

Evolution und Diversität der Gattung *Homo*

G. Bräuer und W. Henke

Von ihren Wurzeln bis zur Entstehung des anatomisch modernen Menschen umfasst die Evolution der Gattung *Homo* eine ganze Anzahl seit Jahren aktueller Forschungsprobleme. Zu diesen zählen besonders auch Fragen der taxonomischen Diversität, die sowohl den frühen *Homo* wie auch die Arten *Homo erectus* und *Homo sapiens* betreffen. Kaum schien die Art *Homo habilis* nach langjähriger Kontroverse eine breite Akzeptanz gefunden zu haben (TOBIAS 1989: 153), ließ die zunehmend deutlicher gewordene morphologische Heterogenität der zu diesem Hypodigma gezählten Funde neue Zweifel entstehen (STRINGER 1986). LIEBERMAN et al. (1988) zeigten, dass die Unterschiede innerhalb des *H. habilis* s. l. - und insbesondere zwischen den Hominiden KNM-ER 1470 und ER 1813 - mittels Geschlechtsdimorphismus nicht hinreichend zu erklären seien. In der Folge wurden unterschiedliche Vorschläge gemacht, wie das Hypodigma des frühen *Homo* in verschiedene Taxa aufgeteilt werden könne. WOOD (1992, 1993) plädierte für zwei Arten, *H. habilis* und *H. rudolfensis*, von denen die erstere besonders im Körperbau noch eine große Nähe zu den Australopithecinen besitzt, während sich bei letzterer gewisse Parallelismen zu robusten Australopithecinen im Gesichtsschädel finden. Obgleich die phylogenetische Stellung beider Arten noch immer stark umstritten ist (s. HENKE & ROTHE 1998, 2001 a, BRÄUER und REINCKE 1999a), werfen WOOD und COLLARD (1999) ein neues, grundlegendes Problem auf, nämlich ob die beiden frühen *Homo*-Arten aufgrund ihrer funktionalen Kennzeichen nicht besser zur Gattung *Australopithecus* gestellt werden sollten (HENKE & ROTHE 2001 a, b).

Die Erforschung der Diversität betraf in den 1980er Jahren auch die Art *H. erectus* (s. Beitrag TATTERSALL). Ausgehend von dem cladistischen Ansatz versuchten ANDREWS (1984), STRINGER (1984) und WOOD (1984) eine Diagnose für *H. erectus* basierend auf apomorphen und insbesondere autapomorphen Merkmalen zu liefern. Diese Analysen mündeten in der Hypothese, dass der ostasiatische *H. erectus* durch eine Anzahl von Autapomorphien gekennzeichnet sei, die weder bei den afrikanischen Funden, die üblicherweise zu dieser Art gezählt werden, noch beim archaischen *H. sapiens* vorkommen. Dieser Vorschlag initiierte zahlreiche fruchtbare Forschungen, auch über die Vorteile und Probleme des cladistischen Ansatzes in der Paläoanthropologie (ROTHE & HENKE 2001). Forscher wie HUBLIN (1986), TURNER und CHAMBERLAIN (1989) und BRÄUER (1990) kritisierten aus verschiedenen Gründen den Versuch, den afrikanischen und asiatischen *H. erectus* auf Speziesniveau zu trennen. Hierzu zählen die individuelle Variabilität der vorgeschlagenen

Merkmale, Zweifel an ihrem angenommenen Fehlen bei den afrikanischen Hominiden, die Interkorrelation einiger Merkmale sowie das Fehlen einer Korrelation zwischen Speziation und dem Grad morphologischer Veränderung. Schließlich konnte gezeigt werden, dass tatsächlich die vermuteten ostasiatischen Autapomorphien auch beim afrikanischen *H. erectus* sowie in anderen Taxa vorkommen (KENNEDY 1991, BRÄUER & MBUA 1992, RIGHTMIRE 1998).

Trotz dieser Kritik setzte sich die Diskussion um die Diversität bei *H. erectus* fort, und WOOD (1992) schlug vor, nur die frühen Turkana-Funde (KNM-ER 3733, ER 3883, WT 15000 und einige Mandibeln) als getrennte Art *H. ergaster* vom *H. erectus* zu unterscheiden. *H. ergaster* sei charakterisiert durch den Erhalt verschiedener ursprünglicher Merkmale sowie auch durch gemeinsame abgeleitete Merkmale mit *H. sapiens*. Die Funde von Tighenif aus Algerien sowie OH 9 sollten damit weiterhin zusammen mit den asiatischen Hominiden zu *H. erectus* gestellt werden. Verschiedene umfangreiche Studien konnten jedoch ein solches Splitting nicht stützen. So kam RIGHTMIRE (1990) zu dem Ergebnis, dass KNM-ER 3733 und ER 3883 dem Material aus China und Java nahe stehen. Ebenso BRÄUER (1994) konnte in metrischen Analysen verschiedener anatomischer Regionen des Schädels die Turkana-Funde nicht vom asiatischen *H. erectus* trennen. Kürzlich betonte auch SCHWARTZ (2000) die morphologische Heterogenität des *H. ergaster*-Hypodigma und wies auf deutliche Unterschiede zwischen WT 15000 und ER 3733 sowie den Unterkiefern des Turkanajungen und ER 992 hin. Aufgrund der vorliegenden Ergebnisse erscheint es schwierig, die relativ kleine Zahl von Turkana-Funden vom übrigen afrikanischen und asiatischen Material zu trennen (BRÄUER im Druck). Dennoch ist die Diskussion auch hierzu noch keineswegs beendet, wie etwa auch der kürzlich gemachte Vorschlag zeigt, selbst die eurasischen Dmanisi-Hominiden zu der Art *H. ergaster* zu stellen (ROSAS & BERMUDEZ DE CASTRO 1998, GABUNIA et al. 2000). Ein solcher Einschluss würde die morphologische Variation des *H. ergaster* - Hypodigma beträchtlich erweitern und damit eine solche Paläospezies noch problematischer machen. So besitzt die Dmanisi-Mandibel zahlreiche progressive Merkmale (HENKE et al. 1995, 1999, BRÄUER & SCHULTZ 1996, BRÄUER et al. 1996), während der adulte Schädel D 2280 einen gut entwickelten Torus angularis sowie eine sagittale Kielung aufweist, deren Fehlen gerade für *H. ergaster* charakteristisch sein soll. Der Beitrag von A. JUSTUS und M. NIORADZE (in diesem Band) beleuchtet den aktuellen Stand der Forschung in Dmanisi einschließlich der beiden 1999 entdeckten Hominidenschädel.

Geht man von dem heute wahrscheinlichen Alter von ca. 1.7 Millionen Jahren aus, so sind die Dmanisi-Hominiden ebenso alt wie die frühen *H. erectus* respektive als *H. ergaster* gekennzeichneten Funde vom Turkana-See, und erst weitere detaillierte Vergleichsanalysen könnten zu einem besseren Verständnis dieser Hominiden führen.

Wenngleich damit die Wurzeln der Besiedlung an der Ostgrenze Europas bis ins frühe Unterpleistozän zurückzureichen scheinen, so ist das mittel- und spätpleistozäne Geschehen auf unserem Kontinent im wesentlichen durch die Evolution der Neandertaler und deren Ablösung vor rund 35.000 Jahren durch den modernen Menschen gekennzeichnet (BRÄUER & REINCKE 1999b, HENKE & ROTHE 2000). Zu den bedeutenden mittelpleistozänen Präneandertalern zählen die Funde von Apidima, Südgriechenland (s. Beitrag PITSIOS) sowie auch die über 200.000 Jahre alten Hominidenreste von Weimar-Ehringsdorf (Beitrag JÄGER). Neueste Datierungsergebnisse haben gezeigt, dass die nachfolgenden Neandertaler in Zentraleuropa (Kroatien) noch bis vor etwa 28.000 Jahren existierten, während anatomisch moderne Menschen schon vor mehr als 33.000 Jahren über Europa verbreitet waren (SMITH et al. 1999). Viele Indizien deuten darauf hin, dass die modernen Menschen durch Migrationen von Afrika nach Europa gelangten, wie dies auch CHURCHILL und SMITH (2000) in einem neuesten Artikel feststellen. Aber nicht nur der Ursprung der modernen Europäer, sondern auch der der modernen Menschen des Fernen Ostens dürfte in Afrika liegen (s. Beitrag BRÄUER). Für eine späte Differenzierung der modernen Menschen sprechen auch die Ergebnisse von VAN VARK und KUIZENGA (s. Beitrag in diesem Band), die keine engen Beziehungen zwischen einem endpleistozänen Schädel aus der Oberhöhle von Zhoukoudian (China) und rezenten Menschen dieses Großraums ausmachen konnten.

Ein zentrales Anliegen paläoanthropologischer Forschung ist ein adäquates Verständnis von der morphologischen Variabilität sowohl beim rezenten Menschen als auch bei seinen fossilen Vorfahren. Denn erst solche Forschungen liefern die notwendige Basis für weitergehende taxonomische und phylogenetische Analysen (HENKE & ROTHE 1994, 1998, ROTHE & HENKE 2001). So sind BERNHARD et al. (in diesem Band) mittels modernster bildgebender Verfahren der Frage nachgegangen, ob endocraniale Strukturen eine geringere Variation zeigen als exocraniale, und ARMBRÜSTER et al. (ebenso in diesem Band) haben die Variabilität der Schmelzdicke in Populationen aus verschiedenen Teilen der Alten Welt mittels CT-Verfahren vergleichend untersucht (HENKE & ROTHE 1997).

Wenn auch die Evolution der Gattung *Homo* im Zentrum der nachfolgenden paläoanthropologischen Bei-

träge steht, so besitzen auch die übrigen drei deutliche Beziehungen zu dieser Thematik. ROTHE et al. greifen das für die evolutionäre Taxonomie und die phylogenetische Systematik gleichermaßen bedeutungsvolle Problem der Homoplasie auf (WÄGELE 2000, WIESEMÜLLER et al. 2000). ULLRICH stellt einen bislang unentdeckt gebliebenen Australopithecinenzahn aus der Kohl-Larsen-Sammlung vor, und MEYER präsentiert einige bedeutende Objekte aus der ethnologischen Sammlung von Koenigswalds.

Literatur

ANDREWS P (1984)

An alternative interpretation of the characters used to define *Homo erectus*. *Cour Forsch-Inst Senckenberg* 69: 167-175.

BRÄUER G (1990)

The occurrence of some controversial *Homo erectus* cranial features in the Zhoukoudian and East African hominids. *Acta Anthropol Sinica* 9: 350-358.

BRÄUER G (1994)

How different are Asian and African *Homo erectus*? *Cour Forsch-Inst Senckenberg* 171: 301-318.

BRÄUER G (im Druck)

Homo ergaster et son statut taxonomique problématique. In: GRIMAUD-HERVÉ D, SERRE F (eds) *Guide de la Préhistoire mondiale. Paléontologie Humaine, Vol 3, Art Com Paris*.

BRÄUER G, MBUA E (1992)

Homo erectus features used in cladistics and their variability in Asian and African hominids. *J Hum Evol* 22: 79-108.

BRÄUER G, SCHULTZ M (1996)

The morphological affinities of the Plio-Pleistocene mandible from Dmanisi, Georgia. *J Hum Evol* 30: 441-481.

BRÄUER G, REINCKE J (1999a)

Die ersten Menschen. In: BROCKHAUS (Hrsg) *Vom Urknall zum Menschen*. Brockhaus Vlg, Leipzig, pp 557-589.

BRÄUER G, REINCKE J (1999b)

Der moderne Mensch – Ursprung und Ausbreitung. In: BROCKHAUS (Hrsg) *Vom Urknall zum Menschen*. Brockhaus Vlg, Leipzig, pp 623-671.

BRÄUER G, HENKE W, SCHULTZ M (1996)

Der hominide Unterkiefer von Dmanisi: Morphologie, Pathologie und Analyse zur Klassifikation. *Jahrb RGZM* 43: 183-203.

CHURCHILL SE, SMITH FH (2000)

Makers of the early Aurignacian of Europe. *Ybk Phys Anthropol* 43: 61-115.

GABUNIA L, VEKUA A, LORDKIPANIDZE D, SWISHER CC, FERRING R, JUSTUS A, NIORADZE M, TVALCRELIDZE M, ANTON SC, BOSINSKI G, JÖRIS O, DE LUMLEY MA, MAJSURADZE G, MUSKHELISHVILI A (2000)

Earliest Pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi, Republic of Georgia: Taxonomy, geological setting, and age. *Science* 288: 1019-1025.

- HENKE W (1998)**
Current aspects of dental research in paleoanthropology. In: ALT KW, RÖSING FW, TESCHLER-NICOLA M (eds) Dental Anthropology. Springer-Verlag, Wien, pp 179-200.
- HENKE W, ROTHE H (1994)**
Paläoanthropologie. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg/New York.
- HENKE W, ROTHE H (1997)**
Zahnphylogenie der Hominiden. In: ALT KW, TÜRP JC (eds) Die Evolution der Zähne. Phylogenie, Ontogenie, Variation. Quintessenz, Berlin, pp 229-278.
- HENKE W, ROTHE H (1998)**
Stammesgeschichte des Menschen. Eine Einführung. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg/New York.
- HENKE W, ROTHE H (2000)**
Die phylogenetische Stellung des Neandertalers. Biologie in unserer Zeit 29: 320-329.
- HENKE W, ROTHE H (2001a)**
Die frühesten Vertreter der Stammlinie des Menschen. Musterbeispiele für Mosaikvolution. Praxis der Naturwissenschaften, vereinigt mit Biologie in der Schule 50, Heft 2: 18-28.
- HENKE W, ROTHE H (2001b)**
Entstehung des Genus *Homo*: Ein Quantensprung in der Evolution des Menschen. Praxis der Naturwissenschaften, vereinigt mit Biologie in der Schule 50, Heft 2: 29-34.
- HENKE W, ROTHE H, SIMON C (1995)**
Qualitative and quantitative analysis of the Dmanisi mandible. In: RADLANSKI RJ, RENZ H (eds) Proceedings of the 10th International Symposium on Dental Morphology, Berlin Sept 6-10, 1995: pp 459-464.
- HENKE W, ROTHE H, ALT KW (1999)**
Dmanisi and the early Eurasian dispersal of the genus *Homo*. In: ULLRICH H (ed) Lifestyles and survival strategies in Pliocene and Pleistocene hominids. Edition Archaea, Gelsenkirchen/Schwelm, pp 138-155.
- HUBLIN JJ (1986)**
Some comments on the diagnostic features of *Homo erectus*. Anthropos (Brno) 23: 175-187.
- KENNEDY G (1991)**
On the autapomorphic traits of *Homo erectus*. J Hum Evol 20: 375-412.
- LIEBERMAN DE, PILBEAM D, WOOD BA (1988)**
A probabilistic approach to the problem of sexual dimorphism in *Homo habilis*: a comparison of KNM-ER 1470 and KNM-ER 1813. J Hum Evol 17: 503-511.
- RIGHTMIRE GP (1990)**
The evolution of *Homo erectus*. Cambridge Univ Press, Cambridge.
- RIGHTMIRE (1998)**
Evidence from facial morphology for similarity of Asian and African representatives of *Homo erectus*. Am J Phys Anthropol 106: 61-85.
- ROSAS A, BERMUDEZ DE, CASTRO JM (1998)**
On the taxonomic affinities of the Dmanisi mandible (Georgia). Am J Phys Anthropol 107: 145-162.
- ROTHE H, HENKE W (2001)**
Methoden der Klassifikation und Systematisierung. Praxis der Naturwissenschaften, vereinigt mit Biologie in der Schule 50, Heft 2: 1-7.
- SCHWARTZ JH (2000)**
Taxonomy of the Dmanisi crania. Science pp 289: 55.
- SMITH FH, TRINKAUS E, PETTITT PB, KARAVANIC I, PAUNOVIC M (1999)**
Direct radiocarbon dates for Vindija G1 and Velica Pecina late Pleistocene hominid remains. Proc Natl Acad Sci USA 96: 12281-12286.
- STRINGER CB (1984)**
The definition of *Homo erectus* and the existence of the species in Africa and Europe. Cour Forsch-Inst Senckenberg 69: 131-143.
- STRINGER CB (1986)**
The credibility of *Homo habilis*. In: WOOD B, MARTIN L, ANDREWS P (eds) Major topics in primate and human evolution. Cambridge Univ Press, Cambridge, pp 266-294.
- TOBIAS PV (1989)**
The gradual appraisal of *Homo habilis*. In: GIACOBINI G (ed): Hominidae. Jaca Book, Milano, pp 141-149.
- TURNER A, CHAMBERLAIN A (1989)**
Speciation, morphological change and the status of African *Homo erectus*. J Hum Evol 18: 115-130.
- WÄGELE JW (2000)**
Grundlagen der phylogenetischen Systematik. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- WIESEMÜLLER B, ROTHE H, HENKE W (2000)**
Good characters and homology. Evol Anthropol 9: 151-152.
- WOOD BA (1984)**
The origin of *Homo erectus*. Cour Forsch-Inst Senckenberg 69: 99-111.
- WOOD BA (1992)**
Early hominid species and speciation. J Hum Evol 22: 351-365.
- WOOD BA (1993)**
Early *Homo*: how many species? In: KIMBEL WH, MARTIN LS (eds) Species, species concepts, and primate evolution. Plenum Press, New York, pp 485-522.
- WOOD B, COLLARD M (1999)**
The human genus. Science 284: 65-71.