

Frühmensch ein „Missing Link“?

Die Schulter von *Homo erectus*

Michael Brandt



Juli 2015



INHALT

1. Einleitung	3
2. <i>Homo erectus</i> aus Dmanisi mit großaffenähnlicher Schulter nach LORDKIPANIDZE et al. (2007)	4
3. <i>Homo erectus</i> mit „Missing-Link“-Schulter zwischen <i>Australopithecus</i> und modernem Menschen nach LARSON (2007, 2009)	5
Schulterblatt	5
Humerale Torsion	6
Schlüsselbeinlänge	7
Evolutionsszenario nach LARSON (2009)	7
4. <i>Homo erectus</i> kein „Missing Link“	10
Relative Schlüsselbeinlänge von <i>Homo erectus</i> im Normbereich moderner Menschen	10
<i>Homo erectus</i> war ein schneller Läufer	11
<i>Homo erectus</i> war ein effizienter Werfer	11
5. Zusammenfassung	12
Literatur	13

Frühmensch ein „Missing Link“?

Die Schulter von *Homo erectus*

Michael Brandt

1. Einleitung

Die fossilen Homininen[★] lassen sich in eine nichtmenschliche und eine menschliche Gruppe unterteilen. Im Evolutionsmodell werden die nichtmenschlichen Homininen (*Australopithecus* u.a.) als „Vormenschen“ oder „Affemenschen“ interpretiert. Dagegen repräsentieren die nichtmenschlichen Homininen im Schöpfungsmodell Arten eines oder mehrerer Großaffen-Grundtypen. Zu den menschlichen Homininen gehören die fossilen echten Menschen (*Homo erectus* u.a.) und der lebende Mensch. Sie repräsentieren im Schöpfungsmodell einen weiteren geschaffenen Grundtyp. Nur innerhalb von Grundtypen, aber nicht zwischen Grundtypen bestehen historisch-verwandtschaftliche Beziehungen.

Das postcraniale Skelett (Rumpf- und Gliedmaßen skelett) des fossil frühesten nachgewiesenen unbestritten echten Menschen *Homo erectus* aus Nariokotome/Kenia KNM-WT 15000 (1,55 Millionen Jahre datiert) wurde in nahezu allen Aspekten als menschlich modern beschrieben (WALKER & LEAKEY 1993). Dagegen ist das Körperstamm- und Extremitäten skelett der Australopithecinen und von „*Homo habilis*“ in vielen Aspekten nichtmenschlich gebaut (LARSON 2009, GREEN & ALEMSEGED 2012, siehe BRANDT 1995, 2013a, b, 2014).

Fossilmaterial, das einen Übergang von einer nichtmenschlichen postcranialen *Australopithecus*-Skelettmorphologie zu einer menschlichen postcranialen Skelettmorphologie demonstriert, fehlt. Die Paläanthropologin Susan ANTÓN schreibt: „Wir verfügen über den Körper von Lucy [*Australopithecus afarensis*] und vom Jun-

gen von Nariokotome [*Homo erectus*] und in der Lücke dazwischen über eine Menge von bruchstückhaftem Material“¹ (GIBBONS 2007).

2007 publizierten LORDKIPANIDZE und Kollegen in *Nature* neu entdecktes Skelettmaterial von *Homo erectus* aus Dmanisi/Georgien (1,77 Millionen Jahre datiert), das nach Auffassung der Autoren die (im evolutionstheoretischen Kontext) schmerzliche Lücke zwischen der *Australopithecus*-ähnlichen und der modernmenschlichen postcranialen Skelettmorphologie ausfüllen würde.² Susan ANTÓN deutet das Dmanisi-Material ähnlich: „Die bemerkenswert gut erhaltenen Dmanisi Fossilien ... fallen in diese Lücke“³ (GIBBONS 2007).

LARSON (2007, 2009) behauptet darüber hinaus, dass nicht nur der asiatische *Homo erectus* von Dmanisi, sondern auch der afrikanische *Homo erectus* von Nariokotome KNM-WT 15000 Merkmale aufweise, die auf eine Übergangsform von den Australopithecinen zum modernen Menschen hinweisen. Gegen diese Behauptungen erhob sich jedoch Kritik (ROACH et al. 2013, ROACH & RICHMOND 2015a).

Im Folgenden wird zunächst auf die Arbeiten von LORDKIPANIDZE et al. (2007) und LARSON (2007, 2009) näher eingegangen. Danach werden diese Untersuchungen im Lichte kritischer Publikationen von ROACH et al. (2013) und ROACH & RICHMOND (2015a) bewertet und die Frage beantwortet, ob *Homo erectus* in bestimmten Merkmalen des Körperstamm- und Extremitätenskeletts als eine Übergangsform zwischen den Australopithecinen und dem modernen Menschen gedeutet werden kann.

¹ „We’ve got Lucy’s body and then Nariokotome, and this gap in the middle with a lot of scrappy stuff in between.“

² „Information about the transition from australopithecine-like to modern-human like postcranial morphologies is thus rather limited, and the Dmanisi postcranial mate-

rial fills significant gaps in our knowledge about this critical period of hominin evolution.“

³ „The remarkably well-preserved Dmanisi fossils, among the earliest members of *H. erectus* found anywhere, fall into that gap between.“

2. *Homo erectus* aus Dmanisi mit großaffen-ähnlicher Schulter nach LORDKIPANIDZE et al. (2007)

Wie begründen LORDKIPANIDZE et al. (2007) die Behauptung, dass der *Homo erectus* von Dmanisi eine gesuchte Übergangsform darstellt?

Die Schädelkapazität von vier Funden von Dmanisi variiert nach LORDKIPANIDZE et al. (2007) von 600 bis 775 cm³. 2013 publizierten LORDKIPANIDZE et al. noch einen weiteren fünften Schädel mit nur 546 cm³ Volumen. Die Schädelkapazität der Dmanisi-Homininen überlappt nach LORDKIPANIDZE et al. (2007) mit dem Variationsbereich der Schädelkapazität von „*Homo*“ *habilis* und liegt unter einer Standardabweichung des Durchschnittswertes von *Homo erectus* (904 ± 100 cm³).

Der Encephalisationsquotient (Schädelkapazität im Verhältnis zur Größe des Körperstamm- und Extremitätenskeletts) der Dmanisi-Individuen beträgt 2,6–3,1. Er liegt damit im unteren Bereich der Einschätzungen des *Homo erectus* aus Nariokotome KNM-WT 15000 (2,7–3,8) und ist vergleichbar dem Encephalisationskoeffizienten von „*Homo*“ *habilis* und der Australopithecinen (2,4–3,1) (LORDKIPANIDZE et al. 2007). Es ist aber weniger die geringe Größe des Gehirnvolumens, sondern die Schultermorphologie, auf die sich die Behauptung stützt, mit den Menschen von Dmanisi eine Übergangsform zwischen den recht großaffen-ähnlichen Australopithecinen/„*Homo*“ *habilis* und dem *Homo sapiens* gefunden zu haben. Bevor jedoch auf die Schulter eingegangen wird, seien zunächst die Merkmale des unteren Kör-

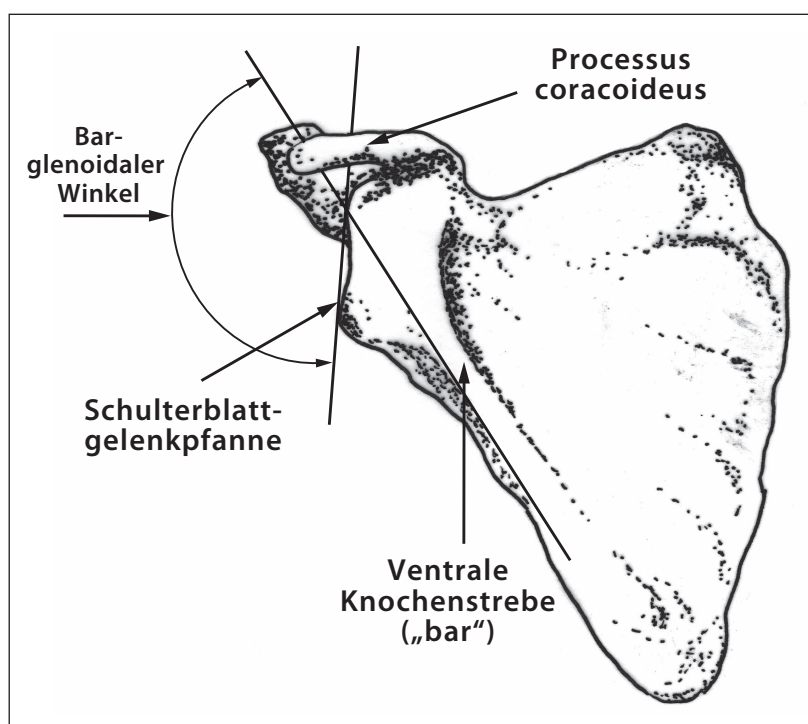
perstamm- und Extremitätenskeletts aufgeführt, die nach LORDKIPANIDZE et al. (2007) auf modern-menschliche Gehfähigkeiten der Dmanisi-Homininen hinweisen.

Die Körperproportionen der Bewohner von Dmanisi können aufgrund der fossilen Hinterlassenschaften abgeschätzt werden. Die Menschen von Dmanisi besaßen nach dem Längenverhältnis von Oberschenkel zu Schienbein und Oberarm zu Oberschenkel gleiche Körperproportionen wie der moderne Mensch und unterschieden sich darin von den Australopithecinen, mit bedeutend längeren Beinen als Armen und längeren Oberarmen gegenüber den Unterarmen.

Auch die Morphologie der Wirbelsäule ist ähnlich der des frühen *Homo erectus* und modernen Menschen und unähnlich der von *Australopithecus*. Keilwirbelbildungen weisen auf eine Lordose* und die Ausrichtung der kleinen Wirbelgelenke auf eine große Beugefähigkeit der Wirbelsäule hin. Relativ große Wirbelquerschnitte ermöglichen eine große Widerstandsfähigkeit gegenüber Kompressionskräften, die beim schnellen Laufen oder Gehen über weite Strecken auftreten.

Die Proportionen der Gliedmaßen und die Struktur der Wirbelsäule des *Homo erectus* von Dmanisi weisen auf eine modern-menschliche Fortbewegung hin.

Abb. 1 Das Schulterblatt mit der ventralen Strebe („bar“) und dem bar-glenoidalen Winkel beim modernen Menschen in der Ansicht von vorn (nach STERN & SUSMAN 1993). Das Glenoid (Schulterblattgelenkpfanne) ist bei den Großaffen und Australopithecinen mehr nach oben, beim modernen Menschen dagegen mehr seitlich ausgerichtet.



Schulter und Arme der Dmanisi-Menschen waren nach LORDKIPANIDZE et al. (2007) hingegen anders gebaut als beim modernen Menschen.

Beim modernen Menschen liegen die Schulterblätter mehr hinten. Eine ausreichende Bewegung der Arme mit nach innen gedrehten Handflächen werde nach LORDKIPANIDZE et al. (2007) beim modernen Menschen durch eine starke Verdrehung des Oberarmknochens (humale Torsion) gewährleistet. Die Dmanisi-Menschen besitzen dagegen nur eine ganz geringe humale Torsion. Die geringe Verdrehung des Oberarmknochens könnte nach LORDKIPANIDZE (2007) auf gewohnheitsmäßig mehr abgespreizte/auswärtsgedrehte Arme, einen mehr seitlich gelegenen Schultergürtel und auch auf vielfältige („diverse range“) Armbewegung hinweisen. Weitere primitive Merkmale des Schultergürtels seien eine mehr nach cranial (oben) ausgerichtete Schulterblattgelenkpfanne,

ein kurzer Processus coracoideus (hakenförmig gebogener Knochenfortsatz des Schulterblatts, Abb. 1) und ein kleiner gleno-coracoidaler Winkel. Nach LORDKIPANIDZE et al. (2007) ähnelt damit die obere Extremitätenmorphologie des Menschen von Dmanisi mehr der von *Australopithecus* als der des modernen Menschen. Die Morphologie der oberen und unteren Extremitäten weise ein Mosaik von fortschrittlichen und primitiven Merkmalen bei den Dmanisi-Homininen auf.

Der *Homo erectus* von Dmanisi wurde aufgrund einer vermuteten primitiven Schulter von verschiedenen Forschern als Übergangsform zwischen *Australopithecus* und Menschen mit in allen Aspekten modernem Rumpf- und Extremitätenskelett gedeutet.

Der bekannte Paläanthropologe Bernard WOOD kommentiert die Fossilfunde von Dma-

nisi mit folgenden Worten: „Sie sind echte Übergangsformen, die weder archaische Homininen [Australopithecinen] noch unzweifelhaft Angehörige unserer eigenen Gattung [*Homo*] sind“⁴ (GIBBONS 2007).

Nach LARSON (2007, 2009) soll aber nicht nur der asiatische *Homo erectus* von Dmanisi, sondern auch der etwas jüngere afrikanische *Homo erectus* von Nariokotome KNM-WT 15000 eine primitivere Schulter als der moderne Mensch besessen haben. Die Schulter von *Homo erectus* war nach dieser Autorin aber nicht *Australopithecus*-ähnlich, wie LORDKIPANIDZE et al. (2007) sie beim Dmanisi-Menschen beschrieben hatten, sondern repräsentiert eine Intermediärform zwischen *Australopithecus* und dem modernen Menschen. Darauf wird im Folgenden eingegangen.

⁴ „They are truly transitional forms that are neither archaic hominins nor unambiguous members of our own genus.“

3. *Homo erectus* mit „Missing Link“-Schulter zwischen *Australopithecus* und modernem Menschen nach LARSON (2007, 2009)

Schulterblatt

LARSON (2007, 2009) hat einige Dimensionen der knöchernen Schulter des *Homo erectus* von Dmanisi D4166 und Nariokotome KNM-WT 15000 bestimmt und konnte die von LORDKIPANIDZE et al. (2007) ermittelten Messwerte und daraus gezogenen Schlussfolgerungen nicht bestätigen. Am Schulterblatt von *Homo erectus* wurden der axillo-glenoidale und bar-

glenoidale Winkel bestimmt und daraus auf die Ausrichtung der Schulterblattgelenkpfanne geschlossen (Kasten 1).

LORDKIPANIDZE et al. (2007) haben von einem geringen axillo-glenoidalen Winkel auf eine gegenüber dem modernen Menschen mehr nach oben (cranial) ausgerichtete Schulterblattgelenkpfanne beim Dmanisi-Menschen geschlossen. Dagegen ermittelte LARSON (2009) für diesen Winkel beim Dmanisi-Schulterblatt

Kasten 1: Das Schulterblatt von *Homo erectus*: axillo-glenoidaler, bar-glenoidaler Winkel und die Ausrichtung der Schulterblattgelenkpfanne

LORDKIPANIDZE et al. (2007) haben für das Schulterblattfragment von Dmanisi D4166 einen axillo-glenoidalen Winkel (Winkel zwischen der Cavitas glenoidalis und dem axillären Rand des Schulterblattes) von nur 129° bestimmt und schlossen daraus auf eine mehr nach cranial (oben) ausgerichtete Cavitas glenoidalis (Schulterblattgelenkpfanne) gegenüber dem modernen Menschen. Nach LARSON (2009) ist jedoch eine vertrauenswürdige Messung dieses Winkels aufgrund der Unvollständigkeit

des axillären Randes des Schulterblattfragmentes schwierig. Auf der Basis einer Fotografie des Schulterblattes D4166 bestimmte LARSON (2009) einen axillo-glenoidalen Winkel von ca. 135°. Dieser Wert liegt im Variationsbereich des modernen Menschen.

Beim Jungen von Nariokotome KNM-WT 15000 geben LORDKIPANIDZE et al. (2007) mit 127° einen deutlich geringeren axillo-glenoidalen Winkel als LARSON (2009) mit 147° an. Der bar-glenoidale Winkel (Abb. 1)

beträgt nach LARSON (2009) bei KNM-WT 15000 152°. Diese Messzahl liegt im oberen Variationsbereich des modernen Menschen.

Während nach LARSON (2009) bei Dmanisi D4166 noch weitere Studien erforderlich sind, zeigt das nahezu vollständige Schulterblatt von KNM-WT 15000 – im Gegensatz zu den Großaffen und Australopithecinen – eindeutig seitlich ausgerichtete Schulterblattgelenkpfannen wie beim modernen Menschen.

einen Wert im Variationsbereich des modernen Menschen.

Auch beim *Homo erectus* KNM-WT 15000 bestimmte LARSON (2009) einen höheren axillo-glenoidalen Winkel als LORDKIPANIDZE et al. (2007). Außerdem ermittelte die Forscherin einen hohen bar-glenoidalen Winkel bei diesem Fund. Beide Winkel liegen im oberen Variationsbereich des modernen Menschen und weisen damit nicht auf eine wie bei den Großaffen und Australopithecinen nach cranial (oben) ausgerichteten Schulterblattgelenkpfanne hin.

Im Gegensatz zum gut erhaltenen Schulterblatt von KNM-WT 15000 ist nach LARSON (2009) eine vertrauenswürdige Bestimmung des axillo-glenoidalen Winkels beim Dmanisi-Fossilmaterial aufgrund der Unvollständigkeit des Schulterblattes schwierig und deshalb die Höhe des Winkels noch nicht endgültig geklärt.

Nach LARSON (2009) ist die Schulterblattgelenkpfanne von *Homo erectus* – entgegen LORDKIPANIDZE et al. (2007) – zwar nicht wie bei den Großaffen und den Australopithecinen nach cranial ausgerichtet, aber ihre Ausrichtung sei auch nicht zur Seite hin gewesen wie beim modernen Menschen, sondern nach vorn. Wie begründet die Autorin diese Schulterblattgelenkpfannenausrichtung?

LARSON (2009) behauptet, dass das Schulterblatt von *Homo erectus* nicht am Rücken wie beim modernen Menschen, sondern seitlich (und damit auch mehr vorn) am Thorax gelegen habe. Dies wäre eine Position, die bei keinem Primaten zu beobachten ist. Bei dieser Schulterblattlokalisation wäre die Schulterblatt-

Die Schulterblattgelenkpfanne war beim *Homo erectus* von Nariokotome KNM-WT 15000 wie beim modernen Menschen zur Seite ausgerichtet. Beim *Homo erectus* von Dmanisi ist dieses Merkmal wahrscheinlich wie beim modernen Menschen ausgeprägt, eine eindeutige Klärung steht aber noch aus.

gelenkpfanne nach vorn ausgerichtet. Nach Ansicht der Autorin ist diese einmalige Schulterposition die zwingende Konsequenz der relativ kurzen Schlüsselbeine von *Homo erectus*.

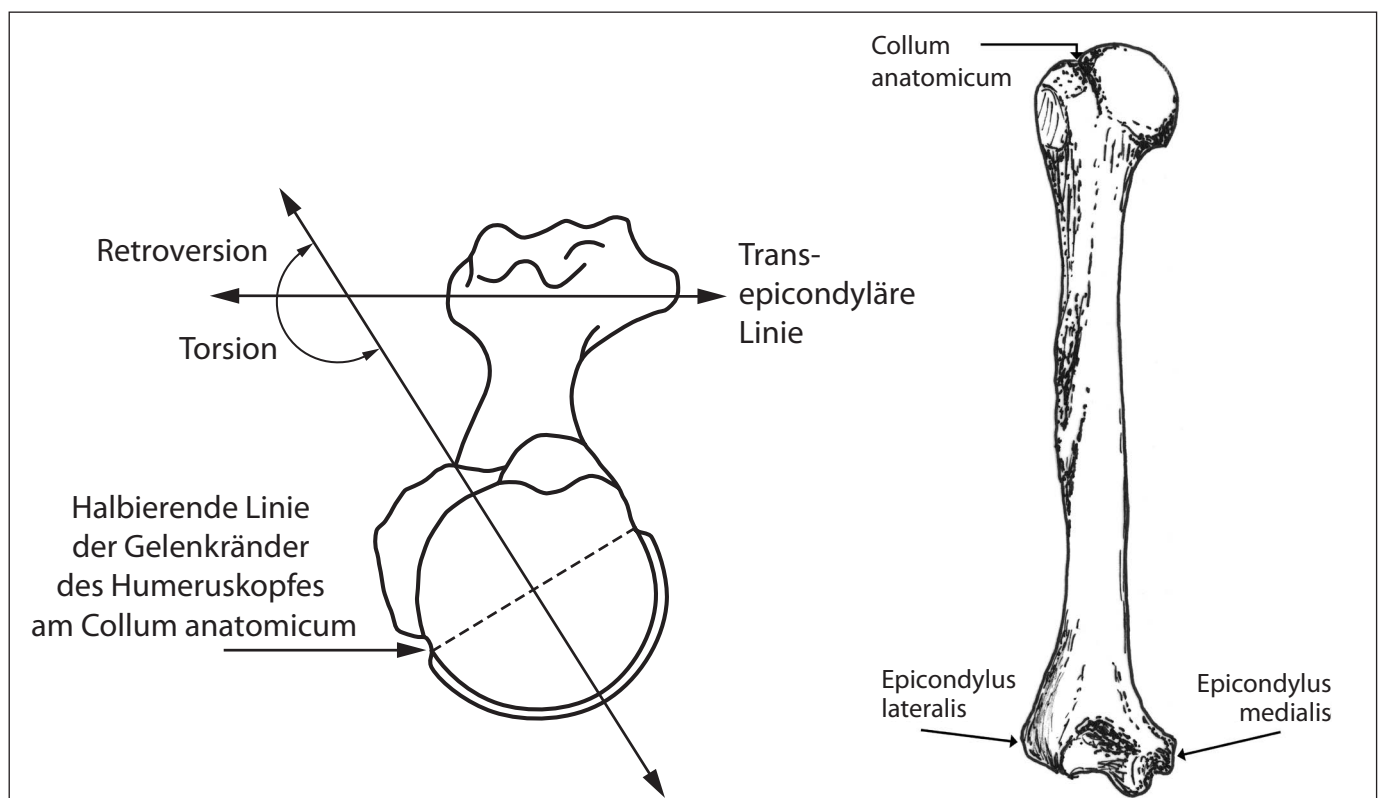
Neben der relativen Schlüsselbeinlänge ist die humerale Torsion eine weitere wichtige Größe, die im Zusammenhang mit der Schulterblattposition von *Homo erectus* diskutiert wird.

Humereale Torsion

Die humerale Torsion (Verdrehungsgrad des Oberarmes) wird als Winkel der Verdrehung zwischen dem Kopf und den distalen Epicondylen des Oberarmknochens gemessen (Abb. 2)⁵.

⁵ In der klinischen Literatur wird die humerale Torsion als humerale Retroversion bezeichnet. Der Retroversionswinkel wird in entgegengesetzter Richtung zum Torsionswinkel gemessen, d.h. der humerale Retroversionswinkel ist die Ergänzung zum humeralen Torsionswinkel auf 180 Grad (ROACH et al. 2012).

Abb. 2 Die humerale Torsion (Verdrehung des Oberarmknochens) wird als Winkel zwischen der Ausrichtung des Kopfes (Senkrechte zum Collum anatomicum) und den distalen Condylen des Humerus gemessen. Rechts Ansicht des Oberarmknochens von hinten (links nach ROACH et al. 2012).



Kasten 2: Humerale Torsion bei *Homo erectus*

Die humerale Torsion wird als Winkel der Verdrehung zwischen dem Kopf und den distalen Epicondylen des Oberarmknochens gemessen. An den Oberarmknochen von Nariokotome KNM-WT 15000 und Dmanisi fehlen der Kopf und die beiden flankierenden Höcker (Tuberculum majus und minus) für die Bestimmung der humeralen Torsion (Abb. 2). Allerdings ist der

Sulcus intertubercularis (Rinne zwischen den beiden Höckern) von KNM-WT 15000 flach und breit und sein Schaft verläuft wie bei den Oberarmknochen von Dmanisi gerade (WALKER & LEAKEY 1993, LORDKIPANIDZE et al. 2007). Aufgrund dieser anatomischen Verhältnisse kann der Torsionswinkel der Oberarmknochen von Nariokotome und Dmanisi bestimmt werden. Der humerale

Torsionswinkel beträgt bei KNM-WT 15000 nach LARSON (2009) nur 111,5°. LORDKIPANIDZE et al. (2007) bestimmte ähnlich niedrige humerale Torsionswerte für die Menschen von Dmanisi: 104° für den juvenilen Humerus D2850 und 110° für den adulten Humerus D4507. Diese Werte liegen unter den Durchschnittswerten des modernen Menschen (LARSON 2009).

Die humeralen Torsionswinkel des *Homo erectus* von Dmanisi und Nariokotome sind deutlich geringer als die Durchschnittswerte dieses Winkels beim modernen Menschen (Kasten 2). Welcher Zusammenhang besteht zwischen der humeralen Torsion und der Struktur der Schulter?

Nach LARSON (2009) ist eine hohe humerale Torsion mit einem dorsal (auf dem Rücken) gelegenen Schulterblatt und damit einer mehr zur Seite (lateral) ausgerichteten Schulterblattgelenkpfanne verbunden. Wenn das Schulterblatt auf dem Rücken gelegen ist, muss nach LARSON (2009) der Oberarm nach innen (medial) ausgerichtet sein (hohe humerale Torsion), um einerseits mit der seitlich ausgerichteten Schulterblattgelenkpfanne eine Gelenkverbindung einzugehen und andererseits im Ellenbogengelenk in der parasagittalen Ebene effektive Bewegungen ausführen zu können.

Eine Änderung der Lage des Schulterblattes am Brustkorb mit geänderter Ausrichtung der Schulterblattgelenkpfanne macht nach LARSON (2009) auch eine Änderung der humeralen Torsion erforderlich. Der niedrige humerale Torsionswinkel von *Homo erectus* stelle eine Anpassung an die seitlich am Thorax gelegene Schulter dar. Nach LARSON (2009) kann der Humerus durch den niedrigen Torsionswinkel mit der ventral und nicht seitlich wie beim modernen Menschen ausgerichteten Schulterblattgelenkpfanne eine Gelenkverbindung eingehen und gleichzeitig im Ellenbogengelenk in der parasagittalen Ebene, z.B. bei der Werkzeugherstellung, effektiv agieren.

LARSON (2009) schließt von einem vermuteten relativ kurzen Schlüsselbein auf ein seitlich gelegenes Schulterblatt am Brustkorb mit nach vorn ausgerichteter Schulterblattgelenkpfanne bei *Homo erectus*. Durch die geringe humerale Torsion könne *Homo erectus* trotz dieser Verhältnisse im Ellenbogenlenke effektive Bewegungen ausführen.

Schlüsselbeinlänge

Wie bereits oben erwähnt schließt LARSON (2009) von der relativen Schlüsselbeinlänge bei *Homo erectus* auf ein seitlich gelegenes Schulterblatt. Als Maß für die relative Länge des Schlüsselbeines (Clavicula) wird das claviculo-humerale Verhältnis angesehen. Bei KNM-WT 15000 fällt dieses Verhältnis in den Grenzbereich des modernen Menschen und überlappt mit dem Variationsbereich der Großaffen. Nach LARSON (2009) dürfte der Junge von Nariokotome als Erwachsener aber eine noch kürzere Clavicula besessen haben. Vom Menschen von Dmanisi ist ein claviculo-humerales Verhältnis nicht publiziert. LORDKIPANIDZE et al. (2007) beschreiben aber die nahezu vollständig erhaltene subadulte Clavicula D2724 als vergleichsweise kurz (LARSON 2009).

Evolutionsszenario nach LARSON (2009)

LARSON (2009) postuliert ein Evolutionsszenario der Schulter, bei dem *Homo erectus* eine Übergangsform („Missing Link“) zwischen den frühen nichtmenschlichen Homininen (*Australopithecus* u.ä.) und den Menschen mit modernem Rumpf- und Gliedmaßenskelett darstellt. Bei diesem Szenario sind die relative Länge des Schlüsselbeines und die Torsion des Oberarmknochens Hauptmerkmale, wobei von der relativen Schlüsselbeinlänge auf die Lage des Schulterblattes mit Ausrichtung der Schulterblattgelenkpfanne geschlossen wird und die humerale Torsion eine Anpassung an diese Verhältnisse für eine effektive Bewegung im Ellenbogengelenk darstellt.

Larson (2009) postuliert folgende Evolutionsschritte (Abb. 3):

1. Großaffenähnliche Schulter der frühen Homininen (*Australopithecinen* u. ä.) mit dorsal (auf dem Rücken) gelegenen Schulterblatt, das eine cranial (nach oben) ausgerichtete Schulterblattgelenkpfanne aufweist, ein schräg ausgerichtetes kurzes Schlüsselbein und eine

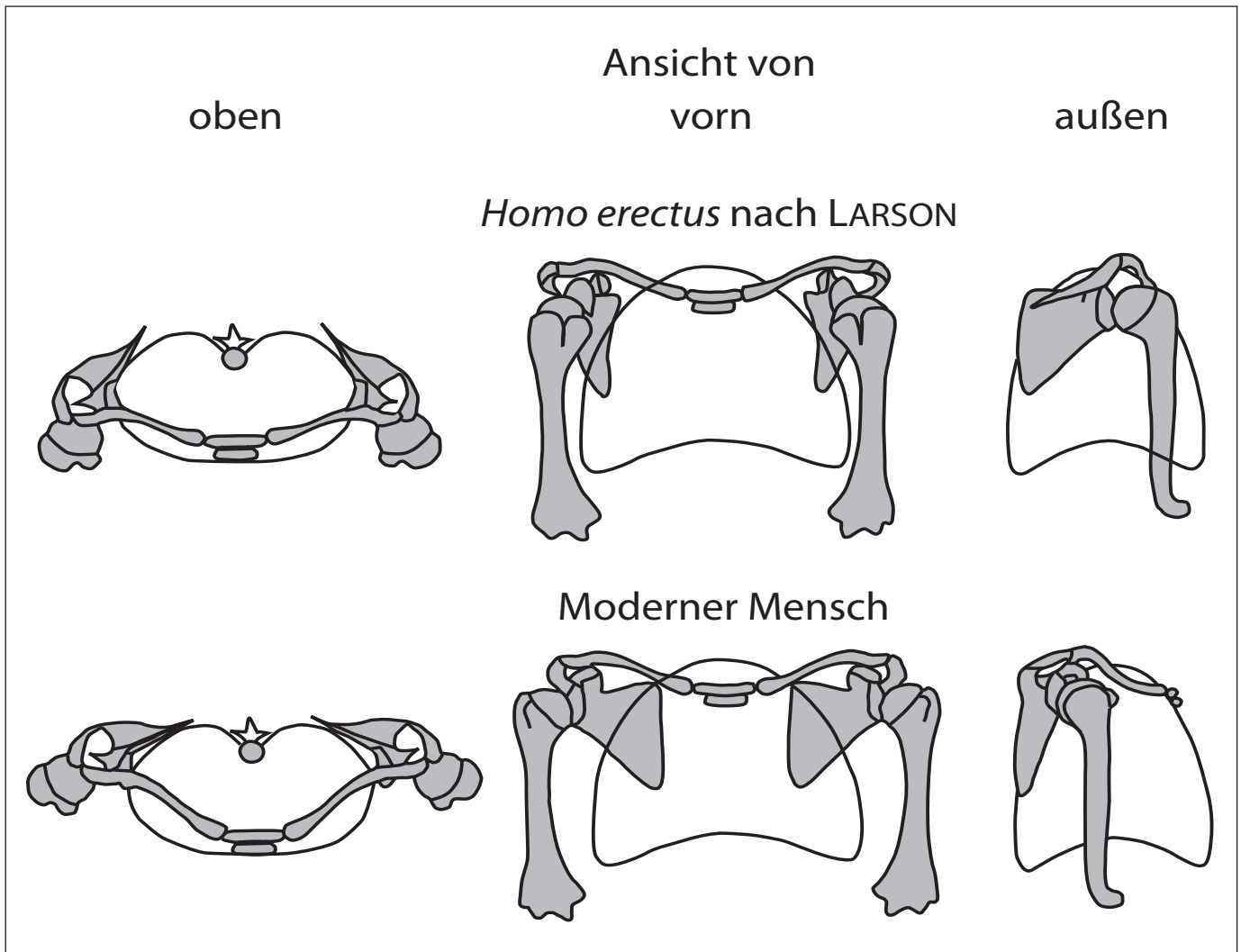


Abb. 3 Die Schulter von *Homo erectus* KNM-WT 15000 im Vergleich mit der Schulter des modernen Menschen in der Ansicht von oben, vorn und außen nach LARSON (2009). Bei der von LARSON (2009) rekonstruierten Übergangsschulter („Missing Link“) von *Homo erectus* KNM-WT 15000 ist durch das kurze Schlüsselbein bedingt das Schulterblatt mehr seitlich vorn gelegen und weist eine nach vorn (ventral) ausgerichtete Schulterblattgelenkpfanne auf. Die geringe humerale Torsion sei nach LARSON (2009) eine Anpassung an die einmalige Schulterposition von *Homo erectus*, damit ein ausreichender Überlappungsbereich der Bewegungen der Hand möglich ist. Bei der Schulter des modernen Menschen ist das Schulterblatt wie bei den frühen Homininen dorsal gelegen, weist aber eine seitlich ausgerichtete Schulterblattgelenkpfanne auf. Im Gegensatz dazu findet man nach LARSON (2009) bei den frühen Homininen eine seitlich-cranial und bei *Homo erectus* wie dargestellt eine ventral ausgerichtete Schulterblattgelenkpfanne. Das Schlüsselbein des modernen Menschen ist relativ lang und die humerale Torsion hoch.

geringe bis mäßige Verdrehung des Oberarmknochens.

2. Übergangsschulter („Missing Link“) bei *Homo erectus* mit lateral (seitlich) gelegenen Schulterblatt, das eine nach anterior (vorn) gerichtete Schulterblattgelenkpfanne aufweist, ein kurzes Schlüsselbein und eine geringe Verdrehung des Oberarmes.

3. Schulter des modernen Menschen mit (wieder) dorsal (auf dem Rücken) gelegenen Schulterblatt, das eine lateral (zur Seite) ausgerichtete Schulterblattgelenkpfanne aufweist, ein langes Schlüsselbein und eine deutliche Verdrehung des Oberarmknochens.

Zusammenfassend ist festzustellen, dass nach LARSON (2009) die geringe humerale Torsion mit nach posterior (hinten) ausgerichtetem Oberarmkopf entscheidend für die effektive Funktion der Arme von *Homo erectus* ist,

LARSON (2009) postuliert ein Evolutionsszenario der Schulter von einer großaffenähnlichen Morphologie bei den Australopithecinen über eine heute nicht zu beobachtende Intermediärstufe („Missing Link“) bei *Homo erectus* hin zum modernen Menschen.

wobei die geringe Oberarmverdrehung eine Anpassung an die ventral ausgerichtete Schulterblattgelenkpfanne infolge der seitlichen Schulterblattposition, die durch das kurze Schlüsselbein erzwungen wird, sei. Durch die geringe humerale Torsion würde – so LARSON (2009) – die Funktion des Ellenbogens in der Parasagittalebene und damit die Nutzung der Arme

zu manipulativen Zwecken, z.B. bei der Werkzeugherstellung, keiner Einschränkung unterliegen. Anders ausgedrückt: Die kurze Clavicula erzwingt ein mehr seitlich gelegenes Schulterblatt mit ventraler Ausrichtung der Schulterblattgelenkpfanne bei *Homo erectus*. Diese Situation erfordere eine deutlich geringere Humerustorsion als beim modernen Menschen, damit die Manipulationsfähigkeit mit den Armen nicht eingeschränkt ist. In diesem Zusammenhang behauptet LARSON (2009) aber auch, dass die seitliche Position der Schulter von *Homo erectus* die Außenschulterrotationsfähigkeit und damit die Wurffähigkeit eingeschränkt habe. LARSON (2009) stützt ihre Vermutung auf Berichte, nach denen die Wurffähigkeit bei Menschen mit krankhaft bedingt kurzem Schlüsselbein eingeschränkt sei.

An dieser Stelle tritt die Frage auf, was die treibende Selektionskraft gewesen sein soll, die beim modernen Menschen zu einer Verlängerung der Clavicula mit Verlagerung des Schulterblattes (wieder) zum Rücken hin und einer damit einhergehenden Änderung der Ausrichtung der Schulterblattgelenkpfanne von vorn zur Seite führte. LARSON (2009) vermutet, dass die Schulter des modernen Menschen gegenüber der Schulter von *Homo erectus* in zweierlei Hinsicht vorteilhaft sei.

Erstens sei mit einer hinten gelegenen Schulter ein größerer Bewegungsbereich der oberen Extremität, insbesondere eine größere Bewegung nach hinten, möglich. Eine auf dem Rücken gelegene Schulter ermöglicht eine weit nach hinten gestreckte (abduzierte) Position des Armes, die eine integrale Komponente des Überkopfwurfens ist. Dagegen erlaube die seitlich mehr vorn gelegene Schulter des *Homo erectus* keine solche abduzierte Armposition. *Homo erectus* konnte deshalb nicht effektiv werfen. Der Erwerb der Fähigkeit effektiv zu werfen könnte nach LARSON (2009) deshalb eine Triebkraft der Transformation des Schulterkomplexes von *Homo erectus* zum modernen Menschen gewesen sein.

Ein zweiter potentieller Selektionsfaktor, der zu einer Verlängerung der Clavicula und damit einhergehend dorsalen Positionierung des Schulterblattes mit zur Seite ausgerichteter Schulterblattgelenkpfanne führte, könnte nach LARSON (2007, 2009) der Erwerb der Fähigkeit zum schnellen Laufen gewesen sein. Schnelles Laufen erfordert eine Schulter und einen Oberkörper, die dem destabilisierenden Drehmoment, das durch die unteren Extremitäten entsteht, durch eine Gegenrotation entgegenwirken. (Alle diese Veränderungen sollen natürlich schrittweise durch ungerichtete Mutationen erfolgt sein!). BRAMBLE & LIEBERMAN

(2004) haben allerdings vermutet, dass das Ausdauerlaufen bei der Entstehung des menschlichen Bauplanes von *Homo* eine Rolle gespielt hat. Nach LARSON (2009) ermöglichte aber die enge Schulter von *Homo erectus* im Gegensatz zur breiten Schulter des modernen Menschen keine effektive Gegenrotationsbewegung des Oberkörpers. Erst eine breite Schulter infolge eines langen Schlüsselbeines ermögliche dem Oberkörper, den destabilisierenden Drehbewegungen der unteren Extremitäten beim schnellen und ausdauernden Laufen effektive stabilisierende Gegendrehbewegungen entgegenzusetzen.

Nach LARSON (2009) seien also bessere Wurffähigkeiten und eine effektivere Stabilisierung des Körpers beim schnellen Laufen Vorteile der modernen menschlichen Schulter gegenüber der „Missing Link“-Schulter von *Homo erectus*.

Welches waren die frühesten Menschen mit einer modernen Schulter? Nach LARSON (2009) könnte es der *Homo antecessor* aus Spanien gewesen sein. Von diesem Frühmenschen existiert zwar kein Humerus, weshalb der claviculohumerale Index nicht bestimmbar ist, aber die Clavicula (ATD 6-50) von *Homo antecessor* ist nach CARRETERO et al. (1999) so lang wie beim modernen Menschen. Von dieser langen Clavicula schließt LARSON (2009) auf eine modern-menschliche Schulter.

Nach LARSON (2009) seien eine bessere Wurffähigkeit und eine effektivere Stabilisierung des Körpers beim schnellen Laufen Vorteile der Schulter des modernen Menschen gegenüber der „Missing Link“-Schulter von *Homo erectus* gewesen.

Die von LARSON (2007, 2009) rekonstruierte „Missing link“-Schulter von *Homo erectus* hat erhebliche Kritik hervorgerufen. Untersuchungen haben aufgezeigt, dass diese Schulterrekonstruktion keine valide Datenbasis besitzt (ROACH et al. 2013, ROACH & RICHMOND 2015a). Im Folgenden wird diese Kritik dargelegt.

Glossar

Homininen: Menschenähnliche; damit werden alle fossilen und lebenden Menschenformen einschließlich ihrer im Evolutionsmodell vermuteten Vorläufer bezeichnet.

Lordose: Krümmung der Wirbelsäule nach vorn (ventral).

4. *Homo erectus* kein „Missing Link“

Ausgangspunkt der Argumentation von LARSON (2007, 2009), in deren Folge sie eine menschenunähnliche Schulter bei *Homo erectus* mit seitlich vorn am Thorax lokalisierter Schulter postulierte, war die geringe Länge des Schlüsselbeines im Verhältnis zur Oberarmknochenslänge (claviculo-humerales Verhältnis).

ROACH & RICHMOND (2015a) gingen in einer Studie der Frage nach, ob die relative Schlüsselbeinlänge von *Homo erectus* in den Variationsbereich des modernen Menschen fällt und damit eher eine menschenähnliche Schultermorphologie vermuten lässt oder ob sie auf eine neuartige Schulter hinweist. Weiterhin fragen die beiden Autoren, ob von der relativen Länge des Schlüsselbeines überhaupt auf die Lage des Schulterblattes am Brustkorb geschlossen werden kann und ob die relative Schlüsselbeinlänge die Wurfbarkeit beeinflusst.

Relative Schlüsselbeinlänge von *Homo erectus* im Normbereich moderner Menschen

Die relative Schlüsselbeinlänge von *Homo erectus* von Dmanisi und Nariokotome KNM-WT 15000 liegt nach den umfangreichen Untersuchungen von ROACH & RICHMOND (2015a) im Variationsbereich des modernen Menschen (Kasten 3).

Von einer relativ kurzen Clavicula kann deshalb nicht auf ein seitlich und damit mehr

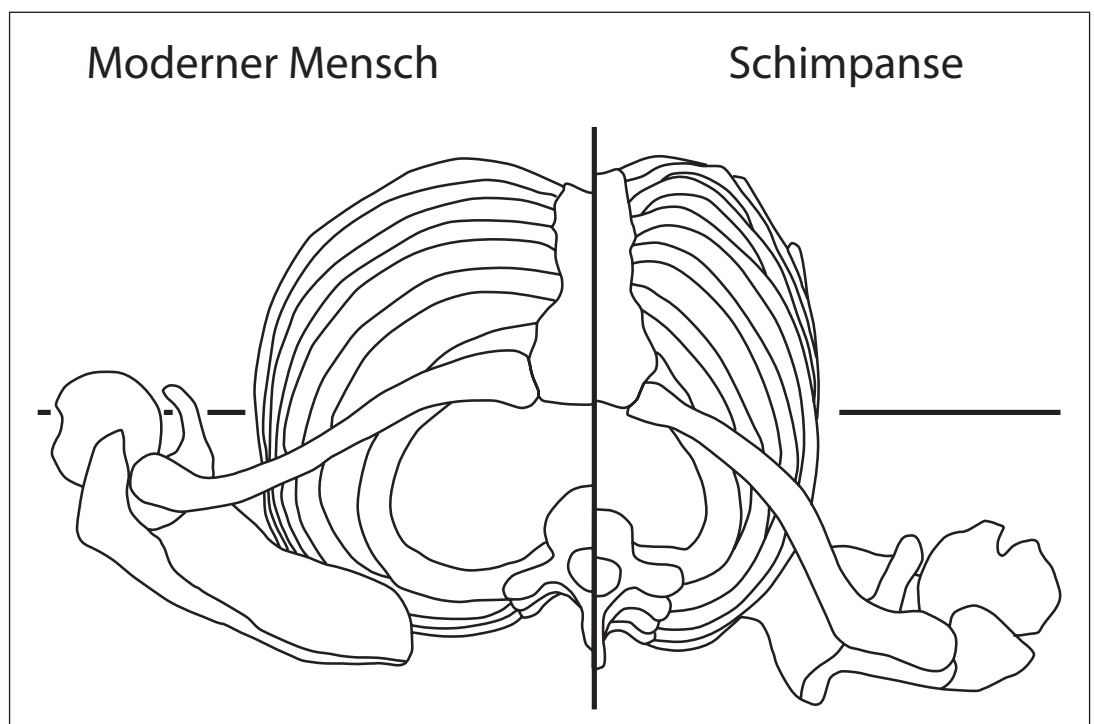
vorn gelegenes Schulterblatt mit nach ventral gerichteter Schulterblattgelenkpfanne geschlossen werden. ROACH & RICHMOND (2015a) haben am Beispiel von Schimpanse und Mensch nachgewiesen, wie irreführend solch ein Schluss wäre. Nach dem claviculo-humeralen Verhältnis würde der Schimpanse ein weiter vorn lokalisiertes Schulterblatt gegenüber dem modernen Menschen besitzen. Der tatsächliche Sachverhalt stellt sich jedoch umgekehrt dar: Der Mensch besitzt eine weiter vorn gelegene Schulter gegenüber dem Schimpanse (Abb. 4). Nach ROACH & RICHMOND (2015a) sind die Unterschiede in der Schulterposition von Mensch und Schimpanse wahrscheinlich durch Unterschiede in der Größe und Form des Brustkorbes bedingt.

LARSON (2015) räumt in einer Antwort auf ROACH & RICHMOND (2015a) ein, dass ihr Vorschlag eines mehr seitlich gelegenen Schulterblattes bei *Homo erectus* weitestgehend als Folge einer relativ kurzen Schlüsselbeinlänge durch die Daten der beiden Autoren in Frage gestellt ist.

Von der relativen Schlüsselbeinlänge kann nicht auf die Schulterposition geschlossen werden.

Als einzige Abweichung von modernen menschlichen Verhältnissen weist die Clavicula von KNM-WT 15000 eine stärkere obere Krümmung auf. Sie könnte das Ergebnis einer

Abb. 4 Die Schulter und der Brustkorb vom modernen Menschen und Schimpanse in der Ansicht von oben (nach ROACH & RICHMOND 2015a). Die Abbildung zeigt die Lage der Schulter auf dem Brustkorb. Das claviculo-humerale Verhältnis ist kein geeignetes Maß zur Bestimmung der Schulterposition am Brustkorb. Auf der Basis des claviculo-humeralen Verhältnisses besäße der Schimpanse eine mehr vorn gelegene Schulter gegenüber dem modernen Menschen. Die tatsächlichen Verhältnisse stellen sich jedoch umgekehrt dar.



Kasten 3

ROACH & RICHMOND (2015a) untersuchten das claviculo-humerale Verhältnis von lebenden Menschen, nichtmenschlichen Primaten und Speerwerfern der Daasanach aus dem

nordwestlichen Kenia. In die Untersuchung wurden außerdem Daten aus der Literatur von Großaffen, modernen Menschen und fossilen Homininen einbezogen. Die Daten

zeigen, dass die Länge des Schlüsselbeines von *Homo erectus* von Dmanisi und Nariokotome (KNM-WT 15000) innerhalb des Variationsbereiches des modernen Menschen fällt.

leichten Höherlage der Gelenkfläche für das Acromioclaviculargelenk (Gelenk zwischen Schlüsselbein und Schulterblatt) und damit einer höheren Lage des Schulterblattes am Thorax sein (VOISIN 2006a, b). Nach ROACH & RICHMOND (2015a) könnte die geringfügig höhere Lage der Schulter die geringe Schlüsselbeinlänge bei KNM-WT 15000 und einigen lebenden Daasanach-Menschen aus dem nordwestlichen Kenia, welche durch die rasche Verengung des oberen Brustkorbes bedingt ist, erklären.

Homo erectus war ein schneller Läufer

LARSON (2009) vermutet, dass *Homo erectus* trotz seiner langen Beine kein effizienter Läufer war. Mit der „Übergangsschulter“ hätte der Oberkörper von *Homo erectus* dem destabilisierenden Drehmoment, das durch die unteren Extremitäten beim schnellen Laufen entsteht, nicht durch eine Gegenrotation entgegenwirken können.

Entgegen LARSON (2009) bestimmt jedoch die claviculo-humerale Länge nicht die Position des Schulterblattes, weil Form und Größe des Brustkorbes nicht von der humeralen oder clavicularen Länge abgeleitet werden können. Die relativ kurzen Schlüsselbeine von KNM-WT 15000 widerspiegeln wahrscheinlich nur den hohen schlanken an Hitze angepassten Körper, der auch bei heute lebenden Menschen anzutreffen ist. *Homo erectus* war mit seiner modernen Schulter in der Lage, die beim schnellen Laufen durch die unteren Extremitäten entstehenden Rotationsbewegungen auszugleichen (ROACH et al. 2013, ROACH & RICHMOND 2015a).

Die relativ kurzen Schlüsselbeine von KNM-WT 15000 widerspiegeln wahrscheinlich nur den hohen schlanken Körper und nicht eine vordere seitliche Schulterposition. Mit einer modern-menschlichen Schulter war *Homo erectus* in der Lage, die beim schnellen Laufen entstehenden Rotationsbewegungen der Beine auszugleichen.

Vom Längenverhältnis des Schlüsselbeines zum Oberarmknochen kann man zwar nicht auf die Position des Schulterblattes am Brustkorb schließen, allerdings liefert das Verhältnis der Länge der Clavicula zur Fläche der zweiten Rippe (Gebiet der stärksten medialen Krümmung des Rippenschaftes) nach ROACH & RICHMOND (2015a) eine Information über die Position des Schulterblattes. Bei KNM-WT 15000 liegt dieses Verhältnis im unteren Variationsbereich des modernen Menschen. Der *Homo erectus* von Nariokotome hatte danach eine modern-menschliche Schulterblattlage am Brustkorb.

Homo erectus war ein effizienter Werfer

Unter den Primaten ist die Fähigkeit des Menschen, Objekte mit hoher Geschwindigkeit und hoher Zielgenauigkeit zu werfen, einmalig.

Die Untersuchungsergebnisse von ROACH & RICHMOND (2015a) zeigen, dass es keinen Zusammenhang zwischen einer relativ kurzen Clavicula, einem seitlich vorn positionierten Schulterblatt und einer verminderten Wurffähigkeit gibt wie LARSON (2009) dies für *Homo erectus* behauptet hat. *Homo erectus* besaß als erster Hominine alle Merkmale, die Voraussetzungen für die Fähigkeit zum effektiven Werfen sind. Dazu gehören neben einer modern-menschlichen Schulter weitere Merkmale am Rumpf- und Extremitätenskelett wie eine hohe mobile Taille, eine geringe humerale Torsion, überstreckbare Handgelenke und lange Beine (ROACH et al. 2013, ROACH & RICHMOND 2015a). In einer Entgegnung auf ROACH & RICHMOND (2015a) behauptet LARSON (2015) jedoch, dass die sehr geringe Humerustorsion von *Homo erectus* nicht sehr vorteilhaft für das Werfen war. Dafür spräche auch, dass heute lebende Werfer mit sehr geringer humeraler Torsion stärker verletzungsgefährdet seien. Nach ROACH & RICHMOND (2015b) ist diese Argumentation jedoch nicht stichhaltig, denn es gibt heute Werfer mit sehr niedrigem Humerustorsionswinkel ähnlich dem von *Homo erectus* ohne erhöhte Verletzungsanfälligkeit.

Ein weiteres Argument für gute Werferqualitäten von *Homo erectus* ist die Tatsache, dass

dieser frühe Hominine ein Jäger war (siehe FERRARO et al. 2013), der zum Erlegen seiner Beute vermutlich auch Speere eingesetzt hat.

Wie bereits dargestellt, wird die Schulter von *Homo erectus* nicht nur im Zusammenhang mit der Wurffähigkeit, sondern auch im Rahmen manipulativer Fähigkeiten diskutiert.

Eine geringe humerale Torsion führt beim Menschen zu einer Verschiebung des Bewegungsbereiches der Schulter mit einer größeren Beweglichkeit nach außen und einer geringeren Beweglichkeit nach innen (ROACH et al. 2012). LARSON (2009) argumentiert auf der Basis dieses Befundes, dass die geringe humerale Torsion bei KNM-WT 15000 eine kurze Clavicula mit seitlich vorderer Schulterposition erfordere, damit die Hände räumlich überlappen können und somit zu effektiver Manipulation fähig seien. Entgegen der Hypothese von LARSON (2009) haben ROACH & RICHMOND (2015a) jedoch nachgewiesen, dass ein Zusammenhang zwischen der relativen Schlüsselbeinlänge und der humeralen Torsion bei Speerwerfern von Daasanach im nordwestlichen Kenia nicht existiert.

Es gibt keinen Zusammenhang zwischen der relativen Schlüsselbeinlänge und der humeralen Torsion. Entgegen LARSON (2009) ist deshalb eine geringe humerale Torsion zum Ausgleich eines relativ kurzen Schlüsselbeines mit seitlich vorderem Schulterblatt für eine effektive Manipulationsfähigkeit nicht notwendig.

Es gibt weitere Argumente gegen die Hypothese, dass die Schlüsselbeinlänge und die humerale Torsion im Zusammenhang mit Manipulationsfähigkeiten stehen (ROACH & RICHMOND 2015a).

Erstens ist die Schulter ein hochmobiler Strukturkomplex. Während die Innenrotation des Oberarmes zu einer Überlappung der Handpositionen führen kann, ist es möglich, die gleiche Position entweder durch eine Dehnung im Gelenkbereich zwischen dem Brustkorb und dem Schulterblatt über das Schlüsselbein im Acromioclaviculär- und Sternoclaviculargelenk oder durch horizontale Drehbewegung im glenohumeralen Gelenk zu erreichen. Solche Gelenkbewegungen finden wahrscheinlich bei heutigen Wurfathleten mit sehr geringer humeraler Torsion statt. Eine verminderte Innenrotationsfähigkeit der Schulter

Die Schulter ist eine hochmobile Struktur. Eine verminderte Innenrotationsfähigkeit im Schultergelenk führt deshalb nicht zu einer Verminderung der Manipulationsfähigkeit oder Wurffähigkeit des Menschen.

führt somit nicht zu einer Verminderung manipulativer Fähigkeiten.

Zweitens ist die humerale Torsion ein hochplastisches Merkmal, das sich während der Ontogenese (Individualentwicklung) stark verändert. Außerdem variiert die humerale Torsion bei unterschiedlichen menschlichen Populationen erheblich (COWGILL 2007). Ein einfacher Zusammenhang zwischen der Länge der Clavicula und der humeralen Torsion ist schon deshalb sehr unwahrscheinlich.

In Anbetracht der komplexen Biomechanik haben Paläanthropologen wie LARSON (2007, 2009) sehr vereinfachte Vorstellungen über Knochen-Funktionsbeziehungen der Schulter.

Das Rumpf- und Gliedmaßenskelett des fossil seit 2 Millionen radiometrischen Jahren nachgewiesenen *Homo erectus* ist modern-menschlich. *Homo erectus* war zu effektivem Werfen und schnellem Laufen wie der moderne *Homo sapiens* fähig.

5. Zusammenfassung

Die Morphologie des Schulterblattes und des Schlüsselbeines von *Homo erectus* von Dmanisi/Georgien und Nariokotome/Kenia KNM-WT 15000 weist auf eine modern-menschliche Schulter hin. Die Schulterblattgelenkpfanne ist wie beim modernen Menschen zur Seite ausgerichtet. Das Schulterblatt von KNM-WT 15000 weist eine menschlich zur Seite ausgerichtete Spina scapulae mit einem Ver-

hältnis von Fossa supraspinata zu Fossa infraspinata wie beim modernen Menschen auf (LARSON 2007, GREEN & ALEMSEGED 2012). Form und Krümmung des Schlüsselbeines von *Homo erectus* sind ebenfalls menschenähnlich (WALKER & LEAKEY 1993, LARSON 2007, 2009, VOISIN 2008).

Auch die relative Schlüsselbeinlänge des *Homo erectus* von Dmanisi und Nariokotome

liegt im Variationsbereich des modernen Menschen.

Homo erectus besitzt als erster Hominine seit 2 Millionen radiometrischen Jahren mit einer modern-menschlichen Schulter und weiteren

modern-menschlichen Strukturen wie z.B. einer hohen mobilen Taille und langen Beinen alle knöchernen Merkmale, die für effizientes Werfen mit hoher Geschwindigkeit und schnelles Laufen erforderlich sind.

Literatur

- BRAMBLE DM & DE LIEBERMAN (2004) Endurance running and the evolution of *Homo*. *Nature* 432,345–352.
- BRANDT M (1995) Der Ursprung des aufrechten Ganges. Neuhausen-Stuttgart.
- BRANDT M (2013a) „*Homo*“ *habilis* war kein Mensch. *Studium Integrale Journal* 19, 4–11.
- BRANDT M (2013b) „Vormensch“ verliert seinen Status. *Studium Integrale Journal* 20, 36–39.
- BRANDT M (2014) Wie sicher sind Deutungen in der Paläanthropologie? *Australopithecus sediba* und sein merkwürdiges Merkmalsmosaik. W&W Special Paper B-14-3, 1–37. <http://www.wort-und-wissen.de/artikel/sp/b-14-3-sediba.pdf> (Zugriff am 15.4.2015)
- CARRETERO JM, LORENZO D & JL ARSUAGA (1999) Axial and appendicular skeleton of *Homo antecessor*. *Journal of Human Evolution* 37, 459–499.
- COWGILL LW (2007) Humeral torsion revisited: A functional and ontogenetic model for populational variation. *American Journal of Physical Anthropology* 134, 472–480.
- FERRARO JV, PLUMMER TW, POBINER BL, OLIVER JS, BISHOP LC, BRAUN DR, DITCHFIELD PW, SEAMAN III JW, BINETTI KM, SEAMAN JR. JW, HERTEL F & R POTTS (2013) Earliest archaeological evidence of persistent hominin carnivory. *PLOS ONE* 8, e62174.
- GIBBONS A (2007) A new body of evidence fleshed out *Homo erectus*. *Science* 317, 1665.
- GREEN DJ & Z ALEMSEGED (2012) *Australopithecus afarensis* scapular ontogeny, function, and the role of climbing in human evolution. *Science* 338, 514–517.
- LARSON SG (2007) Evolutionary transformation of the hominin shoulder. *Evolutionary Anthropology* 16, 172–187.
- LARSON SG (2009) Evolution of the hominin shoulder: Early *Homo*. In: GRINE FE (ed) *The first humans: Origin and early evolution of the genus Homo*. New York, 66–75.
- LARSON SG (2015) Humeral torsion and throwing proficiency in early human evolution. *Journal of Human Evolution*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.03.003>.
- LORDKIPANIDZE D, JASHASHVILI T, VEKUA A, DE LÉON MSP, ZOLLIKOFE CPE, RIGHTMIRE GP, PONTZER H, FERRING R, OMS O, TAPPEN M, BUKHSIANIDZE M, AGUSTI J, KAHLKE R, KILADZE G, MARTINEZ-NAVARRO B, MOUSKHELISHVILI A, NIORADZE M & L ROOK (2007) Postcranial evidence from early *Homo* from Dmanisi, Georgia. *Nature* 449, 305–310.
- LORDKIPANIDZE D, DE LÉON MSP, MARGVELASHVILI A, RAK Y, RIGHTMIRE GP, VEKUA A & CPE ZOLLIKOFE (2013) A complete skull from Dmanisi, Georgia, and the evolutionary biology of early *Homo erectus*. *Science* 342, 226–331.
- ROACH NT, LIEBERMAN DE, GILL TJ, GILL IV, PALMER WE & TJ GILL III (2012) The effect of humeral torsion on rotational range of motion in the shoulder and throwing performance. *Journal of Anatomy* 220, 293–301.
- ROACH NT, VENKADESAN M, RAINBOW MJ & DE LIEBERMAN (2013) Elastic energy storage in the shoulder and the evolution of high-speed throwing in *Homo*. *Nature* 498, 483–486.
- ROACH NT & BG RICHMOND (2015a) Clavicle length, throwing performance and the reconstruction of the *Homo erectus* shoulder. *Journal of Human Evolution* 80, 107–113.
- ROACH NT & BG RICHMOND (2015b) Humeral torsion does not dictate shoulder position, but does influence throwing speed. *Journal of Human Evolution*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.05.011>.
- STERN JT, Jr. & RL SUSMAN (1983) The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology* 60, 279–317.
- VOISIN J-L (2006a) Krapina and other Neanderthal clavicles: a peculiar morphology? *Periodicum Biologorum* 108, 331–339.
- VOISIN J-L (2006b) Clavicle, a neglected bone: morphology and relation to arm movements and shoulder architecture in primates. *The Anatomical Record Part A* 288A, 944–953.
- VOISIN J-L (2008) The Omo I hominin clavicle: archaic or modern? *Journal of Human Evolution* 55, 438–443.
- WALKER A & RE LEAKEY (eds, 1993) *The Nariokotome Homo erectus skeleton*. Cambridge.