

## ***Homo naledi* – neuer Hominine mit vielen Fragezeichen**

Michael Brandt



März 2016



# INHALT

|                                                                                                         |    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Kompakt .....                                                                                           | 3  |
| 1. Einleitung .....                                                                                     | 4  |
| 2. <i>Homo naledi</i> mit unbekanntem Merkmalsmosaik .....                                              | 5  |
| Körpergröße und Körpergewicht .....                                                                     | 5  |
| Schädel und Zähne .....                                                                                 | 5  |
| Hand .....                                                                                              | 5  |
| Schulter, Brustkorb und Wirbelsäule .....                                                               | 7  |
| Becken .....                                                                                            | 7  |
| Ober- und Unterschenkel .....                                                                           | 7  |
| Fuß .....                                                                                               | 8  |
| 3. <i>Homo naledi</i> – funktionelle Interpretationsschwierigkeiten homininer<br>Knochenüberreste ..... | 10 |
| Fortbewegung .....                                                                                      | 10 |
| Manipulationsfähigkeit .....                                                                            | 12 |
| 4. <i>Homo naledi</i> – mehr als eine Spezies? .....                                                    | 16 |
| 5. Rising Star-Höhle eine Begräbnisstätte? .....                                                        | 17 |
| 6. <i>Homo naledi</i> – echter Mensch oder nichtmenschlicher Hominine? .....                            | 18 |
| 7. Phylogenetische Bedeutung des neuen Homininen .....                                                  | 19 |
| 8. Zusammenfassung .....                                                                                | 20 |
| Glossar .....                                                                                           | 21 |
| Literatur .....                                                                                         | 22 |

# *Homo naledi* – neuer Hominine mit vielen Fragezeichen

Michael Brandt

## Kompakt

2013 wurde in der Dinaledi-Kammer der Höhle Rising Star rund 50 km nordwestlich von Johannesburg eine 1550 Teile umfassende hominine Fossilkollektion entdeckt, die mindestens 15 Individuen zuzuordnen ist. Die Knochenüberreste werden der neuen Art *Homo naledi* zugerechnet.

*Homo naledi* war etwa 1,50 Meter groß und wog etwa 45 Kilogramm. Seine Schädelkapazität liegt mit 465-560 cm<sup>3</sup> im Bereich der Australopithecinen.

*Homo naledi* verfügt über ein bisher unbekanntes einzigartiges Merkmalsmosaik. Während die Schulter und der Brustkorb großaffenähnlich sind, zeigen die Hände und noch stärker die Füße eine eher menschenähnliche Struktur.

Die großaffenähnlichen Merkmale von *Homo naledi* im Bereich von Schulter, Brustkorb, Finger- und Fußgliedern sind unbestrittene Kletteranpassungen.

Aufgrund menschlicher Merkmale im Bereich der unteren Extremitäten wurde vermutet, dass *Homo naledi* einen nur vom Menschen bekannten zweibeinigen schreitenden Gang praktizierte.

Auf der Basis menschenähnlicher Merkmale der Handwurzelknochen wird bei *Homo naledi* die Fähigkeit zur Nutzung und Herstellung von Werkzeugen vermutet. Gegen beide Schlussfolgerungen gibt es begründete Einwände, wobei insbesondere die Vermutung, dass *Homo naledi* zur Herstellung und Nutzung von Steinwerkzeugen fähig war, sehr spekulativ ist.

Es ist zudem nicht ausgeschlossen, dass die fossilen Überreste von *Homo naledi* zu mehr als einer Spezies gehören.

Die besonderen Fundumstände in der Höhle Rising Star mit nahezu ausschließlich homininen fossilen Überresten und nur wenigen weiteren Fossil-

teilen von Vögeln und Mäusen, die zufällig in die Dinaledi-Kammer gelangt sind, führten zu der Hypothese, dass diese Kammer eine Begräbnisstätte war. Der äußerst schwierige Zugang zu der Kammer spricht aber dagegen. Eine bessere Erklärung der Fundumstände wäre, dass *Homo naledi*-Individuen vor Raubtieren in die Rising Star-Höhle flohen, sich in der Dunkelheit verirrt und starben, weil sie nicht aus der Höhle herausfanden.

Das hominine Fossilmaterial der Dinaledi-Kammer wird aufgrund der Gesamtmorphologie eher *Homo* als *Australopithecus* oder einer anderen homininen Gattung zugeordnet. Die Gattung Mensch hat aber schon vor der Zuordnung von *naledi* zu *Homo* eine Vielgestaltung erreicht, die den Rahmen einer Gattung sprengt. Aufgrund sowohl der einmaligen als auch der vielen *Australopithecus*-ähnlichen Merkmale, insbesondere der Kletteranpassungen, sollte *naledi* nicht zu *Homo*, sondern zu den nichtmenschlichen Homininen und dort möglicherweise in eine neue Gattung gestellt werden.

Für *Homo naledi* liegt derzeit keine Altersangabe vor. Dies schränkt die phylogenetische Interpretation dieses Homininen ein. Unabhängig vom Alter lässt sich *Homo naledi* aufgrund seiner ausgeprägten einmaligen mosaikartigen Merkmalskombination nicht einer bestimmten Position in einem evolutionären Stammbaum zuordnen.

Im Grundtypkonzept repräsentiert *Homo naledi* einen neuen Vertreter eines nichtmenschlichen Homininen-Grundtyps ohne historisch-verwandtschaftliche Beziehungen zum Grundtyp Mensch, zu dem *Homo erectus*, *Homo heidelbergensis* und spätere fossile *Homo*-Formen einschließlich dem modernen *Homo sapiens* gehören.

# 1. Einleitung

Mit Stern \* versehene Begriffe werden im Glosar S. 21 erklärt.

Fünf Jahre nach der Beschreibung von *Australopithecus sediba* wurde erneut die Entdeckung von Knochenüberresten eines fossilen Homini-  
nen\* mit einem ausgeprägten bisher unbekann-  
ten Merkmalsmosaik bekanntgegeben (BERGER  
et al. 2015). Entdeckt wurden die Fossilien im  
Jahre 2013 in der Höhle Rising Star („Auf-  
gehender Stern“) im Nordwesten von Johan-  
nesburg in Südafrika. Sie befanden sich in der  
Dinaledi-Kammer 30 m unter der Erdoberflä-  
che (DIRKS et al. 2015).

Bei der 1550 Teile umfassenden Fossilkollek-  
tion handelt es sich um die Überreste von min-  
destens 15 Individuen (Abb. 1). Sie werden von  
BERGER et al. (2015) der neuen Art *Homo naledi*  
zugeordnet. *Homo naledi* wurde nach dem  
Fundort Rising Star benannt, wobei *naledi* in  
der Sotho-Sprache „Stern“ bedeutet. In der  
Kammer der Rising Star-Höhle werden noch  
zahlreiche weitere Fossilien vermutet.

Im Folgenden werden die Merkmale von  
*Homo naledi* nach der ersten Übersichtsarbeit  
von BERGER et al. (2015) und nach den kur-  
ze Zeit später publizierten Artikeln von KIVELL

et al. (2015) und HARCOURT-SMITH et al. (2015)  
speziell zur Hand und zum Fuß dargestellt und  
folgende Fragen behandelt:

1. Wie vertrauenswürdig sind die Schlüsse von BERGER et al. (2015), KIVELL et al. (2015) und HARCOURT-SMITH et al. (2015) zur Fortbewegung und Manipulationsfähigkeit einschließlich dem Werkzeugverhalten von *Homo naledi*?
2. Welche phylogenetische Rolle spielt der neue Fund mit seinem ausgeprägten bisher nicht bekannten Merkmalsmosaik, insbesondere in Anbetracht der Tatsache, dass keine Datierung für das Fossilmaterial vorliegt?
3. Spricht die Fundsituation der Überreste für eine Begräbnisstätte des *Homo naledi* und weist damit auf ein menschliches Verhalten hin?
4. Besteht das Fossilmaterial aus der Dinaledi-Kammer der Rising Star-Höhle nur aus einer Spezies?
5. Ist die Zuordnung von *Homo naledi* zum Menschen gerechtfertigt?
6. Wie kann man *Homo naledi* in einem Schöpfungsmodell deuten?

Abb. 1 Skelettüberreste aus der Dinaledi-Kammer der Rising Star-Höhle (aus BERGER et al. 2015). Die Abbildung zeigt in etwa das für die Beschreibung von *Homo naledi* relevante Material. Die Kollektion umfasst 737 partielle oder vollständige Knochenelemente, von denen viele aus zusammengesetzten Teilen bestehen. Das Skelett im Bildzentrum besteht aus mehreren Individuen.



## 2. *Homo naledi* mit unbekanntem Merkmalsmosaik

*Homo naledi* weist nach BERGER et al. (2015) eine Kombination von Merkmalen von Großaffen, *Australopithecus* und *Homo* auf. Außerdem besitzt *Homo naledi* Merkmale, die bisher von keinem Homininen bekannt waren. Dieses anatomische Merkmalsmosaik betrifft unterschiedliche Regionen des Körpers. Während die Schulter und der Brustkorb großaffenähnlich sind, zeigen die Hände eine teilweise und die Füße eine überwiegend menschenähnliche Struktur (BERGER et al. 2015, KIVELL et al. 2015, HARCOURT-SMITH et al. 2015).

### Körpergröße und Körpergewicht

Das Körpergewicht von *Homo naledi* wird auf 39,7 bis 55,8 kg und seine Körpergröße auf 144,5 bis 147,8 cm geschätzt. Diese Körpergröße liegt im Bereich kleiner moderner Menschen und *Homo erectus*-Individuen, aber auch großer Australopithecinen wie KSD-VP 1/1 von Woranso-Mille (BERGER et al. 2015).

### Schädel und Zähne

Die Schädelkapazität von *Homo naledi* ist mit 465–560 cm<sup>3</sup> gering. Sie liegt vollständig im Variationsbereich von *Australopithecus* und überlappt nur mit den kleinsten Funden von „*Homo*“ *habilis* und einem Fund von *Homo erectus*. Die Schädelmorphologie ist einmalig, weist aber die größte Ähnlichkeit mit dem frühen *Homo* (*habilis*, *rudolfensis*, *erectus*) auf (BERGER et al. 2015).

### Die Schädelkapazität von *Homo naledi* liegt im Variationsbereich der Australopithecinen.

Auch die Zähne des neu entdeckten Homininen sind nach BERGER et al. (2015) zwar denen des frühen *Homo* am ähnlichsten, zeigen aber wie der Schädel ein Merkmalsmosaik. So sind beispielsweise die Zähne einerseits klein, wie die des späten *Homo*, andererseits sind die Zahnkronen sehr einfach strukturiert (BERGER et al. 2015).

### Schädel und Zähne von *Homo naledi* weisen ein einmaliges Merkmalsmosaik auf.

### Hand

In der Dinaledi-Kammer der Rising Star-Höhle wurden nahezu 150 Handknochenelemente entdeckt, die von mindestens sechs Erwachsenen und zwei noch nicht erwachsenen Individuen stammen. Dabei gehören 26 Knochen zu einer rechten Hand eines erwachsenen Individuums, die noch teilweise im Gelenkverbund entdeckt wurden. Von dieser Hand fehlt nur ein Handwurzelknochen, das Os pisiforme (KIVELL et al. 2015).

Die Hand von *Homo naledi* weist eine Merkmalskombination auf, die bisher von keinem anderen Homininen bekannt ist (BERGER et al. 2015, KIVELL et al. 2015).

Die Merkmale der Handwurzel von *Homo naledi* sind überwiegend ähnlich denen des Neandertalers und des modernen Menschen. Er

Tab.1 Merkmale der Handwurzel von *Homo naledi* (KIVELL et al. 2015)

#### Menschenähnliche Merkmale

- relativ flaches Os trapezium-Os metacarpale I-Gelenk
- Gelenkfläche für das Os trapezium auf dem Os scaphoideum erstreckt sich auf das Tuberculum ossis scaphoidei
- vergrößertes und nach palmar erweitertes Os trapezoideum-Os capitatum-Gelenk
- stiefelförmiges Os trapezoideum mit vergrößerter nichtartikulierender Fläche
- mäßiggradig sattelförmig ausgebildetes Os metacarpale V-Os hamatum-Gelenk

#### Menschenunähnliche Merkmale

- relativ geringe Gelenkflächengröße für das Os metacarpale I und das Os scaphoideum auf dem Os trapezium
- kleine Os metacarpale I-Basis und Gelenkfläche auf dem Os metacarpale I für das Os trapezium
- kleiner Winkel zwischen den Gelenkflächen auf dem Os capitatum für das Os metacarpale II und III
- fehlender Processus styloideus am Os metacarpale III

besitzt aber auch „primitive“ Merkmale an der Hand, insbesondere an den Fingergliedern. In Tab. 1 sind Merkmale der Handwurzel von *Homo naledi* aufgeführt. Der Daumenmittelhandknochen des Homininen ist einmalig strukturiert.

Die relative Länge des Daumens von *Homo naledi* liegt im oberen Variationsbereich moderner Männer, aber oberhalb des Variationsbereiches von modernen Frauen.

Der einmalige Daumenmittelhandknochen von *Homo naledi* weist ein mediolateral\* und dorsopalmar\* schmales proximales\* Ende und eine ebensolche Gelenkfläche kombiniert mit einem mediolateral weiten distalen\* Schaft und Kopf auf. Außerdem findet man einen dorsopalmar flachen und stark asymmetrischen Kopf mit einer großen palmarlateralen\* Protuberanz\*.

Am Daumenmittelhandknochen sind starke Ansätze nachweisbar für den Musculus (M.) opponens pollicis\* und den ersten M. interosseus dorsalis\* und ein prominenter\* Kamm, der auf der Palmarseite des Knochens verläuft. Diese Merkmale finden sich an allen sieben Daumenmittelhandknochen von *Homo naledi* (Abb. 2).

Das Daumenendglied ist groß und robust. Die Tuberositas (Nagelkranz) ist breiter in Relation zur Länge als bei den Australopithecinen, SKX 5016 (*Australopithecus robustus*?, früher *Homo*?), dem Neandertaler und dem modernen Menschen. In der Gesamtform ähnelt das Daumenendglied von *Homo naledi* am meisten OH 7 („*Homo*“ *habilis*) und TM 1517 (*Australopithecus robustus*). Das Daumenendglied von *Homo naledi* zeigt einen gut entwickelten Kamm am distalen Rand einer tiefen proximalen palmaren Grube für den Ansatz einer Muskelflexorsehne. KIVELL et al. (2015) meinen, dass hier ein menschlicher M. flexor pollicis longus\* angesetzt habe. Weitere Merkmale sind ein radialer\* und ulnarer\* Stachel an der distalen Tuberositas und ein deutliches Areal für eine unguale\* Fossa. Einige dieser Merkmale treten auch bei nichtmenschlichen Primaten auf, aber mit Ausnahme der Überbreite ist das Daumenendglied von *Homo naledi* modern menschlich strukturiert (KIVELL et al. 2015).

**Abb. 2** Daumenmittelhandknochen von *Homo naledi* in der Ansicht von palmar (aus BERGER et al. 2015). Der Knochen ist einmalig strukturiert. Er weist (oben) eine robuste distale Hälfte mit einem mediolateral weiten Schaft und Kopf und (unten) eine mediolateral und dorsopalmar schmale proximale Hälfte und Gelenkfläche auf. Auf der Palmarseite verläuft ein prominenter Kamm.



## Die Hand von *Homo naledi* weist menschenähnliche, großaffenähnliche und einmalige Merkmale auf.

KIVELL et al. (2015) schließen von den menschenähnlichen Merkmalen der Hand zumindest auf die theoretische Fähigkeit von *Homo naledi*, Werkzeuge herstellen und nutzen zu können<sup>1</sup>. Diese Behauptung ist jedoch sehr kritisch zu sehen (siehe Kap. 3).

Die Finger von *Homo naledi* sind im Verhältnis zum Handteller lang. Bemerkenswert ist die starke Krümmung der Grund- und Mittelglieder (Abb. 3).

Die Grundphalangen sind im Durchschnitt so stark gekrümmt wie die von *Australopithecus afarensis* und OH 7 („*Homo*“ *habilis*) und statistisch nicht verschieden von der Grundgliedkrümmung der Afrikanischen Großaffen.

Die Mittelphalangen sind im Durchschnitt stärker gekrümmt als die aller anderen Homininen und unterscheiden sich nicht von den Mittelphalangen der stark arborikolen\* Asiatischen Menschenaffen. Diese Merkmalskombination ist einmalig, da bei den frühen Homininen und den lebenden Menschenaffen die Grundphalangen stärker als die Mittelphalangen gekrümmt sind und nicht umgekehrt wie bei *Homo naledi* (KIVELL et al. 2015). Die starke Phalangenkrümmung ist sehr relevant für die Frage nach der Fortbewegung von *Homo naledi*. Darauf wird in Kap. 3 noch näher eingegangen.

## Eine absolute Besonderheit des *Homo naledi* ist, dass die Mittelglieder der Hand stärker gekrümmt sind als die Grundglieder.

<sup>1</sup> „... much of the hand anatomy in *H. naledi* may be the result of selection for precision handling and better distribution of comparative loads during forceful manipulative behaviours such as tool making and tool use ...“ (S. 7)

## Schulter, Brustkorb und Wirbelsäule

Das axiale Skelett\* weist eine Kombination von „fortschrittlichen“ (die Wirbel betreffenden) und „primitiven“ (die Rippen betreffenden) Merkmalen auf. Die erhaltenen Brustwirbel 10 und 11 gleichen in den Proportionen denen des Menschen aus dem Pleistozän (Eiszeit) und besitzen einen Processus transversus (Querfortsatz), der dem der Neandertaler am ähnlichsten ist. Der Wirbelsäulenkanal ist im Vergleich zur geringen Größe der Wirbel ähnlich groß wie beim *Homo erectus* von Dmanisi, Neandertaler und modernen Menschen.

Die elfte Rippe verläuft gerade (nicht gekrümmt) wie bei *Australopithecus afarensis* und die Fragmente der ersten und zweiten Rippe weisen auf einen schmalen oberen Brustkorb und damit auf einen pyramidalen Thorax wie bei *Australopithecus afarensis* hin. Die zwölfte Rippe weist einen robusten Schaftquerschnitt ähnlich wie beim Neandertaler auf. Diese Merkmalskombination der Rippen wurde bisher bei keinem anderen Homininen gefunden. BERGER et al. (2015) vermuten, dass es sich hierbei aber nur um einen allometrischen\* Effekt bei kleiner Rumpfgöße handeln könnte.

Die Schulter von *Homo naledi* ist mit einem hoch und seitlich am Brustkorb positionierten Schulterblatt wie bei *Australopithecus* konfiguriert (BERGER et al. 2015).

## Schulter und Brustkorb von *Homo naledi* sind großaffenähnlich, das Becken dagegen einmalig gebaut.

### Becken

Das Becken von *Homo naledi* läßt nach lateral\* aus und ist anteroposterior\* kurz wie bei *Australopithecus afarensis* und *Australopithecus africanus*. Es weist eine nur schwach entwickelte Darmbeinstrebe auf, die nahe am vorderen Darmbeinrand gelegen ist und zeigt kein iliacales\* Tuberculum\*. Das Os ischium\* ist kurz und weist einen engen Sulcus tuberoacetabulare\* auf. Ramus ischiopubis\* und Ramus superior ossis pubis\* sind dick und ähneln denen von *Australopithecus sediba* und *Homo erectus*. Diese Kombination von iliacalen und ischiopubischen\* Merkmalen wurde bisher bei keinem Homininen gefunden (BERGER et al. 2015).

### Ober- und Unterschenkel

Die unteren Extremitäten von *Homo naledi* weisen nicht nur eine einmalige Kombination von



**Abb. 3** Die rechte Hand von *Homo naledi* in der Ansicht von schräg palmar (<http://johnhawks.net/weblog/fossils/naledi/hand-naledikivell-2015.html>). Die Handwurzelknochen werden als überwiegend menschenähnlich beschrieben. Die Finger sind im Vergleich zum Handteller lang. Die Grund- und Mittelfglieder der Finger sind stark gekrümmt. Die Grundglieder sind so stark gekrümmt wie bei den Afrikanischen Großaffen und die Mittelfglieder sind stärker gekrümmt als bei den Asiatischen Menschenaffen. Diese Merkmalskombination ist einmalig, da bei den frühen Homininen und den lebenden Menschenaffen die Grundphalangen stärker als die Mittelphalangen gekrümmt sind. Der Daumenmittelfknochen weist eine einmalige Konfiguration auf (siehe Abb. 2).

„primitiven“ und „fortschrittlichen“ Merkmalen auf, sondern zeigen auch einmalige Merkmale. Das Femur\* unterscheidet sich von dem aller anderen bekannten Homininen durch das Vorhandensein von zwei gut entwickelten mediolateralen Streben am Hals. Die Streben verlaufen entlang des inferoposterioren\* und superoanterioren\* Randes des Femurhalses. Abgesehen von diesen einmaligen Merkmalen weist das proximale Femur aber eine Konfiguration auf, wie sie typisch für die der Australopithecinen ist (Abb. 4). Der Hals ist lang und anteroposterior komprimiert (BERGER et al. 2012), der Kopf ist klein und der Trochanter minor\* nach dorsal\* ausgerichtet (SCHWARTZ 2015).

Das Schienbein unterscheidet sich von dem aller anderen Homininen durch das Vorhandensein eines deutlich ausgebildeten Tuberkels\* für den Ansatz der Sehne des Pes anserinus\*.

**Abb. 4** Das proximale Femur in der Ansicht von (v.l.n.r.) innen, hinten, außen und vorn (aus BERGER et al. 2015). Das Femur besitzt einmalige Merkmale. Es weist mit einem kleinen Kopf und einem langen anteroposterior komprimierten Hals aber eine überwiegend *Australopithecus*-ähnliche Struktur auf.

## Der Oberschenkelknochen von *Homo naledi* ähnelt stark dem der Australopithecinen.





**Abb. 5** Der Fuß von *Homo naledi* in der Ansicht von oben und innen (aus BERGER et al. 2015). Der Fuß wird von BERGER et al. 2015 überwiegend menschlich beschrieben, besitzt aber auch großaffenähnliche Merkmale.

## Fuß

In der Dinaledi-Kammer wurden 107 Fußknochenelemente gefunden. Dazu gehört ein nahezu kompletter rechter Fuß eines adulten\* Individuums (Abb. 5). Der Fuß von *Homo naledi* wird mit überwiegend menschlichen Merkmalen, aber auch einigen großaffenähnlichen Merkmalen beschrieben. Nach HARCOURT-SMITH et al. (2015) zeigt der Fuß von *Homo naledi* ein einmaliges Mosaik von „primitiven“ und „fortschrittlichen“ Merkmalen, das bis-

her nicht bekannt war. In Tab. 2 sind wichtige Merkmale des Fußes aufgelistet.

Nach HARCOURT-SMITH et al. (2015) weisen menschenähnliche Merkmale bei *Homo naledi* auf einen steifen Fuß mit effektiver Übertragung des Gewichtes auf den Erdboden während der Standphase des Gehzyklus hin. Zu diesen Merkmalen gehören:

- ein gering bewegliches orthogonal zur langen Achse der Tibia\* stehendes oberes Sprunggelenk aufgrund einer menschenähnlichen Struktur der Trochlea tali\*
- ein flaches Subtalargelenk\*
- eine kleine Trochlea peronealis\*
- ein verriegeltes Calcaneocuboidalgelenk\* durch einen schnabelförmigen Knochenfortsatz am Os cuboideum\*, der in einem Recessus\* im gegenüberliegenden Calcaneus\* liegt
- eine durch die Gelenkflächenmorphologie bedingt begrenzte Dorsalbeuge- und Rotationsfähigkeit im Talonavikulargelenk\*
- Mittelfußknochen mit menschenähnlicher Länge, Torsion und Kopfproportion, insbesondere ein dorsal mediolateral breiter Kopf des ersten Os metatarsale\*
- eine starke Fähigkeit zur Dorsalflexion in den Metatarsophalangealgelenken\* aufgrund der starken Neigung der proximalen Gelenkfläche der Zehengrundglieder nach dorsal\*.

### Tab. 2b Merkmale der Fußknochen von *Homo naledi* (HARCOURT-SMITH et al. 2015)

#### Menschenähnliche Merkmale

##### Talus\*

- Trochlea tali keilförmig
- Trochlea tali proximodistal flach
- flache Grube auf der Trochlea tali
- medialer und lateraler Rand der Trochlea tali gleich hoch
- Taluskopfgelenkfläche und proximale Naviculargelenkfläche nicht nach dorsal erstreckend
- deutliche Torsion von Kopf und Hals in Relation zur Trochlea tali (Abb. 6)

##### Calcaneus

- flaches hinteres Subtalargelenk
- schwach ausgebildete Trochlea peronealis (Abb. 7)
- Processus plantaris lateralis nicht erhalten, aber Schluss auf diesen Knochenfortsatz von einer menschenähnlichen schrägen retrotrochlearen Eminenz (Abb. 7)
- Gelenkfläche für das Os cuboideum dorsoplantar konkav und mit proximal tiefer, medial gelegener Einsenkung für einen cuboidalen Schnabel

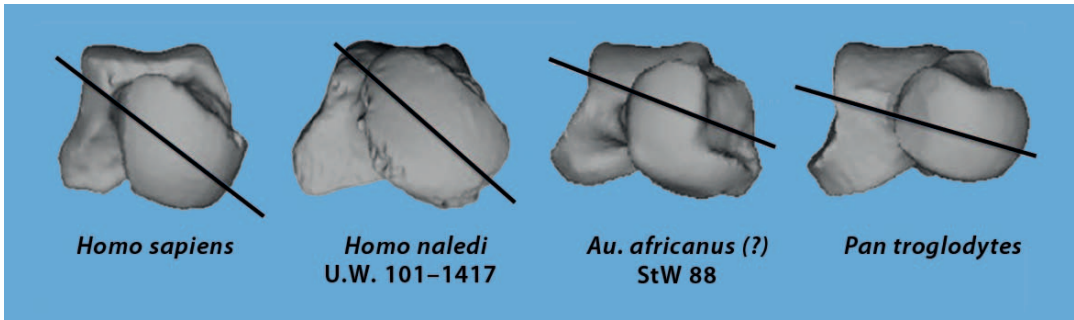
##### Os cuboideum, Ossa cuneiformia

- Os cuboideum proximodistal elongiert und mit medioplantar lokalisiertem Schnabel (siehe Calcaneus)
- flaches Os cuneiforme mediale ist in der tarsometatarsalen Reihe in einer Linie ausgerichtet
- das Os cuneiforme laterale zeigt unmittelbar distal der cuboidalen Gelenkfläche eine leicht abgewinkelte kleine Gelenkfläche für das Os metatarsale IV und weist damit auf einen Recessus für das Os metatarsale IV in der tarsalen Reihe hin

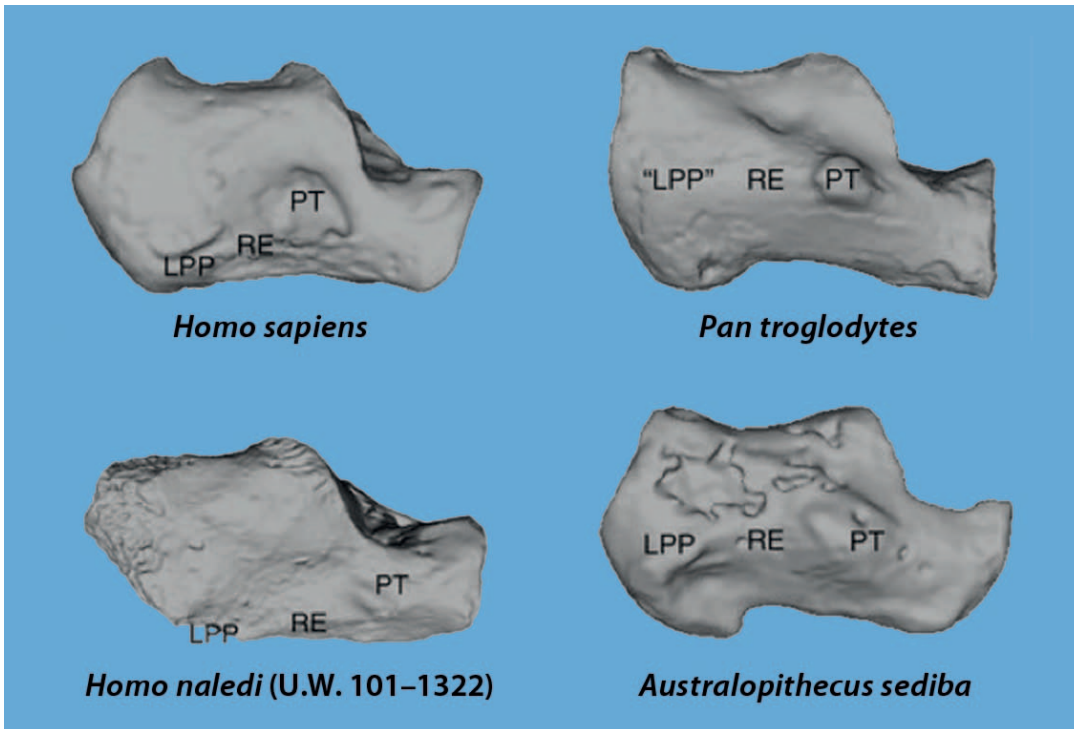
##### Ossa metatarsalia, Phalangen

- Os metatarsale IV mit dorsoplantar flacher Gelenkfläche für das Os cuboideum
- Kopf des Os metatarsale I dorsal mediolateral weit, wodurch der mediale und der laterale Rand der Gelenkfläche parallel ausgerichtet ist
- Grundphalangen mit dorsaler Neigung der proximalen Gelenkfläche





**Abb. 6** Die Torsion des Halses und Kopfes des Talus von *Homo naledi* ist menschenähnlich hoch. Dagegen zeigt der Talus StW 88 (*Au. africanus*?) eine geringe Torsion wie die von Schimpansen (aus HARCOURT-SMITH et al. 2015).



**Abb. 7** Der Calcaneus von *Homo naledi* weist mit einer schwach ausgebildeten Trochlea peronealis (PT) und einer schräg ausgerichteten retrotrochlearen Eminenz (RE) menschenähnliche Merkmale auf. Nach HARCOURT-SMITH et al. (2015) weist die schräg ausgerichtete retrotrochleare Eminenz auf einen (nicht erhaltenen) menschlich plantar gelegenen Processus lateralis plantaris (LPP) hin. Der Tuber calcanei ist dagegen menschenunähnlich grazil (aus HARCOURT-SMITH et al. 2015).

**Tab. 2b Merkmale der Fußknochen von *Homo naledi* (HARCOURT-SMITH et al. 2015)**

**Menschenunähnliche Merkmale**

*Talus*

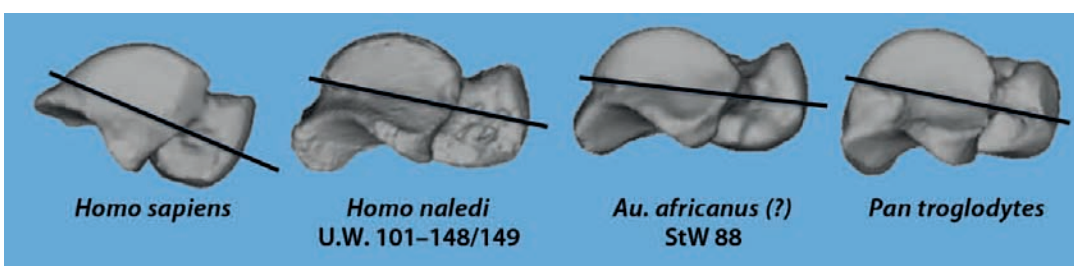
- aufgeweiteter lateraler und medialer Rand der malleolaren Gelenkfläche
- Hals und Kopf des Talus wenig nach plantar geneigt (Abb. 8)
- Neigung der Trochlea im Verhältnis zum Hals und der Kopf des Talus nach medial (intermediär zwischen modernem Menschen und lebenden Großaffen)

*Calcaneus*

- Ausrichtung des Sustentaculum tali
- Tuber calcanei grazil

*Phalangen*

- Grundphalangen mit deutlicher Krümmung



**Abb. 8** Der Kopf und Hals des Talus von *Homo naledi* sind schimpansenähnlich nach plantar geneigt (aus HARCOURT-SMITH et al. 2015).

## Der Fuß von *Homo naledi* weist ein einmaliges Mosaik aus vielen menschenähnlichen und einigen großaffenähnlichen Merkmalen auf.

Die Fußfunktion von *Homo naledi* war nach HARCOURT-SMITH et al. (2015) weitgehend ähnlich („broadly similar“) der des modernen Menschen.

Obwohl *Homo naledi* nach HARCOURT-SMITH et al. (2015) während der Standphase des Gehzyklus einen steifen Fuß besaß, weisen ein großaffenähnlich ausgerichtetes Sustentaculum tali\* und die geringe Neigung des Taluskopfes nach plantar\* möglicherweise auf ein niedri-

geres mediales\* Längsfußgewölbe gegenüber dem modernen Menschen hin. Weitere Unterschiede zum modernen Menschen sind neben einem grazilen Tuber calcanei\* eine relative Aufweitung der medialen und lateralen malleolaren\* Gelenkfläche des Talus, die auf eine erhöhte Stabilität bei maximaler Einwärts- und Auswärtsdrehung des Fußes hindeutet und damit eine Anpassung an einen Greiffuß darstellt. Ein noch stärkerer Hinweis auf einen Greiffuß sind aber die gekrümmten Grundphalangen des Fußes.

Die funktionellen Deutungen der Fußmerkmale von *Homo naledi* von HARCOURT-SMITH et al. (2015) werden im nächsten Abschnitt kritisch diskutiert.

### 3. *Homo naledi* – funktionelle Interpretationsschwierigkeiten homininer Knochenreste

#### Fortbewegung

*Homo naledi* besitzt in einigen Regionen des Skeletts Merkmale von *Australopithecus*/Großaffen, in anderen Regionen überwiegen Merkmale von *Homo*. Diese Regionen repräsentieren nach BERGER et al. (2015) eigene funktionelle Systeme.

Zu den menschenähnlichen Fortbewegungsmerkmalen gehören absolut lange untere Extremitäten, eine gut ausgeprägte Linea aspera\*, starke Ansatzgebiete für den M. gluteus maximus\*, eine grazile Fibula\* (BERGER et al. (2015) und ein insgesamt recht menschenähnlicher Fuß und oberes Sprunggelenk (HARCOURT-SMITH et al. 2015). Diese Merkmale weisen auf einen menschenähnlich zweibeinig-schreitenden Gang hin (BERGER et al. 2015, HARCOURT-SMITH et al. 2015).

Schulter, Brustkorb, proximaler Femur und Fingerglieder von *Homo naledi* sind großaffenähnlich bzw. *Australopithecus*-ähnlich konfiguriert. Die Form des Brustkorbes mit einem oben außen gelegenen Schulterblatt, stark gekrümmte Grund- und Mittelglieder der Finger, ein stärker aufgeweiteter medialer und lateraler Rand der malleolaren Gelenkfläche des Talus und gekrümmte Grundglieder der Füße werden als Anpassungen an eine kletternde Fortbewegungsweise interpretiert.

BERGER et al. (2015) schließen von gut ausgeprägten Muskeln, die an der Linea aspera ansetzen, einem gut ausgebildeten M. gluteus maximus und einer grazilen Fibula auf einen zweibeinig-schreitenden Gang. Dieser Schluss

#### *Homo naledi* war wahrscheinlich ein guter Kletterer.

aufgrund dieser anatomischen Strukturen ist bisher empirisch jedoch nicht ausreichend begründet. Aber selbst der Rückschluss von BERGER et al. (2015) von gut ausgeprägten Knochenansätzen auf stark entwickelte Muskeln, wie er allgemein in der Paläanthropologie üblich ist, konnte bisher experimentell nicht bestätigt werden und ist somit spekulativ (RABEY et al. 2015, siehe auch BRANDT 2015a).

Weiterhin ist unklar, wie die *Australopithecus*-ähnlichen und einmaligen Merkmale im Bereich des Beckens, Oberschenkels und Schienbeins und die nichtmenschlichen Merkmale des Fußes die Art der postulierten zweibeinigen Fortbewegung beeinflussten. Es ist aber unwahrscheinlich, dass sie keinen Einfluss auf die Fortbewegung hatten. Die großaffenähnlichen (z. B. kleiner Femurkopf, seitlich ausladende Darmbeinschaukeln) und einmaligen Merkmale

#### Einige nichtmenschliche Skelettmerkmale sprechen gegen einen menschlich zweibeinig-schreitenden Gang von *Homo naledi*.

von *Homo naledi* sind Argumente gegen den von BERGER et al. (2015) und HARCOURT-SMITH et al. (2015) postulierten zweibeinig-schreitenden Gang. Auch die großaffenähnliche

Struktur der Schulter und des Brustkorbes von *Homo naledi* spricht gegen einen menschenähnlichen zweibeinigen Gang (siehe BRANDT 2014).

Die Struktur des Talonavikular-, Subtalar- und Calcaneocuboidalgelenkes von *Homo naledi* weist nach BERGER et al. (2015) und HARCOURT-SMITH et al. (2015) auf einen menschlich geringen Bewegungsumfang hin. Die Autoren schließen daraus auf einen menschenähnlich steifen Midfoot (Abb. 9), der als eine entscheidende Voraussetzung für einen schreitenden zweibeinigen Gang gilt. GREINER & BALL (2014) haben jedoch in einer Studie an Fußknochen von menschlichen Leichen und Kadavern von Schimpansen, Pavianen und Makaken diese klassische Vorstellung in Frage gestellt (siehe auch BRANDT 2015b). Die Autoren zeigten, dass die Midfoot-Beweglichkeit primär im talonavikular- und lateralen Cubometatarsalgelenk\* und nicht im Calcaneocuboidalgelenk stattfindet und dass die Beweglichkeit im talonavikular- und lateralen Cubometatarsalgelenk bei Mensch und Schimpanse ähnlich ist. Entgegen klassischer Vorstellungen ist trotz unterschiedlicher Gelenkmorphologie bei Mensch und Schimpanse das Potential sowohl für eine hohe Mobilität als auch für eine große Steife des Midfoot vorhanden. Dieses gleiche funktionelle Potential wird aber im Rahmen eines bekanntlich unterschiedlichen Fortbewegungsrepertoires eingesetzt (siehe BRANDT 2014). Von einer möglichen Fähigkeit zur Versteifung des Midfoot kann deshalb nicht unzweideutig auf einen menschenähnlichen Gang geschlossen werden.

Nach BERGER et al. (2015) und HARCOURT-SMITH et al. (2015) weisen eine geringe Neigung des Taluskopfes nach plantar und ein großaffenähnlich ausgerichtetes Sustentaculum tali möglicherweise auf ein niedrigeres mediales Längsfußgewölbe gegenüber dem modernen Menschen hin. In der heutigen Fachliteratur gibt es jedoch keinen Konsens darüber, welche Knochenmerkmale auf ein Längsfußgewölbe hinweisen (BRANDT 2014). Eine Untersuchung von BATES et al. (2013) hat ein überraschendes Ergebnis erbracht, das diesen fehlenden Konsens vielleicht erklärt.

Im Mittelpunkt der Studie von BATES et al. (2013) steht das äußere Längsfußgewölbe und die damit einhergehende äußere Midfoot-Mobilität bei Großaffen und Menschen. Nach klassischer Vorstellung besitzt der Mensch im Gegensatz zu den Großaffen ein durch Knochen gebildetes permanentes äußeres Längsfußgewölbe. BATES et al. (2013) kommen jedoch zu dem Ergebnis, dass bei Großaffen und Menschen kein dauerhaftes äußeres Längsfußgewölbe existiert. Menschen und Großaffen weisen keinen strikten Unterschied in der

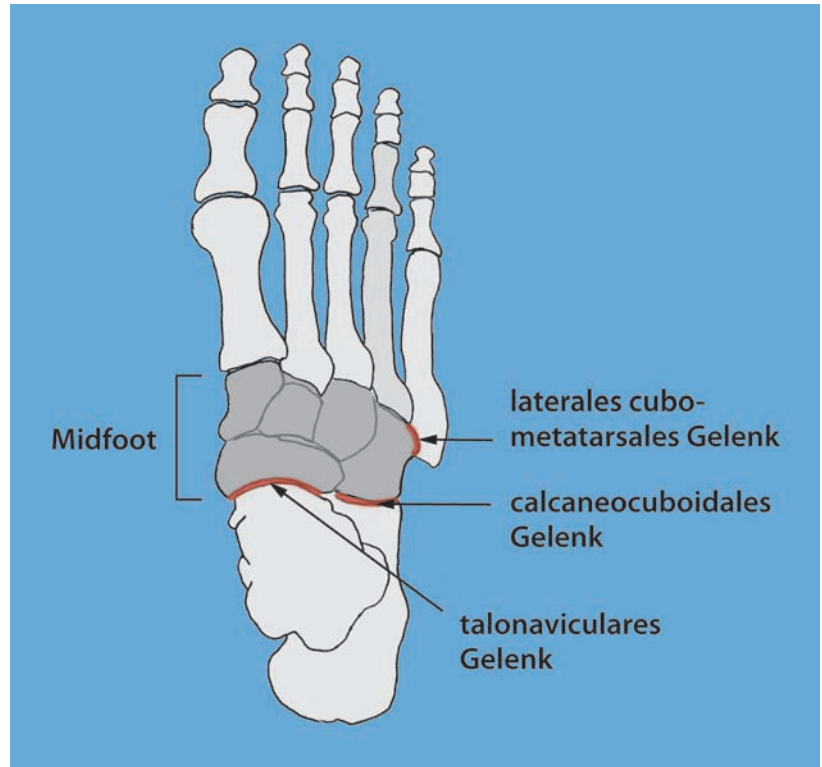


Abb. 9 Das rechte Fußskelett des Menschen mit Darstellung des Midfoot.

Struktur des äußeren Midfoot mit Ausbildung eines äußeren Längsfußgewölbes auf. Beim Menschen ist lediglich das laterale Längsfußgewölbe im Durchschnitt geringer mobil als bei den Großaffen. BATES et al. (2013) schreiben als ein Resümee ihrer Studie: „Das Versagen der Knochenmorphologie als unzweideutiger Hinweis auf die Fußfunktion in einem terrestrischen\* Zusammenhang erklärt vielleicht, warum kaum ein oder kein Konsens über das Vorhandensein eines medialen Längsfußgewölbes und/oder eines stabilisierenden lateralen Midfoot bei allen fossilen Homininen vor *Homo erectus* existiert ...“ (S. 6).

HARCOURT-SMITH et al. (2015) schließen von einem mediolateral dorsal erweiterten Kopf des Großzehenmittelfußknochens auf einen menschenähnlichen Windlass-Mechanismus<sup>2</sup>, der beim zweibeinig-schreitenden Gehen eine Rolle spielt. Semiterrestrisch-quadrupede\* Tieraffen können aber auch eine menschenähnliche Morphologie des Großzehenmittelfußkopfes aufweisen. Ursache für diese morphologische Ähnlichkeit ist wahrscheinlich eine ähnliche Biomechanik während der Zehenabdruckphase bei diesen Tieraffen und dem

<sup>2</sup> Wenn beim Gehen in der Abstoßphase das Körpergewicht nach vorn verlagert wird, werden die Zehen automatisch nach oben gebeugt (dorsal flektiert). Dabei windet sich die Plantaraponeurose über die Metatarsalköpfe, und die Länge zwischen den Metatarsalköpfen und dem Calcaneus wird verkürzt. Dies hat eine Zunahme der Spannung in der Plantaraponeurose und eine Anhebung des Längsgewölbes zur Folge (MORLOCK 2006).

Menschen (FERNÁNDEZ et al. 2015, siehe auch BRANDT 2014).

Diese Beispiele bei rezenten Primaten zeigen eindrucksvoll, dass von bestimmten Knochenmerkmalen nicht unbedingt auf die Funktion und von gleichen funktionellen Merkmalen des Fußes nicht zwangsläufig auf die gleiche Fortbewegungsweise geschlossen werden kann. In Anbetracht schon dieser Probleme bei der funktionellen Deutung von Knochenmerkmalen rezenter Primaten ist die funktionelle Interpretation unbekannter knöcherner Merkmalsmosaiken fossiler Homininen natürlich noch viel schwieriger und damit mit einer noch viel größeren Unsicherheit belastet. Anhand des Merkmalsmosaiks von *Australopithecus sediba* wurden diese Schwierigkeiten bereits dargestellt und diskutiert (BRANDT 2014). Ähnliche Probleme zeigen sich bei der Interpretation des Fortbewegungsrepertoires von *Homo naledi* mit einem weiteren bisher nicht bekannten Merkmalsmosaik.

Nach dem derzeitigen Forschungsstand sind stark gekrümmte Finger- und Fußglieder, eine großaffenähnliche Schulter und ein großaffenähnlicher Brustkorb (BRANDT 2014, HARCOURT-SMITH et al. 2015) unabhängig von der Struktur des übrigen Postcraniums\* ein starker Hinweis auf gute Kletterfähigkeiten bei Homininen. Diese Strukturen weisen bei *Homo naledi* auf ein Leben in Bäumen ohne nähere Bestimmung der arborikolen Fortbewegung hin.

Die menschenähnlichen Merkmale insbesondere im Bereich des Fußes lassen eine nicht unwesentliche terrestrische Fortbewegungskomponente von *Homo naledi* vermuten. Die genaue Art und Weise der terrestrischen Fortbewegung von *Homo naledi* ist aber wie die der arborikolen Fortbewegung nicht sicher zu bestimmen.

Die deutlichen Hinweise auf ein Leben in Bäumen, zu denen auch ein Greiffuß gehört, stehen in einer gewissen funktionsmorphologischen Spannung zu den überwiegend menschenähnlichen Fußmerkmalen von *Homo naledi*. Ein Beispiel dafür ist die vermutete fehlende Opponierbarkeit der Großzehe. Ungeachtet der oben dargelegten Unsicherheit in der funktionellen Interpretation von Knochenmerkmalen hätte man bei *Homo naledi* wegen seiner zahlreichen eindeutigen Kletteranpassungen ausgeprägtere großaffenähnliche Merkmale im Fußbereich erwartet.

In der Zusammenschau aller Knochenmerkmale und eingedenk der Unsicherheit ihrer funktionellen Deutung im Rahmen des Fortbewegungsrepertoires erscheint es aber unwahrscheinlich, dass *Homo naledi* einen zwei-beinig-schreitenden Gang wie der Mensch praktiziert hat wie BERGER et al. (2015)<sup>3</sup> und

HARCOURT-SMITH et al. (2015)<sup>4</sup> vorschlagen. Zusätzlich zur kletternden und/oder hangelnden Lokomotion\* könnte sich *Homo naledi* auch biped\* auf Bäumen und auf dem Erdboden nichtmenschlich auf zwei und vier Beinen fortbewegt haben. Über die Feststellung der Fortbewegung in Bäumen hinaus werden Fragen nach dem genauen Fortbewegungsrepertoire von *Homo naledi* wahrscheinlich kaum jemals befriedigend zu klären sein.

## Das Gesamtfortbewegungsrepertoire von *Homo naledi* ist wahrscheinlich niemals näher bestimmbar.

HARCOURT-SMITH et al. (2015) ist darin zuzustimmen, dass *Homo naledi* Anpassungen an ein einmaliges Fortbewegungsrepertoire besitzt und damit die Fortbewegungsdiversität der Homininen und der Gattung *Homo* erweitert. Ob *Homo naledi* jedoch zur Gattung *Homo* zu stellen ist, wie BERGER et al. (2015) vorschlagen, wird in Kap. 6 kritisch diskutiert.

## Manipulationsfähigkeit

In der Paläanthropologie werden von bestimmten Handknochenmerkmalen früher Homininen Schlüsse auf die Manipulationsfähigkeit gezogen. Dabei steht ein bestimmter Merkmalskomplex der Handwurzelknochen des modernen Menschen im Vordergrund (Tab. 3). Von *Homo erectus* existieren leider kaum Handknochen zum Vergleich (KIVELL et al. 2015).

Die Hand von *Homo naledi* weist eine Merkmalskombination auf, die bisher von keinem anderen Homininen bekannt ist. Die Knochen der Handwurzel von *Homo naledi* werden als überwiegend ähnlich denen des Neandertalers und modernen Menschen beschrieben. *Homo naledi* besitzt aber auch einige „primitive“ Merkmale an den Handwurzelknochen (Tab. 1) und insbesondere an den Fingern. Außerdem verfügt *Homo naledi* über menschenähnliche Merkmale an dem einmalig konfigurierten Daumenmittelhandknochen mit kräftigen Ansätzen für den M. opponens pollicis und M. interosseus dorsalis I<sup>5</sup> und ein überwiegend

<sup>3</sup> „... enhanced locomotor performance for a striding gait ... humanlike terrestrial adaptations of the foot and lower limb ...“ (S. 23)

<sup>4</sup> „... well adapted for striding bipedalism.“ (S. 1)

<sup>5</sup> Der M. opponens pollicis ist bei der Gegenüberstellung von Daumen und Finger und dem Halten und Manipulieren von großen Objekten funktionell bedeutsam. Der M. interosseus dorsalis I ist sehr aktiv bei Präzisions- und Präzisions-Druck-Griffen (KIVELL et al. 2015).

### Tab. 3 Merkmalskomplex der Handwurzelknochen des modernen Menschen (Kivell et al. 2015)

In der Paläanthropologie wird dem modernen Menschen ein Merkmalskomplex im Bereich der radialen Handwurzel zugeschrieben, der im Zusammenhang mit einer guten Verteilung kompressiver Lasten und dem Auftreten geringer Scherkräfte bei Ausübung starker Präzisionsgriffe und Präzision-Klemm-Griffe steht, wobei dabei ein robuster Daumen und starke Daumenmuskeln eingesetzt werden. Zu diesen Merkmalen gehören:

- große Os metacarpale 1-Gelenkfläche auf dem Os trapezium
- relativ großes Os trapezium-Os scaphoideum-Gelenk, das sich auf das Tuberculum ossis scaphoidei erstreckt
- stiefelförmiges Os trapezoideum mit einer erweiterten palmaren Oberfläche
- relativ großes und mehr palmar lokalisiertes Os capitatum-Os trapezoideum-Gelenk
- Processus styloideus am Os metacarpale III
- Os metacarpale II-Os trapezium-Gelenk und Os metacarpale II-Os capitatum-Gelenk mit mehr proximodistaler Ausrichtung

An der ulnaren Handwurzel wird ein mäßig sattelförmiges Os metacarpale V-Os hamatum-Gelenk als Hinweis auf eine verbesserte Rotationsfähigkeit des fünften Strahles zum Daumen und Zeigefinger angesehen.

menschenähnliches Daumenendglied, das nach KIVELL et al. (2015) auf einen gut entwickelten menschlichen *M. flexor pollicis longus* und einen sehr breiten Ballen mit einem menschlichen proximal mobilen Kompartiment weist.<sup>6</sup>

KIVELL et al. (2015) schließen von den menschenähnlichen Merkmalen der Handwurzelknochen und des Daumens auf die potentielle Fähigkeit von *Homo naledi* zur Nutzung und Herstellung von Werkzeugen. Dies ist ein sehr weitreichender funktioneller Schluss. Ist er gerechtfertigt? An dieser Stelle müssen einige grundsätzliche Probleme bei der Einschätzung der Manipulationsfähigkeit früher Homininen angeführt werden.

Zunächst ist festzustellen, dass wir von den frühen Homininen keine genaueren Kenntnisse der Weichteilstrukturen und des Nervensystems haben. Diese Kenntnisse sind aber wesentlich für die Beurteilung der Handfunktion und allein deshalb ist eine funktionelle Beurteilung nur sehr eingeschränkt möglich. Viele funktionelle Interpretationen von Handknochenmerkmalen sind ohne experimentelle Untersuchungsbasis nur Spekulation. Im Folgenden sind einige Beispiele dafür aufgeführt, dass genauere Schlüsse von Knochenmerkmalen auf die einst vorhandenen Weichteilstrukturen nur sehr eingeschränkt möglich sind.

Nach heutigem Forschungsstand verfügt nur der Mensch über eine differenzierte Daumenbeere mit einem proximal weichen mobilen und distal festen, wenig mobilen Teil. Die distale unguale Fossa nimmt den distalen Anteil des proximalen mobilen Kompartimentes

auf. Man nahm an, dass unguale Stacheln an der distalen Tuberositas im Zusammenhang mit der Daumenballenkompartimentierung beim Menschen stehen; diese ist Voraussetzung für einen menschlichen Präzisionsgriff. Dieses Merkmal wurde aber auch häufig bei nichtmenschlichen Primaten nachgewiesen, die keine Ballenkompartimentierung aufweisen (SHREWSBURY et al. 2003). Die knöchernen Merkmale des Daumenendgliedes des Menschen sind in Abb. 10 dargestellt.

Die Struktur der distalen Tuberositas ist bei den Primaten sehr variabel und ihre funktionelle Bedeutung bis heute nicht geklärt (MITTRA et al. 2007). Eine breite distale Tuberositas ist kein Hinweis auf eine verbesserte Manipulationsfähigkeit.

Es bleibt nur noch die Existenz einer ungualen Fossa zwischen dem proximalen Rand der distalen Tuberositas und dem knöchernen Ansatz eines Flexormuskels als Merkmal, was nach derzeitigem Kenntnisstand nur beim Menschen unter den lebenden Primaten vorkommt und deshalb als Hinweis auf eine Daumenballenkompartimentierung und die Fähigkeit zum menschlichen Präzisionsgriff bei fossilen Homininen gedeutet wird. Der Schluss von dieser kleinen Knochenzone an einem kleinen Fingerknochen (Abb. 10) auf eine komplexe Funktion wie den menschlichen Präzisionsgriff ist doch aber sehr gewagt!<sup>7</sup>

<sup>7</sup> SHREWSBURY et al. (2003) haben die teilweise Aufnahme des proximalen mobilen Daumenballenkompartimentes durch die unguale Fossa beim Menschen nachgewiesen, diese Grube aber nicht als Hinweis auf die Fähigkeit zu einem menschlichen Präzisionsgriff aufgeführt. In der Arbeit finden sich auch keine Angaben zum Auftreten der ungualen Fossa bei nichtmenschlichen Primaten.

<sup>6</sup> KIVELL et al. (2015) schließen von diesen Strukturen auf die Fähigkeit zum typisch menschlichen kraftvollen pad-to-pad Griff zwischen Daumen und Zeigefinger.

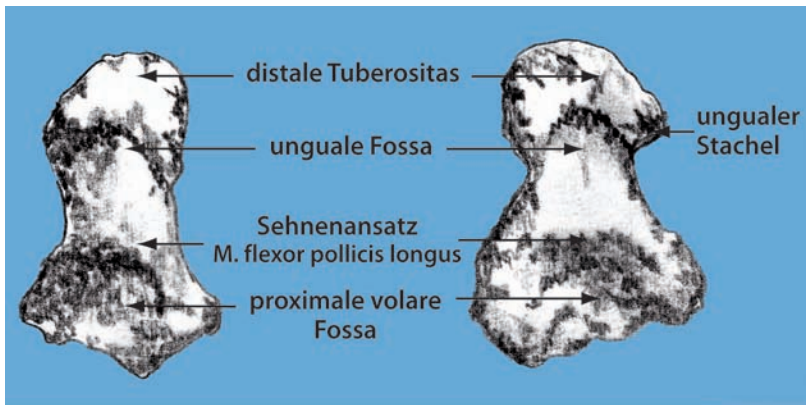


Abb. 10 Das Daumenendglied des Menschen in zwei Ebenen in der Ansicht von volar.

### Von der Knochenmorphologie kann nicht sicher auf die Weichteilstrukturen der Hand, welche für die Manipulationsfähigkeit wichtig sind, geschlossen werden.

KIVELL et al. (2015) schließen von einem knöchernen Sehnenansatz am distalen Rand der proximalen Fossa am Daumenendglied auf einen menschlichen *M. flexor pollicis longus*. An dieser Stelle findet sich aber auch bei den nichtmenschlichen Primaten ein Sehnenansatz. Es handelt sich um den ersten Sehnenstrahl des *M. flexor digitorum profundus*<sup>\*</sup>, der wie der *M. flexor pollicis longus* ebenfalls ein Beugemuskel ist (SHREWSBURY et al. 2003). Entgegen KIVELL et al. (2015) kann von einem knöchernen Sehnenansatz am distalen Rand der proximalen volaren Fossa nicht sicher auf einen menschlichen *M. flexor pollicis longus* geschlossen werden.

Nach TOCHERI et al. (2008) ist von wichtigen Muskeln der Hand an Knochenüberresten fossiler Homininen nur der *M. interosseus dorsalis I* beurteilbar.<sup>8</sup> Gründe dafür sind eine ungenügende Identifizierbarkeit der Muskelansatzgebiete, eine fehlende oder nicht bekannte Korrelation zwischen dem Ausprägungsgrad der Muskeln und ihrer Ansatzgebiete und eine

<sup>8</sup> MARZKE (2013) führt auch den *M. opponens pollicis* als funktionell beurteilbaren Muskel auf der Grundlage des Knochenansatzes an. MAKI & TRINKAUS (2011) stellten bei Neandertalern und modernen Menschen aus dem mittleren Jungpaläolithikum eine stärkere Vorwölbung des knöchernen Ansatzes des *M. opponens pollicis* im Vergleich mit lebenden Menschen fest. Dies weist auf einen längeren Hebelarm bei der Abduktion und Rotation des *M. opponens pollicis* hin. Für diese theoretisch-biomechanisch begründete Vermutung von MAKI & TRINKAUS (2011) steht aber ein empirischer Nachweis beim Menschen aus. Solch ein Nachweis fehlt auch für den *M. interosseus dorsalis I*. Beim *M. opponens pollicis* bleibt zudem die Frage offen, anhand welcher Kriterien zu vermutende Unterschiede in der Ausprägung und Funktion dieses Muskels bei fossilen Homininen identifiziert werden können.

vom rezenten Menschen und nichtmenschlichen Primaten verschiedene einmalige Handwurzelgeometrie der frühen Homininen mit der Konsequenz, dass homologe (anatomisch vergleichbare) Muskeln eine verschiedene Wirkung haben können. Letzteres demonstrieren beispielhaft Mensch und Schimpanse. Sie besitzen homologe Muskeln am Daumenwurzelgelenk, die aber entgegengesetzte Funktionen ausüben. Die Beziehungen zwischen der Skelettgeometrie der Hand und den Hebelarmen der Handmuskulatur sind bis heute nicht gut verstanden (TOCHERI et al. 2008).

### Homologe Handmuskeln fossiler Homininen sind funktionell nicht unbedingt vergleichbar, weil sie unterschiedliche Funktionen ausüben können.

Auch MARZKE (2013) verweist auf zahlreiche Unbekannte bei der funktionellen Interpretation fossiler homininer Handknochenmerkmale in Beziehung zum Werkzeugverhalten, z. B. die Beziehung zwischen bestimmten Knochenmerkmalen und die Ausprägung und Funktion der Muskeln und die Morphologie des fünften Fingers und der Kleinfingerballenregion von Mensch und nichtmenschlichen Primaten, die bei der Nutzung und Herstellung von Steinwerkzeugen sehr aktiv sind.

Wie spekulativ funktionelle Deutungen knöcherner Strukturen homininer Handknochen sein können, sei am folgenden Beispiel dargestellt.

In der Diskussion um die Manipulationsfähigkeit früher Homininen spielt die Ausrichtung von zwei der drei Teilgelenke des Handwurzelmittelhandgelenkes II eine wichtige Rolle. Das Os metacarpale II- Os capitatum-Gelenk und das Os metacarpale II- Os trapezium-Gelenk (Abb. 11) sind beim Menschen mehr transversal, bei den Großaffen dagegen mehr sagittal ausgerichtet. Bei *Australopithecus afarensis* sind beide Gelenke weg von der Sagittalebene mehr intermediär zwischen Mensch und Großaffe ausgerichtet (KIVELL et al. 2011, Supporting Material, DRAPEAU 2015). Von dieser Ausrichtung wird bei *Australopithecus afarensis* auf einen verbesserten Griff von Steinsplintern zwischen dem Daumenballen und der Zeigefingerseite (Abb. 12) durch eine verbesserte Pronation (Einwärtsdrehung) des zweiten Mittelhandknochens hin zum Daumen geschlossen (MARZKE 2013). Entgegen dieser weit verbreiteten Vermutung in der Paläanthropologie ist aber an menschlichen Leichen keine signifikante Pronation/Supination im zweiten Carpometacarpalgelenk festgestellt worden. Die Morphologie dieses

Gelenkes erlaubt nur eine gewissen Beugung/ Streckung (BATMANABANE & MALATHI 1985, EL-SHENNAWY et al. 2001).

In der Paläanthropologie wird vorausgesetzt, dass die Funktion der Hand anhand der Knochenmerkmale recht gut ablesbar sei. Der Flores-Mensch hat jedoch eindrucksvoll bewiesen, dass dies nicht möglich ist. Von ihm sind einerseits unzweifelhaft Steinwerkzeuge überliefert. Andererseits sind seine Handwurzelknochen „primitiv“ im Vergleich zum Neandertaler, *Homo sapiens* und *Homo antecessor* (TOCHERI et al. 2007, ORR et al. 2013). Dem Flores-Menschen fehlen alle Merkmale an den Handwurzelknochen, die allgemein in der Paläanthropologie als Anpassungen an Griffe und Belastungen gedeutet werden und die Voraussetzung für die Nutzung und Herstellung von Werkzeugen sind (KIVELL et al. 2015, siehe Tab. 3). Nach bisherigen theoretischen Vorstellungen hätte der Flores-Mensch gar keine Werkzeuge herstellen können! Angesichts dieses Widerspruchs verweist MARZKE (2013) auf die Begrenztheit der verfügbaren biomechanischen Modelle der Handfunktion bezüglich des Umganges mit Werkzeugen.

Bei der Interpretation fossiler homininer Handknochen haben wir generell die Schwierigkeit, dass wir es mit einmaligen, d.h. heute unbekanntem Merkmalsmosaik zu tun haben.

Bei *Homo naledi* stellt sich konkret die Frage, welchen Einfluss die nichtmenschlichen Merkmale der Handwurzelknochen, insbesondere aber die langen, stark großaffenähnlich gekrümmten Finger und der eigentümliche Daumenmittelhandknochen auf die Manipulationsfähigkeit hatten. Nach KIVELL et al. (2015) hätten diese nichtmenschlichen Merkmale keinen Einfluss auf die Manipulationsfähigkeit von *Homo naledi* im Vergleich zum modernen Menschen gehabt. Dies ist aber unwahrscheinlich.

Nach TOCHERI et al. (2008) werden wir möglicherweise niemals ganz sicher wissen, wie die Hand der frühen Homininen mit ihren heute unbekanntem Merkmalsmosaik funktionierte.

MOYÀ-SOLÀ et al. (2008) beklagen, dass in den Diskussionen um die Handfunktion der frühen Homininen die „fortschrittlichen“ Merkmale ausschließlich als Anpassung an die Fähigkeit zur Nutzung und Herstellung von Werkzeugen interpretiert werden – so auch bei KIVELL et al. (2015). Alternative Hypothesen werden kaum in Betracht gezogen. Nach MOYÀ-SOLÀ et al. (2008) stehen einige Merkmale, die als Hinweise auf Steinwerkzeugnutzung und/oder Steinwerkzeugherstellung bei einigen frühen fossilen Homininen interpretiert wurden, eher im Zusammenhang mit komplexen Manipulationsaktivitäten beim Nahrungserwerb und bei der Nahrungszufuhr.

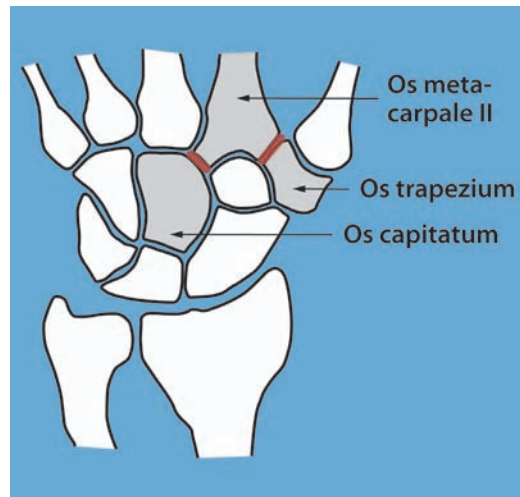


Abb. 11 Gelenk zwischen Os metacarpale II, Os trapezium und Os capitatum.

### Die Behauptung, dass *Homo naledi* potentiell Steinwerkzeuge nutzen und herstellen konnte, ist sehr spekulativ.

Es gibt noch einen weiteren kritischen Punkt, der bisher in der Paläanthropologie kaum ein Diskussionsgegenstand war und erst im Rahmen der Auseinandersetzung um den Flores-Menschen angesprochen wurde (siehe ECKHARDT et al. 2014). In paläanthropologischen Forschungsarbeiten über die Handwurzelknochen der frühen Homininen wird typologisch argumentiert. Diese Argumentation findet sich auch in der Arbeit von KIVELL et al. (2015) über den *Homo naledi*. Dabei geht man davon aus, dass die Handwurzelknochen aller Menschen und Großaffen eine bestimmte Form mit einer bestimmten Gelenkflächenkonfiguration besitzen. So wird zwar beispielsweise in einer Arbeit von TOCHERI et al. (2007) anhand einer gewissen Stückzahl die Variabilität von Handwurzelknochen

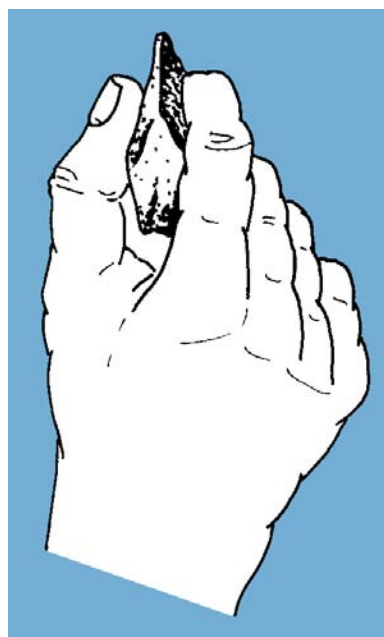


Abb. 12 Griff mit dem Daumenballen und der Zeigefingerseite (two-jaw chuck pad-to-side grip, Daumenballen-Zeigefingerseitengriff). Mit dem Griff werden Splitter gehalten, mit denen geschabt und geschnitten werden kann (nach MARZKE & SHACKLEY 1986).

vom Schimpansen, Gorilla und modernen Menschen im multivariaten Raum dargestellt und die Position fossiler homininer Handwurzelknochen in diesem bestimmt; jede der drei rezenten Gattungen ist jedoch nur durch eine bildliche Darstellung (Typus) mit farblicher Markierung der Gelenkflächen und nichtartikulierenden Arealen repräsentiert. Anhand dieser morphologischen Typen wird die Funktion der fossilen Hand diskutiert. An dieser Stelle muss jedoch beachtet werden, dass in neuerer Zeit vorwiegend durch arthroskopische Untersuchungen eine erhebliche Variabilität der Gelenkmorphologie bei menschlichen Handwurzelknochen festgestellt wurde (z. B. YAZAKI et al.

2008), die in der paläanthropologischen Literatur bisher keine Berücksichtigung gefunden hat. Bei Groß- und Tieraffen existiert im Gegensatz zum Menschen keine medizinische Indikation zur Durchführung von Handarthroskopien. Bei ihnen ist aber auch eine deutlich größere Variabilität der Handwurzelknochen zu vermuten als bisher bekannt.

Zusätzlich zu den bereits genannten kritischen Einwänden stellt die in jüngerer Zeit bekannt gewordene deutlich größere Variabilität der Handwurzelknochen des Menschen die Validität bisheriger Studienergebnisse zu den Handwurzelknochen fossiler Homininen in Frage.

## 4. *Homo naledi* – mehr als eine Spezies?

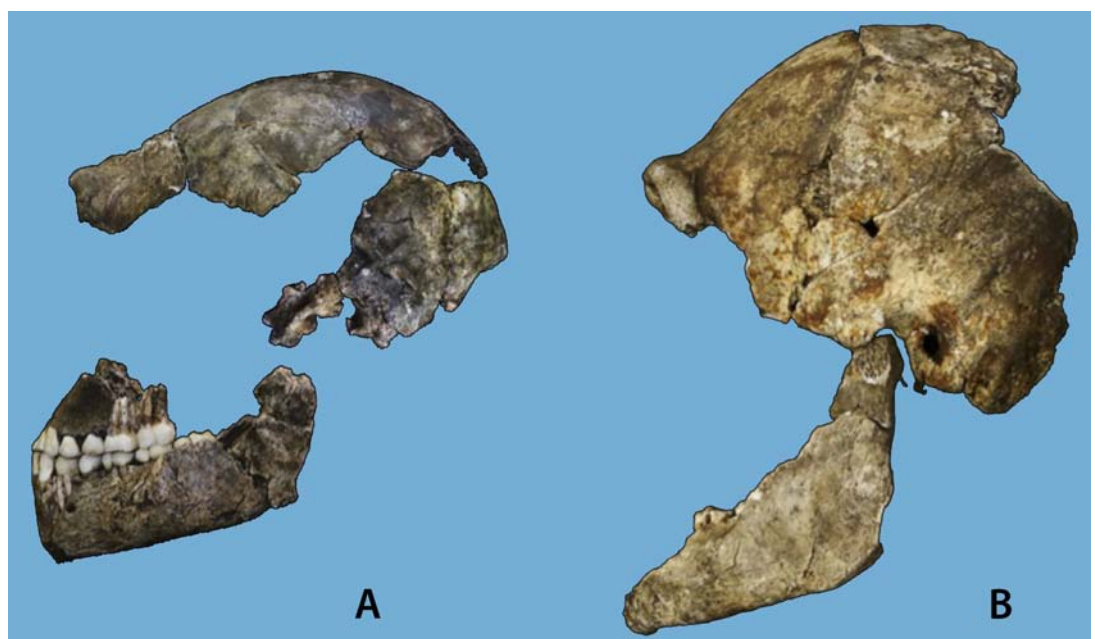
BERGER et al. (2015) sind der Auffassung, dass die Knochenüberreste von *Homo naledi* nur zu einer Art gehören, weil es sich um ein morphologisch sehr homogenes Material handelt. SCHWARTZ (2015) widerspricht jedoch dieser Behauptung, weil die publizierten Abbildungen eine andere Interpretation nahelegen.

Unter den Knochenfunden der Dinaledi-Kammer der Rising Star-Höhle finden sich Überreste von mehreren Teilschädeln. Zwei Partialschädel sind von der Seite gesehen lang und niedrig und verfügen über eine lange leicht geneigte Stirn, die glatt in die Augenbrauen übergeht (Abb. 13A). Ein dritter Teilschädel weist dagegen eine andere Form auf. Er ist sehr kurz und rund und besitzt eine steil ansteigende Stirn, die durch eine flache Rinne von den gut ausgebildeten Augenbrauen abgegrenzt ist

(Abb. 13B). Alle drei Schädel unterscheiden sich nach SCHWARTZ vom modernen *Homo sapiens* und den meisten Funden, die *Homo* zugeordnet werden. Nach SCHWARTZ repräsentiert das Knochenmaterial des *Homo naledi* mehr als eine Art, weil die morphologische Diversität für nur eine Spezies zu groß ist (CALLAWAY 2015). Lee BERGER erklärt dagegen die morphologischen Unterschiede der Schädel aus der Dinaledi-Kammer als Ausdruck eines sexuellen Dimorphismus, d.h. die beiden Schädeltypen gehören zu männlichen und weiblichen Individuen ein und derselben Art (BARRAS 2015).

**Es ist nicht auszuschließen, dass das Fundmaterial von *Homo naledi* mehr als eine Spezies repräsentiert.**

**Abb. 13** In der *Homo naledi*-Knochenkollektion finden sich nach SCHWARTZ (2015) zwei Schädeltypen. Von der Seite gesehen zeigt Schädeltyp A eine lange und niedrige Form und verfügt über eine lange leicht geneigte Stirn, die glatt in die Augenbrauen übergeht. Der andere Schädeltyp B ist sehr kurz und rund und besitzt eine steil ansteigende Stirn, die durch eine flache Rinne von den gut ausgebildeten Augenbrauen abgegrenzt ist (aus BERGER et al. 2015).





## 5. Rising Star-Höhle eine Begräbnisstätte?

Die Fundumstände von *Homo naledi* sind äußerst bemerkenswert. Seine Knochenüberreste wurden in der Rising Star-Höhle 30 m unter der Erdoberfläche in einer Kammer in gerader Linie 80 m vom nächsten vorhandenen Höhleneingang gefunden. Der einzige Zugang zur Kammer ist ein 12 m langer, senkrechter Schacht mit 20 cm Enge. Die Kammer war deshalb nur für ganz schlanke Personen zugänglich. Um dorthin zu gelangen, mussten sie aber vorher schon einen Gang passieren („Superman's Crawl“), der nur ca. 25 cm hoch ist (Abb. 14).

In der Kammer wurden außer den Überresten des *Homo naledi* nur wenige nichtmenschliche Fossilteile von Vögeln und Mäusen gefunden, die zufällig in die Kammer geraten waren. Die Kammer war immer von den anderen Kammern der Höhle isoliert und zur Oberfläche hin niemals direkt offen. Die Erforscher von *Homo naledi* kamen zu dem Schluss, dass dieser frühe Hominine seine Toten in der Höhle bewusst abgelegt hat. Hinweise auf andere Erklärungsmöglichkeiten, z.B. Transport der Knochen in die Kammer durch Wasser oder Raubtiere, hatten sie vorher ausgeschlossen (DIRKS et al. 2015). Bisher hat man Begräbnisse der eigenen Artgenossen frühestens dem *Homo heidelbergensis* aus Sima de los Huecos in Spanien zugebilligt, der auf 400.000 Jahre radiometrisch datiert wird (CARBONELL & MOSQUERA 2006). Der Vorschlag, dass die Knochenkammer der Rising Star-Höhle ein Friedhof war, hat erheblichen Widerspruch unter Paläanthropologen hervorgerufen.

Es wird bezweifelt, dass *Homo naledi* mit einem Gehirn nur so groß wie das der Australopithecinen zu solch einem typisch menschlichen Verhalten fähig war. Vor der Beerdigung

müssten die Toten in der dunklen Rising Star-Höhle eine längere Strecke transportiert worden sein, wozu eine Orientierung nötig wäre. Es wurde vorgeschlagen, dass dies mit Hilfe von Fackeln geschah. *Homo naledi* müsste also Umgang mit Feuer gehabt haben und damit über eine weitere anspruchsvolle Fähigkeit verfügt haben.

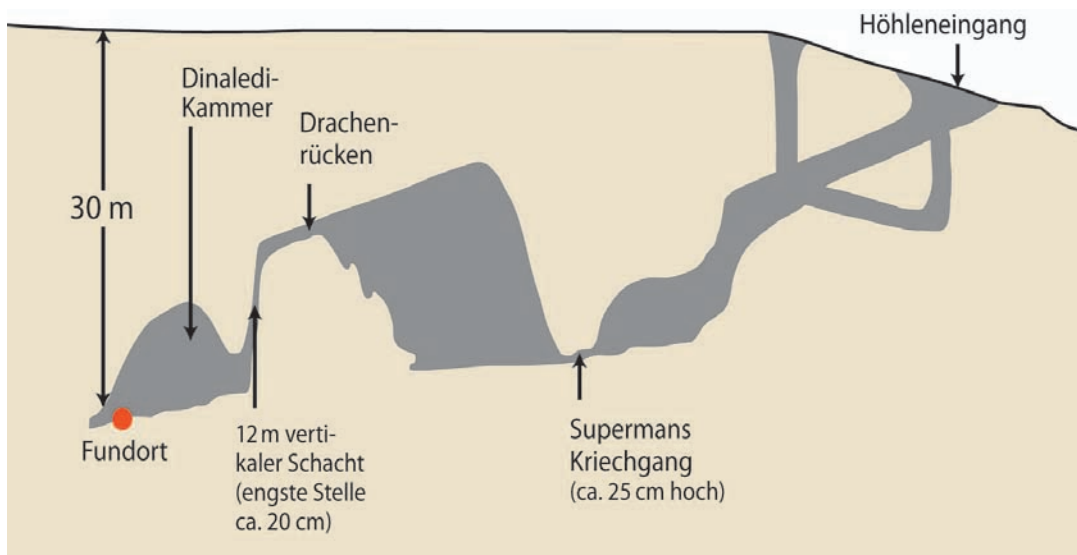
Alternativ wurde deshalb vorgeschlagen, dass nicht *Homo naledi*, sondern eine andere Menschen-Art die Kadaver in die Kammer gebracht hat. Aber selbst wenn *Homo naledi* doch dafür verantwortlich war, muss die Ablegung der Kadaver nicht eine bewusste Handlung im Sinne einer Beerdigung gewesen sein.

Um die *Homo naledi*-Kadaver in die Kammer abzulegen, mussten sich Homininen nicht nur selbst durch den engen Schacht in die Kammer zwängen, sondern gleichzeitig auch die Kadaver mitschleifen. Das ist ein physisch herausforderndes Unterfangen.

Aber welchen Sinn hatte eine Begräbnisstätte, zu der man in einer dunklen Höhle nur über einen 12 m langen vertikalen engen Schacht Zugang hatte? Solch eine Lokalität als Friedhof erfüllt keinen praktischen Sinn. Was könnte eine bessere Erklärung sein?

Eine gute Erklärung dafür, wie die Knochen in die Kammer gelangt sein könnten und die mit allen Befunden im Einklang steht, ist folgende: Die Individuen flohen vor Raubtieren in die Rising Star-Höhle. In der Dunkelheit verirrten sie sich und starben schließlich, weil sie nicht aus der Höhle herausfanden (LUSKIN 2015).

**Die Nutzung der Dinaledi-Kammer der Rising Star-Höhle als Friedhof ist unplausibel.**



**Abb. 14** Das Rising Star-Höhle-System.

Um in die Dinaledi-Kammer zu den Knochenüberresten des *Homo naledi* zu gelangen, mussten die Forscher tief im Innern der Rising Star Höhle durch zwei enge Stellen, den Supermans Kriechgang mit ca. 25 cm Höhe und einen 12 m langen vertikalen Schacht mit engster Stelle ca. 20 cm klettern. Der Fundort liegt ca. 30 m unter der Erdoberfläche, ca. 80 m in gerader Linie vom nächsten Höhleneingang entfernt (nach DIRKS et al. 2015).

## 6. *Homo naledi* – echter Mensch oder nicht-menschlicher Hominine?

In der folgenden Diskussion über die taxonomische Einordnung der Knochenüberreste aus der Dinaledi-Kammer der Rising Star-Höhle wird vorausgesetzt, dass dieser Hominine zu einer einzigen Spezies gehört. Falls *Homo naledi* jedoch mehr als eine Art repräsentieren sollte, dann muss das Knochenmaterial anders diskutiert werden.

BERGER et al. (2015) stellen aufgrund der Gesamtmorphologie *Homo naledi* eher zum Menschen als zu *Australopithecus* oder einer anderen homininen Gattung. Die Gattung *Homo* hat damit erneut eine Verbreiterung ihres morphologischen Spektrums erfahren, nachdem kurze Zeit zuvor VILMOARE et al. (2015) den Unterkiefer LD 350-1 zu *Homo* gestellt haben.

In der Paläanthropologie gibt es heute ein Unbehagen darüber, dass es keine einigermaßen klare Definition der Gattung *Homo* gibt. Durch den Einschluss diverser früher Homininen hat *Homo* eine Vielgestaltung erreicht, die den Rahmen einer Gattung sprengt. Der taxonomische „Sündenfall“ in der Paläanthropologie, der diese Fehlentwicklung ermöglicht hat, war die Aufnahme von *habilis* in die Gattung *Homo* (siehe Kasten: „*Homo*“ *habilis* früher und heute).

Die Zuordnung der *habilis*-Fossilien zum Menschen verbreiterte die Gattung *Homo* so weit, dass nach SCHWARTZ & TATTERSALL (2015) weitere Homininen von anderen Fundplätzen beinahe unabhängig von ihrer physischen Erscheinung darin hineingezwängt werden konnten. Die vorher schon unklare Definition von *Homo* wurde damit noch unklarer. Sowohl das Konzept *Homo* als auch die Zahl seiner Arten erfordern nach SCHWARTZ & TATTERSALL (2015) eine Neubewertung.

Mit dem Einschluss von *habilis* mit seinen zahlreichen *Australopithecus*-ähnlichen Merkmalen in *Homo* wurde die Gattung Mensch überdehnt und die Möglichkeit gegeben, weitere Spezies mit zahlreichen *Australopithecus*-ähnlichen und einmaligen Merkmalen in dieses Taxon zu stellen. Die Überdehnung von *Homo* zeigt sich eindrucksvoll darin, dass diese Gattung einerseits Arten wie *erectus* mit einem modern-menschlichen Extremitätenbelastungsmuster und andererseits *habilis* mit einer schimpansenähnlichen Belastung der Gliedmaßen umfasst (RUFF 2009). Allein die Fortbewegung beider Spezies muss sich erheblich unterscheiden haben. Dagegen werden beispielsweise die beiden Knöchelgeher Gorilla und Schimpanse in verschiedene Gattungen gestellt. WOOD & COLLARD (1999) und COLLARD & WOOD (2015) haben mit guten Gründen die Arten *habilis* und *rudolfensis* aus der Gattung *Homo* ausgeschlossen (siehe auch BRANDT 2012). Die meisten Paläanthropologen folgten diesem Vorschlag leider nicht.

**Die Gattung Mensch ist in der Paläanthropologie überdehnt. Einige heute zu *Homo* gestellte Arten wie *habilis* sind eher nichtmenschliche Hominine.**

Der auf 2,8 Millionen Jahre datierte Unterkiefer LD350-1 aus Hadar in Äthiopien (VILMOARE et al. 2015) ist ein Beispiel für eine weitere Überdehnung von *Homo* in jüngerer Zeit, gegen die sich aber Kritik erhoben hat (HAWKS et al. 2015). LD350-1 verfügt einerseits über

### „*Homo*“ *habilis* früher und heute

1964 stellten LEAKEY et al. auf 1,8 Millionen Jahre datierte Knochenüberreste (Unterkiefer, Schädelfragmente und Teilhand OH 7, Teilfuß OH 8) und anderes Material aus der Olduvai-Schlucht zu der neuen Art *Homo habilis*. Das Hauptmotiv, die neuen Knochenfunde zu *Homo* zu stellen, waren Steinwerkzeugfunde aus zeitgleichen Schichten der Olduvai-Schlucht, die man *habilis* zuordnete. Mit der Zuordnung der neuen Knochenfunde zu *Homo* aufgrund der vermuteten Fähigkeit Steinwerkzeuge herzustellen, folgte man der damals

vorherrschenden Auffassung, dass Steinwerkzeughersteller Menschen gewesen sein müssen (SCHWARTZ & TATTERSALL 2015). Dabei wurde aber nicht in Rechnung gestellt, dass ein Mensch im Verlaufe seines Lebens viele Steinwerkzeuge herstellen, aber nur ein Skelett hinterlassen kann und die Wahrscheinlichkeit des Überdauerns von Steinwerkzeugen um vieles höher ist als die von Knochen. Deshalb muss man aus Wahrscheinlichkeitsgründen mit den Steinwerkzeugen keineswegs auch die Überreste ihrer Hersteller finden. Aber

unabhängig von diesen Gegebenheiten können die damals gefundenen Werkzeuge nach den damaligen Gesichtspunkten heute von *Homo erectus* stammen, da knöcherne Überreste dieses echten Menschen später aus sogar noch älteren Schichten aus Koobi Fora geborgen wurden (LEPRE & KENT 2015). Und kürzlich hat man sogar ein auf 1,84 Millionen Jahre datiertes modernes Fingergrundglied in der Olduvai-Schlucht entdeckt (DOMÍNGUEZ-RODRIGO et al. 2015), das am ehesten *Homo erectus* zuzuordnen ist.

Merkmale von *Australopithecus afarensis*, besitzt aber auch Ähnlichkeiten mit *Homo*. VILMOARE et al. (2015) stellen LD350-1 zu *Homo* und deuten den Fund als Ahne von *habilis/rudolfensis*. Ohne den vorherigen Einschluss von *habilis/rudolfensis* zur Gattung *Homo* wäre die taxonomische Zuordnung von LD350-1 zum Menschen und damit eine erneute Vergrößerung der morphologischen Breite von *Homo* nicht möglich gewesen.

Bei *Homo naledi* wird die Zuordnung zum Menschen von BERGER et al. (2015) mit vielen *Homo*-ähnlichen Merkmalen unter Einschluss von *habilis/rudolfensis* begründet. Die Zahl der *Homo*-Merkmale von *naledi* wäre aber geringer, wenn man *habilis/rudolfensis* nicht zu *Homo* gestellt hätte. BERGER et al. (2015) rechtfertigen ihre Entscheidung, *naledi* trotz vieler australopitheciner Kletteranpassungen zum Menschen zu stellen mit dem Hinweis, dass *habilis* ja auch

zu *Homo* trotz seines *Australopithecus*-ähnlichen postcranialen Bauplanes (JOHANSON et al. 1987, RUFF 2009) gehört! Damit haben BERGER et al. (2015) die Ausgangsthese, dass der Einschluss von *habilis* zur Gattung *Homo* weitreichende negative taxonomische Folgen für die Paläanthropologie hatte, ein weiteres Mal praktisch bestätigt.

Aufgrund der einmaligen und vielen *Australopithecus*-ähnlichen Merkmale, insbesondere der Kletteranpassungen, sollte *naledi* nicht zu *Homo*, sondern zu den nichtmenschlichen Homininen und dort möglicherweise in eine neue Gattung gestellt werden.

***Homo naledi* war mit großer Wahrscheinlichkeit kein echter Mensch, sondern ein großaffenähnlicher Hominine.**

## 7. Phylogenetische Bedeutung des neuen Homininen

Für die phylogenetische Interpretation eines fossilen Homininen spielt das Alter eine wichtige Rolle. Leider liegt für das *Homo naledi*-Knochenmaterial keine Datierung vor (DIRKS et al. 2015). *Homo naledi* könnte ein Alter von deutlich mehr als 2 Millionen oder auch nur zehntausenden radiometrischen Jahren haben.

BERGER et al. (2015) äußern sich nur vage zu diesem Thema. Wenn *Homo naledi* wesentlich älter als 2 Millionen radiometrische Jahre wäre, dann wäre er der älteste Vertreter von *Homo*, der mit mehr als einem isolierten Fragment repräsentiert ist (sofern man trotz des oben Gesagten den Fund in die Gattung *Homo* stellt). Ein Alter jünger als eine Million radiometrische Jahre würde die Koexistenz von mehreren *Homo*-Formen in Afrika einschließlich einer kleinhirnigen Form bis in spätere Perioden der Menschheitsentwicklung demonstrieren. Bernard WOOD weist in diesem Zusammenhang auf den Flores-Menschen hin, der wie *Homo naledi* als kleinhirniger Hominine eine Reliktpopulation in der Spätphase der Menschheitsentwicklung darstellt (WONG 2015). Allerdings könnte es sich beim Flores-Menschen auch um eine moderne *Homo sapiens*-Population handeln, wobei ein Individuum (LB1) an einer Entwicklungsstörung, am ehesten einem Down-Syndrom, litt (kurze Übersicht siehe BRANDT 2012).

**Die Stellung von *Homo naledi* im evolutionären Stammbaum ist aufgrund seines ausgeprägten einmaligen Merkmalsmosaiks unklar.**

Unabhängig vom Alter lässt sich *Homo naledi* aufgrund seines ausgeprägten mosaikartigen Merkmalskomplexes nicht einer bestimmten Position in einem evolutionären Stammbaum zuordnen. Der individuelle Mix aus „primitiven“ und „fortschrittlichen“ Merkmalen bei verschiedenen frühen Homininen könnte nach STRINGER (2015) auf einen polyphyletischen Ursprung der Gattung *Homo* hinweisen, d.h. dass einige Glieder von *Homo* unabhängig voneinander in unterschiedlichen Regionen Afrikas entstanden sind. Zu diesem Vorschlag muss angemerkt werden, dass erstens eine mehrmalige unabhängige Entstehung noch viel unwahrscheinlicher als eine monophyletische Entstehung von *Homo* ist und zweitens postulierte polyphyletische Abstammungslinien auch plausibel gemacht werden müssten. Dies steht jedoch aus.

**Im Grundtypkonzept repräsentiert *Homo naledi* einen neuen Vertreter eines nichtmenschlichen Homininen-Grundtyps.**

Im Grundtypkonzept repräsentiert *Homo naledi* einen neuen Vertreter eines nichtmenschlichen Homininen-Grundtyps ohne historisch-verwandtschaftliche Beziehungen zum Grund-

typ Mensch, zu dem *Homo erectus*, *Homo heidelbergensis* und spätere fossile *Homo*-Formen einschließlich dem modernen *Homo sapiens* gehören.

## 8. Zusammenfassung

2013 wurde in der Dinaledi-Kammer der Höhle Rising Star rund 50 km nordwestlich von Johannesburg eine 1550 Teile umfassende hominine Fossilkollektion entdeckt, die mindestens 15 Individuen zuzuordnen ist. Die Knochenüberreste werden der neuen Art *Homo naledi* zugerechnet. *Homo naledi* war etwa 1,50 Meter groß und wog etwa 45 Kilogramm. Seine Schädelkapazität liegt mit 465–560 cm<sup>3</sup> im Bereich der Australopithecinen.

*Homo naledi* verfügt über ein bisher unbekanntes einmaliges Merkmalsmosaik. Während die Schulter und der Brustkorb großaffenähnlich sind, zeigen die Hände eine teilweise und die Füße eine überwiegend menschenähnliche Struktur.

Die großaffenähnlichen Merkmale von *Homo naledi* im Bereich von Schulter, Brustkorb, Finger- und Fußgliedern sind unbestrittene Kletteranpassungen.

Darüber hinaus weisen nach BERGER et al. (2015) und HARCOURT-SMITH et al. (2015) die menschenähnlichen Merkmale im Bereich der Beine und Füße darauf hin, dass *Homo naledi* einen zweibeinig-schreitenden Gang praktizierte, der nur vom Menschen bekannt ist. KIVELL et al. (2015) schließen von menschenähnlichen Merkmalen der Handwurzel von *Homo naledi* auf die potentielle Fähigkeit zur Nutzung und Herstellung von Werkzeugen. Gegen beide Schlussfolgerungen gibt es begründete Einwände.

BERGER et al. (2015) und HARCOURT-SMITH et al. (2015) haben in ihren Analysen wichtige neue Arbeiten zur Biomechanik des Fußes beim Gehen nicht berücksichtigt und messen den nichtmenschlichen Merkmalen von *Homo naledi* unberechtigterweise keinen Einfluss auf die Art der postulierten bipeden Fortbewegung bei. KIVELL et al. (2015) berücksichtigen bei der Beurteilung der Manipulationsfähigkeit der Hand von *Homo naledi* ebenfalls nur die menschenähnlichen Merkmale. Der Flores-Mensch hat zudem gezeigt, dass viele bisherige Vorstellungen über Knochenstruktur-Funktions-Beziehungen der Handwurzel im Zusammenhang mit der Nutzung und Herstellung von Werkzeugen nicht richtig sind. Es ist grundsätzlich auch kaum möglich, von den knöchern-

nen Merkmalen allein und zudem noch von einem unbekanntem Merkmalsmix wie es *Homo naledi* aufweist, mit einiger Genauigkeit auf die biomechanische Funktion zu schließen. Die Behauptung, dass *Homo naledi* zur Herstellung und Nutzung von Werkzeugen fähig war und einen zweibeinig-schreitenden Gang praktizierte, ist deshalb spekulativ. Außer einer arborikolen Fortbewegung wäre bei *Homo naledi* eine Bipedie in Bäumen und eine nichtmenschliche bipede und quadrupede Fortbewegung auf dem Erdboden zu diskutieren, wobei die genaue Art der möglichen jeweiligen Lokomotion und ihr Anteil am Gesamtfortbewegungsspektrum kaum näher zu bestimmen wäre.

Nach BERGER et al. (2015) gehören alle Knochenüberreste aus der Dinaledi-Kammer der Rising Star-Höhle zu einer einzigen Art. SCHWARTZ (2015) widerspricht jedoch dieser Behauptung insbesondere mit dem Hinweis auf zwei recht unterschiedliche Schädeltypen im Fundmaterial.

Die besonderen Fundumstände mit nahezu ausschließlich fossilen homininen Knochenüberresten und nur wenigen weiteren Fossilteilen von Vögeln und Mäusen, die zufällig in die Dinaledi-Kammer gelangt sind, führen DIRKS et al. (2015) nach Ausschluss anderer Erklärungsmöglichkeiten zu der Vermutung, dass diese Kammer eine Begräbnisstätte war. Der äußerst schwierige Zugang zu der Kammer spricht aber dagegen. Eine bessere Erklärung der Fundumstände wäre, dass *Homo naledi*-Individuen vor Raubtieren in die Rising Star-Höhle flohen, sich in der Dunkelheit verirrt und starben, weil sie nicht aus der Höhle herausfanden (LUSKIN 2015).

BERGER et al. (2015) stellen aufgrund der Gesamtmorphologie *Homo naledi* eher zu *Homo* als zu *Australopithecus* oder einer anderen homininen Gattung. Die Gattung *Homo* hat aber schon vor der Zuordnung von *naledi* zum Menschen eine Vielgestaltigkeit erreicht, die den Rahmen einer Gattung sprengt. Arten wie *habilis* und *rudolfensis* sollten aus der Gattung *Homo* ausgeschlossen werden, wie WOOD & COLLARD (1999) und WOOD & COLLARD (2015) mit guten

Gründen vorgeschlagen haben. Aufgrund sowohl der einmaligen als auch der vielen *Australopithecus*-ähnlichen Merkmale, insbesondere der Kletteranpassungen, sollte *naledi* nicht zu *Homo*, sondern zu den nichtmenschlichen Homininen und dort möglicherweise in eine neue Gattung gestellt werden.

Für *Homo naledi* liegt leider keine Altersangabe vor. Dies schränkt die phylogenetische Interpretation dieses Homininen ein. Unabhängig vom Alter lässt sich *Homo naledi* aufgrund

seiner ausgeprägten einmaligen mosaikartigen Merkmalskombination nicht einer bestimmten Position in einem evolutionären Stammbaum zuordnen. Im Grundtypkonzept repräsentiert *Homo naledi* einen neuen Vertreter eines nichtmenschlichen Homininen-Grundtyps ohne historisch-verwandtschaftliche Beziehungen zum Grundtyp Mensch, zu dem *Homo erectus*, *Homo heidelbergensis* und spätere fossile *Homo*-Formen einschließlich dem modernen *Homo sapiens* gehören.

## Glossar

**adult:** erwachsen.

**allometrisches Wachstum:** die Wachstumsrate eines Organs oder Körperteils eines Organismus weicht von derjenigen eines anderen Teils oder des Gesamtkörpers ab.

**anteroposterior:** von vorn nach hinten.

**arborikol:** baumbewohnend.

**axiale Skelett, Achsenskelett:** die den Rumpf bildenden Knochen.

**biped:** zweibeinig.

**Calcaneocuboidalgelenk:** Gelenk der Fußwurzel zwischen dem Fersenbein (Calcaneus) und dem Würfelbein (Os cuboideum).

**Calcaneus:** Fersenbein; größter Knochen des Fußskeletts.

**Cubometatarsalgelenk:** Gelenk der Fußwurzel mit dem Mittelfuß zwischen dem Würfelbein (Os cuboideum) und den beiden äußeren Mittelfußknochen (Os metatarsale IV, V).

**distal:** von der Körpermitte entfernt.

**dorsal:** auf dem Rücken gelegen, zum Rücken gehörig.

**dorsopalmar:** von der Rückseite zur Handfläche.

**Femur:** Oberschenkelknochen.

**Fibula:** Wadenbein; einer der beiden Unterschenkelknochen.

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

**inferoposterior:** unten und hinten.

**iliacal:** zum Darmbein gehörend.

**ischiopubisch:** zum Sitzbein-Schambein gehörend.

**lateral:** seitlich.

**Linea aspera:** „rauhe“ Linie; prominente, longitudinal verlaufende Knochenleiste des Oberschenkelknochens (Femur), an der viele Muskeln ansetzen.

**Lokomotion:** Fortbewegung.

**malleolar:** auf den Knöchel (Malleolus) bezogen.

**medial:** zur Mitte gelegen.

**mediolateral:** von der Mitte zur Seite hin.

**Metatarsophalangealgelenke, Zehengrundgelenke:** Gelenke zwischen den Mittelfußknochen und den Grundgliedern der Zehen.

**M. flexor digitorum profundus:** tiefer Fingerbeuger; gehört zur tiefen Schicht der Beugemuskeln (Flexoren) des Unterarms.

**M. flexor pollicis longus:** langer Daumenbeuger; Muskel, der zur tiefen Schicht der Beugemuskeln (Flexoren) des Unterarms gehört.

**M. gluteus maximus:** großer Gesäßmuskel; gehört zur Gruppe der Hüftmuskeln.

**Mm. interossei dorsales:** vier Muskeln, die zur Hohlhandmuskulatur der Hand gehören und die Zwischenräume der Mittelhandknochen (Ossa metacarpalia) füllen.

**M. opponens pollicis:** „Daumengegenüberstellermuskel“.

**Os cuboideum:** Das Os cuboideum (Würfelbein) liegt an der Außenseite des Fußes, vor dem Fersenbein (Calcaneus) und hinter dem vierten und fünften Mittelfußknochen (Os metatarsale IV und V).

**Os ischium:** Sitzbein; Teil des knöchernen Beckens.

**Os metatarsale:** Mittelfußknochen.

**palmar:** die Handfläche betreffend.

**palmarlateral:** die Handfläche betreffend und seitlich.

**Pes anserinus:** fächerförmiger Zusammenschluss der Sehnen von M. sartorius, M. semitendinosus und M. gracilis am Condylus medialis tibiae.

**plantar:** die Sohlenfläche des Fußes betreffend, im Bereich der Fußsohle.

**Postcranium, postcraniales Skelett:** Skelett ohne Schädel.

**prominent:** herausragend.

**Protuberanz:** höckerartige Vorwölbung.

**proximal:** zur Körpermitte hin gelegen.

**radial:** auf der der Speiche zugewandten Seite gelegen.

**Ramus ischiopubis:** bestehend aus dem oberen Schambeinast und dem Sitzbeinast; Teil des knöchernen Beckens.

**Ramus superior ossis pubis:** oberer Schambeinast; Teil des knöchernen Beckens.

**Recessus:** Einbuchtung.

**semiterrestrisch-quadruped:** vierfüßig auf dem Erdboden und auf Bäumen lebend.

**Subtalargelenk:** Teilgelenk des Sprunggelenks, das aus der konkaven Seite des Talus (Sprungbein) und der konvexen Seite des Calcaneus (Fersenbein) gebildet wird.

**Sulcus tuberoacetabulare:** Knochenrinne zwischen dem Tuber ossis ischii und dem Acetabulum.

**superoanterior:** oben und vorn.

**Sustentaculum tali:** horizontal laufender, dachförmiger Knochenvorsprung auf der Innenfläche des Fersenbeins (Calcaneus).

**Talonavikulargelenk:** Gelenk der Fußwurzel zwischen dem Sprungbein (Talus) und dem Kahnbein (Os naviculare).

**Talus:** Sprungbein; Fußwurzelknochen.

**terrestrisch:** auf dem Boden lebend.

**Tibia:** Schienbein.

**Trochanter minor:** kleiner Rollhügel; Knochenvorsprung am hinteren unteren Ende des Oberschenkelhalses.

**Trochlea peronealis:** kleiner Knochenhöcker auf der Außenseite des Fersenbeins (Calcaneus).

**Trochlea tali:** Gelenkrolle an der Oberseite des Sprungbeinkörpers (Corpus tali).

**Tuber calcanei:** kräftiger Knochenvorsprung am hinteren Teil des Fersenbeins (Calcaneus).

**Tuberculum, Tuberkel:** erhabene, höckerartige oder knötchenförmige Struktur.

**ulnar:** auf der der Elle zugewandten Seite gelegen.

**ungual:** die Zehen- oder Fingernägel betreffend.

# Literatur

- BARRAS C (2015) New species of extinct human found in cave may rewrite history. <https://www.newscientist.com/article/mg22730383-700-new-species-extinct-human-found-in-cave-may-rewrite-history/> (Zugriff am 16.10.2015).
- BATES KT, COLLINS D, SAVAGE R, McCLYMONT J, WEBSTER E, PATAKY TC, D'AOUT K, SELLERS WI, BENNETT MR & CROMPTON RH (2013) The evolution of compliance in the human lateral mid-foot. *Proceedings of the Royal Society B* 280: 20131818.
- BATMANABANE M & MALATHI S (1985) Movements at the carpometacarpal and metacarpophalangeal joints of the hand and their effect on the dimensions of the articular ends of the metacarpal bones. *The Anatomical Records* 213, 102-110.
- BERGER LR, HAWKS J, DE RUITER DJ, CHURCHILL SE, SCHMID P, DELEZENE LK, KIVELL TL, GARVIN HM, WILLIAMS SA, DE SILVA JM, SKINNER MM, MUSIBA CM, CAMERON N, HOLLIDAY TW, HARCOURT-SMITH W, ACKERMANN RR, BASTIR M, BOGIN B, BOLTER D, BROPHY J, COFRAN ZD, CONGDON KA, DEANE AS, DEMBO M, DRAPEAU M, ELLIOTT MC, FEUERRIEGEL EM, GARCIA-MARTINEZ D, GREEN DJ, GURTOV A, IRISH JD, KRUGER A, LAIRD MF, MARCHI D, MEYER MR, NALLA S, NEGASH EW, ORR CM, RADOVICIC D, SCHROEDER L, SCOTT JE, THROCKMORTON Z, TOCHERI MW, VAN SICKLE C, WALKER CS, WEI P & ZIPFEL B (2015) *Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *eLife* 4:e09560.
- BRANDT M (2012) „*Homo*“ *habilis* war kein Mensch. *Studium Integrale Journal* 19, 4-11.
- BRANDT M (2014) Wie sicher sind Deutungen in der Paläanthropologie? *Australopithecus sediba* und sein merkwürdiges Merkmalsmosaik. *W&W Special Paper B-14-3*. <http://www.wort-und-wissen.de/artikel/sp/b-14-3-sediba.pdf> (Zugriff am 7.10.2015).
- BRANDT M (2015a) Wie sicher sind Deutungen in der Paläanthropologie? Das Beispiel der Muskelstärke. *Studium Integrale Journal* 22, 60-61.
- BRANDT M (2015b) Wie sicher sind Deutungen in der Paläanthropologie? Das Beispiel Fußbeweglichkeit und zweibeinige Fortbewegung. *Studium Integrale Journal* 22, 58-60.
- CALLAWAY E (2015) Crowdsourcing digs up an early human species. *Nature* 525, 297-298
- CARBONELL E & MOSQUERA M (2006) The emergence of a symbolic behaviour: the sepulchral pit of Sima de los Huesos, Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain. *Comptes Rendus Palévol* 5, 155-160.
- COLLARD M & WOOD B (2015) Defining the genus *Homo*. In HENKE W & TATTERSALL I (eds) *Handbook of Paleoanthropology*. Berlin, Heidelberg, pp 2108-2144.
- DIRKS PHGM, BERGER LR, ROBERTS EM, KRAMERS JD, HAWKS J, RANDOLPH-QUINNEY PS, ELLIOTT M, MUSIBA CM, CHURCHILL SE, DE RUITER DJ, SCHMID P, BACKWELL LR, BELYANIN GA, BOSHOFF P, HUNTER KL, FEUERRIEGEL EM, GURTOV A, DU G HARRISON J, HUNTER R, KRUGER A, MORRIS H, MAKHUBELA TV, PEIXOTTO B & TUCKER S (2015) Geological and taphonomic context for the new hominin species *Homo naledi* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *eLife* 4:e09561.
- DOMÍNGUEZ-RODRIGO M, PICKERING TR, ALMÉCIJA S, HEATON JL, BAQUEDANO E, MABULLA A & URIBELARREA D (2015) Earliest modern human-like hand bone from a new >1.84-million-year-old site at Olduvai in Tanzania. *Nature Communications* 6:7987.
- DRAPEAU MSM (2015) Metacarpal torsion in apes, humans, and early *Australopithecus*: implications for manipulatory abilities. *PeerJ* 3:e1311.
- ECKHARDT RB, HENNEBERG M, WELLER AS & HSÜ KJ (2014) Rare events in earth history include the LB1 human skeleton from Flores, Indonesia, as a developmental singularity, not a unique taxon. *Proceedings of the National Academy of Science* 111, 11961-11966.
- EL-SHENNAWY M, NAKAMURA K, PATTERSON RM & VIEGAS SF (2001) Three-dimensional kinematic analysis of the second through fifth carpometacarpal joints. *Journal of Hand Surgery* 26, 1030-1035.
- FERNÁNDEZ PJ, ALMÉCIJA S, PATEL BA, ORR CM, TOCHERI MW & JUNGERS WL (2015) Functional aspects of metatarsal head shape in humans, apes, and Old World monkeys. *Journal of Human Evolution* 86, 136-146.
- GREINER TM & BALL KA (2014) Kinematics of primate midfoot flexibility. *American Journal of Physical Anthropology* 155, 610-620.
- HAWKS J, DE RUITER DJ & BERGER LR (2015) Comment on “Early *Homo* at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia”. *Science* 348, 1326.
- HARCOURT-SMITH WEH, THROCKMORTON Z, CONGDON KA, ZIPFEL B, DEANE AS, DRAPEAU MSM, CHURCHILL SE, BERGER LR & DE SILVA JM (2015) The foot of *Homo naledi*. *Nature Communications* 6:8432.
- JOHANSON DC, MASAO FT, ECK GG, WHITE TD, WALTER RC, KIMBEL WH, ASFAW B, MANEGA P, NDESSOKIA P & SUWA G (1987) New partial skeleton of *Homo habilis* from Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature* 327, 205-209.
- KIVELL TL, KIBII JM, CHURCHILL SE, SCHMID P & BERGER LR (2011) *Australopithecus sediba* hand demonstrates mosaic evolution of locomotor and manipulative abilities. *Science* 333, 1411-1417.
- KIVELL TL, DEANE AS, TOCHERI MW, ORR CM, SCHMID P, HAWKS J, BERGER LR & CHURCHILL SE (2015) The hand of *Homo naledi*. *Nature Communications* 6:8431
- LEAKEY LSB, TOBIAS PV & NAPIER JR (1964) A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge. *Nature* 202, 7-9
- LEPRE CJ & KENT DV (2015) Chronostratigraphy of KNM-ER 3733 and other Area 104 hominins from Koobi Fora. *Journal of Human Evolution* 86, 99-111.
- LUSKIN C (2015) Hominid hype and *Homo naledi*: a unique “species” of unclear evolutionary importance. [http://www.evolutionnews.org/2015/09/hominid\\_hype\\_an099541.html](http://www.evolutionnews.org/2015/09/hominid_hype_an099541.html) (Zugriff am 26.9.2015).
- MAKI J & TRINKAUS E (2011) Opponens pollicis mechanical effectiveness in Neandertals and early modern humans. *PaleoAnthropology*, 62-71
- MARZKE MW & SHACKLEY MS (1986) Hominid hand use in the Pliocene and Pleistocene: evidence from experimental archaeology and comparative morphology. *Journal of Human Evolution* 15, 439-460
- MARZKE MW (2013) Tool making, hand morphology and fossil hominins. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B Biological Science* 368, 20120414.
- MITTRA ES, SMITH HF, LEMELIN P & JUNGERS WL (2007) Comparative morphometrics of the primate apical tuft. *American Journal of Physical Anthropology* 134, 449-459.
- MORLOCK M (2006) Die Biomechanik des Fußes. <http://universimed.com/print/20765> (Zugriff am 26.9.2015)
- MOYÀ-SOLÀ S, KÖHLER M, ALBA DM & ALMÉCIJA S (2008) Taxonomic attribution of the Olduvai hominid 7 manual remains and the functional interpretation of hand morphology in robust australopithecines. *Folia Primatologica* 79, 215-250.
- ORR CM, TOCHERI MW, BURNETT SE, DUE AWE R, WAHYU SAPTOMO E, SUTIKNA T, JATMIKO, WASISTO S, MORWOOD MJ & JUNGERS WL (2013) New wrist bones of *Homo floresiensis* from Liang Bua (Flores, Indonesia). *Journal of Human Evolution* 64, 109-129.
- RABEY KN, GREEN DJ, TAYLOR AB, BEGUN DR, RICHMOND BG & McFARLIN SC (2015) Locomotor activity influences muscle architecture and bone growth but not muscle attachment site morphology. *Journal of Human Evolution* 78, 91-102.
- RUFF C (2009) Relative limb strength and locomotion in *Homo habilis*. *American Journal of Physical Anthropology* 138, 90-100.
- SCHWARTZ JH (2015) Why the *Homo naledi* discovery may not be quite what it seems. <http://europe.newsweek.com/why-homo-naledi-discovery-may-not-be-quite-what-it-seems-332804> (Zugriff am 16.10.2015).
- SCHWARTZ JH & TATTERSALL I (2015) Defining the genus *Homo*. *Science* 349, 931-932.
- SHREWSBURY MM, MARZKE MM, LINSCHIED RL & REECE SP (2003) Comparative morphology of the pollical

- distal phalanx. *American Journal of Physical Anthropology* 121, 30–47.
- STRINGER C (2015) Human evolution: the many mysteries of *Homo naledi*. *eLife* 4:e10627.
- TOCHERI MW, ORR CM, LARSON SG, SUTIKNA T, JATMIKO, WAHYU SAPTOMO E, DUE RA, DJUBIANTONO T, MORWOOD MJ & JUNGERS WL (2007) The primitive wrist of *Homo floresiensis* and its implications for hominin evolution. *Science* 317, 1743–1745.
- TOCHERI MW, C. M. ORR CM & JACOFKY & MARZKE MW (2008) The evolutionary history of the hominin hand since the last common ancestor of *Pan* and *Homo*. *Journal of Anatomy* 212, 544–562.
- VILMOARE B, KIMBEL WH, SEYOUM C, CAMPISANO CJ, DIMAGGIO E, ROWAN J, BRAUN DR, ARROWSMITH JR & REED KE (2015) Early *Homo* at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia. <http://www.sciencemag.org/content/early/2015/03/03/science.aaa1343>.
- WONG K (2015) Mysterious new human species emerges from heap of fossils. <http://www.scientificamerican.com/article/mysterious-new-human-species-emerges-from-heap-of-fossils/> (Zugriff am 1.10.2015).
- WOOD B & COLLARD M (1999) The human genus. *Science* 284, 65–71.
- YAZAKI N, BURNS ST, MORRIS RP, ANDERSEN CR, PATTERSON RM & VIEGAS SF (2008) Variations of capitate morphology in the wrist. *Journal of Hand Surgery* 33, 660–666.