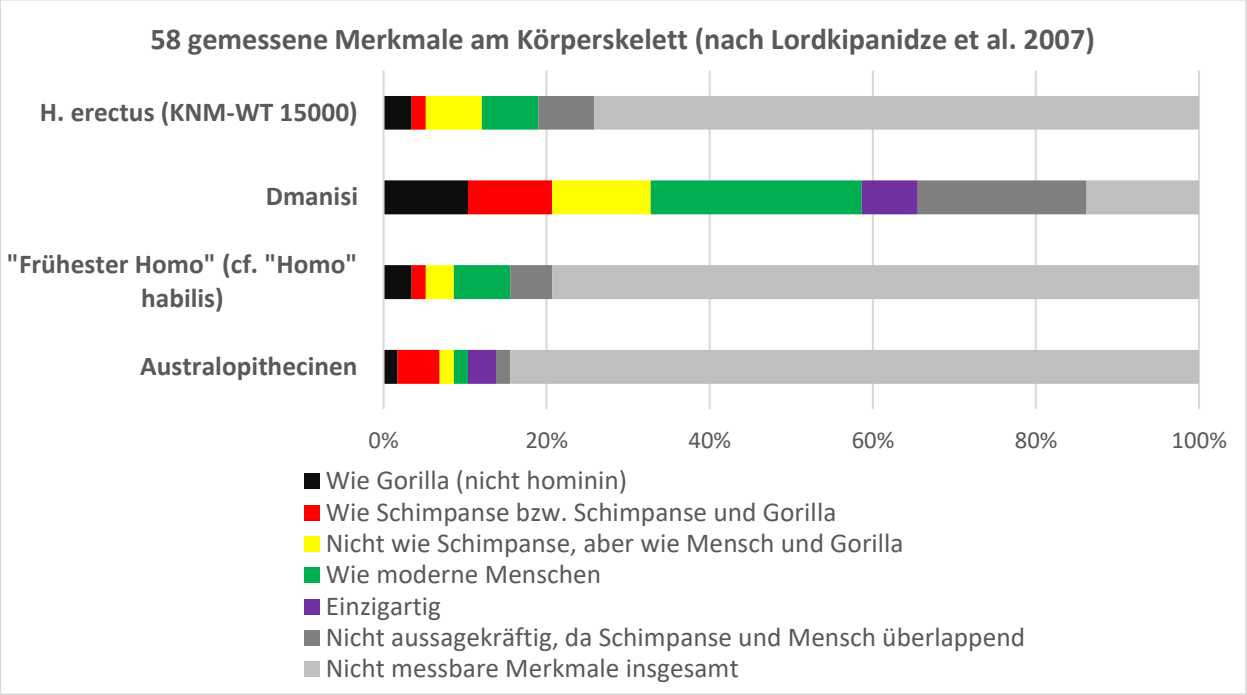
6. Anhang



Anhang Abb. 1: 49 Vergleichsmerkmale der Schädel von Lordkipanidze et al. (2006, Tab. 1–2) in Bezug auf den Variationsbereich von sechs *Homo-erectus*-Funden aus Afrika und Asien (sofern mindestens zwei Vergleichsexemplare bei *Homo erectus* vorlagen). Rote Werte weichen mehr als 10 Prozent vom unteren (hellrot) bzw. oberen Variationsbereich (dunkelrot) von *Homo erectus* aus Afrika und Asien ab, während blaue Werte höchstens 10 Prozent unter (hellblau) bzw. über (dunkelblau) den Extremwerten von *Homo erectus* liegen. KNM-ER 1813 ist deutlich unähnlicher zu *Homo erectus* als die Dmanisi-Schädel, während KNM-ER 1470 durch größere Werte (dunkelrot und dunkelblau) von *Homo erectus* abweicht. (Eigene Darstellung)



Anhang Abb. 2: 30 kategorisierte Schädelmerkmale von D4500 aus Dmanisi im Vergleich mit anderen Homininen; mit Artzuordnung nach Lordkipanidze et al. (2013, Tab. S1). (Eigene Darstellung nach Lordkipanidze et al. 2013, Tab. S4).



Anhang Abb. 3: 58 gemessene Merkmale am Körperskelett von Dmanisi nach den Daten von Lordkipanidze et al. (2007, Tab. S4). In dieser Darstellung wurde unterschieden, welche Merkmale genau innerhalb der Variationsbereiche der heute lebenden Gattungen (Schimpanse, Gorilla, Mensch) einzuordnen sind. Aus evolutionärer Perspektive ist zu beachten, dass lediglich die roten Merkmale (sofern es keine Konvergenzen sind) problemlos als Hinweise auf eine Evolution des Menschen aus schimpansenähnlichen Vorfahren interpretiert werden können. Ein Großteil der Merkmale, die zwischen Schimpanse und Mensch nicht überlappen, sind einzigartig oder sprechen nicht unbedingt für eine gemeinsame Abstammung von Schimpanse und Mensch aus gemeinsamen Vorfahren (schwarz, gelb, grün und lila). Außer bei Dmanisi sind darüber hinaus die meisten Merkmale bei den Fossilien nicht messbar oder nicht aussagekräftig (dunkelgrau bzw. hellgrau).

Anhang Tab. 1: Die Markierungspunkte auf Schädel und Unterkiefer (nach Schroeder et al. 2017, Tab. 1).

#	Abkürzung	Markierungspunkt	Definition
		Schädel	
1	ANS	Anterior nasal spine	Der am stärksten anterior (vorne) gelegene Mittelpunkt der Spina nasalis anterior (Nasendornfortsatz)
2	PRO	Prosthion	Der am stärksten anterior (vorne) gelegene Punkt in der Mittellinie des Processus alveolaris maxillae (Alveolarknochen des Oberkiefers)
3	SON	Supraorbital notch	Der am stärksten laterale (seitliche) Punkt der Foramen supraorbitale (Knochenkanal im Stirnbein)
4	FMT	Frontomalare temporale	Der am stärksten laterale (seitliche) Punkt zwischen Os frontale (Stirnbein) und Os zygomaticum (Jochbein)
5	POR	Porion	Der höchste Punkt auf dem Rand des äußeren knöchernen Gehörgangs (Porus acusticus externus/Porion)
6	PN	Parietal notch	Die Einkerbung bzw. der Winkel zwischen Pars squamosa (Schuppenteil) und Pars petrosa (Felsenteil) des Os temporale (Schläfenbeins) an der oberen Grenze der Squama temporalis
7	AST	Asterion	Die Kreuzung der lambdoiden (Structura lamdoidea) parietomastoiden (Structura parietomastoidea) und occipitomastoiden Nähte (Structura occipitomastoidea)
8	BR	Bregma	Die Kreuzung der Mittelline der coronalen (Structura coronale) und sagittalen Nähte (Structura saggitalis) oben auf dem Hirnschädel
9	LA	Lambda	Die Kreuzung der Mittellinie der sagittalen (Structura sagittalis) und lambdoiden Nähte (Structura lamdoidea)
10	ALV	Alveolare	Der am stärksten anterior (vorne) liegende Punkt des Alveolarknochens des 1. Molares (M1)
11	MFL	Lateral mandibular fossa	Der am stärksten lateral (seitlich) liegende Punkt der Fossa mandibularis (eine mit Knorpel überzogene Vertiefung des Schläfenbeins)
12	MFM	Medial mandibular fossa	Der am stärksten mediane (innere) Punkt der Fossa mandibularis

Unterkiefer			
13	AJUNC	Inferior anterior ramus	Der Übergang zwischen dem anterioren (vorderen) Rand des Unterkieferastes und dem Alveolarknochen
14	MEN	Mental foramen	Ecke am stärksten anteroinferior (vorne-unten) vom Foramen mentale (Kinnloch)
15	MFO	Mandibular foramen	Der am stärksten posteroinferiore (hinten-unten) liegende Teil des Foramen mandibulare (Unterkieferloch) im Inneren des Unterkiefers
16	MSPIN	Superior mental spine	Der am stärksten superiore (vorstehende) Teil der Spina mentalis (Kinndorn) im Inneren des Unterkiefers
17	ALVB	Alveolar border of body	Der am stärksten superiore (vorstehende) Punkt des Alveolarknochens direkt über dem Foramen mentale (Kinnloch)
18	IBB	Inferior border of body	Der am stärksten inferior (unten) liegende Punkt der Mandibel (Unterkiefer) unterhalb des Foramen mentale
19	POG	Pogonion	Der am stärksten anterior (vorne) liegende Punkt auf der Symphysis mandibulae (Unterkiefersymphyse)

Anhang Tab. 2: Die Vergleichsflächen der Schädel für die Prokrustus-Methode (nach Schroeder et al. 2017, Tab. 2).

Studie	Errechnete Fläche	Verwendete Fossilien
1: Schädel seitlich	Fläche aus BR-PN-POR-MFL-SON-BR	DH3, D2700, D2280, KNM-ER 3883, KNM-ER 42700, KNM-WT 15000, LB1, MH1, SAM-AP 4692
2: Schädel seitlich	Fläche aus BR-PN-POR-MFL-SON-BR	DH3, D2700, D2280, KNM-ER 1470, KNM-ER 3883, KNM-ER 42700, KNM-WT 15000, LB1, SAM-AP 4692
3: Schädel seitlich	Fläche aus BR-LA-AST-PN-POR-MFL-BR	DH2, D2700, D2280, KNM-ER 406, KNM-ER 3883, KNM-ER 42700, KNM-ES 11693, KNM-WT 15000, LB1, MLD 37/38, OH 5, SAM-AP 4692
4: Schädel von oben	PN (links) – PN rechts – POR (rechts) – MFL (rechts) – ALV (rechts) – PRO– ALV (links) – MFL (links) – POR (links) – PN (links)… + internes Trapez aus ALV (rechts) – POR – ALV (links) – ANS – ALV (rechts)	DH1 (Rekonstruktion), KNM-ER 1813, KNM-WT 15000, LB1, SAM-AP 4692, Sts 5
5: Unterkiefer von oben	Kombination dreier Flächen: oben MFO – MSPIN – POG – ALVB – MFO ; unten links: MFO – ALVB – MEN – IBB – AJUNC – MFO; unten rechts: ALVB – POG – IBB – MEN – ALVB	AT-888, BC 5, DH1, D2600, D2735, KNM-ER 60000, KNM-BK 67, KNM-ER 729, KNM-ER 820, KNM-WT 15000, LB1, Mauer, Montmaurin, MH1, Mumbwa, OH 13, Peninj, SAM-AP 4692, SK 15, SK 23, SKW 5, Sts 36, Sts 52b, TP 1

Anhang Tab. 3: Die verwendeten Fossilfunde für die Schädelvergleiche (nach Schroeder et al. 2017, Tab. S.3.1–3.5).

Spezies	Fossilfunde
Früh- bis spätmoderner *Homo sapiens* (fm H.s.)	BC 5 (Border Cave 5), Mumbwa, SAM-AP 4692, TP 1 (Tuinplaas 1)
Mittelpleistozäner *Homo* (M H.)	AT-888 (Abguss), KNM-ES 11693, Mauer, Montmaurin
Homo floresiensis (H.f.)	LB1 (Abguss)
Homo erectus (H.e.)	KNM-BK 67, KNM-ER 820, KNM-ER 3883, KNM-ER 42700, KNM-WT 15000, SK 15
Homo erectus georgicus (H.e.g.)	D2280 (Abguss), D2600 (Abguss), D2700 (Abguss), D2735 (Abguss)
„Homo“ rudolfensis (H.r.)	KNM-ER 1470, KNM-ER 60000 (Abguss)
„Homo“ habilis (H.h.)	KNM-ER 1813, OH 13
„Homo“ naledi (H.n.)	DH2, DH3, Unterkiefer DH1 Holotypus (U.W. 101-1261) und DH1 Schädelrekonstruktion
Paranthropus boisei (P.b.)	KNM-ER 406, KNM-ER 729, OH 5, Peninj
Paranthropus robustus (P.r.)	SK 23, SKW 5
Australopithecus sediba (A.s.)	MH1, UW88-50
Australopithecus africanus (A.a.)	MLD 37/38, Sts 5, Sts 36, Sts 52b

Allgemeine Hinweise zu den Tabellen Anhang 4 bis 8:

Je niedriger ein errechneter Prokrustus-Wert ist, desto leichter lassen sich die Flächen zweier Schädel zur Deckung bringen und desto mehr ähneln sich dementsprechend die untersuchten Schädelflächen. Die Ergebnisse von Schroeder et al. (2017) wurden hier mit farblichen Markierungen versehen, die für die Deutung aus evolutionärer Perspektive bzw. Sichtweise des Grundtypmodells nach Brandt (2017) von Bedeutung sind: Die jeweils engste Beziehung zweier Schädel pro Zeile wurde **fett hervorgehoben**. Wenn diese engste Beziehung mit dem Grundtypmodell nach Brandt (2017) zu erwarten wäre, ist dieser Wert blau markiert. Widerspricht aber die engste Beziehung der Grundtypenzuteilung von Brandt (2017), die hauptsächlich auf dem Körperskelett basiert, ist der Wert rot gekennzeichnet. Die jeweils nächste Beziehung zu einem Fossil aus der passenden Grundtypzuordnung nach Brandt (2017) ist grün markiert. Bei einigen Studien wurden mehrere Fossilien der gleichen Art einbezogen. Hier wäre zu erwarten, dass die engste Beziehung der Schädelfläche zu den Fossilien derselben Art besteht – dies wird im Folgenden orange markiert. Aufgrund der Variabilität der Schädel ist es aber häufiger, dass Schädel aus verschiedenen Arten ähnlicher sind als Schädel innerhalb derselben Art.

Anhang Tab. 4: 1. Prokrustus-Analyse Schädel nach Fossilien (nach Schroeder et al. 2017, SOM Tab. 3.1). Die Art-Abkürzungen sind in Anhang Tab. 3 erklärt.

1. Schädelfläche: SON, PN, POR, BR, MFL	UW88-50 (A.s.)	DH3 (H.n.)	D2700 (H.e.g.)	D2280 (H.e.g.)	KNM-ER 3883 (H.e.)	KNM-ER 42700 (H.e.)	KNM-WT 15000 (H.e.)	SAM-AP 4692 (fm H.s.)	LB1 (H.f.)
UW88-50 (A.s.)	x	**0,0772**	0,1382	0,1009	0,1015	0,1875	0,1155	0,2041	0,1428
DH3 (H.n.)	**0,0772**	x	0,0965	0,0991	0,1198	0,1764	0,1363	0,1788	0,1372
D2700 (H.e.g.)	0,1382	**0,0965**	x	0,1558	0,1477	0,1583	0,1207	0,1424	0,1348
D2280 (H.e.g.)	0,1009	0,0991	0,1558	x	**0,0932**	0,1935	0,1558	0,1811	0,2215
KNM-ER 3883 (H.e.)	0,1015	0,1198	0,1477	**0,0932**	x	0,1703	0,1164	0,1836	0,2061
KNM-ER 42700 (H.e.)	0,1875	0,1764	0,1583	0,1935	0,1703	x	0,1495	**0,1333**	0,225
KNM-WT 15000 (H.e.)	**0,1155**	0,1363	0,1207	0,1558	0,1164	0,1495	x	0,1898	0,1511
SAM-AP 4692 (fm H.s.)	0,2041	0,1788	0,1424	0,1811	0,1836	**0,1333**	0,1898	x	0,2554
LB1 (H.f.)	0,1428	0,1372	**0,1348**	0,2215	0,2061	0,225	0,1511	0,2554	x

Anhang Tab. 5: 2. Prokrustus-Analyse Schädel nach Fossilien (nach Schroeder et al. 2017, SOM Tab. 3.2).

2. Schädelfläche: SON, AST, PN, FMT, BR, MFL, MFM	KNM-ER 1470 (H.r.)	DH3 (H.n.)	D2700 (H.e.g.)	D2280 (H.e.g.)	KNM-ER 3883 (H.e.)	KNM-ER 42700 (H.e.)	KNM-WT 15000 (H.e.)	SAM-AP 4692 (fm H.s.)	LB1 (H.f.)
KNM-ER 1470 (H.r.)	x	**0,1028**	0,1278	0,1412	0,1282	0,2176	0,1717	0,1904	0,1951
DH3 (H.n.)	0,1028	x	0,1072	0,0957	**0,0768**	0,1949	0,1177	0,1617	0,1617
D2700 (H.e.g.)	0,1278	**0,1072**	x	0,1633	0,1159	0,1966	0,114	0,1365	0,1835
D2280 (H.e.g.)	0,1412	**0,0957**	0,1633	x	0,0966	0,1974	0,157	0,1922	0,2022
KNM-ER 3883 (H.e.)	0,1282	**0,0768**	0,1159	0,0966	x	0,1908	0,1082	0,1595	0,1971
KNM-ER 42700 (H.e.)	0,2176	0,1949	0,1966	0,1974	0,1908	x	0,1956	**0,1508**	0,2359
KNM-WT 15000 (H.e.)	0,1717	0,1177	0,114	0,157	**0,1082**	0,1956	x	0,1741	0,1751
SAM-AP 4692 (fm H.s.)	0,1904	0,1617	**0,1365**	0,1922	0,1595	0,1508	0,1741	x	0,2411
LB1 (H.f.)	0,1951	**0,1617**	0,1835	0,2022	0,1971	0,2359	0,1751	0,2411	x

Anhang Tab. 6: 3. Prokrustus-Analyse Schädel nach Fossilien (nach SCHROEDER et al. 2017, SOM Tab. 3.3).

3. Schädelfläche: LA, AST, PN, POR, BR, MFL	MLD 37/38 (A.a.)	KNM-ER 406 (P.b.)	Oh 5 (P.b.)	DH2 (H.n.)	D2700 (H.e.g.)	D2280 (H.e.g.)	KNM-ER 3883 (H.e.)	KNM-ER 42700 (H.e.)	KNM-WT 15000 (H.e.)	KNM-ES 11693 (M. H.)	SAM-AP 4692 (fm H.s.)	LB1 (H.f.)
MLD 37/38 (A.a.)	x	0,1583	**0,1089**	0,1853	0,2087	0,1432	0,1244	0,219	0,1577	0,1585	0,1883	0,2579
KNM-ER 406 (P.b.)	0,1583	x	**0,1193**	0,1605	0,2412	0,1773	0,1869	0,2563	0,1928	0,1994	0,2335	0,2238
OH 5 (P.b.)	**0,1089**	0,1193	x	0,1786	0,2327	0,1294	0,1788	0,2434	0,1996	0,1631	0,2111	0,2653
DH2 (H.n.)	0,1853	0,1605	0,1786	X	0,1441	0,1483	0,1503	0,1677	0,1735	**0,1245**	0,1588	0,1743
D2700 (H.e.g.)	0,2087	0,2412	0,2327	0,1441	x	0,1783	0,1542	0,1566	0,1381	0,1098	**0,0714**	0,1674
D2280 (H.e.g.)	0,1432	0,1773	0,1294	0,1483	0,1783	x	0,122	0,1596	0,1583	**0,1024**	0,1553	0,2091
KNM-ER 3883 (H.e.)	0,1244	0,1869	0,1788	0,1503	0,1542	**0,122**	x	0,1629	0,1243	0,1424	0,1519	0,2003
KNM-ER 42700 (H.e.)	0,219	0,2563	0,2434	0,1677	0,1566	0,1596	0,1629	x	0,1872	0,1607	0,1617	**0,1451**
KNM-WT 15000 (H.e.)	0,1577	0,1928	0,1996	0,1735	0,1381	0,1583	0,1243	0,1872	x	**0,1242**	0,1302	0,1677
KNM-ES 11693 (M. H.)	0,1585	0,1994	0,1631	0,1245	0,1098	0,1024	0,1424	0,1607	0,1242	x	**0,0827**	0,1912
SAM-AP 4692 (fm H.s.)	0,1883	0,2335	0,2111	0,1588	0,0714	0,1553	0,1519	0,1617	0,1302	**0,0827**	x	0,1804
LB1 (H.f.)	0,2579	0,2238	0,2653	0,1743	0,1674	0,2091	0,2003	**0,1451**	0,1677	0,1912	0,1804	x

Anhang Tab. 7: 4. Prokrustus-Analyse Schädel nach Fossilien (nach SCHROEDER et al. 2017, SOM Tab. 3.4.).

4. Schädelfläche: ANS, PRO, Right (R) POR, R PN, Left (L) PN, L POR, L ALV, R ALV, R MFL, L MFL	Sts 5 (A.a.)	KNM-ER 1813 (H.h.)	DH1 (H.n.)	KNM-WT 15000 (H.e.)	SAM-AP 4692 (fm H.s.)	LB1 (H.f.)
Sts 5 (A.a.)	x	0,1492	**0,1402**	0,1753	0,2265	0,2297
KNM-ER 1813 (H.h.)	0,1492	x	**0,0773**	0,0952	0,1249	0,1617
DH1 (H.n.)	0,1402	0,0773	x	**0,0705**	0,1211	0,1393
KNM-WT 15000 (H.e.)	0,1753	0,0952	**0,0705**	x	0,1213	0,1411
SAM-AP 4692 (fm H.s.)	0,2265	0,1249	**0,1211**	0,1213	x	0,1484
LB1 (H.f.)	0,2297	0,1617	**0,1393**	0,1411	0,1484	x

Anhang Tab. 8: 5. Prokrustus-Analyse Unterkiefer (nach SCHROEDER et al. 2017, SOM Tab. 4.5).

5. Unterkieferfläche: MSPIN, MFO, ALV, POG, AJUNC, MEN, IBB	Sts 36 (A.a.)	Sts 5 (A.a.)	SK 23 (P.r..)	SKW 5 (P.r.)	KNM-ER 729 (P.b.)	Peninj (P.b.)	MH1 (A.s.)	OH 13 (H.h.)	KNM-ER 60000 (H.r.)	DH1 (H.n.)	D2600 (H.e.g.)	D2735 (H.e.g.)	KNM-BK 67 (H.e.)	SK 15 (H.e.)	KNM-ER 820 (H.e.)	KNM-WT 15000 (H.e.)	Mauer (M. H.)	Montmaurin (M. H.)	AT-888 (M. H.)	BC 5 (fm H.s.)	SAM-AP 4692 (fm H.s.)	Tuinplaas 1 (fm. Hs.)	Mumbwa (fm. Hs.)	LB1 (H.f.)
Sts 36 (A.a.)	x	0,1081	0,1459	0,1093	0,1357	0,1462	0,1088	0,1705	0,1472	0,1177	0,2204	0,1681	0,1295	0,1413	0,2382	0,1810	0,1858	0,1446	0,2336	0,1771	0,1544	0,1317	0,1809	0,1454
Sts 5 (A.a.)	0,1081	X	0,1155	**0,0711**	0,1084	0,1471	0,0633	0,1744	0,1305	0,0852	0,2555	0,1974	0,1547	0,1186	0,2345	0,1858	0,1990	0,1742	0,2699	0,1824	0,1444	0,1514	0,2065	0,1304
SK 23 (P.r..)	0,1459	0,1155	x	0,0711	0,1483	0,2041	0,1131	0,2455	0,1605	0,1465	0,3023	0,2700	0,2134	0,1862	0,3053	0,2682	0,2710	0,2458	0,3414	0,2481	0,1891	0,2136	0,2735	0,1633
SKW 5 (P.r.)	0,1093	0,0711	0,0711	x	0,1159	0,1622	**0,0617**	0,2023	0,1219	0,1139	0,2584	0,2256	0,1756	0,1452	0,2549	0,2170	0,2210	0,1970	0,2875	0,2106	0,1494	0,1713	0,2219	0,1296
KNM-ER 729 (P.b.)	0,1357	0,1084	0,1483	0,1159	x	0,0934	0,0885	0,1206	0,1194	**0,0722**	0,2161	0,2217	0,1120	0,0890	0,2019	0,1638	0,2012	0,1621	0,2566	0,1558	0,1447	0,1803	0,2012	0,1175
Peninj (P.b.)	0,1462	0,1471	0,2041	0,1622	0,0934	x	0,1406	0,0781	0,1629	0,1116	0,1769	0,1874	**0,0699**	0,1062	0,1444	0,1110	0,1611	0,1140	0,1916	0,0902	0,1154	0,1501	0,1421	0,1480
MH1 (A.s.)	0,1088	0,0633	0,1131	**0,0617**	0,0885	0,1406	x	0,1642	0,0991	0,0898	0,2269	0,2163	0,1566	0,1156	0,2291	0,1896	0,2069	0,1765	0,2726	0,1965	0,1566	0,1742	0,2132	0,1123
OH 13 (H.h.)	0,1705	0,1744	0,2455	0,2023	0,1206	**0,0781**	0,1642	x	0,1865	0,1309	0,1749	0,1878	0,0897	0,1205	0,1477	0,1059	0,1784	0,1109	0,2065	0,1087	0,1747	0,1872	0,1636	0,1633
KNM-ER 60000 (H.r.)	0,1472	0,1305	0,1605	0,1219	0,1194	0,1629	**0,0991**	0,1865	x	0,1256	0,2467	0,2625	0,1680	0,1570	0,2449	0,2170	0,1829	0,2104	0,2618	0,2254	0,1942	0,2115	0,2303	0,1302
DH1 (H.n.)	0,1177	0,0852	0,1465	0,1139	**0,0722**	0,1116	0,0898	0,1309	0,1256	x	0,2452	0,1868	0,1131	0,0738	0,2125	0,1509	0,1809	0,1412	0,2502	0,1506	0,1508	0,1547	0,1910	0,0940
D2600 (H.e.g.)	0,2204	0,2555	0,3023	0,2584	0,2161	0,1769	0,2269	**0,1749**	0,2467	0,2452	x	0,2557	0,2027	0,2197	0,2064	0,2009	0,2504	0,2039	0,2267	0,2151	0,2263	0,2420	0,2263	0,2565
D2735 (H.e.g.)	0,1681	0,1974	0,2700	0,2256	0,2217	0,1874	0,2163	0,1878	0,2625	0,1868	0,2557	x	0,1700	0,1707	0,1995	0,1306	0,1806	**0,0914**	0,1907	0,1616	0,1787	0,1141	0,1339	0,2101
KNM-BK 67 (H.e.)	0,1295	0,1547	0,2134	0,1756	0,1120	0,0699	0,1566	**0,0897**	0,1680	0,1131	0,2027	0,1700	x	0,1170	0,1563	0,1100	0,1479	0,0988	0,1799	0,0918	0,1325	0,1435	0,1311	0,1453
SK 15 (H.e.)	0,1413	0,1186	0,1862	0,1452	0,0890	0,1062	0,1156	0,1205	0,1570	**0,0738**	0,2197	0,1707	0,1170	x	0,1702	0,1086	0,1730	0,1214	0,2243	0,1435	0,1462	0,1443	0,1654	0,1056
KNM-ER 820 (H.e.)	0,2382	0,2345	0,3053	0,2549	0,2019	0,1444	0,2291	0,1477	0,2449	0,2125	0,2064	0,1995	0,1563	0,1702	x	0,1016	0,1694	0,1407	0,1541	0,1414	0,1642	0,1830	0,1111	0,2163
KNM-WT 15000 (H.e.)	0,1810	0,1858	0,2682	0,2170	0,1638	0,1110	0,1896	0,1059	0,2170	0,1509	0,2009	0,1306	0,1100	0,1086	0,1016	x	0,1424	**0,0675**	0,1487	0,1065	0,1526	0,1378	0,0990	0,1670
Mauer (MP H.)	0,1858	0,1990	0,2710	0,2210	0,2012	0,1611	0,2069	0,1784	0,1829	0,1809	0,2504	0,1806	0,1479	0,1730	0,1694	0,1424	x	0,1453	0,1229	0,1775	0,1837	0,1567	0,1293	0,1857
Montmaurin (MP H.)	0,1446	0,1742	0,2458	0,1970	0,1621	0,1140	0,1765	0,1109	0,2104	0,1412	0,2039	0,0914	0,0988	0,1214	0,1407	**0,0675**	0,1453	x	0,1600	0,1099	0,1481	0,1211	0,0966	0,1567
AT-888 (MP H.)	0,2336	0,2699	0,3414	0,2875	0,2566	0,1916	0,2726	0,2065	0,2618	0,2502	0,2267	0,1907	0,1799	0,2243	0,1541	0,1487	0,1229	0,1600	x	0,1829	0,2005	0,1736	0,1099	0,2609
BC 5 (fm H.s.)	0,1771	0,1824	0,2481	0,2106	0,1558	**0,0902**	0,1965	0,1087	0,2254	0,1506	0,2151	0,1616	0,0918	0,1435	0,1414	0,1065	0,1775	0,1099	0,1829	x	0,1194	0,1325	0,1205	0,1990
SAM-AP 4692 (fm H.s.)	0,1544	0,1444	0,1891	0,1494	0,1447	0,1154	0,1566	0,1747	0,1942	0,1508	0,2263	0,1787	0,1325	0,1462	0,1642	0,1526	0,1837	0,1481	0,2005	0,1194	x	0,0973	0,1305	0,1879
Tuinplaas 1 (fm. Hs.)	0,1317	0,1514	0,2136	0,1713	0,1803	0,1501	0,1742	0,1872	0,2115	0,1547	0,2420	0,1141	0,1435	0,1443	0,1830	0,1378	0,1567	0,1211	0,1736	0,1325	0,0973	x	0,1075	0,1941
Mumbwa (fm. Hs.)	0,1809	0,2065	0,2735	0,2219	0,2012	0,1421	0,2132	0,1636	0,2303	0,1910	0,2263	0,1339	0,1311	0,1654	0,1111	0,0990	0,1293	**0,0966**	0,1099	0,1205	0,1305	0,1075	x	0,2026
LB1 (H.f.)	0,1454	0,1304	0,1633	0,1296	0,1175	0,1480	0,1123	0,1633	0,1302	**0,0940**	0,2565	0,2101	0,1453	0,1056	0,2163	0,1670	0,1857	0,1567	0,2609	0,1990	0,1879	0,1941	0,2026	x

Anhang Tab. 9: Schädelmesswerte von D4500 aus Dmanisi (nach LORDKIPANIDZE et al. 2013, Tab. 1).

Gemessene Schädelwerte	**Messwerte in cm**
Endokranialvolumen	546 cm^3 (541–551)
Glabella-Opisthocranion-Länge	165
Basion-Bregma-Höhe	92
Nasion-Bregma-Länge	86
Biporion-Breite	123
Maximale parietale Breite	109
Schädelbasiswinkel (CBA4)	128
Minimale frontale Breite	75
Dicke des supraorbitalen Torus	12
Obere Gesichtsbreite (bi-frontomalare Temporale)	112
Biorbitale Breite (bi-frontomalare Orbitale)	99
Bizygomatische Breite	149
Breite des Mittelgesichts (Bizygomaxillare)	109
Nasion-Prosthion-Länge	73
Nasion-Basion-Länge	99
Basion-Prosthion-Länge	127
Gaumenlänge (Orale-Staphylion)	75
Gaumenbreite (bei M2)	35
Nasoalveolarer Clivuswinkel	42
Symphyseale Höhe	50
Bereich der Molarkrone oben (bukkolinguale Breite x mesiodistale Breite) M1, M2, M3	159, 197, 208
Bereich der Molarkrone unten (bukkolinguale Breite x mesiodistale Breite) M1, M2, M3	160, 186, 217

Anhang Tab. 10: Die von LORDKIPANIDZE et al. (2006, Tab. 3.) aufgeführten Merkmale, die die vier älteren Schädelfunde aus Dmanisi einerseits mit den sogenannten *„Homo"-Formen habilis* und *rudolfensis* bzw. früher *„Homo"* („Plesiomorphies") und andererseits mit *Homo erectus* („Synapomorphies") verbinden.

Plesiomorphien (ursprüngliche Merkmale):	**Apomorphien (abgeleitete Merkmale):**
Plesiomorphien mit den sogenannten *„Homo"*-Arten *habilis*, *rudolfensis* & früher *„Homo"*: - geringes Schädelvolumen (600 bis 775 cm^3) - ausgeprägte frontale Verengung (Postorbital Constriction Index 68,7 bis 74,4) - Mastoid-Region (Warzenfortsatz am Schläfenbein) aufgebläht und seitlich vorstehend - okzipitaler transversaler Torus (quer gelegener Wulst am Hinterhaupt) schwach ausgeprägt oder fehlend - Occipital (Hinterhaupt) Scale Index niedrig (85,0 bis 102,1) - vorstehende Mittelgesichtskontur - Canine Jugum (Erhöhung über Wurzel des Eckzahns auf Oberkiefer) prominent und seitlich durch Sulcus maxillaris begrenzt - zygomatikoalveoläre (Crista zygomaticoalveolaris ist eine Knochenleiste am Oberkiefer) Incisure (Einkerbung) vorhanden - harter Gaumen flach - Gaumenöffnung zum Canalis incisivus liegt posterior (hinten) - mentale Eminenz schwach oder nicht vorhanden - Symphyse nach innen gestützt (oberer transversaler Torus)	**Synapomorphien mit *H. erectus:*** - supraorbitaler Torus balkenförmig und vorstehend - bregmatische (Bregma: Ort des Zusammentreffens der Sutura coronalis und der Sutura sagittalis auf dem Schädeldach) Eminenz mit parietalem Sagittalkiel - Winkeltorus vorhanden - Schläfenbeinschuppe niedrig mit geradem oberen Rand - Warzenfortsatz (Mastoid) nach innen gedreht und nach hinten abgeflacht - niedriger petrotympanonischer Winkel: 140° bis 150° - Felsenbeinpyramide glatt („dicht"/„eng") im Aussehen - Foramen lacerum (eine Knochenöffnung im Bereich der mittleren Schädelgrube) eingeschränkt - Nasensattel ausgeprägt **Mögliche Synapomorphien mit dem asiatischen *H. erectus:*** - parasagittale (schräg von der Seite) Abflachung (Vertiefung) der Parietalflächen (des Scheitelbeins) - Paramastoideus- und Okzipitomastoideus-Kämme vorhanden **Mögliche Autapomorphien der Dmanisi-Funde:** - Sagittalkiel doppelt - Tympan. Platte (Bereich am Schläfenbein) relativ zart - Warzenfortsatz (Processus supratubarius) nicht vorhanden - M3 (3. Backenzahn) in der Größe reduziert

Anhang Tab. 11: Die sechs diagnostischen *Homo*-Kriterien von COLLARD & WOOD (2015, Tab. 5). Die Einordnung wird folgendermaßen kodiert: H: modern menschlich (wie *Homo sapiens*), A: *Australopithecus*-artig (wie *A. africanus*), I: Intermediär. In eckigen Klammern ist die Einordnung angegeben, die der hier vorliegende Artikel nahelegt. Die angeblich intermediäre Individualentwicklung von *Homo erectus* ist zu bezweifeln (vgl. SCHOLL 2022b). Bei den Gehirngrößen gilt der intermediäre Status nur für den frühen *Homo erectus* aus Afrika und Georgien.

Art	**1. Körpergröße**	**2. Körperform**	**3. Fortbewegung**	**4. Kiefer und Zähne**	**5. Individualentwicklung**	**6. Hirngröße**
H. rudolfensis	?	?	?	A	A	A
H. habilis	A	A	A	A	A	A
H. ergaster	H	H	H	H	A [?]	A [I: mehr wie A]
H. erectus	H	?	H	H	A [?]	I [I: nur der frühe *Homo erectus*]
H. heidelbergensis	H	?	H	H	?	A [H]
H. neanderthalensis	H	H	H	H	H	H
H. floresiensis	A	A	A	H	?	A

Anhang Tab. 12: Gesammelte Unterschiede zwischen *Homo erectus* und älteren Homininen bei ANTÓN & SNODGRASS (2012). Es muss aber angemerkt werden, dass ANTÓN und SNODGRASS (2012, 479) die Unterschiede zwischen früheren Homininen und *Homo erectus* nicht so „radikal" bzw. „stark" einschätze – wie dies früher getan wurde. Dementsprechend gehen sie von lokalen und sukzessiven evolutionären Anpassungen aus, die schrittweise menschenähnlichere Merkmale hervorgebracht hätten. Eine weitere wichtige Anmerkung ist, dass die weiter unten angeführten Punkte insbesondere des Verhaltens spekulativer sind als die oberen Punkte.

Bei ANTÓN und SNODGRASS (2012, Tab. 1+3+5) finden sich tabellarisch folgende Unterscheidungskriterien von *Homo erectus* bzw. *ergaster* und älteren Homininen (*A. afarensis* sowie *„H." habilis* und *rudolfensis*), die hier zusammengefasst werden:	
1.	Das durchschnittliche Gehirnvolumen ist größer als bei *„Homo" habilis* und *rudolfensis* sowie bei *Australopithecus afarensis*.
2.	Das geschätzte Körpergewicht ist größer als bei den genannten Arten und daher wahrscheinlich auch der Kalorienverbrauch.
3.	Der Oberarmknochen ist weniger kräftig („strong") als bei den genannten Arten.
4.	Die Schneidezähne sind größer als bei *A. afarensis*, aber kleiner als bei *„H." habilis*.
5.	Der Zahnschmelz ist evtl. dünner als bei *„H." habilis*.
6.	Die Backenzähne sind kleiner als bei *A. afarensis* und *„H." habilis* (und im Gegensatz zu Letzterem ist der 3. Backenzahn (M3) reduziert).
7.	Die Zahnoberfläche ist in der Komplexität variabler und enthält mehr kleine Elemente („small features") als bei *A. afarensis* und *„H." habilis*.
8.	Der vermutete Durchbruch des ersten Backenzahns ist später als bei *A. afarensis*; bei *„H." habilis* ist er unbekannt.
9.	*Homo erectus* war vor ca. 1,6 MrJ in der ganzen alten Welt verbreitet und *A. afarensis* und *„H." habilis* waren auf gewisse Bereiche in Afrika begrenzt.
10.	Die Autoren trauen *A. afarensis* wahrscheinlich keinen Transport von Steinen zum Zweck der Nutzung als Werkzeuge zu und *„H." habilis* nur wenige Meter (zumindest vor dem Auftreten von *H. erectus*), *H. erectus* aber 12 bis 13 km. Dies spricht bei *H. erectus* für vorausschauendes Planen, da er potentielles Werkzeug auf weiten Strecken mitnahm, bis er es schließlich einsetzen konnte.
11.	*H. erectus* war stärker terrestrisch in der Fortbewegung als die anderen beiden Arten, welche mehr kletterten.
12.	*H. erectus* hat härtere und weniger spröde („brittle") Nahrung zu sich genommen und besaß eine breitere Ernährungsbasis als *Australopithecus* und *„Homo" habilis / rudolfensis*. Diese war auch qualitativ hochwertiger als bei den beiden anderen Arten und bestand aus mehr Fleisch.
13.	Der Körperbau von *H. erectus* war wahrscheinlich adipöser, was eine verbesserte Gehirnversorgung mit Nährstoffen bei Wanderungen oder schlechten Zeiten ermöglicht hätte.
14.	*H. erectus* jagte wahrscheinlich mehr kooperativ, worauf die andere Ernährung hinweist. Die Autoren vermuten insgesamt auch eine größere Verhaltensplastizität bei *H. erectus*.
15.	Die Mortalität durch äußere Faktoren scheint bei *H. erectus* geringer gewesen zu sein als bei *Australopithecus* und *„H." habilis* bzw. *rudolfensis*. Die Autoren vermuten eine stärker gemeinschaftliche Aufzucht bei *H. erectus* als entscheidenden Faktor (was typisch menschlich und großaffenuntypisch ist).

Anhang Tab. 13: Eine Auswertung der 99 von SMITH & GRINE (2008, Appendix 2) aufgeführten kategorisierten qualitativen Vergleichsmerkmale, die exakt den Vergleichskriterien bei *Homo sapiens* entsprechen. Außer „*H.*“ *habilis* und *rudolfensis* (grün) und *H. erectus* (dunkelgrün) sind alle Homininen-Arten dem modernen Menschen nur wenig ähnlicher (orange) oder sogar noch unähnlicher als der Schimpanse (rot). *A. africanus*, *A. afarensis*, *A. garhi* und *P. robustus* sind dem Menschen maximal 8 Prozentpunkte ähnlicher als der Schimpanse, der immerhin 43 Prozent menschliche Merkmale aufweist. *P. boisei*, *P. aethiopicus*, *K. platyops*, *A. anamensis*, *Ar. ramidus* und *S. tchadensis* sind dem modernen Menschen sogar noch unähnlicher (bis 15 Prozentpunkte weniger) als der Schimpanse. Dies zeigt auch, dass sich die anderen damals untersuchten Homininenarten mit Ausnahme „*H.*“ *habilis* und *rudolfensis* kaum als Übergangsformen eignen.

Homininenart	***Gorilla***	***P. aethiopicus***	***S. tchadensis***	***Ar. ramidus***	***A. anamensis***	***K. platyops***	***Schimpanse (Pan)***	***P. robustus***	***A. garhi***	***A. afarensis***	***A. africanus***	***H. rudolfensis***	***H. habilis***	***H. erectus***
Genau gleiche Merkmale wie *H. sapiens* in Prozent (vgl. SMITH & GRINE 2008, Appendix 2)	**27,3**	**28,5**	**31,7**	**32,1**	**34,4**	**40,7**	**43,4**	**47,7**	**48,3**	**50,6**	**51,6**	**67,7**	**69,8**	**83,3**

Anhang Tab. 14: Unsichere Fossilzuordnungen zu „*Homo*“ *habilis* und *rudolfensis* nach verschiedenen Autoren. LEAKEY et al. (1964), MARTINEZ et al. (2004), CELA-CONDA & AYALA (2007), KAIFU et al. (2015, S1 Tab.) und SCHRENK et al. (2015, Tab. 9.2+9.3) geben einen weitgehenden Gesamtüberblick über die Fossilien von „*Homo*“ *habilis* / *rudolfensis* und sind deshalb mit einem Stern * markiert. Dies bedeutet, dass Funde, die zu dem damaligen Zeitpunkt schon bekannt waren, aber nicht aufgeführt werden, wahrscheinlich nicht „*Homo*“ *habilis* / *rudolfensis* zuzuordnen sind. Funde, die nur in selten in den genannten Quellen auftauchen (z. B. einige einzelne Zähne), wurden in der Regel nicht mit einbezogen. (eigene Darstellung)

Erklärung taxonomischer Abkürzungen:

- Artbezeichnungen: A. = *Australopithecus*, A. afric. = *A. africanus*, H. = *Homo*, H. h. = „*H.*“ *habilis*, H. r. = „*H.*“ *rudolfensis*, H. erg. = *H. ergaster*, H. ere. = *H. erectus*, P. = *Paranthropus*, P. b. = *P. boisei*, P. r. = *P. robustus*.
- Taxonomische Begriffe: sp. = „species“: bedeutet, dass die genaue Art unbekannt ist. cf. = „confer“: ähnlich, vergleichbar; beruht auf einer unsicheren Zuordnung aufgrund von Erfahrungswerten. aff. = „species affinis“: soll anzeigen, dass Funde mit einer bekannten Art eng verwandt, aber nicht identisch sind. s.l. = „sensu latu“: im erweiterten Sinn (z. B. „*Homo*“ *habilis* inklusive *rudolfensis*).

Fossilien	Material	Leakey et al. (1964) *	Brandt (1995, 158–162; 2000, 14–17)	Martínez et al. (2004) *	Cela-Conde & Ayala (2007, Tab. 6.2.) *	Begun (2012, Tab. 8.1.)	Leakey et al. (2012)	LORDKIPANIDZE et al. (2007, Tab. S4; 2013, S1, S5)	Kaifu et al. (2015, S1 Tabl.) *	Simpson (2015)	Wood & Bolye (2016)	De Ruiter et al (2017 S. Tab. 1+2)	Hawks et al (2017)	Will & Stock (2015, Tab. 2)	Schrenk et al. (2015, Tab. 9.2+9,3) *	Antón (2012, Tab. 6)	Sonstige
A.L. 666-1	Oberkiefer- & Schädelfragmente	**H. h. nur z.T.**			**H. h.**			H. sp.	**H. h. s.l.**	H.-Merk-male, nicht H. h./r.	H. h.?	H. h.?	H. h.			H. sp. aff. H. h.	
DNH 35	Schädel/Unterkiefer											whs. H. sp.					
KNM-BC 1	Schädel/Unterkiefer							H.?				Früher H.?			**H. r.**	H. sp., Hominidae gen sp.	
KNM-ER 164	Fragment linker Scheitellappen				**H. h.**									H. erg., H. sp.			
KNM-ER 736	linker Oberschenkelschaft		A. sp. / H. sp., H. ere.									whs. H. sp.		H. erg.			
KNM-ER 737	linker Oberschenkelschaft		H. sp., H. ere.									whs. H. sp.		H. erg., H. sp.			
KNM-ER 738	körperferner Oberschenkelknochen		A. sp., A. boi. oder H. h., H. sp.														
KNM-ER 739	Rechter Obarmknochen		A. sp.		**H. h.**												
KNM-ER 813	rechtes Sprungbein		H. sp.					cf. H. h.			whs. H. sp.		H. h.?, H. erg.?, H. sp.		**H. h., H. erg., H. ere.**		DeSilva (2009, Tab. S1): H. sp.; Grabwoski et al. (2015): „menschenähnlicher" als OH 8
KNM-ER 817	Unterkieferfragmente				**H. h.**												
KNM-ER 819	Unterkiefer				**H. r.**				**H. erg.**			whs. H. sp.	H. r.		**H. r.**	H. r. aber unsichere Verbindung	
KNM-ER 992 (a-d)	Unterkiefer				**H. h.**				**H. erg.**	H. erg.	H. erg.	H. ere.				H. aff. ere.	
KNM-ER 1470	Schädel		H. r., H. h., H. sp.	**H. h.**	**H. r.**	H. r.	H. r.	H. sp.	**H. h. s.l.**	H. r.	H. h. / r.	H. r.	H. r.		**H. r.**	H. (A.) r.	Clarke (2008): H. h.; Schroeder et al. (2017): H. r.
KNM-ER 1472	Rechter Oberschenkelknochen		H. h., H. sp.		**H. h.**			cf. H. h.			whs. H. sp.		H. r., H. h., H. erg.		**H. h., H. erg., H. ere.**		Grabwoski et al. 2015: H. h.?, H. sp., H. r.?
KNM-ER 1473	Oberarmknochen													H. sp., H. r.			
KNM-ER 1478		**H. h.**											H. h.		**H. h.**		
KNM-ER 1481 (a-d)	Untere Gliedmaßen		H. h., H. sp., H. ere.		**H. h.**			cf. H. h.			whs. H. sp.		H. sp., H. r., H. erg.		**H. h.**		DeSilva (2009, Tab. S1): H. h. / H. ere.; Grabowski et al. (2015): H. h.?, H. sp., H. ere., H. r.?
KNM-ER 1482	Unterkiefer						H. r.			H. r.		H. r.	H. r.		**H. r.**	H. r.	

KNM-ER 1483 (a-e)	Unterkiefer				**H. r.**				**H. h. s.l.**			H. r.	H. r.		**H. r.**	H. r.	
KNM-ER 1500	Fragmente eines kleinen Skeletts		A. sp., A. boi.		**H. h.**												
KNM-ER 1501	Unerkieferfragment	**H. h.**	H. h., H. sp., H. ere.		**H. h.**				**H. h. s.l.**			H. h.	H. h.		**H. h.**	H. h.	
KNM-ER 1502	Unerkieferfragment	**H. h.**	H. h., H. sp., H. ere.		**H. h.**				**H. h. s.l.**			H. h.	H. h.		**H. h.**		
KNM-ER 1503	körpernahes Ende rechter Oberarmknochen		A. sp. , A. boi. , H. h.		**H. h.**												
KNM-ER 1504	körperfernes Ende rechter Oberarmknochen		A. sp.		**H. h.**			cf. H. h.									Lague (2015): ?? P. b.; Leakey et al. 1989, 170: A. sp.
KNM-ER 1506	Unerkieferfragment				**H. h.**				**H. erg.**						**H. h.**		
KNM-ER 1507	Unerkieferfragment				**H. h.**				**H. h. s.l.**								
KNM-ER 1590 (a-q)	jugendl. fragment. Schädel			**H. h.**	**H. r.**	H. r.			**H. h. s.l.**	H. r.(?)	whs. H. sp.	H. r.			**H. r.**	H. r. aber unsichere Verbindung	
KNM-ER 1801	Partieller Unterkiefer				**H. r.**		H. r.		**H. h. s.l.**			H. r.	H. r.		**H. r.**	H. r.	
KNM-ER 1802	Unterkiefer			**H. h.**	**H. r.**		nicht ganz H. r.	H. h.?, H. r.?, H. sp.	**H. h. s.l.**	whs. H. h.	H. h.	H. r.			**H. r.**	H. r.	
KNM-ER 1805	Schädel- & Unterkieferfragmente	**H. h.**	Unbekannt, H. h., H. sp., H. erg.	**H. h.**	**H. h.**	H. h.	H. h.	H. sp.	**H. h. s.l.**	H. h.	H. h.	H. h.	H. h.		**H. h.**	H. h.	
KNM-ER 1808	Skelettfragmente		cf. H. ere.		**H. h.**				**H. erg.**			H. ere.	H. ere.	H. erg.		H. ere.	
KNM-ER 1812	Partielles Skelett								**H. h. s.l.**			H. ere.		H. erg., H. h.			
KNM-ER 1813	Schädel	**H. h.**	cf. A., A. aff. afric., H. h., H. sp., H. erg.	**H. h.**	**H. h.**	H. h.	H. h.	H. sp.	**H. h. s.l.**	H. h. (H. r.?)	H. h.	H. h.	H. h.		**H. h.**	H. h.	Clarke (2008): A.-Merkmale; Schroeder et al. (2017): H. h.
KNM-ER 1823	Körperskelett							cf. H. h.									Bérillon (2000, 90): H. sp.; nach Klenerman & Wood (2006, 61): zu H.erg. (D2021 & KNM-ER 15000)
KNM-ER 3228	Becken rechts		H. ere.		**H. h.**					H. sp.		whs. H. sp.		H. r., H. erg.	**H. h.**		Grabwoski et al. 2015: H. h.?
KNM-ER 3728	Oberschenkelknochen													H. h., H. r., P. boi.			
KNM-ER 3732	Schädel				**H. r.**	H. erg.	H. r.					whs. H. sp.	H. r.		**H. r.**	H. r.	
KNM-ER 3733	Schädel		H. ere.			H. erg.		H. ere.	**H. erg.**	H. erg. / ere.	H. ere.	H. ere.				H. ere.	
KNM-ER 3735	fragment. adultes Skelett	**H. h.**	H. cf. h.		**H. h.**					H. h.	H. h.	Früher H.?	H. h.	H. h., H. sp.	**H. h.**	H. h.	Grabwoski et al. (2015): einziges zuverlässiges H. h. Körperskelett neben OH 65
KNM-ER 3883	Schädel		H. ere.			H. erg.		H. ere.		H. erg.		H. ere.				H. ere.	Schroeder et al. (2017): H. ere.

KNM-ER 3891	Schädelfragemente				**H. r.**				**H. h. s.l.**			whs. H. sp.	H. r.		**H. r.**	H. r.	
KNM-ER 42700	Schädel/Unterkiefer					H. ere.		H. sp.				H. ere.	H. ere.			H. ere.	Schroeder et al. (2017): H. ere.
KNM-ER 42703	Schädel/Unterkiefer							H. sp.		nicht mehr H. h.	H. h.?	whs. H. sp.				H. h.	
KNM-ER 60000	Unterkiefer						H. r.		**H. h. s.l.**	H. r.	H. h. / H. r.	H. r.	H. r.				Schroeder et al. (2017): H. r.
KNM-ER 62000	spätjugendl. Gesichtsschädel mit einigen Zähnen						H. r.	H. sp.	**H. h. s.l.**	H. r.	H. h. / H. r.	H. r.	H. r.				
KNM-ER 62003	Unterkieferfragment						H. r.		**H. h. s.l.**	H. r.		H. r.	H. r.				
KNM-WT 42718	Juveniler Backenzahn (M1 rechts unten)				**H. h.**							Früher H.?			**H. r.**		
LD 350-1	Unterkieferfragment									"H. Apomorphien", nicht H. h./r.	Früher H.?						
OH 4	Paratypus: Schädelfragmente und Zähne	**H. h.**		**H. h.**					**H. h. s.l.**	H. h.	H. h.		H. h.		**H. h.**		
OH 6	Paratypus: Schädelfragmente und Zähne	**H. h.**		**H. h.**					**H. h. s.l.**	H. h.	H. h.		H. h.		**H. h.**		
OH 7	Holotypus: fragm. Schädel & jugendl. Unterkiefer + Teilhand	**H. h.**	H. h., A. aff. afric..	**H. h.**	**H. h.**	H. h.	H. h.	H. h.	**H. h. s.l.**	H. h.	H. h.	H. h.	H. h.	H. h., P. b. ?	**H. h.**	H. h.	Clarke (2008): H. h.
OH 8	Paratypus: adult: 2 Fingerglieder, Zahnfragmente, Teilfuß	**H. h.**	A. sp., H. h.	**H. h.**	**H. h.**			cf. H. h.		H. h.	H. h.	whs. H. sp.	H. h.	H. h., P. b. ?	**H. h.**		DeSilva (2009, Tab. S1): H. h. / P. b.; Grabwoski et al. (2015): H. h.?, P. r., P. b.
OH 10	Zehenglieder													H. h., H. sp.	**H. h.**		
OH 13	Paratypus: jugendl. Teilschädel mit oberen & unteren Zähnen	**H. h.**	A. aff. afric. H. h., H. aff. Ere., sp.	**H. h.**	**H. h.**	H. h.	H. h.		**H. h. s.l.**	H. h.	H. h.	H. h.	H. h.		**H. h.**	H. h.	Clarke (2008): A.-Merkmale; Schroeder et al. (2017): H. h.
OH 14	Jugendl. Schädelfragmente			**H. h.**							H. h.				**H. h.**		
OH 15	1 Eckzahn, 2 Backenzähne	**H. h.**		**H. h.**					**H. h. s.l.**				H. h.		**H. h.**		
OH 16	Paratypus: Schädeldach & Fingerknochen	**H. h.**		**H. h.**	**H. h.**	H. h.		H. aff. h.	**H. h. s.l.**		H. h.	H. h.	H. h.		**H. h.**	H. h.	
OH 21	Oberer linker Backenzahn (M1)	**H. h.**		**H. h.**					**H. h. s.l.**				H. h.		**H. h.**		
OH 24	Paratypus, zertrümmerter Schädel & Fingerknochen	**H. h.**	H. h., H. sp.	**H. h.**	**H. h.**	H. h.	H. h.	H. aff. h.	**H. h. s.l.**	H. h.	H. h.	H. h.	H. h.		**H. h.**	H. h.	Clarke (2008): A.-Merkmale
OH 27	Unterer Backenzahn (M1)	**H. h.**		**H. h.**					**H. h. s.l.**				H. h.		**H. h.**		
OH 31	Backenzahn	**H. h.**		**H. h.**									H. h.		**H. h.**		
OH 35	Paratypus: Schien- und Wadenbein	**H. h.**			**H. h.**			cf. H. h.			whs. H. sp.	H. h.	H. h., P. sp.?		**H. h.**		DeSilva (2009, Tab. S1): H. h. ; Grabwoski et al. (2015): H. h.?, P. boi.
OH 37	Linker Unterkiefer mit M1+M2	**H. h.**		**H. h.**					**H. h. s.l.**			H. h.	H. h.		**H. h.**		

OH 39	Kindl. obere Bezahnung: 12 bleibende Zähne und 7 Milchzähne	**H. h.**		**H. h. (auch OH 40-41)**					**H. h. s.l.**			H. h.			**H. h.**		
OH 42	Oberer Vorbackenzahn	**H. h.**		**H. h.**					**H. h. s.l.**				H. h.		**H. h.**		
OH 43	Mittelfuß													H. h., H. sp.			
OH 44	Oberer rechter Backenzahn (M1)	**H. h.**		**H. h.**					**H. h. s.l.**			H. h.			**H. h.**		
OH 45	Oberer Backenzahn (M1)	**H. h.**		**H. h.**					**H. h. s.l.**				H. h.		**H. h.**		
OH 48	Schlüsselbein	**H. h.**	?H. h.	**H. h.**			cf. H. h.					H. h.			**H. h.**		
OH 49	Speiche			**H. h.**										H. h., H. sp.	**H. h.**		
OH 53	Oberschenkelknochen													H. h.?			
OH 62	Paratypus: Knochenfragmente eines Skeletts (von Schädel, Oberarm, Speiche, Oberschenkel, Wadenbein und Sonstige)	**H. h.**	H. h.		**H. h.**				**H. h. s.l.**	H. h.		Früher H.?	H. h.	H. h.	**H. h.**	H. h.	Grabwoski et al. (2015): einziges zuverlässiges H. h. Körperskelett neben KNM-ER 3735
OH 65	Paratypus: Schädel/Unterkiefer			**H. h.**			H. h.	H. aff. h.	**H. h. s.l.**	H. h. / r.	H. h.	H. h.	H. r.		**H. h., H. r.**	H. h. (H. r.)	Clarke (2008): H. h.-Merkmale wie KNM-ER 1470
Omo E-G	Zähne										H. h.	Früher H.?			**Etliche H.h. bzw. H. r.**	H. sp. aff. H. r.	
Omo-L 894-1	Fragment. Schädel mit Zähnen	**H. h.**			**H. h.**				**H. h. s.l.**			H. h.	H. h.		**H. h.**		
SK 847	Teilschädel		H. h., H. ere.		**H. h.**			H.?			H. h.	H. ere.	H. h.		**H. h.?**	H. sp.. aff. ere., H. ere., H. aff. h.	
Stw 53	Teilschädel	**H. h., nur z.T.**	H. h.		**H. h.**		H. h.	H. sp.		Früher H.	H. h.?	A. afric., Früher H.?	H. h.		**H. h.**	H. aff. Habilis, A sp., H. gautengensis	Clarke (2008): A. afric.
Stw 80	Schädel/Unterkiefer				**H. r.**							whs. H. sp.				H. whs. aff. erg.	
Stw 151	Schädel/Unterkiefer											whs. H. sp.				Früher H.	
UR 501	Unterkiefer											H. h.	H. r.		**H. r.**	H. r. aber unsichere Verbindung	

Anhang Tab. 15 Eine eigene Analyse der tabellarischen Vergleichsmerkmale von CURNOE 2006 zeigt, dass SK 15 hinsichtlich 95 Merkmalen *„Homo“ habilis* sowie den Australopithecinen stärker ähnelt als *Homo erectus*. Auch die Prokrustus-Analysen von M2 und M3 bezüglich Kronen- und Höckergröße sind bei CURNOE 2006 (Fig. 12–15) sowohl bei den einzelnen Messwerten als auch bei den Messwertverhältnissen am ähnlichsten zu OH 13 (mehrheitlich *„Homo“ habilis* nach Anhang Tab. 14). (Eigene Darstellung nach CURNOE 2006, Tab. 3–6+8)

SK 15 im Vergleich mit Homininen von CURNOE 2006	***"Homo" habilis***	***Homo (sapiens) erectus***	***Australo-pithecus africanus***	***Paranthro-pus (A.) robustus***
14 messbare Merkmale der M2-Krone (Tab. 3) im Bereich Mittelwert ± 1 Standardabweichung	**12**	**5**	**6**	**4**
14 messbare Merkmale der M2-Krone (Tab. 3) im Variationsbereich	13	8	5	6
20 Merkmalsverhältnisse der M2-Krone (Tab. 4) im Bereich Mittelwert ± 1 Standardabweichung	**9**	**5**	**4**	**6**
20 Merkmalsverhältnisse der M2-Krone (Tab. 4) im Variationsbereich	11	6	3	11
14 messbare Merkmale der M3-Krone (Tab. 5) im Bereich Mittelwert ± 1 Standardabweichung	**9**	**6**	**4**	**2**
14 messbare Merkmale der M3-Krone (Tab. 5) im Variationsbereich	10	10	8	4
20 Merkmalsverhältnisse der M3-Krone (Tab. 6) im Bereich Mittelwert ± 1 Standardabweichung	**8**	**7**	**12**	**13**
20 Merkmalsverhältnisse der M3-Krone (Tab. 6) im Variationsbereich	9	10	12	17
27 qualifizierte Merkmale des gesamten Gebisses (Tab. 8): exakt gleich beschrieben	**13**	**5**	**7**	**4**
27 qualifizierte Merkmale des gesamten Gebisses (Tab. 8): ähnlich gleich beschrieben	5	5	7	1
Summe passender typischer Merkmale (fett markierte) von max. 95	**51**	28	33	29

7. Literatur

Antón SC (2012) Early *Homo*. Who, When, and Where. Curr. Anthropol. *53*, 278–298, https://www.jstor.org/stable/10.1086/667695.

Antón SC & Snodgrass JJ (2012) Origins and Evolution of Genus *Homo*: New Perspectives. Curr. Anthropol. *53*, 479–496, doi: 10.1086/667692.

Antón SC, Taboada H, Middleton ER & Rainwater CW (2016) Morphological variation in *Homo erectus* and the origins of developmental plasticity. Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci. *371*, 20150236, doi:10.1098/rstb.2015.0236.

Baena J et al. (2010) Technical and technological complexity in the beginning: The study of Dmanisi lithic assemblage. Quat. Int. *223–224*, 45–53, https://doi.org/10.1016/j.quaint.2010.01.019.

Barks SK et al. (2016) Am. J. Phys. Anthropol. *156*, 252–256, doi: 10.1002/ajpa.22646.

Begun DR (2012) A Companion to Paleoanthropology. John Wiley & Sons.

Berger LR et al. (2010) *Australopithecus sediba*: A New Species of *Homo*-Like Australopith from South Africa. Science *328*, 195–204.

Berillon G (2000) Le pied des hominoïdes miocènes et des hominidés fossiles: architecture, locomotion, évolution. CNRS Éditions.

Brandt M (2000) Gehirn. Sprache. Artefakte. Fossile und archäologische Zeugnisse zum Ursprung des Menschen. Studium Integrale Paläontologie. SCM Hänssler.

Brandt M (2015) Flores-Mensch: Moderner *Homo sapiens* mit Down-Syndrom? Stud. Integr. J. *22*, 30–34.

Brandt M (2017) Frühe Homininen. Eine Bestandsaufnahme anhand fossiler und archäologischer Zeugnisse. Studium Integrale Special. SCM Hänssler.

Brandt M (2018) Merkmalsnetz statt Stammbaum. Neues Vernetzungsmodell in der Paläanthropologie ähnelt Verwandtschaftsverhältnissen im Grundtyp Mensch. Stud. Integr. J. *25*, 47–51.

Brandt M (2019) Vergessene Archäologie. Steinwerkzeuge fast so alt wie die Dinosaurier. 2. erw. Aufl. SCM Hänssler.

Brandt M (2021) Gab es Vormenschen? Irrungen und Wirrungen in der Paläoneurologie. W+W Special Paper B-21-4, https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-21-4_palaeoneurologie.pdf.

Bräuer (1996) Entwicklung zum modernen Menschen in Afrika. In: Aiello L & Bennike P (1996) 4 Millionen Jahre Mensch. Das einzigartige Schauspiel der Menschheitsgeschichte. United Exhibits Group.

Braun DR et al. (2019) Earliest known Oldowan artifacts at >2.58 Ma from Ledi-Geraru, Ethiopia, highlight early technological diversity. PNAS *116*, 11712-11717, https://doi.org/10.1073/pnas.1820177116.

Brunet M et al. (2002) A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. Nature *418*, 145–151, https://doi.org/10.1038/nature00879.

Campell RM, Vinas G & Henneberg M (2022) Relationships between the hard and soft dimensions of the nose in *Pan troglodytes* and *Homo sapiens* reveal the positions of the nasal tips of Plio-Pleistocene hominids. PLoS ONE *17*, e0259329; https://doi.org/10.1371/journal.pone.0259329.

Cela-Conde CJ & Ayala FJ (2007) Human Evolution. Trails from the Past. Oxford University Press.

Clarke R (2008) Latest information on Sterkfontein's *Australopithecus* skeleton and a new look at *Australopithecus*. S. Afr. J. Sci. *104*, 443–449, http://www.scielo.org.za/pdf/sajs/v104n11-12/a1510412.pdf.

Collard M & Wood B (2015) Defining the Genus *Homo*. In: Henke W, Hardt T & Tattersall I (Ed.) Handbook of Paleoanthropology. Springer-Verlag, 2107–2144, doi: 10.1007/978-3-642-39979-4_51.

Curnoe D & Tobias PV (2006) Description, new reconstruction, comparative anatomy, and classification of the Sterkfontein Stw 53 cranium, with discussions about the taxonomy of other southern African early *Homo* remains. J. Hum. Evol. *50*, 36–77, https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2005.07.008.

Curnoe D (2006) Odontometric systematic assessment of the Swartkrans SK 15 mandible: HOMO *57*, 263–294, doi: 10.1016/j.jchb.2006.02.001.

Curnoe (2010) A review of early *Homo* in southern Africa focusing on cranial, mandibular and dental remains, with the description of a new species (*Homo gautengensis* sp. nov.). HOMO *61*, 151–177, https://doi.org/10.1016/j.jchb.2010.04.002.

De Ruiter DJ, Churchill SE, Hawks J & Berger LR (2017) Late australopiths and the emergence of *Homo*. Annu. Rev. Anthropol. *46*, 99–115, https://doi.org/10.1146/annurev-anthro-102116-041734.

Desilva J (2009) Functional morphology of the ankle and the likelihood of climbing in early hominins. PNAS *106*, 6567–6572, doi: 10.1073/pnas.0900270106.

Dirks PHGM et al. (2017) The age of *Homo naledi* and associated sediments in the Rising Star Cave, South Africa. eLife *6*, e24231, doi: 10.7554/eLife.24231.

Domínguez-Rodrigo M et al. (2015) Earliest modern human-like hand bone from a new 1.84-million-year-old site at Olduvai in Tanzania. Nat. Commun. *6*, 7987, doi: 10.1038/ncomms8987.

Falk D et al. (2007) Brain shape in human microcephalics and *Homo floresiensis*. PNAS 104, 2513–2518, https://doi.org/10.1073/pnas.0609185104.

Ferring R et al. (2011) Earliest human occupations at Dmanisi (Georgian Caucasus) dated to 1.85–1.78 Ma. PNAS *108*, 10432–10436, https://doi.org/10.1073/pnas.1106638108.

Gabunia L (2000) Earliest Pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi, Republic of Georgia: taxonomy, geological setting, and age. Science *288*, 1019–1025, doi: 10.1126/science.288.5468.1019.

Grabowski M, Hatala KG, Jungerswil & Richmond BG (2015) Body mass estimates of hominin fossils and the evolution of human body size. J. Hum. Evol. *85*, 75–93, http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.05.005.

Hamada Y, Udonot, Teramoto M & Sugawarat (1996) The growth pattern of chimpanzees: Somatic growth and reproductive maturation in Pan troglodytes. Primates *37*, 279–295, https://doi.org/10.1007/BF02381860.

Hartwig-Scherer S (2000) Der erste Europäer? Streiflichter. Stud. Integr. J. 7, 92–100.

Hartwig-Scherer S (2002a) Wurde Europa doch früher besiedelt? Überraschungen aus Ost und West. Stud. Integr. J. *9*, 67–73.

Hartwig-Scherer S (2002b) Übergangsform zwischen *„Homo" habilis* und *Homo erectus*? Neuer Fund aus Dmanisi, Georgen erhitzt die Gemüter. Stud. Integr. J. *9*, 88–90.

Hartwig-Scherer S (2005) Die Zwergenmenschen – Genetische Isolation führt zur Bildung von „Hobbits" auf indonesischer Insel. Stud. Integr. J. *12*, 3–10.

Hartwig-Scherer S (2006) Mensch von Anfang an: Altruismus so alt wie die Gattung *Homo*. Stud. Integr. J. *13*, 52, https://www.si-journal.de/jg13/heft1/sij131-s.html#idx13.

Hawks J (2013) The new skull from Dmanisi. john hawks weblog, veröffentlicht am 18.10.2013, https://johnhawks.net/weblog/fossils/lower/dmanisi/d4500-lordkipanidze-2013.html.

Hawks J (2016) Photo: SK 15. john hawks weblog, veröffentlicht am 05.08.2016, https://johnhawks.net/weblog/topics/photos/sk-15-photo-2016.html.

Hawks J et al. (2017) New fossil remains of *Homo naledi* from the Lesedi Chamber, South Africa. eLife *6*, e24232, doi: 10.7554/eLife.24232.

Hoffmann E (2012) Lexikon der Steinzeit. Neue erw. Aufl. BoD.

Junker R & Scherer S (2013) Evolution. Ein kritisches Lehrbuch. Weyel Lehrmittelverlag Gießen.

Kaifu Y et al. (2015) Unique Dental Morphology of *Homo floresiensis* and Its Evolutionary Implications. PLoS ONE *10*, e0141614, https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141614.

Klenermann L & Wood B (2006) The Human Foot: A Companion to Clinical Studies. Springer Science & Business Media.

Kubo D, Kono RT & Kaifu Y (2013) Brain size of *Homo floresiensis* and its evolutionary implications. Proc. Royal Soc. B *280*, 20130338, https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0338.

Lacruz RS et al. (2019) The evolutionary history of the human face. Nat. Ecol. Evol. *3*, 726–736, https://doi.org/10.1038/s41559-019-0865-7.

Lague MR (2015) Taxonomic identification of Lower Pleistocene fossil hominins based on distal humeral diaphyseal cross-sectional shape. PeerJ. 3, e1084, doi:10.7717/peerj.1084.

Leakey LSB, Tobias PV & Napier JR (1964) A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge. Nature *202*, 7– 9.

Leakey RE, Walker A, Ward CV & Grausz HM (1989) A partial skeleton of a gracile hominid from the Upper Burgi member of the Koobi Fora Formation, East Turkana, Kenya. In: Giacobini G. (Ed.) Proceedings of the 2nd International Congress of Palaeoanthropology. Jaca Books, Milan.

Lordkipanidze D et al. (2006) A fourth hominin skull from Dmanisi, Georgia. Anat. Rec. *288A*, 1146–1157, https://doi.org/10.1002/ar.a.20379.

Lordkipanidze D et al. (2007) Postcranial Evidence from Early *Homo* from Dmanisi, Georgia. Nature *449*, 305–310, doi: 10.1038/nature06134.

Lordkipanidze D et al. (2013) A Complete Skull from Dmanisi, Georgia, and the Evolutionary Biology of Early *Homo*. Science *342*, 326–31, doi:10.1126/science.1238484.

Martínez LM, Galbany J & Pérez-Pérez A (2004) Palaeodemography and dental microwear pattern of *Homo habilis* in East Africa. Anthropologie XLII/ *1*, 53–58.

McCarthy RC et al. Encephalization in Pleistocene *Homo* revisited. EQ Poster. AAPA. aufgerufen am 14.03.2022, https://www.academia.edu/1792664/Encephalization_in_Pleistocene_*Homo*_revisited.

McKee JK, Poirer FE & McGraw WS (2016) Understanding Human Evolution. 5. Ed. Routledge.

Pedersen LK et al. (2017) Moebius sequence – a multidisciplinary clinical approach. Orphanet. J. Rare. Dis. *12*, 4, https://doi.org/10.1186/s13023-016-0559-z.

Prabhat AM et al. (2021) *Homo*plasy in the evolution of modern human-like joint proportions in Australopithecus afarensis. eLife *10*, e65897, https://doi.org/10.7554/eLife.65897.

Roberts A (2018) Die Anfänge der Menschheit. Vom aufrechten Gang bis zu den frühen Hochkulturen. Dorling Kindersley Verlag.

Robson & Wood (2008) Hominin life history: reconstruction and evolution. J. Anat. *212*, 394–425, https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2008.00867.x.

Roth G (2010) Wie einzigartig ist der Mensch? Die lange Evolution der Gehirne und des Geistes. Springer-Verlag.

Russell HT (2014) Apes and Human Evolution. Harvard University Press.

Schadwinkel A (2013) Und plötzlich sind alle *Homo erectus.* ZEIT ONLINE, veröffentlicht am 17.10.2013, https://www.zeit.de/wissen/2013-10/dmanisi-schaedel-homo-erectus.

Scholl B (2018) Affe = Mensch? Ein Überblick über verhaltensbiologische Unterschiede zwischen Affen und Menschen. W+W Special Paper B-18-1, https://www.wort-und-wissen.org/artikel/verhalten-affe-mensch/.

Scholl B (2021) Verhaltensähnlichkeiten sind kein gutes Evolutionsargument. Lebensraumbedingte Konvergenzen im Verhalten von Mensch und Tier. Stud. Integr. J. *28*, S. 72–78.

Scholl B (2022a) Schlaue schwäbische Neandertaler. Stud. Integr. J. *29*, 37–40.

Scholl B (2022b) Hatte *Homo erectus* eine verkürzte Kindheit? W+W Special Paper in Vorbereitung.

Schrenk F, Killmer O & Bromage T (2015) The Earliest Putative *Homo* Fossils. In: Henke W, Hardt T & Tattersall I (Ed.) Handbook of Paleoanthropology. Springer-Verlag, 1611–1632.

Schroeder L et al. (2017) Skull diversity in the *Homo* lineage and the relative position of *Homo naledi*. J. Hum. Evol. *14*, 124–135, http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2016.09.014.

Semaw S et al. (2020) Co-occurrence of Acheulian and Oldowan artifacts with *Homo erectus* cranial fossils from Gona, Afar, Ethiopia. Science Advances 6, doi: 10.1126/sciadv.aaw4694.

Simpson SW (2015) Early Pleistocene *Homo*. In: Muehlenbein M (Ed.) Basics in Human Evolution. 1st Ed. Elsevier Inc., 143–161, doi: 10.1016/B978-0-12-802652-6.00011-6.

Smith HF & Grine FE (2008) Cladistic analysis of early *Homo* crania from Swartkrans and Sterkfontein, South Africa. J. Hum. Evol. *54*, 684–704, doi:10.1016/j.jhevol.2007.10.012.

Tobias PV (1987) The brain of *Homo habilis*: A new level of organization in cerebral evolution. J. Hum. Evol. *16*, 741–761.

Vidal CM et al. (2022) Age of the oldest known *Homo sapiens* from eastern Africa. Nature *601*, 579–583, https://doi.org/10.1038/s41586-021-04275-8.

Wells RJ (1942) A Diminiutive Skull from Peru. Am. J. Phys. Anthropol. *29*, 425–427.

Will M & Stock JT (2015) Spatial and temporal variation of body size among early *Homo*. J. Hum. Evol. *82*, 15–33, https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.02.009.

Wood B (1996) *Homo habilis* und *Homo rudolfensis*. In: Aiello L & Bennike P (1996) 4 Millionen Jahre Mensch. Das einzigartige Schauspiel der Menschheitsgeschichte. United Exhibits Group.

Wood B (2014) Human evolution: Fifty years after *Homo habilis*. Nature *508*, 31–33, https://doi.org/10.1038/508031a.

Wood B & Boyle EK (2016) Hominin Taxic Diversity: Fact or Fantasy? Am. J. Phys. Anthropol. *159*, 37–78, doi: 10.1002/ajpa.22902.

Zihlmann AL & Bolter DR (2015) Body composition in *Pan paniscus* compared with *Homo sapiens* has implications for changes during human evolution. PNAS *112*, 7466–7471, https://doi.org/10.1073/pnas.1505071112.