

Taxonomische Marginalien zum Dmanisi-Unterkiefer aufgrund dentalmorphologischer Vergleichsanalysen

Kurt W. Alt, Winfried Henke und Hartmut Rothe

Fundsituation und -datierung

Der hominide Unterkiefer von Dmanisi (Georgien), einem Fundplatz 85 km südwestlich von Tbilisi (Tiflis) nahe der armenischen Grenze, wurde im Jahre 1991 von Antje Justus, einer Mitarbeiterin des deutsch-georgischen Forschungsteams des Römisch-Germanischen Zentralmuseums und des Archäologischen Zentrums der Georgischen Akademie der Wissenschaften, geborgen. Er ist der erste menschliche Fossilfund dieses eurasischen Raumes und wegen seiner aktuellen Datierung von maximal 1,9 Millionen Jahren (MJ) paläoanthropologisch ein Schlüsselfund.

Der unterpleistozäne Fundplatz Dmanisi befindet sich auf dem Areal einer mittelalterlichen Stadt, deren Bewohner Wirtschaftsgruben in die älteren Schichten hinein angelegt hatten. Obwohl der Leiter der archäologischen Dmanisi-Expedition, Vachtang DZAPARIDZE, bereits im Jahre 1963 erstmalig auf fossile Knochen stieß, wurden systematische Grabungen erst 1983 aufgenommen und mit Unterbrechungen bis heute durchgeführt. Durch die deutsch-georgische Kooperation seit 1991 und insbesondere aufgrund der Entdeckung des hominiden Fossilfundes erlangte die Grabung archäologisch und paläontologisch besondere Aufmerksamkeit (vgl. u. a. DZAPARIDZE et al. 1991; BOGAARD et al. 1995; BOSINSKI 1992; GABUNIA 1992; HENKE & ROTHE 1994; DEAN & DELSON 1995; GABUNIA & VEKUA 1995; HENKE, ROTH & SIMON 1995; BRÄUER & SCHULTZ 1996; BRÄUER, HENKE & SCHULTZ 1995).

Die Wirbeltierfauna datiert nach VEKUA (1995) ins Mittlere und Obere Villafranchium. Jüngste paläomagnetische Untersuchungen des Sammelprofils des Dmanisi-Plateaus zeigen, daß die Laven des Masavera-Beckens in einer Post-Inversionsperiode entstanden. Für die Lava direkt unterhalb der Fundschichten ist mit einem absoluten Alter von $2,0 \pm 0,2$ MJ zu rechnen, d. h. daß das Sammelprofil des Dmanisi-Plateaus dem geomagnetischen Olduvai-Event zuzuweisen ist (MAJSURADZE 1995).

Neben den biostratigraphischen und paläomagnetischen Befunden liegt von SCHMINCKE u. van den BOGAARD (1995) für den die Fundschicht des Unterkiefers direkt unterlagernden Masavera-Basaltlavastrom eine an Plagioklas-Einzelkristallen ermittelte Laser- $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ -Datierung von $1,95 \pm 0,22$ MJ und $2,04 \pm 0,37$ MJ vor. Mit der Eruption des Lavastroms ist daher vor $2,0 \pm 0,1$ MJ zu rechnen, d. h. der Unterkiefer selbst muß jünger sein; ob er jedoch wesentlich jünger ist, wie DEAN und DELSON (1995) aufgrund einiger apomorpher morphologischer Merkmale (s. u.) mutmaßen, bleibt umstritten (vgl. auch PUECH et al. 1995; HENKE, ROTH & SIMON 1995; HENKE 1996; BRÄUER & SCHULTZ 1996; BRÄUER, HENKE & SCHULTZ 1995).

Vergleichend-morphologische Analyse und taxonomische Bewertung

Da alle bisherigen taxonomischen Analysen (vgl. o. zit. Lit.) den Dmanisi-Unterkiefer als *Homo erectus* klassifizieren und aufgrund einiger apomorpher Merkmale sogar Beziehungen zu *Homo sapiens* beschreiben, harmonisiert ein Alter von nur etwas weniger als 1,9 MJ nicht mit dem gegenwärtigen stammesgeschichtlichen «Jeweilsbild». Bis vor kurzem wurde aufgrund der Befunde ein maximales Alter von 1,25 MJ für das Erscheinen von *H. erectus* in Eurasien angenommen. Neuere Datierungen fossiler Hominiden aus China (Gongwangling, Youanmou) sowie Java (Modjokerto, Sangiran) (z. B. SWISHER et al. 1994) schließen jedoch ein früheres Auftreten von *H. erectus* in Asien nicht mehr aus (vgl. auch DEAN & DELSON 1995). Dagegen wird heute von vielen Paläoanthropologen bezweifelt, daß *H. erectus* auch in Europa lebte (vgl. u. a. RIGHTMIRE 1990, 1992; STRINGER 1994), d. h. die mittelpleistozänen Hominiden dieser Region erlauben keine taxonomische Validierung dieser Spezies. Danach hätte *H. erectus* nur Asien und ursprünglich auch Afrika bewohnt, von wo er nach Asien emigrierte (vgl. hierzu auch HENKE & ROTHE 1994, 1995). Gegenwärtig diskutierten Modellen zufolge könnte aber auch bereits eine frühere Spezies als *H. erectus*, z. B. *Homo habilis*, *Homo rudolfensis* oder *Homo ergaster*, Afrika verlassen haben und dann später zu *H. erectus* evolviert sein. Die am weitesten anerkannte Hypothese ist, daß afrikanische *H. erectus*-Populationen aus Afrika auswanderten und sowohl in als auch außerhalb Afrikas den Grundstock der *erectus*-Populationen bildeten.

Für die Beurteilung des Dmanisi-Fundes ergibt sich damit die kuriose Situation, daß die Paläoanthropologen den Vergleich von etwas, was sie taxonomisch bewerten möchten, mit Fossilgruppen anstrengen, deren Hypodigma strittig ist und über deren taxonomische Validität bislang kein Konsens besteht – ohne Zweifel ein Dilemma (vgl. u. a. FRANZEN 1994; HENKE & ROTHE 1995).

Ursache dieses Dilemmas ist u. a. das heftig umstrittene Problem der Arterkennung, also die zentrale Frage, ob das, was wir als Spezies definieren, eine Bio-, Chrono- oder evolutionäre Spezies ist (vgl. AX 1984; WILLMANN 1985; TATTERSALL 1986; Übersichten in MARTIN 1990; HENKE & ROTHE 1994).

Während die generische Klassifikation, also die Differentialdiagnose des Dmanisi-Fundes bzgl. der Taxa *Australopithecus* vs. *Homo*, kein Problem darstellt, wie u. a. allein die Zahndimensionen der Molaren belegen – z. B. schließen die Dimensionen der M_3 die Zuordnung zum Genus *Australopithecus* unzweifelhaft aus –, erweist sich die spezifische Zuordnung innerhalb des Genus *Homo* als

Tab. 1: Dentalmorphologische Kennzeichen am Unterkiefer von *H. erectus* (n. Henke u. Rothe 1996, Tab. 16)

- Zahnbogen parabolisch, sehr breit, bei älteren *H. erectus*-Formen postcanine Zahnreihen noch gerade;
- Zähne groß, Größenverhältnis der Zähne *H. sapiens*-ähnlich;
- C klein, bei älteren Formen z. T. mit betonter, das Okklusalniveau überragender Spitze;
- horizontale Abkautung der C_{inf} ;
- Kronengröße der mandibularen C ähnlich groß wie bei *H. habilis*, damit deutlich größer als bei *Australopithecus* und beim modernen *H. sapiens*;
- schwache Heteromorphie der P_{mt} , beim modernen *H. sapiens* stark homomorph;
- P_3 relativ lang, in einigen Fällen länger als P_4 zweihöckerig, heteromorph, Außenhöcker stärker als Innenhöcker;
- P_4 einwurzelig;
- M klein, nur geringfügig größer als bei *H. sapiens*, schmal und taurodont, mit gerundeter Kaufläche, z. T. basales Schmelzband vorhanden;
- Längenrelation der Molaren: $M_1 \leq M_2 > M_3$, $M_1 \leq M_2$ (= bei Altformen $< M_3$), Zhoukoudian-Zähne $M_1 < M_2 \geq M_3$;
- summierte P_3 - M_3 -Kronenflächen 543–695 mm² (*H. habilis* 792 mm², Australopithecinen zirka 861–1312 mm², cf. *H. sapiens* Männer 443–595 mm², Frauen 420–562 mm²).

überaus problematisch, da die dentalmorphologischen Kennzeichen von *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *H. erectus* und *H. sapiens* (inkl. *H. sapiens neanderthalensis*) weitgehend fließend sind (vgl. HENKE & ROTHE 1994, 1996).

Ausgewählte vergleichend-morphologische Befunde – Merkmale des Corpus mandibulae

Wie Tabelle 1 zu entnehmen ist, weist der Unterkiefer von *H. erectus* nur wenige morphologische Kennzeichen auf, die eine Differentialdiagnose gegenüber angenommenen Vorläufern sowie nachfolgenden Hominidenpezies erlauben. So wird als *erectus*-typisch eine sehr breite, parabolische Zahnbogenform erwähnt, während die postcaninen Zahnreihen der älteren *H. erectus*-Formen als «noch gerade» beschrieben werden.

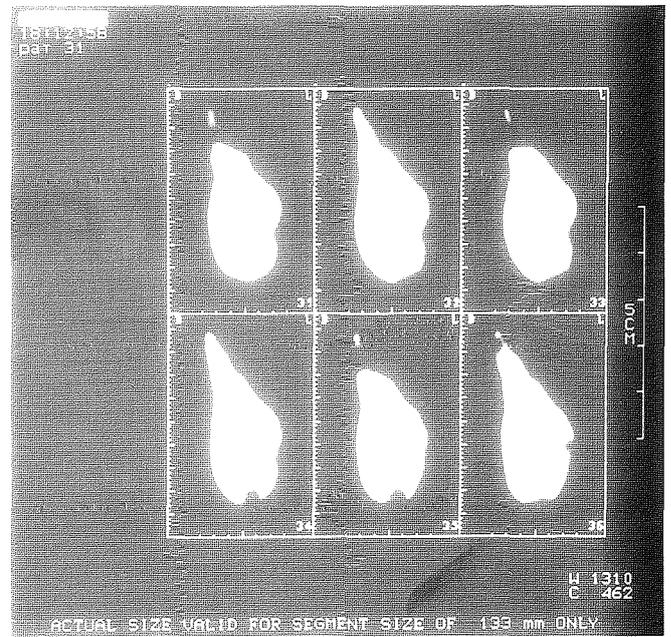
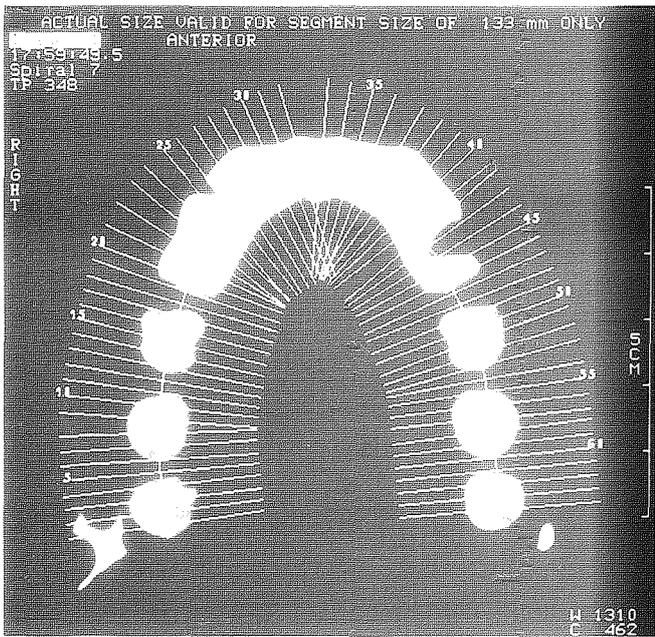
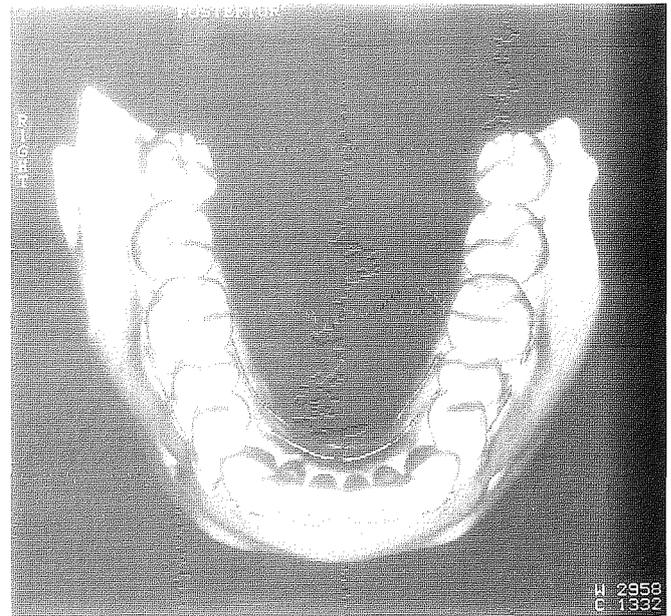
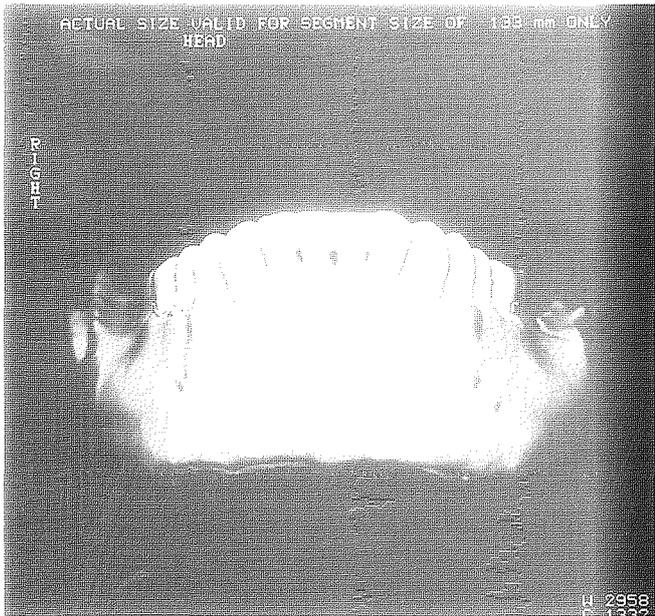
Wie die Okklusalanansicht des Dmanisi-Fundes in Abb. 1 zeigt, ist der distale Bereich des Zahnbogens eng und weist damit eher einen archaischen Merkmalsstatus auf. Dieser Befund wird auch durch multivariate Vergleichsanalysen gestützt. Eine Hauptkomponentenanalyse (PCA, SPSS/PC), die auf den alveolaren Länge- und Breitendimensionen des Unterkiefers aufbaut [gemessen nach der von ROTH (1983) entwickelten Methode; vgl. HENKE, ROTH & SIMON 1995; zur Methode vgl. ROTH & SIMON 1992], läßt im Scatterplot (Abb. 2) für 80 Vergleichskiefer unterschiedlicher Taxa auch bei Ausschluß der die M_3 einbeziehenden Variablen eine bemerkenswerte Affinität von Dmanisi zu plio-pleistozänen Fossilien (A. L. 266-1; L. H. 4) im 2. Quadranten erkennen, während die *H. erectus* zugerechneten Individuen eine marginale Lage im Scatterplot einnehmen (ausgenommen Zhoukoudian H 1). Eine deutliche Distanz ergibt sich zu den *sapiens*-Gruppen (*H. sapiens neanderthalensis*, den «Protocromagnoiden» sowie den jungpaläolithischen bis rezenten *H. sapiens*-Stichproben [*]).

Der Alveolarbogen des Dmanisi-Unterkiefers ist distal vergleichsweise schmal, was offenbar die hohe Ähnlichkeit mit den afrikanischen frühen Hominiden, aber auch mit dem Fund Zhoukoudian H 1, begründet. Da dieses Merk-

mal plesiomorph ist, muß es in der taxonomischen Diskussion unberücksichtigt bleiben (AX 1984; HENKE & ROTHE 1994). Darüber hinaus sind gerade beim Mastikationsapparat funktionsmorphologische Aspekte zu beachten, da sie alternative Erklärungen von morphologischen Affinitäten gegenüber der Verwandtschaftsvermutung erlauben (Übersicht in ALT & TÜRP 1996). Da Größenvergleiche der Zahnkrone eine engere phylogenetische Beziehung der Dmanisi-Mandibula zu den Australopithecinen nicht nur unwahrscheinlich erscheinen lassen, sondern sogar ausschließen (vgl. HENKE 1995, 1996), irritiert der Vergleichsbefund der Zahnbogenform, die sich dem übrigen, nach der derzeitigen Bewertung eher apomorphen Merkmalsgefüge von Unterkiefercorpus und -symphyse nicht anschließt. Derartige Merkmale des Fossils sind das *Mentum osseum* mit deutlich vorspringendem *Tuber symphyseos* (vgl. Abb. 1) sowie die Form des Mediansagittalschnitts der Symphysenregion verbunden mit der spezifischen Entwicklung und Neigung des *Planum alveolare*. Ferner ist das *Tuberculum marginale anterius*, das in der CT-Aufnahme gut erkennbar ist, als abgeleitetes Merkmal hervorzuheben (Abb. 1).

Die uneinheitliche und von der jeweiligen Variablenauswahl abhängige Zuordnung des Unterkiefers von Dmanisi zu dem zeitlich und räumlich stark divergierenden Vergleichsmaterial erklärt sich z. T. aus dem methodischen Defizit eines numerisch-taxonomischen Vergleichs. AX (1984) kritisiert aus der Position des phylogenetischen Sy-

Abb. 1: Computertomographische Analyse des Dmanisi Unterkiefers (Abguß; ausgewählte Beispiele der Untersuchungsserie. Aufnahmen angefertigt durch C. BUITRAGO; Röntgendiagnostik; Univ. Freiburg, und K. ALT, Institut für Humangenetik u. Anthropologie, Univ. Freiburg/Institut für Rechtsmedizin, Univ. Düsseldorf); oben links: Frontalanansicht; oben rechts: Okklusalanansicht; Mitte links: Okklusalanansicht mit Position der Sagittal- und Transversalschnitte; Mitte rechts: Sagittalschnitte; unten links: Transversalschnitt mit Verlaufskennzeichnung der Panoramaebenen; unten rechts: Transversalschnitt.



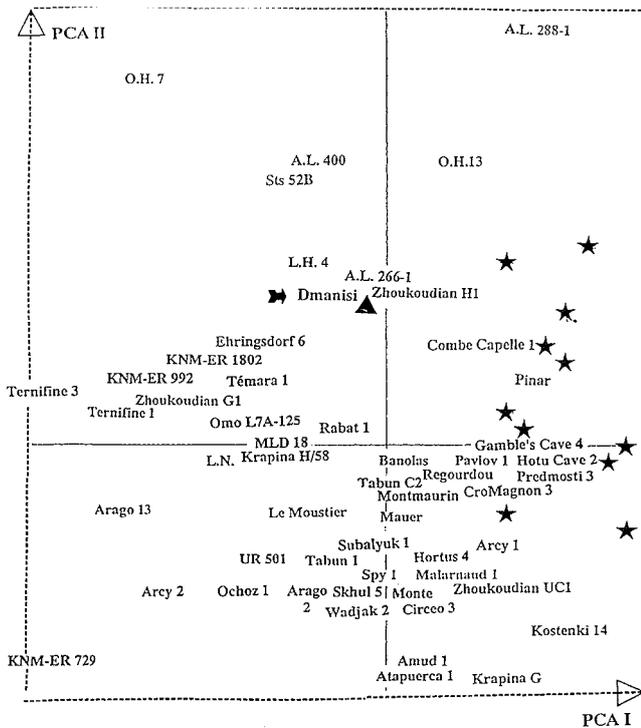


Abb. 2: Scatterplot der individuellen Factor scores der Hauptkomponentenanalyse (PCA; SPSS/PC) basierend auf 12 Variablen (sagittale und transversale alveolare Durchmesser) von $n = 80$ Individuen verschiedener Hominidentaxa (Pfeil = Hinweis auf Dmanisi; kleine Sterne = Rezente Population) (Datenbasis H. ROTH, C. SIMON, Genf).

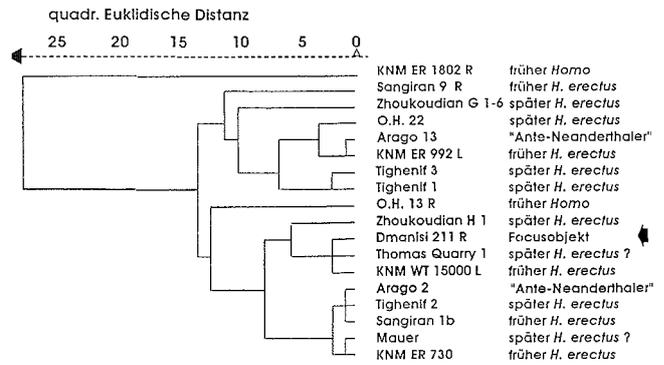


Abb. 3: Hierarchische Clusteranalyse, quadrierte Euklidische Abstände mit average linkage, aufbauend auf sechs Variablen der Symphyse und des Corpus von 18 fossilen Homo-Unterkiefern (vgl. auch Tab. 2).

stematikers, daß die von der Phänetik errechneten Beziehungen zwischen verschiedenen Arten und Artengruppen reine Ähnlichkeitsbeziehungen (*phenetic relationships*) sind, die keine Aussage über in der Natur vorliegende geschlossene Abstammungsgemeinschaften zulassen.

Wegen der häufig mißverstandenen Methodik sei ausdrücklich betont, daß Beziehungsmuster auf numerisch-taxonomischer Grundlage nur als hypothesengenerierend zu verstehen sind; sie können keine verwandtschaftlichen Beziehungen beweisen.

Ein weiterer Ansatz zur Bewertung der morphometrischen Affinitäten des Dmanisi-Unterkiefers sind kanoni-

Tab. 2: Vergleich des Dmanisi-Unterkiefers mit Homo-Fossilien aus Afrika und Eurasien (Symphysen- und Corpus-Maße in mm; Literaturdaten und eigene Messungen)

Fossil	Symphysen-Breite	Symphysen-Höhe	P ₃ /P ₄ -Breite	P ₃ /P ₄ -Dicke	M ₁ /M ₂ -Breite	M ₁ /M ₂ -Dicke
KNM-WT 15000	33,9	18,2	27,2	18,1	24,8	21,0
KNM-ER 1802	36,0	24,5	40,0	20,0	38,0	27,0
KNM-ER 730	32,5	17,5	32,5	19,0	31,5	19,0
KNM-ER 992	37,0	21,0	31,0	20,0	33,0	22,0
O, H, 13	25,0	18,0	26,0	16,5	28,5	22,5
O, H, 22	33,5	20,0	29,0	20,5	38,5	21,0
Ternifine/Tig, 1	37,5	18,5	33,0	19,0	35,0	22,0
Ternifine/Tig, 2	31,0	17,0	32,0	15,0	31,5	17,5
Ternifine/Tig, 3	35,0	19,0	35,0	19,0	38,0	21,0
Thomas Quarry 1	33,9	18,2	28,5	16,0	26,5	18,0
Sangiran 1 b	32,0	17,0	33,0	16,0	33,0	17,0
Sangiran 9	41,0	19,0	39,0	21,5	32,0	23,0
Zhoukoudian G 1-6	40,0	13,7	31,7	18,6	34,0	17,3
Zhoukoudian H 1	32,3	14,0	31,7	18,6	26,0	14,9
Mauer	32,0	18,5	32,5	18,5	33,0	19,0
Arago 2	31,0	16,0	30,5	17,0	30,0	17,0
Arago 13	36,0	20,0	31,0	22,5	31,0	23,5
Dmanisi 211	30,8	16,8	26,8	18,5	24,7	18,4

sche Diskriminanzanalysen (SPSS/PC) von Teilstichproben fossiler und rezenter Hominiden (n = 67) [Gruppen: *Australopithecus* (n = 9); *Homo habilis/Homo erectus* (n = 11); Anteneandertaler u. *Homo sapiens neanderthalensis* (n = 21); Skhul-Qafzeh-Funde, Jungpaläolithiker u. rezente Population (n = 26)]. Der Vier-Gruppen-Vergleich auf der Basis der alveolaren Breiten- und Längenmaße (n = 12) erlaubt eine korrekte Gruppenzuordnung in 85,1 % aller Fälle bei einem Erwartungswert von nur 25 %. Dmanisi zeigt danach eine Gruppenzuordnung zu *Homo habilis/Homo erectus* (Zuordnungswahrscheinlichkeit 0,5967), jedoch auch Ähnlichkeitsbeziehungen zu Australopithecinen (0,4020), was aufgrund des PCA-Befundes nicht unerwartet ist. Affinitäten zu den mittel- und jungpaläolithischen Vergleichsfunden sowie dem rezenten *Homo sapiens* können dagegen diskriminanzanalytisch nicht festgestellt werden. Das Fossil zeigt offenbar enge Beziehungen in der Zahnbogenform zu den frühen *Homo*-Fossilien und spiegelt tendenziell selbst Merkmalsmuster der *Australopithecus*-Gruppe wider, wenn auch nur in einem so eingeschränkten Maße, daß eine Zuordnung zu letztgenannter Gruppe in jeder Vergleichskonstellation ausbleibt.

Zur weiteren multivariaten Aufschlüsselung der Ähnlichkeitsbeziehungen wurden quadrierte Euklidische Distanzen und eine Clusteranalyse (*average linkage*) berechnet, die auf sechs Merkmalen des Unterkiefer-Corpus (Symphysenbreite und -höhe, Breite und Dicke auf Höhe des P₃/P₄ sowie des M₁/M₂; vgl. Tabelle 2; Abb. 3) aufbaut. Danach zeichnen sich für den Vergleich mit 17 *Homo*-Fossilien aus Afrika und Eurasien die engsten Affinitäten von Dmanisi zum Unterkiefer Thomas Quarry 1 (vgl. RIGHTMIRE 1990) sowie dem Fund von Nariokotome (KNM-ER 15 000; WALKER & LEAKEY 1993) und schließlich zu der Mandibula Zhoukoudian H 1 (WEIDENREICH 1940) ab. Das direkt benachbarte Subcluster enthält ebenfalls geographisch und chronologisch weitgestreute Funde von ost- und nordwestafrikanischen, südostasiatischen und europäischen Fundplätzen [Taxa: *Homo ergaster*, *Homo erectus*, *Homo (erectus) heidelbergensis*]. Die Ähnlichkeitsmuster sprechen nicht nur für Affinitäten zu den bislang bekannten frühesten *Homo erectus*-Fossilien Afrikas, sondern auch für morphologische Übereinstimmungen mit – im Vergleich zu dem ermittelten Maximalalter des Dmanisi-Fundes – relativ späten Hominiden, die *Homo erectus* bzw. dem archaischen *Homo sapiens* zugerechnet werden.

Merkmale der Dentition

In der Abb. 4 sind die Zahnkronen der linken I₁ bis M₃ in Okklusalanalansicht abgebildet (Aufnahmen der Originalzähne). Einige für die taxonomische Bewertung wichtige Kronendetails seien näher erläutert.

Die mesio-distalen und bukko-lingualen Durchmesser der Zähne von Dmanisi fallen fast alle in die Variationsbreite rezenter Populationen. Nur die Dimensionen des rechten P₃ sowie des M₁ dieser Seite liegen bzgl. des md-Durch-

messers etwas darüber (vgl. Kronenmaße BRAUER, HENKE & SCHULTZ 1995; Vergleichsdaten ALT & TÜRP 1996). Die morphognostischen Kennzeichen der Kronen wurden u. a. von GABUNIA (1992) ausführlich beschrieben, jedoch gilt es, einige Details ergänzend hervorzuheben.

Die Incisivi, die nur als mittelgroß einzustufen sind, weisen eine leichte Krümmung der labialen Krone und eine moderat konkav gestaltete linguale Fläche auf. Am Übergang zur Wurzel ist ein wulstartiges *Tuberculum basale* erkennbar. Am linken I₂ befindet sich disto-labial eine scharf geneigte Abrasionsfläche, die als Kontaktfacette zu verstehen ist, zumal sie sich in ähnliche Ausprägung am rechten I₂ befindet und auf dem C ihre Fortsetzung findet.

Die Canini weisen akzessorische Höckerchen bzw. Leisten im Bereich der distalen Randleiste auf. Beide unteren Eckzähne besitzen einen deutlichen distalen Talonidwulst. Disto-lingual ist beidseitig eine deutliche Konkavität festzustellen, die eventuell durch die Ausbildung des Talonidwulstes bedingt sein könnte. Der Spitzenanteil der Krone ist sehr niedrig und ähnelt hierin dem Caninus des rezenten Menschen. Ferner ist die Kontaktzone zwischen C und P₃ auffällig; wie bei rezenten *Homo* liegt beim Dmanisi-Unterkiefer in der labialen Ansicht die kürzere, mesiale Vorderkante der Kronenspitze fast horizontal. Während die längere, distale Kante der Kronenspitze beim rezenten Menschen zu einem Kontaktpunkt mit dem niedriger stehenden P₃ zieht, trifft dies beim Dmanisi-Unterkiefer nicht zu. Die Hinterkante der Kronenspitze liegt sowohl beim rechten als auch beim linken C – weit oberhalb des mesialen Kontaktpunktes (Randleiste) der Praemolaren. Insgesamt liegt insofern ein widersprüchlicher Befund vor, als der Spitzenanteil der Zahnkrone zwar wie beim modernen Menschen deutlich reduziert, aber die Hinterkante sehr lang ist und einen Talonidwulst aufweist [– der für *Paranthropus* und *Australopithecus* typisch ist –, so daß kein richtiger Kontakt mit dem ersten Praemolaren entstehen konnte. Die von WEIDENREICH (1937) und REMANE (1960) beschriebene Incisivierung der Eckzähne von «*Sinanthropus*» ist bei Dmanisi noch nicht so stark entwickelt wie bei den jüngeren Formen des *H. erectus* von Zhoukoudian. Die Kaufacetten des C lassen vermuten, daß die unteren Eckzähne noch eine deutlich ausgebildete Spitze besaßen, was zu dem Bild der geringeren Incisivierung im Vergleich mit «*Sinanthropus*» passen würde.

Auf den Kronen der mesialen Praemolaren (P₃) ist beidseitig nur ein echter Höcker ausgebildet; ein zweiter Höcker zeichnet sich nur andeutungsweise ab. Es liegt also eine Kronenform mit einem bukkalen Haupthöcker (Protoconid) und einem niedrigen, schwach ausgebildeten Innenhöcker (Metaconid), der einem lingualen Basalband (*Cingulum*) aufsitzt, vor. Die *Fovea anterior* ist kleiner und flacher als die *Fovea posterior*. Der Kronenquerschnitt ist mesio-distal gestreckt-oval bis dreieckig.

Die distalen Praemolaren (P₄) weichen von den P₃ insofern ab, als sie einen mehr viereckig bis runden Umriß aufweisen. Ferner sind die Größenunterschiede zwischen dem bukkalen und lingualen Höcker ausgewogener. Beide Fo-

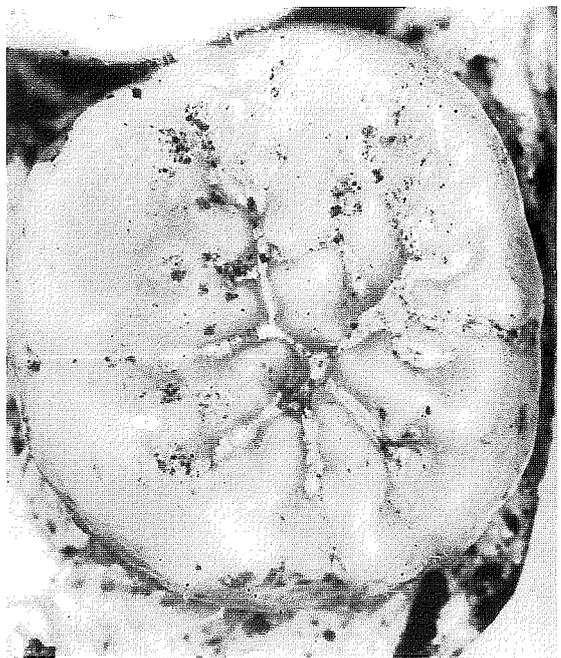
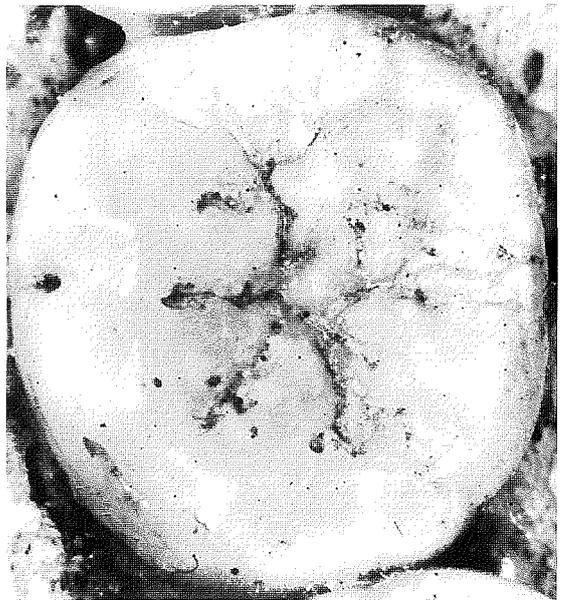
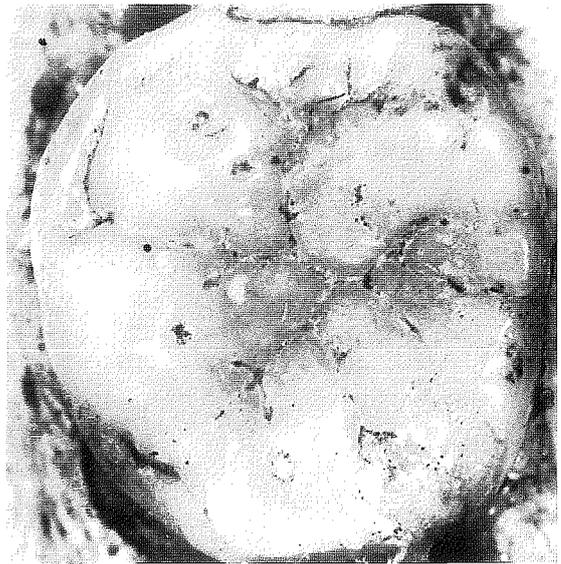


Abb. 4: Okklusalan­
sicht
der linken Zähne des
Dmanisi-Unterkiefers, linke
Reihe von oben nach unten:
Incisivi, Caninus, mesialer
und distaler Praemolar;
rechte Reihe: erster, zweiter
und dritter Molar (nicht
maßstäblich!) (Aufnahme:
RGZM/Henke).

veae, von denen die anteriore kleiner ist, stehen links durch eine Längsfurche in Verbindung, während rechts ein kleiner Grat zwischen den Höckern diese Längsfurche unterbricht. Das *Cingulum* ist schwach entwickelt.

Die Furchenmuster aller drei Molaren weisen eine y-Form auf (jedoch beim rechten M_1 nicht beurteilbar). Die Größenreduktion der Kronen von mesial nach distal ist als apomorphes Merkmal zu werten. Insbesondere der M_3 ist deutlich in den Dimensionen reduziert, was bei beiden M_3 durch die Höckerreduktion von Entoconid und Hypoconid mit verursacht wird. Auf allen drei Molaren sind sogenannte *Foramina molaria* (Synonym: *Foramina coeca*) vorhanden, die am Endpunkt der mesio-bukkalen Furche zwischen Protoconid und Hypoconid lokalisiert sind (bei den M_1 auch bei der distalen Furche zwischen Hypoconid und Hypoconulid).

Die Dmanisi-Molaren weisen verschiedene akzessorische Höckerchen auf: Auf den M_2 und M_3 befindet sich ein Entoconulid (Synonyma: «Cusp-6», *Tuberculum sextum*), welches im Bereich der distalen Randleiste zwischen dem Entoconid und dem Hypoconulid liegt und in rezenten Populationen als typisch mongolides Merkmal gilt (an den M_1 wegen der Attrition nicht beurteilbar).

An allen drei Molaren ist ein *Tuberculum intermedium* (Synonym: «Cusp-7» oder Selenka-Höcker) zu diagnostizieren, das zwischen Metaconid und Entoconid liegt. Nach Remane (1960) ist nicht eindeutig zu entscheiden, von welchem Höcker das *Tuberculum intermedium* ausgeht, da dieses sowohl ein Nebenhöcker des Metaconid als auch des Entoconid sein könnte.

Ferner ist ein *Tuberculum paramolare* (Synonym: Protostylid) auf beiden M_1 auf der Bukkalfläche des Protoconid ausgebildet. Die Möglichkeit, daß es sich wegen der gleichartigen Lokalisation auch um *Foramina molaria* handeln könnte, ist nicht auszuschließen, denn gegebenenfalls konfluieren hier ein *Foramen molare* und die Mikroform eines *Tuberculum paramolare*; die langgestreckte Form spricht jedoch mehr für die Mikromanifestation eines *Tuberculum paramolare* als für ein *Foramen molare*, da letzteres fast immer eine rundliche Form hat. Dieses Merkmal zeigt in mongoliden Populationen die höchsten Frequenzen.

Schließlich sei noch als akzessorischer Höcker das *Tuberculum paracone* erwähnt, welches auf dem M_2 und M_3 im Bereich der mesialen Randleiste lokalisiert ist.

Auf dem M_2 und M_3 (auf M_1 nicht zu beurteilen) findet sich das in der angelsächsischen Literatur als «deflecting wrinkle» bezeichnete Merkmal, eine mediane Falte des Metaconid, die im Normalfall an dessen Spitze beginnt, sich in Richtung des Protoconid erstreckt, dort nach distal abwinkelt und gegebenenfalls in der Grube zwischen Protoconid und Hypoconid ein Höckerchen bildet (Definition nach WEIDENREICH 1937).

Schlußfolgerungen

Das Merkmalsmosaik des Dmanisi-Unterkieferkörpers und der Dentition zeigt im Vergleich zu den als *H. erectus*-Fossilien klassifizierten Funden in einigen Details abgelei-

tete Züge. Dieser Interpretation steht das derzeit angenommene Maximalalter von 1,9 MJ entgegen.

Da jedoch erhebliche Unklarheit des *H. erectus*-Hypodigma besteht (zur gegenwärtigen Diskussion siehe Übersicht in HENKE & ROTHE 1994; RIGHTMIRE 1990; PONCE DE LEÓN 1991; FRANZEN 1994; HENKE & ROTHE 1995), ferner die häufig applizierten numerisch-taxonomischen Analysen höchst problematisch sind (AX 1984) und *methodisch einwandfreie* kladistische Analysen zum *H. erectus*-Problem bislang fehlen, d. h. solange keine klare Definition des Taxon *Homo erectus* vorliegt und Zweifel hinsichtlich dessen Validität bestehen, ist eine taxonomische Bewertung des Dmanisi-Unterkiefers als *H. erectus* nur als vorläufig zu betrachten.

Es kann gegenwärtig nicht übersehen werden, daß morphometrische Vergleichsanalysen neben offensichtlichen Ähnlichkeiten Dmanisis mit frühen Hominiden, z. B. in der distalen Schmalheit des alveolaren Zahnbogens, die als plesiomorphe Merkmalsmuster für die phylogenetische Bewertung wertlos sind, auch hochgradige Ähnlichkeiten zu archaischen (KNM-WT 15 000) sowie evolvierten *Homo erectus*-Funden (z. B. Thomas Quarry 1 und Zhoukoudian H 1) in zahlreichen Details erkennen läßt. Da aber offensichtlich apomorphe Merkmale die Einschätzung des Fossils als frühen *H. erectus* auszuschließen scheinen, wäre es sinnvoll, die phylogenetische Interpretation erst dann vorzunehmen, wenn die bisher mit *H. erectus* in Verbindung gebrachten Funde zweifelfrei diesen Hypodigma zugeordnet werden können. Sofern dies nicht gelingen sollte, bedeutet dies konsequenterweise eine Aufteilung des Hypodigmas auf mehrere Taxa. Damit würde sich das Problem der phylogenetischen Beziehung des Dmanisi-Fundes zu anderen Hominiden erneut stellen.

Ein notwendiges Forschungsziel muß es daher sein, die Morphoklines – plesiomorphe-apomorphe Merkmalsgradienten – in der Primaten-Evolution zweifelsfrei zu klären, um über die Feststellung autapomorpher Merkmale mögliche Speziationsereignisse und hieraus folgend über das Aufzeigen von Synapomorphien geschlossene Abstammungsgemeinschaften aufzeigen zu können.

Danksagung

Die Autoren danken für die Möglichkeit, den Dmanisi-Unterkiefer zu bearbeiten, Frau Dr. Antje JUSTUS und Herrn Prof. Dr. Gerhard BOSINSKI (RGZM, Abt. Altsteinzeit, Monrepos). Herrn Dr. Carlos BUITRAGO-TELLEZ (Klinikum Freiburg, Abt. Röntgendiagnostik) gilt unser Dank für die hilfreiche Unterstützung bei der Anfertigung der CT-Aufnahmen, und schließlich sei Frau Dr. Helga ROTH und Herrn Doz. Dr. Christian SIMON (Département d'Anthropologie et d'Écologie, Univ. de Genève, Suisse) für die kollegiale Bereitstellung von Vergleichsdaten und -berechnungen herzlich gedankt.

Anschrift der Verfasser:

PD Dr. Kurt W. Alt,
Institut für Rechtsmedizin,
Heinrich-Heine-Universität,
Moorenstraße 5, 40001 Düsseldorf/
Institut für Humangenetik und Anthropologie,
Universität Freiburg

Prof. Dr. Winfried Henke,
Institut für Anthropologie,
Johannes Gutenberg-Universität,
Colonel-Kleinmann-Weg 2 (SB II), 55099 Mainz.

Prof. Dr. Hartmut Rothe,
Institut für Anthropologie,
Universität Göttingen,
Bürgerstraße 50, 37073 Göttingen.

Literatur

- ALT, K. W. & TÜRP, J. (Hrsg., 1996): Die Evolution der Zähne. Phylogenie – Ontogenie – Variation. Quintessenz Verlag, Berlin.
- AX, P. (1984): Das Phylogenetische System. Stuttgart – New York: G. Fischer Verlag.
- BOGAARD, P. van den, BRÄUER, G., GOGCAJSVILI, A., HENKE, W., MAJSURADZE, G., MUSCHELISVILI, A., PAVLENISVILI, E., SCHMINCKE, H. U., SCHULTZ, M., SOLOGASVILI, D. & VEKUA, A. (1995): Der altpaläolithische Fundplatz Dmanisi (Georgien, Kaukasus). Jahrbuch RGZM 42: 21–203.
- BOSINSKI, G. (1992): Die ersten Menschen in Eurasien. Jahrbuch RGZM 39: 131–181.
- BRÄUER, G. & SCHULTZ, M. (1996): The morphological affinities of the Plio-Pleistocene mandible from Dmanisi, Georgia. J. Hum. Evol. 30: 445–482.
- BRÄUER, G., HENKE, W. & SCHULTZ, M. (1995): Der hominide Unterkiefer von Dmanisi: Morphologie, Pathologie und Analysen zur Klassifikation. BOGAARD, P. van den, (Bearb.): Der altpaläolithische Fundplatz Dmanisi (Georgien, Kaukasus). Jahrbuch RGZM 42: 183–203.
- DEAN, D. & DELSON, E. (1995): *Homo* at the gates of Europe. Nature 373: 472–473.
- DZAPARIDZE, V., BOSINSKI, G., BUGIANSVILI, T., GABUNIA, L., JUSTUS, A., KLOPOTOVASKAJA, N., KVAVADTE, E., LORDKIPADNIDZE, D., MAJSURADZE, G., MGLADZE, N., NIORADZE, M., PAVLENISVILI, E., SCHMINCKE, H.-U., SOLOGAVILI, D., TUSAMBRAISVILI, D., TVALCRELIDZE, M. & VEKUA, A. (1991): Der altpaläolithische Fundplatz Dmanisi in Georgien (Kaukasus). Jahrbuch RGZM 36 (1989): 67–160.
- FRANZEN, J. L. (Ed.) (1994). 100 years of Pithecanthropus. The *Homo erectus* problem. Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 171. Frankfurt a. M.
- GABUNIA, L. K. (1992): Der menschliche Unterkiefer von Dmanisi (Georgien, Kaukasus). Jahrbuch RGZM 39: 185–208.
- GABUNIA, L. K., VEKUA, A. (1995). A Plio-Pleistocene hominid from Dmanisi, East Georgia, Caucasus. Nature 373, 509–512.
- HENKE, W. (1995, unv.): Exposé zur vergleichend-morphologischen Analyse des Hominiden-Unterkiefers von Dmanisi (Georgien, Kaukasus) Teil I (Text) und II (Abbildungen und Vergleichsdaten). 252 S. Institut für Anthropologie der Univ. Mainz.
- HENKE, W. (1996, im Druck). The Dmanisi mandible – morphological and phylogenetical remarks. In (N. I. XIROTIRIS, Ed.). Perspectives in Anthropology of Past and Present Populations. E. M. WINKLER Memorial Symposium, 29th Sept. to 5th Oct. 1995. Komotini (Thrace): Proceedings of the Laboratory of Anthropology.
- HENKE, W. & ROTHE, H. (1994): Paläoanthropologie. Berlin – Heidelberg – New York: Springer-Verlag.
- HENKE, W. & ROTHE, H. (1995): *Homo erectus* – valides Taxon der europäischen Hominiden? Bull. Soc. Suisse d'Anthrop. 1, 15–26.
- HENKE, W. & ROTHE, H. (1996): Zahnphylogenie der Hominiden. In (K. W. ALT & J. C. TÜRP, Eds.). Die Evolution der Zähne. Berlin: Quintessenz-Verlags-GmbH, S. 279–360.
- HENKE, W. & ROTHE, H. & SIMON, C. (1995): Qualitative and quantitative analysis of the Dmanisi mandible. In (R. J. RADLANSKI & H. RENZ, Eds.). Proceedings of the 10th International Symposium on Dental Morphology, Berlin 6–10, 1995, C. u. M. Brünne GbR, Berlin, pp. 459–471.
- MAJSURADZE, G. (1995): Geologisch-geomorphologische Untersuchungen im Masavera-Becken (Südost-Georgien). In: BOGAARD, P. van den et al. (Bearb.) Der altpaläolithische Fundplatz Dmanisi (Georgien, Kaukasus). Jahrbuch RGZM 42: 25–49.
- MARTIN, R. D. (1990): Primate Origins and Evolution. A Phylogenetic Reconstruction. London: Chapman and Hall.
- PONCE DE LEÓN, T. M. (1991): Die Stellung von *Homo erectus* im Rahmen der Hominien-Evolution: eine quantitative Untersuchung des Schädels. Diplomarbeit, Anthropologisches Institut und Museum der Universität Zürich.
- PUECH, P.-F., ALBERTINI, PUECH, S. & H. CHEVEAUX (1995): *Homo erectus* many faces. In (R. H. RADLANSKI & H. RENZ, Eds.). Proceedings of the 10th International Symposium on Dental Morphology, Berlin 6–10, 1995, C. u. M. Brünne GbR, Berlin, S. 369–372.
- REMANE, A. (1960): Zähne und Gebiß. In: HOFER, H., SCHULTZ, A. H. & STARCK, D. (Hrsg.) Primatologia. Handbuch der Primatenkunde, Bd. III, Teil 2. Karger, Basel, pp. 637–846.
- RIGHTMIRE, P. (1990): The Evolution of *Homo erectus*. Comparative Anatomical Studies of an Extinct Human Species. Cambridge: Cambridge University Press.
- RIGHTMIRE, P. (1992): *Homo erectus*: Ancestor or Evolutionary Side Branch? Evolutionary Anthropology 1: 43–49
- ROTH, H. (1983): Comparaison statistique de la forme des arcades alvéolaire et dentaire des mandibules des Hominidés fossiles. Position de l'Homme de Tautavel dans l'évolution humaine. Marseille: Thèse Université Aix-Marseille I (Vols. I–II).
- ROTH, H. & SIMON, C. (1992): The relationship of Pleistocene and Modern mandibles evaluated by principal component analysis of the arcade dimensions. In: M. TOUSSAINT (Ed.). Five Million Years, The Human Adventure. Etudes et Recherches de l'Université de Liège 56, 111–124.
- SCHMINCKE, H.-U. & BOGAARD, P. van den (1995): Die Datierung des Masavera-Basaltlavastroms. In: BOGAARD, P. van den et al. (1995): Der altpaläolithische Fundplatz Dmanisi (Georgien, Kaukasus). Jahrbuch 43: 125–126.
- STRINGER, C. B. (1994): Secret of the pit of the bones. Nature 362: 501–502.

- SWISHER III, C. C., CURTIS, G. H., JACOB, T., GETTY, A. G., SUPRIJO, A. & WIDIASMORO, A. S. (1994): Age of earliest known hominids in Java, Indonesia. *Science* 263: 1118–1121.
- TATTERSALL, I. (1986): Species recognition in human paleontology. *J. Hum. Evol.* 15: 165–175.
- VEKUA, A. (1995): Die Wirbeltierfauna des Villafranchium von Dmanisi (Georgien, Kaukasus) und ihre biostratigraphische Bedeutung. In: BOGAARD, P. van den et al. (Bearb., 1996): Der altpaläolithische Fundplatz Dmanisi (Georgien, Kaukasus). *Jahrbuch* 42: 77–180.
- WALKER, A. & LEAKEY, R. (1993, Eds.): *The Nariokontome Homo erectus Skeleton*. Berlin – Heidelberg: Springer Verlag.
- WEIDENREICH, F. (1937): The Dentition of *Sinanthropus pekinensis*: A Comparative Odontography of the Hominids. *Palaont. Sinica, New Series D*, No. 1, Peking, 1–485.
- WEIDENREICH, F. (1940): Some problems dealing with ancient man. *Am. Anthropol.* 42: 375–383.
- WILLMANN, R. (1985): *Die Art in Raum und Zeit. Das Artkonzept in Biologie und Paläontologie*. Hamburg: P. Parey Verlag.