

Paläoanthropologie – Standortbestimmung einer innovativen Disziplin

Winfried Henke

Zusammenfassung – Die Paläoanthropologie zählt unter den öffentlichkeitsorientierten biologischen Wissenschaften zu den faszinierendsten Disziplinen, hat aber auch gleichzeitig den diskreditierenden Vorwurf zu gegenwärtigen, keine sehr glaubwürdige Disziplin zu sein. Zielsetzung dieses Beitrags ist es, dieses Vorurteil als einseitige Außensicht zu entkräften und die paläoanthropologische Forschung als eine innovative Wissenschaft zu kennzeichnen, deren Aufgabe es ist, den Prozess der Menschwerdung als adaptive Entwicklung in der Primaten-Evolution zu verstehen. Neben den Prinzipien werden die wichtigsten Methoden, mit denen es gelingt, die in Homininenfossilien verschlüsselten Informationen akribisch zu dekodieren, exemplarisch aufgezeigt. 'Begründete' Paläoanthropologie, um die es hier geht, ist stets theoriegeleitete und hochgradig inter- und multidisziplinär vernetzte Stammesgeschichtsforschung. Nur mit einem komplexen vergleichend-primatologischen Ansatz kann es gelingen, den Prozess und die Etappen der Menschwerdung zu rekonstruieren und langfristig gültige Hominisationsmodelle und phylogenetische Stammbäume zu erstellen. Mehr als Modelle (Jeweilsbilder *sensu* Heberer 1972), die aufgrund neuer Methoden und Fakten ständig überprüft werden müssen, werden es jedoch niemals sein. Wir modellieren nur!

Schlüsselwörter – Fossilien, Hominini, Morphologie, Systematik, Modelle

Abstract – Palaeoanthropology is as a publicity-oriented biological science one of the most fascinating disciplines which has to deal simultaneously with the discrediting allegation of a low credibility of her results. This paper aims to invalidate this prejudice as a single-edged exterior view and to characterise palaeoanthropological research as an innovative science which aims to explain the process of hominisation as evolutionary adaptations within the order Primates. The principles and methods of theory-guided studies of fossil remains are exemplarily explained. Palaeoanthropological approaches meticulously try to decode the information hidden in hominid fossils, to reconstruct the process and the phylogenetical steps of hominisation and to conceptualize a substantiated – but always hypothetical – pedigree of our origin. We are just modelling.

Keywords – fossils, hominini, morphology, systematics, models

Einführung

Seit der Entwicklung der Deszendenz- und Selektionstheorie durch Charles Darwin vor fast 150 Jahren sind wir mit der Vorstellung konfrontiert, dass sich unsere Existenz aus tierischen Vorformen ableitet und wir mit anderen Organismen real-historisch in einem phylogenetischen Kontinuum stehen. Die anfänglich helle Aufregung über Darwins Hauptwerk „On the Origins of Species by Means of Natural Selection“ (DARWIN 1859) sowie die beiden anthropologisch ausgerichteten Bände „The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex (DARWIN 1871) und „The Expressions of Emotions in Man and Animals“ (DARWIN 1872) ist längst verfliegen, aber die „Darwinsche Kränkung“ sitzt offenbar immer noch tief, zumal „Darwin's Dangerous Idea“ *sensu* Daniel Dennett (1996) sich wie eine „ätzende Säure“ in die Erklärung aller Lebensbereiche hineingefressen hat.

Die Gegenreaktion auf das Paradigma der Evolutionsbiologie kommt heute nicht mehr von den christlichen Kirchen [von wenigen aparten Ausnahmen wie dem überholten Vorstoß von Christoph Kardinal Schönborn (2007) abgesehen], sondern insbesondere von Kreationisten und Theoretikern des *Intelligent Design*, die nicht nur in den U.S.A. verstärkt Anhänger finden, sondern

auch in Europa, wo der Nährboden für ihr wissenschaftliches Analphabetentum statistischen Umfragen zufolge ebenfalls breiter geworden ist. Da die von kreationistischer Seite geäußerten Zweifel an den Darwinschen Theorien nicht wissenschaftlich begründet und daher haltlos sind (vgl. auch JUNKER UND HOSSFELD 2001; KUTSCHERA 2006), muss gefragt werden, warum der abendländische aufklärerische Bildungsanspruch versagt hat. In diesem Kontext gilt es nachdrücklich zu betonen, dass der Darwinismus keine Weltanschauung ist, sondern eine wissenschaftliche Theorie, die zentrale Theorie der Biologie, weshalb der Populationsgenetiker Theodosius DOBZHANSKY (1973) mit Recht formulierte: „Nichts macht Sinn in der Biologie, außer im Lichte der Evolution.“ Eines Lückenbüßer-Gottes, wie die Kreationisten ihn postulieren, bedarf es nicht.

Grundsätzlich sollten Glaubens- und Wissenskategorien strikt auseinander gehalten werden, aber offenbar ist das nicht einmal in allen Kultusministerien anerkannt (siehe die durch die KM Karin Wolff entfachte curriculare Diskussion in Hessen). Theologische Erklärungen dieser Welt, d.h. Schöpfungstheorien, religiöse Glaubensvorstellungen, bedürfen keines wissenschaftlichen Beweises, da die Gläubigen die Gewissheit über die Schöpfungskraft ihres Schöpfers in sich tragen

(vgl. LÜKE ET AL. 2004; SÖLING 2004; HENKE 2006c). Es bleibt damit fraglich, ob es überhaupt ein gegenseitiges Anerkennen von Glauben und Wissenschaft geben kann, aber, so betonen STORCH ET AL. (2007) wohl mit Recht, ein kritischer Dialog über die jeweils andere Art des Umgangs mit der Wirklichkeit muss möglich sein – und sie fügen hinzu: „Beiden Bereichen, Glauben und Wissenschaft, ist gemeinsam, dass sie – auf unterschiedliche Weise – in einem Spannungsfeld zwischen Gewissheit und Zweifel stehen.“ Der Biochemiker Erwin CHARGAFF (2002, S. 9) fasste die Feststellung, dass Naturwissenschaft immer konjunktural bleiben wird, bestechend feinsinnig: „Ich kenne einige Vorgänge, die zum Leben beitragen, aber ich kenne sie nur insoweit, als die von mir verwendeten Methoden zugänglich sind.“

Wir modellieren nur! – und die in der Darwinischen Evolutionstheorie formulierten generellen Evolutionsprinzipien sind das Fundament der biologischen Modellbildungen (Abb. 1), die sowohl unseren Ursprung als auch unsere phylogenetische Entwicklung betreffen. Der durch den Darwinismus induzierte Paradigmenwechsel liegt im Verwerfen der Vorstellung „...einer auf Vollkommenheit angelegten und geplanten, gütigen Natur“ (vgl. MAYR 1994) zugunsten der Konzeption des ‚struggle for life‘. Nach Günter ALTNER (1982, S. 5) besteht die hochgradig desillusionierende Wirkung der ‚Darwinschen Revolution‘ gegenüber Schöpfungsmythen darin, dass der „...Mensch auf sich und sein Werden zurückgeworfen“ wurde. Natürliche Schöpfung ohne Schöpfer, das scheint uns, die wir die Natur als „zweckmäßig“ erfahren und unser Leben bewusst planen – oder zumindest einem Lebensentwurf folgen –, kaum begreifbar; es brauchte deshalb auch lange, um die Teleologie (Lehre der ziel- und zweckbestimmten Ordnung) gänzlich aus der empirischen Biologie zu verbannen, wie Konzepte der ‚idealistischen Morphologie‘, des ‚Vitalismus‘ oder Teilhard de Chardins ‚naturwissenschaftlich-theologisches Mischkonzept‘ zeigen (vgl. VOGEL 1982).

Das offenbar für Viele Unvorstellbare ist, die evidente Zweckmäßigkeit der Welt durch ‚reinen Zufall‘ zu erklären. Um deutlich zu machen, dass die Evolution im Sinne Darwins, stochastisch betrachtet, nicht ‚rein‘ zufällig und ‚ungerichtet‘ verläuft, sondern selbstorganisatorisch ‚kanalisiert‘, sprach der Freiburger Genetiker Carsten BRESCH (1977) pointiert vom „schmutzigen“ Zufall, „... weil jede *via* anpassende Selektion erzwungene „Entscheidung“ auf dem Wege einer organismischen genealogischen Stammlinie zugleich bestimmte Begrenzungen und Vorgaben



Abb. 1 Systemansatz zur Analyse der Stammesgeschichte des Menschen [aus HARDT et al. (2006) nach FOLEY (1987), modifiziert].

für zukünftige ‚Entscheidungsspielräume‘ setzt“ (vgl. VOGEL 1982, S. XV). Evolution ist offen, ihre Produkte erweisen sich nur im Nachhinein betrachtet als zweckmäßig. Die evolutionsbiologische Herausforderung besteht daher darin, die Entwicklung der Organismen als selbstorganisatorischen Anpassungsprozess *via* Mutations- und Selektionsmechanismen zu verstehen, und zwar ohne inkonsistente Spekulationen aller Art. Das Hominisationsproblem ist damit nicht die Frage nach dem ‚großen Entwurf‘ der Natur, denn die Anthropogenese verlief nicht zielgerichtet. Bereits Charles DARWIN hatte in seinem Erklärungsansatz zur Zweckmäßigkeit der Natur die ‚äußere‘ Sinngebung aus der Verklammerung mit der ‚inneren‘ Sinngebung gelöst, was PITTENDRIGH (1958) schließlich in dem Begriff *Teleonomie* in Abgrenzung zur Teleologie aristotelischer Tradition zum Ausdruck brachte.

Auf den Menschen bezogen heißt das aber auch, sich nicht nur auf die Analyse und Interpretation des morphologischen Formenwandels zu beschränken, sondern auch unsere spezifische psycho-physische Konstitution evolutionsbiologisch zu erklären und die besonderen Rahmenbedingungen der Menschwerdung zu erfassen. Es gilt nicht nur, die den Menschen kennzeichnende Morphologie, wie z.B. die habituelle Bipedie so-

wie die omnivore Ernährungsweise und exzessive Cerebralisation, am Fossilmaterial nachzuweisen und selektionstheoretisch zu erklären, sondern auch die Kulturfähigkeit, wie z.B. komplexe Werkzeugherstellung und -verwendung, gesteigertes tradigenetisches Verhalten, Symbolsprache, Geschichtlichkeit und soziale Verantwortung, als Adaptationsmuster zu verstehen (OSCHE 1983; VOGEL 1975, 1983, 2000; HENKE UND ROTHE 1999a; ROTHE UND HENKE 2005). Dabei kommt hinsichtlich der Erklärung der Hominisation das Problem der Objekt-Subjekt-Identität erschwerend hinzu, denn der Mensch ist sowohl erklärendes Subjekt als auch erklärtes Objekt. Das erfordert den unverstellten Geist der Aufklärung und birgt aufgrund zu großer Nähe zum ‚Objekt Mensch‘ die Gefahr der subjektiven Fehleinschätzung, was bereits Thomas H. Huxley als erkenntnistheoretisches Hindernis erkannte und deshalb vorschlug, sich „... einmal in die Stelle wissenschaftlich gebildeter Bewohner des Saturns zu versetzen, die hinreichend mit solchen Tieren, wie sie die Erde bewohnen, bekannt sind“ (HUXLEY 1863, s. Nachdruck 1963, S. 110), um die Verwandtschaftsbeziehungen unvoreingenommen und leidenschaftslos aus der Distanz zu bewerten.

Seitdem uns bewusst ist, dass auch der Mensch Geschichte hat, lauten die Kernfragen der Paläoanthropologie nach wie vor:

- *wer* sind unsere nächsten lebenden Verwandten in der Primatenordnung,
- *wann und wo*, d. h. an welcher Stelle im Primatenstammbaum, zweigte die zum Menschen führende Stammlinie ab,
- *welche* speziellen evolutionsökologischen Rahmenbedingungen ermöglichten den Prozess der Menschwerdung;
- *wie viele* fossile hominine Vorläuferformen gab es, und
- *wie* verlief die evolutive Entstehung unseres spezifisch menschlichen Merkmalgefüges (insbesondere Geschichtlichkeit, Sprache, Moral)?

Zielsetzung des vorliegenden Beitrags ist es, in aller gebotenen Kürze einige Prinzipien und Methoden der Paläoanthropologie darzulegen und das Natur-Kultur-Wesen Mensch als „*another unique species*“ *sensu* Robert FOLEY (1987) – eine andere einzigartige Spezies der *Ordo Primates* – zu kennzeichnen.

Aufgrund des rapiden Methodenfortschritts der letzten Jahrzehnte und des Wechsels des stammesgeschichtlichen ‚Jeweilsbildes‘ könnten

Außenstehende den Eindruck gewinnen, dass die Paläoanthropologie eine prinzipienlose Wissenschaft sei. In der Tat besitzen phylogenetische Hypothesen aufgrund neu entdeckter Fossilfunde und innovativer Methodenansätze eine kurze ‚Halbwertszeit‘ respektive hohe Verfallsrate. Es wäre aber völlig verfehlt, die Paläoanthropologie bei voller Ausschöpfung der methodischen Möglichkeiten sowie Respektierung der Grenzen des Methodeninventars deshalb als wenig seriöse Disziplin abzuwerten. Man könnte den raschen Wandel der Modelle ja auch als Folge und Ausdruck der besonderen Innovativität und Dynamik des Faches werten, was aber blauäugig wäre, denn es ist nicht zu bestreiten, dass Fossilfunde und paläoanthropologische Befunde bisweilen journalistisch voreilig ‚vermarktet‘ werden, dass es sich um eine hochgradig *fossil and media driven science* handelt. Schlagzeilen in *Der Spiegel* wie: „Großer Kampf um kleine Kerle. War der berühmte „Hobbit“ von der Insel Flores ein Krüppel oder der Vertreter einer neuen Menschenart? Der Forscherstreit geht in die nächste Runde“ – oder: „Fossilien lassen menschlichen Stammbaum wackeln“ [...]. Nicht direkt aus Afrika, wie zuvor angenommen, sondern über Asien wanderten die ersten Europäer ein“, belegen angebliche oder tatsächliche Fehleinschätzungen, ständigen Wandel und harte Kontroversen. Letztere prägen das Image einer ‚flüchtigen‘ Wissenschaft und diskreditieren die ‚Glaubwürdigkeit‘ (engl. *credibility*) der Paläoanthropologie. Sie vermitteln in der Öffentlichkeit den Eindruck, die Paläoanthropologen hätten – in wissenschaftlicher Hinsicht – „Prinzipien wie Segelschiffe“, soll heißen, dass sie sich mit jedem neuen Fossil und jeder neuen Datierung in die Richtung bewegen, in die der „öffentliche Wind“ bläst. „*Simple curiosity*“ *sensu* Gaylord G. Simpson (vgl. WHITE 2000) ist keine hinreichende Basis für anerkannte paläoanthropologische Wissenschaft, wohl aber für Karrieristen, die dieses Fach offenbar stärker anzieht als andere Disziplinen. Deren maximale persönliche Bedrohung lautet offenbar: „Du kommst nicht ins Fernsehen!“ Die gegenwärtigen Wissenschaftsstrukturen sind an dieser Entwicklung nicht ganz schuldlos, denn die Gratwanderung zwischen Elfenbeinturm und Öffentlichkeit wird zunehmend schwieriger, zumal die die Forschung finanzierenden Institutionen die intensive mediale Umsetzung wissenschaftlicher Befunde als evaluationsrelevant werten. Im Informationszeitalter ist es deshalb nicht unerwartet, dass die „Ökonomie der Aufmerksamkeit“ *sensu* Stephan FRANCK (1998) diejenige biologische Disziplin, die unser eigenes Werden und Sein betrifft,

besonders prägt; es verwundert nicht, dass die Paläoanthropologie aufgrund übermäßigen populärwissenschaftlichen Interesses und der Neigung seiner Vertreter, dieses intensiv zu bedienen, von außen häufig als das wahrgenommen wird, was sie bis zur Mitte des letzten Jahrhunderts auch weitestgehend war, eine ideographische, narrative Wissenschaft (vgl. auch WHITE 2000; HENKE UND ROTHE 2006; HENKE 2007).

Eine detaillierte ‚Innenschau‘ des Faches kommt jedoch zu einem ganz anderen Befund, denn der wissenschaftliche Fortschritt der letzten Dezennien kennzeichnet die Paläoanthropologie als eine faktenreiche, höchst innovative, theoriegeleitete Wissenschaft, als „begründete“ Stammesgeschichtsforschung, was nachfolgend verdeutlicht werden soll (HENKE UND ROTHE 1994, 1999a, 2003; HENKE UND TATTERSALL 2007).

2. Prinzipielles und Methodisches

2.1 Fachliche Vernetzung und innovative Trends

Wissenschaftshistorische Trends in der Paläoanthropologie sind der sprunghafte Anstieg neuer Fossilfunde aufgrund systematisch geplanter und durchgeführter Grabungen (Stichwort GPS – *Global Positioning System*), die zunehmend fächerübergreifende Bearbeitung stammesgeschichtlicher Probleme (Multi- und Interdisziplinarität) mit positiven Konsequenzen für die Methodologie und empirische Forschung sowie die sprunghaften Innovationstrends und die wachsende Bedeutung zahlreicher Disziplinen wie Taphonomie, phylogenetische Systematik, Funktions- und Evolutionsmorphologie, Paläoökologie, Soziobiologie, Paläogenetik und Archäometrie für die Lösung evolutionsbiologischer Fragen (vgl. HENKE UND ROTHE 1994, 2003; HENKE 2005, 2006a, b, 2007; HENKE UND TATTERSALL 2007).

Entgegen landläufiger Meinung ist die Stammesgeschichte an Fossilien, also an versteinerten Überresten früherer Lebewesen, nicht direkt erfahrbar. Fossilien sind zwar – trotz molekularbiologischer Befunde – unerlässliche Belege für stammesgeschichtliche Prozesse, sie liefern jedoch keine unmittelbare faktische Information über den Ablauf der Evolution. Das wird insbesondere dadurch deutlich, dass Fossilien in der Vergangenheit häufig verkannt oder eklatant missinterpretiert wurden; man denke nur an den ‚*Homo diluvii testis*‘, Johann Jakob Scheuchzers ‚armen Sünder‘, der sich als Skelett eines Rie-

sensalamanders herausstellte, ferner die für die Konstituierung der Paläoanthropologie so folgenreich fehldiagnostizierte Piltdown-Fälschung (‚*Eoanthropus dawsoni*‘; vgl. SPENCER 1990a, b) oder Noel Boaz’ Fehlinterpretation einer Delfinrippe aus Nordwest-Afrika als hominoide Clavicula, von Tim White hämisch als „*Flipperpithecus*“ bezeichnet. Phylogenese ist also nie an den Funden selbst abzulesen, und auch der Zuwachs an Fossilien bringt nicht automatisch mehr Klarheit über stammesgeschichtliche Abläufe, sondern bewirkt bisweilen sogar das Gegenteil, d.h. lange Zeit für ‚wahr‘ gehaltene phylogenetische Vorstellungen mussten aufgrund neuer Funde und Befunde verworfen werden. Menschen sind ständig nach „Wahrheiten“ suchende, auch in der Paläoanthropologie.

Wer als Paläoanthropologe etwas über die Menschwerdung erfahren will, hat im Rahmen der Darwinschen Evolutionstheorie bzw. des seither stetig fortentwickelten Gebäudes der Systemtheorie der Evolution Hypothesen zu formulieren, und er hat auf der Basis geeigneten Methodeninventars den Versuch zu unternehmen, die Hypothesen zu verifizieren oder zu falsifizieren. Selbstverständlich ist auch der quantitative Aspekt, die Anzahl fossiler Fundstücke, für die phylogenetische Rekonstruktion wesentlich. Man kann aber zuverlässig prognostizieren, dass der Fossilreport stets defizitär bleiben wird; darüber hinaus ist die Suche nach dem ‚*missing link*‘, dem Bindeglied zwischen Menschenaffen und Mensch, ein überaus fragwürdiges Konzept, und zwar in der Hinsicht, als es paläoanthropologisch nach kladistischen Vorstellungen nur um den „*most recent common ancestor*“ (MRCA), den letzten gemeinsamen Vorfahren, und die Bestimmung des Gabelungspunktes der zu den Schwestertaxa (Adelphotaxa) führenden Stammlinien von afrikanischen Menschenaffen und Menschen gehen kann (ROTHE UND HENKE 2006).

Der rapide Anstieg von Hominidenfossilien ist nicht zufällig; er geht auf eine präzise geologische und archäologische Exploration und Planung von Feldstudien in fundträchtigen Regionen zurück. Dennoch hängt der Erfolg jeder Grabungsexpedition, insbesondere das Auffinden von Hominidenfossilien, d. h. der ‚*Nuggets*‘ jeder Grabung, von vielen Zufallsfaktoren ab. Grabungskompetenz, Fleiß und Ausdauer sind zwar wichtige Voraussetzungen für den Erfolg, aber keineswegs eine Erfolgsgarantie. Was die wissenschaftliche Analyse und Interpretation von Fossilien betrifft, so ist das Vorurteil zu widerlegen, dass Laborarbeit die gegenüber Feldstudien entschieden

weniger anspruchsvolle Art der Forschung sei; sicherlich ist sie meist die weniger spektakuläre. Wer als Paläoanthropologe Ruhm ernten will, muss offenbar graben – nur dann erlangt er die gewünschte Aufmerksamkeit, die „unwiderstehlichste aller Drogen“ (FRANCK 1998). Um es salopp zu formulieren: „Adventure sells“; – aber bei näherem Hinsehen nehmen sich die Abenteuer im 3. Jahrtausend als kalkulierbar und risikofrei aus, es sei denn, man kommt – wie zu Goldgräberzeiten – seinen Kollegen in den Claims in die Quere (vgl. WHITE 2000; KALB 2001). Offenbar bedarf es sowohl höchst effizienter Feldstudien als auch exzellenter Laborstudien, um dem Prozess der Menschwerdung nachzuspüren.

Der Systemansatz zur Analyse der Stammesgeschichte des Menschen (vgl. Abb. 1) verdeutlicht, dass wir, ausgehend von einer Kontrolltheorie, d. h. den allgemeinen Evolutionsprinzipien, über eine operationale Theorie zu biologischen

Modellen kommen, die über eine sog. Mittlertheorie aufgrund empirischer oder quasi-empirischer Tests „Fenster zur Vergangenheit“ öffnen. Da die Ansprüche der Paläoanthropologie hoch gesteckt sind, ist das Fach auf die intensive Kooperation mit Nachbardisziplinen (Abb. 2) angewiesen. Eine intensive interdisziplinäre Vernetzung kennzeichnet deshalb die wachsende Attraktivität des Faches, das weit über eine reine Fossilkunde hinausgeht (HENKE UND ROTHE 2006; HENKE 2007). Was die aktuellen Wissenschaftstrends betrifft, die innovativen Felder der Paläogenetik (HUMMEL 2003, 2007; BURGER 2007) und Archäometrie (WAGNER 2007b), so befindet sich die gegenwärtige Forschung in einem sehr dynamischen Prozess. Es bleibt jedoch abzuwarten, ob es uns gelingen wird, taxonomische Fragen der Homininen-Evolution mittels alter DNA (aDNA) zweifelsfrei zu lösen, das Ticken der „Molekularen Uhr“ zuverlässig zu erfassen oder den „Speiseplan“ und die

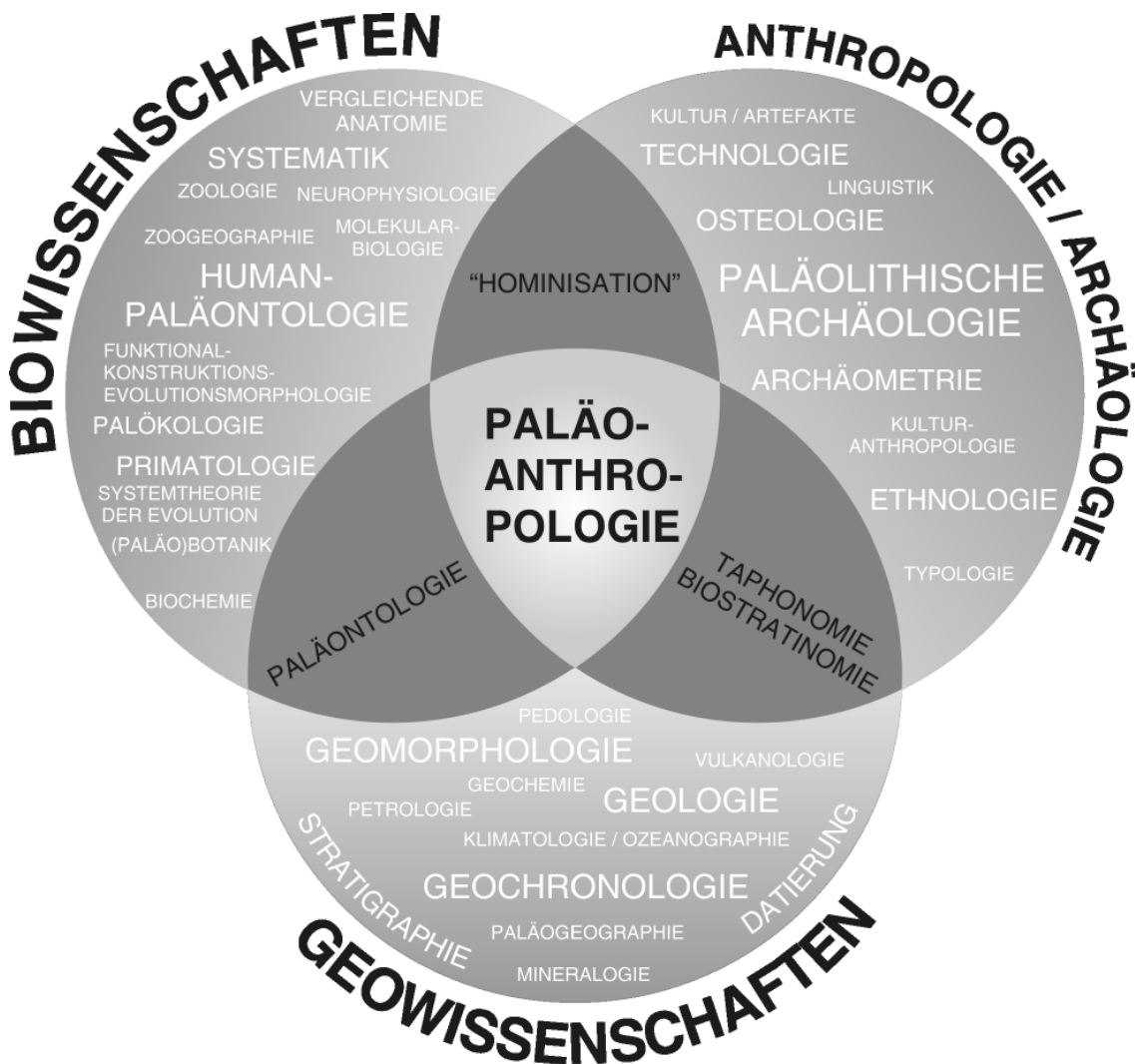


Abb. 2 VENN-Diagramm, das die Beziehungen jener Disziplinen aufzeigt, die an der Erforschung der Stammesgeschichte mitwirken [nach HENKE und ROTHE (1994), und HENKE und TATTERSALL (2007), modifiziert].

Erkrankungsmuster fossiler Homininen mittels molekularbiologischer, biochemischer und biophysikalischer Verfahren präzise zu rekonstruieren (KRINGS ET AL. 1997; TEMPLETON 2006; KRAUSE ET AL. 2007). Die Konkurrenz, die die molekularbiologischen *High-Tech*-Laboratorien den bisweilen etwas verstaubt anmutenden osteologischen Laboren machen, ist begrüßenswert und stimulierend – denn Konkurrenz belebt das Geschäft. Die Leistungsfähigkeit „klassischer“ Disziplinen wie die Morphologie – man denke nur an moderne bildgebende Verfahren, z. B. Rasterelektronen-Mikroskopie (REM), 3D-Computertomographie (CT), Magnetresonanztomographie (MRT), Röntgen-Kinematographie, Virtuell Imaging (VI) (ULHAAS ET AL. 2005; ZOLLIKOFER UND PONCE DE LEON 2005; ULHAAS 2007), – aber auch die Systematik mit ihren komplexen verwandtschaftsanalytischen Methoden (Phylogenetische Systematik, Evolutionäre Taxonomie, Numerische Taxonomie) sollte man jedoch in ihrer Bedeutung nicht unterschätzen (WIESEMÜLLER ET AL. 2003; HARDT ET AL. 2006; HENKE UND TATTERSALL 2007; ROTHE UND HENKE 2001a).

Ferner eröffnet nur der Vergleich mit rezenten Primaten, die den Vorzug der allseitigen Erforschbarkeit haben, Möglichkeiten, die stammesgeschichtlichen Adaptationen des Menschen adäquat zu interpretieren. Ethologische Freiland- und Laborforschungen sind essentiell, um die Wechselbeziehungen zwischen den Komponenten der Organismen und des Lebensraumes und damit letztlich auch die hypothetische ökologische Nische der frühen Homininen zu rekonstruieren (BOESCH UND BOESCH-ACHERMANN 2000; KAPPELER 2005; MEDER 2007). Um ein stammesgeschichtliches Szenario zu erstellen und evolutionsökologisch relevante Aussagen über Vorläufer unserer Spezies zu treffen, gilt es, diese zunächst überhaupt erst einmal aufgrund ihrer morphologischen Eigenheiten zu identifizieren. Damit erlangt die älteste Disziplin der Biologie, die Systematik, die in den 1960er Jahren schon fast abgeschrieben schien, wieder erhebliche Bedeutung (WÄGELE 2000; WIESEMÜLLER ET AL. 2003).

2.2 Zur Rekonstruktion phylogenetischer Beziehungen

Systematik ist zunächst ein Mittel zur „Beherrschung der Mannigfaltigkeit der Organismen“ (aber auch unbelebter Dinge, wie z. B. Mineralien) oder – bezogen auf die Biologie – die Theorie und Praxis in der Aufdeckung und Wiedergabe der Ordnung der lebenden Natur. Systematik setzt

Klassifikation der zu ordnenden Organismen (oder Objekte) voraus, d. h. die genaue Analyse ihres Erscheinungsbildes. Diese fußt auf Merkmalen, also auf gesondert erfassbaren, abgrenzbaren Eigentümlichkeiten oder Eigenschaften, die ihren Träger kennzeichnen und ihn zu beschreiben erlauben. Eine fundamentale Methode biologischer Forschung ist der Vergleich anhand deskriptiver oder messbarer morphologischer, anatomischer, physiologischer, serologischer, molekularbiologischer oder ethologischer Eigenschaften oder „Merk-Male“, die man 1. bemerkt, 2. sich merkt und auf die man 3. auch andere aufmerksam macht – mit anderen Worten: eine Einheit, die man beobachtet, festlegt und mitteilt (WERNER 1970).

Erst die Kenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse zwischen Organismen bzw. systematischen Gruppen ermöglicht die Konstruktion von Stammbäumen bzw. phylogenetischen Verwandtschaftsdiagrammen (ROTHE UND HENKE 2006; WIESEMÜLLER ET AL. 2003). Da die unüberschaubare Mannigfaltigkeit der pflanzlichen und tierischen Organismen in der Phylogenese über die fortlaufende Spaltung von Arten entstand, ist die Vielfalt der Organismen Ausgangspunkt der Systematik. Grundeinheit der Evolution ist die Art. Die kontroverse Diskussion über Artbegriff und Evolutionsvorstellungen kann hier nicht vertieft werden, ebenso wenig wie Ansätze der unterschiedlichen Schulen biologischer Klassifikation (WÄGELE 2000; ROTHE UND HENKE 2001, 2006; WIESEMÜLLER ET AL. 2003). Sie sind aber essentiell, um die Vielfalt der hypothetisierten Speziationsprozesse während der Hominisation zu verstehen, denn erst auf dieser Ebene werden die gravierenden Diskrepanzen in den Stammbaummodellen transparent und nachvollziehbar (HARDT UND HENKE 2007). Lästereien behaupten, Stammbäume seien wie Blumensträuße – schön anzusehen, aber schnell verwelkt. Recht haben sie – und das wusste schon Darwin (1871, dt. Übersetzung 1982, S. 262): „Falsche Tatsachen sind äußerst schädlich für die Wissenschaft, denn sie erhalten sich oft lange; falsche Theorien dagegen, die einigermaßen durch Beweise gestützt werden, tun keinen Schaden, denn jedermann bestrebt sich mit löblichem Eifer ihre Unrichtigkeit zu beweisen. Und wenn die Arbeit getan ist, so ist der Weg zum Irrtum gesperrt, und der Weg zur Wahrheit ist oft in demselben Moment eröffnet.“ Der Ansatz ist wegweisend, aber es bedarf unter Wissenschaftlern keines Hinweises, dass das Wort Wahrheit als philosophischer Begriff in den Registern der Werke aller Philosophen viel Raum einnimmt (vgl. hierzu auch CHARGAFF 2002).

Die phylogenetische Rekonstruktion nimmt auf die definierten (jedoch in der Paläoanthropologie stark umstrittenen) Arten und deren Merkmalsausprägungen Bezug und folgt einer Serie logischer Schritte; einige sind in der Abb. 3 festgehalten. Zunächst werden *Morphoklines*, d. h. Gradienten der Merkmalsentwicklung, ermittelt. Dann wird die Richtung des Gestaltwandels, die *Polarität*, bestimmt. Dabei wird davon ausgegangen, dass sich die Ausprägung verschiedener Merkmale von einem ursprünglichen Merkmalsstatus über Zwischenstadien zu abgeleiteten Ausprägungen entwickelt. Alle Artbildungsmodelle setzen für die Entstehung neuer Arten die Entwicklung evolutiver Neuheiten – abgeleitete Merkmale oder Apomorphien – voraus, weshalb die Stammbaumrekonstruktion allein auf diesen – im Gegensatz zu

den ursprünglichen Merkmalen, den Plesiomorphien – aufbaut.

In einem weiteren Schritt erfolgt die *Konstruktion eines Kladogramms*, d. h. einer Baumgrafik, wobei am einfachsten von einem polarisierten Morphokline ausgegangen wird und jene Arten, die ein oder mehrere Merkmale gemeinsam haben, auf demselben Ast des Kladogramms angeordnet werden. Damit wird angedeutet, dass sie miteinander näher verwandt sind als mit Spezies, mit denen sie keine Neuerwerbungen teilen.

Dass die Dinge *in praxi* weit komplexer sind, zeigt sich immer dann, wenn sich mehrere Kladogramme ergeben, d. h. widersprüchliche Lösungen, wobei dann nach dem sog. *Sparsamkeits- oder Parsimonieprinzip* die einfachste Lösung als die wahrscheinlichste angenommen wird. Das „Ockham’s razzor“ nur ein methodischer Kompromiss in Ermangelung besser geeigneter Vorgehensweisen ist, versteht sich von selbst.

Der nächste Schritt ist die *Konstruktion des Stammbaumes*. Kladogramme sind keine Stammbäume! Um einen Stammbaum zu erhalten, bedarf es weiterer Analyseschritte. Das dabei anzuwendende Prinzip basiert auf der maximalen Nutzung von Informationen, die nicht aus dem Kladogramm selbst abzulesen sind. Dazu gehören Angaben zur Stratigraphie, Chronologie und geographischen Verbreitung eines Taxon. Diejenige Stammbaum-Hypothese, die die meisten Informationen kompatibel miteinander vereint, hat den höchsten Wahrscheinlichkeitsgrad. Aufgrund neuer Informationen „wackelt“ ein Stammbaum nicht selten schon nach kurzer Zeit – das ist im Rahmen der Erwartung.

Abschließend erfolgt die *Erstellung eines Szenarios*. Die Zeichnung eines umfassenden Lebensbildes unter Berücksichtigung des „*life-history*“-Konzepts (HEMMER 2007) erfordert die konzertierte Aktion aller paläoanthropologisch relevanten Disziplinen: So wird uns nur der Vergleich mit heute lebenden Primaten zuverlässige Modelle über die Fortbewegungsweise unserer Vorfahren ermöglichen; nur der ethnoarchäologische Vergleich mit rezenten Wildbeutern kann uns hinreichende Informationen zur Rekonstruktion früherer Lebensweisen liefern; nur mittels der Methoden der Taphonomie – im Deutschen häufig etwas unzutreffend als „Begräbniswissenschaft“ bezeichnet – werden wir die biostratigraphischen Prozesse der Fossilisation und Fossildiagenese nachvollziehen können; d. h. mit elaborierten Verfahren wird der Übergang eines Organismus von der Biosphäre in die Lithosphäre, also in die Versteinerung, rekonstruiert. Nur die Paläogeologie und -geographie

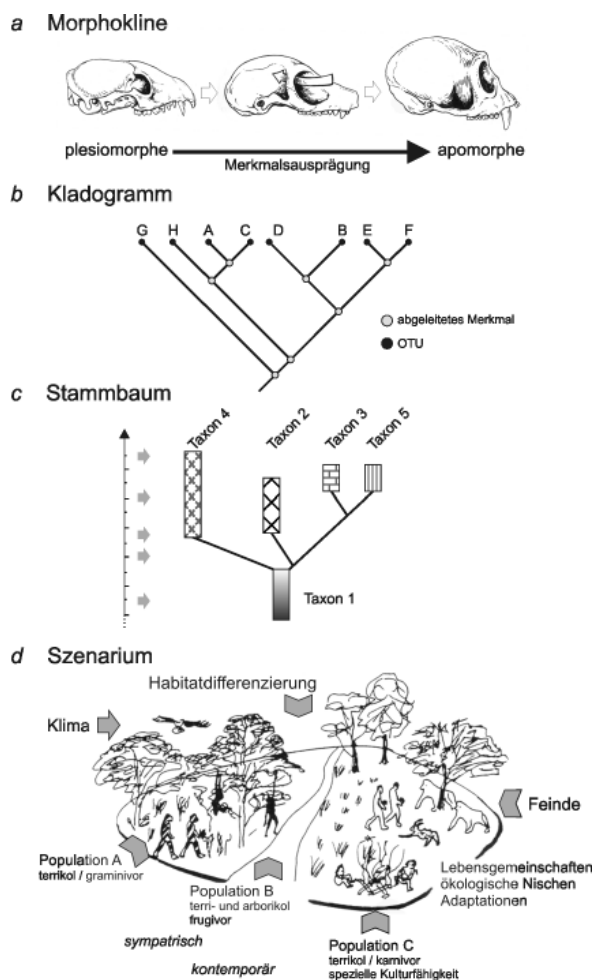


Abb. 3 Von der Merkmalsanalyse zum Szenario; Schritte der phylogenetischen Rekonstruktion:
a Bestimmung eines Morphokline,
b Konstruktion eines Kladogramms,
c Konstruktion eines Stammbaums,
d Erstellung eines Szenarios

(nach HARDT et al. 2006, aus HENKE u. ROTHE 1994, modifiziert).

können die in vor- und frühgeschichtlicher Zeit existierenden Migrationswege der Homininen in Zusammenarbeit mit der Paläontologie und Zoogeographie aufzeigen, und in jüngerer Zeit schicken sich auch Molekularbiologen an, diese Aufgabe tatkräftig mit populationsgenetischen Vergleichsanalysen zu unterstützen (RICHARDS 2002; JOBLING ET AL. 2004; BURGER 2007). Nur in der Paläopathologie und Epidemiologie Geschulte werden in der Lage sein, über die Krankheitsbelastungen unserer stammesgeschichtlichen Vorfahren fundiert zu urteilen und erste Hinweise auf soziale und medizinische Hilfe sowie auf Seuchen und ihre selektiven Wirkungen finden; nur mittels ausgefeilter Verfahren der Archäometrie, d. h. mikro- und makromorphologischer sowie biophysikalischer und -chemischer Ansätze, werden wir die Fossilien differentialdiagnostisch richtig deuten und Fehlerurteile minimieren können. Noch viele weitere Disziplinen wären hier zu kennzeichnen (vgl. Abb. 2), eines sollte aber bereits deutlich geworden sein: Nur durch das Zusammenwirken unterschiedlicher Disziplinen der Feld- und Laborforschung werden wir der Herausforderung der Evolutionsbiologie gewachsen sein, den einmalig abgelaufenen, realhistorisch-genetischen Prozess der Menschwerdung angemessen, d. h. nachhaltig und dauerhaft, zu rekonstruieren.

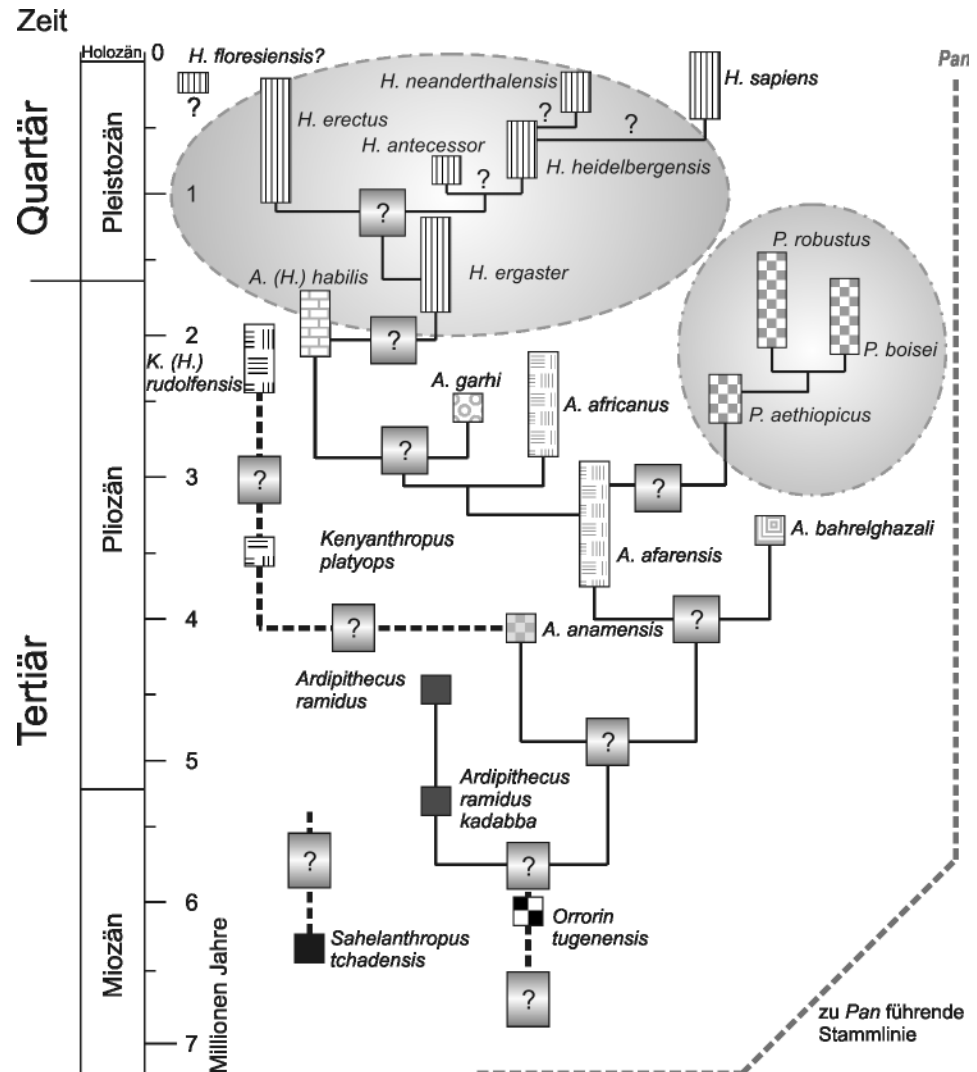
2.3 Raumzeitliche Verortung homininer Fossilien

Die Verortung des Hominisationsprozesses in Raum und Zeit kann auf zwei Wegen erfolgen, einerseits durch die vergleichende Analyse lebender Primaten, andererseits durch die Analyse und Interpretation von Hominidenfossilien. Da Primaten in den ihnen angestammten Lebensräumen relativ selten fossilisierten, gehören Sie zu den seltenen paläontologischen Funden. Die Wahrscheinlichkeit für den Übergang von der Biosphäre in die Lithosphäre hängt von der Sequenz biologischer, chemischer und physikalischer Transformations- bzw. Dekompositionsvorgänge ab, die Gegenstand der Taphonomie sind (SHIPMAN 1981; ROTHE und HENKE 2001b; HARDT ET AL. 2007). Die systematische Dekodierung umfasst alle postmortalen biostratigraphischen und fossildiagenetischen Veränderungen des Individuums von seiner definitiven Einbettung bis zur Entdeckung. Die Paläoökologie analysiert all jene Prozesse, die einen Organismus während seiner Lebensspanne beeinflusst haben; sie rekonstruiert die *ökologische Nische*, wobei die Taphonomie als integraler Bestandteil der Paläoökologie verstanden wird (PIANKA 1988; ETTER 1994; NENTWIG 2007a, b).

Das Alter eines Fossils, das mit relativen (z.B. Biostratigraphie; Fluormethode) und absoluten Datierungsverfahren (radiometrische und nicht-radiometrische Methoden; vgl. WAGNER 2007a, b) bestimmt werden kann, ist eine zusätzliche Information gegenüber einem rezenten Fund; es erlaubt die Korrektur der relativen Lage der Verzweigungen von Stammbäumen (RIEDL 1975). Molekularbiologische Verfahren haben seit den 1960er Jahren (GOODMAN 1962, 1963; SARICH 1971; JOBLING ET AL. 2004) unsere chronologischen Vorstellungen stark verändert (man denke nur an die *late divergence*- versus *early divergence*-Kontroverse um die Abzweigung der zum Menschen führenden Stammlinie; vgl. HENKE und ROTHE 1994). Nach heutigen Befunden der Molekularen Uhr wird das Alter des letzten gemeinsamen Vorfahren von Menschenaffen und Homininen auf 5,5 bis 8 Millionen Jahre geschätzt, erfolgte gegenüber alternativen Vorstellungen (*Ramapithecus*-Modell) also erst relativ spät. Die bislang ältesten Fossilien, die – wenn auch höchst umstritten – der Homininen-Linie zugeordnet werden, haben ein Alter von ca. 6 Mill. Jahren und stammen aus Afrika, wo übrigens schon Darwin aufgrund der verwandtschaftlichen Nähe des Menschen mit den Gattungen *Pan* und *Gorilla* den Ursprung vermutete. Die schon viele Dezennien währende Suche nach dem ‚Urahn‘ der Stammlinien der Hominini und Panini/Gorillini und die zahlreichen Propagierungen der ältesten Vertreter der zum Menschen führenden Linie, angefangen 1924 beim Taung-Kind (*Australopithecus africanus*) über „Lucy“ (*Australopithecus afarensis*) sowie *Australopithecus garhi* und *Australopithecus anamensis* bis hin zu *Ardipithecus ramidus kadabba*, *Orrorin tugenensis* oder dem höchst umstrittenen *Sahelanthropus tchadensis* (vgl. Abb. 4) demonstrieren einerseits, wie lückenhaft der Fossilreport ist, und andererseits, wie uneinheitlich das verfügbare Methodeninventar zur Kennzeichnung fossiler Taxa und zur Rekonstruktion phylogenetischer Prozesse appliziert wird (VRBA 2007). Auch hinsichtlich der molekularbiologisch ermittelten zeitlichen Tiefe unseres Eigenwegs besteht offenbar aufgrund neuerer paläontologischer Daten Unsicherheit, wie die mit den molekulargenetischen Gabelungshypothesen nicht im Einklang stehende Interpretation des jüngst entdeckten miozänen Gorilla-Verwandten *Chororapithecus abyssinicus* (SUWA ET AL. 2007) zeigt.

Während die Paläoanthropologen den meisten *Australopithecus*-Taxa heute nur noch eine marginale Rolle im Rahmen der Hominisation zuschreiben, d.h. sie als aufrecht gehende Men-

Abb. 4 Splitter-Stammbaummodell aus HENKE und ROTHE (2003), modifiziert (vgl. HARDT ET AL. 2006).



schenaffen betrachten (z.B. TATTERSALL 2005), schließen andere diese und selbst die Habilinen (*Homo habilis*, *Homo rudolfensis*) mit hoher Wahrscheinlichkeit (WOOD 1996, 2006; WOOD und COLLARD 1999a, b, 2001; WOOD und CONSTANTINO 2006; COLLARD und WOOD 2007) oder gänzlich aus unserer Vorfahrenschaft aus (vgl. SENUT 2007). Dabei hatte Tobias (1989a, b) so zahlreiche und z.T. auch sehr glaubwürdige Argumente für den Homininenstatus von *Homo habilis* geliefert, bis hin zur Annahme „that he could say and do“. Aber die *credibility* von *Homo habilis* bröckelte schon seit Langem (STRINGER 1986) und auch der Eigenweg innerhalb des Genus *Homo* wird sehr kontrovers diskutiert (Übersicht in HARDT und HENKE 2007). Eine nähere Betrachtung der den Analysen zugrunde liegenden Verfahren zeigt, dass sehr häufig unterschiedliche Artbegriffe (Biospezies, evolutionäre Spezies, Morphospezies, Chronos-

pezies) verwendet werden (vgl. u.a. HENNIG 1950, 1966; MAYR 1975, 1991; TATTERSALL 1986; MCHENRY 1996; WOLPOFF und CASPARI 1997; WHEELER und MEIER 2000; FUTUYAMA 2007), die voneinander abweichende kladistische und gradualistische Modelle prägen (Methodenübersicht in WÄGELE 2000; WIESEMÜLLER ET AL. 2003; ROTHE und HENKE 2001a, 2006). Während die archäometrischen Datierungsverfahren bei hinreichenden materiellen Voraussetzungen eine präzise zeitliche Zuordnung von Fossilien erlauben, bieten die phylogenetischen Rekonstruktionsverfahren eine erhebliche Breitseite für kritische Einwände. Dabei handelt es sich keineswegs nur um semantische Probleme, wie manche meinen, sondern um massive Schwierigkeiten, die „Ordnung des Lebendigen“ aufgrund morphologischer und selbst molekularbiologischer Merkmalsmuster (z.B. mtDNA) zu rekonstruieren.

2.4 Funktions- und evolutionsmorphologische Kennzeichnung fossiler Hominini

Ziel paläoanthropologischer Forschung ist es, die Hominisation als evolutive Anpassung großwüchsiger, terrestrisch lebender, omnivorer Primaten an die ökologischen Herausforderungen saisonaler tropischer Landschaften im trans-, inter- und intraspezifischen Wettbewerb zu verstehen. Nach den fossilen Quellen zeichnet sich eine Mosaikvolution ab: zunächst erfolgte – offenbar mehrfach – die Entwicklung der habituellen Bipedie, dann die Umgestaltung des Kauapparates auf Omnivorie und schließlich die exzessive Hirnentfaltung (Cerebralisierung).

Die Merkmalsanalyse von Fossilien erfasst sog. *Form-Funktion-Komplexe* (Fakultäten) und deren Beziehungen untereinander, aus denen jedoch nur hypothetisch auf die *biologische Rolle* geschlossen werden kann. In der praktischen Arbeit ergeben sich erhebliche Schwierigkeiten, die Anpassungen von Merkmalen zweifelsfrei nachzuweisen. Hierzu ist immer der Abgleich mit lebenden Organismen notwendig (Abb. 5), da über die Adaptationen (Prozesse und Zustände) nur Hypothesen formuliert werden können. Einige Beispiele: So lässt sich aus dem auffällig tiefen Handwurzelkanal von *Australopithecus anamensis* auf eine extrem starke Greiffunktion schließen. Da diese pliozäne Spezies bereits habituell biped

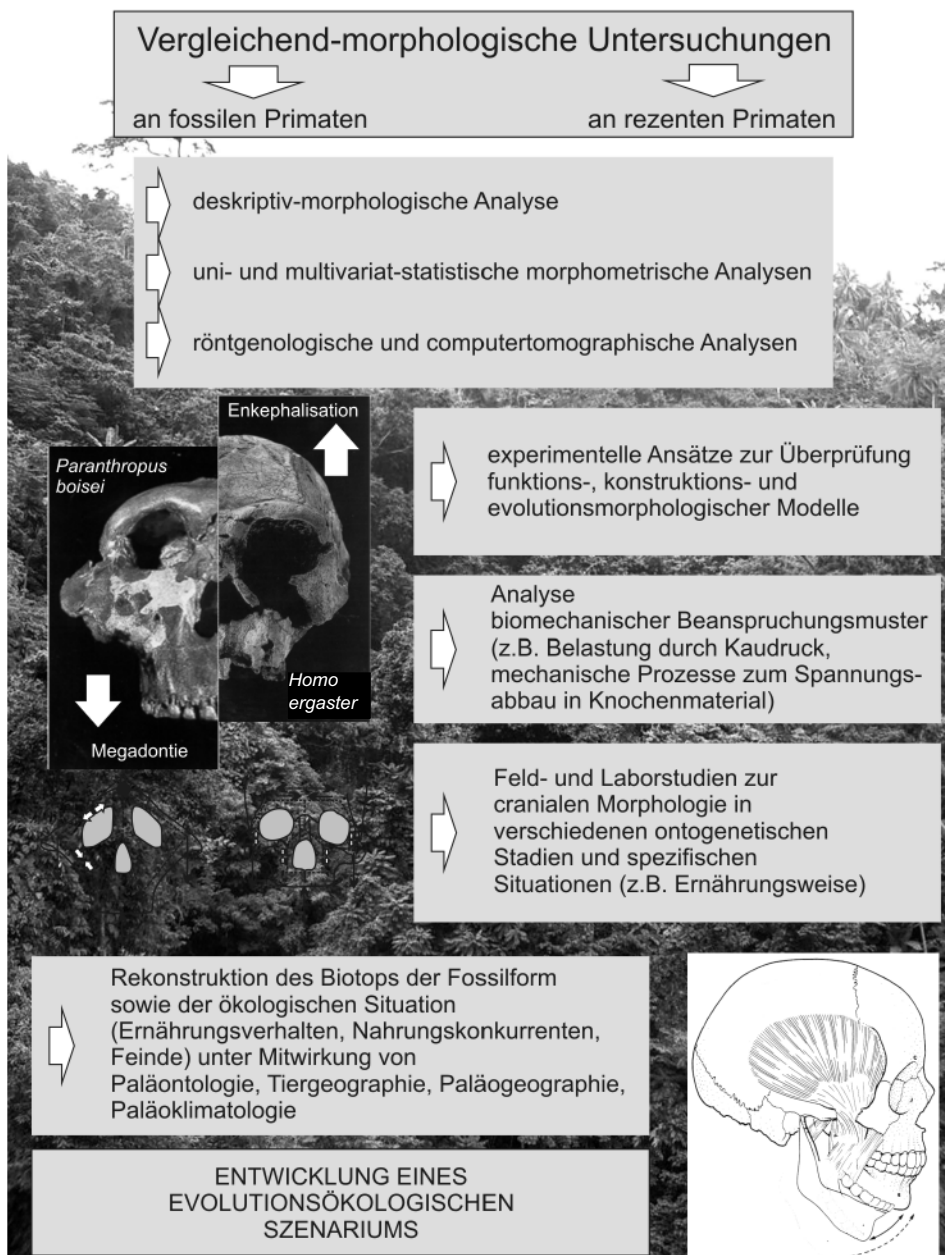


Abb. 5 Vergleichend-morphologischer Ansatz der Paläoanthropologie, illustriert am Beispiel der Analyse der Kranialmorphologie fossiler und rezenter Homininen (nach HARDT und HENKE 2007, modifiziert).

war, ist zu vermuten, dass *anamensis* noch teilweise arborikol lebte. – *Verhaltensfossilien* wie die Fußspuren in der vulkanischen Asche von Laetoli lassen Rückschlüsse auf Schrittlänge und Körpergewicht von *Australopithecus* zu. – Computertomographisch gemessene Kompaktadicken der Extremitätenknochen bei Neandertalern belegen deren enorme körperliche Stärke. – Außer der Makromorphologie (Kauflächen, Höckerstruktur) geben z.B. mikromorphologische Befunde an Zähnen (z.B. Abkauungsspuren, Zahnschmelzdicken) Aufschluss über Ernährungsweisen (HENKE und ROTHE 1997; ULHAAS ET AL. 2004; ULHAAS 2007) und Habitatpräferenzen. – Sexualdimorphismen erlauben Rückschlüsse auf Verhaltensmuster der Geschlechter und Vergesellschaftungsformen früher Hominini. – Ausgeheilte Pathologien und intentionale Bestattungen lassen auf entwickelte Kooperationsstrukturen und soziale Kompetenz schließen. – 3D-analytische Verfahren und das Arsenal bildgebender Diagnostik (ZOLLIKOFER und PONCE DE LEON 2005; ULHAAS 2007) eröffnen die Möglichkeit, wie Preziosen gehütete, rare Fossilien durch digitale Modelle einem breiteren Untersucherkreis zugänglich zu machen. Aufgrund der damit gegebenen Kontrolle sollte das kein Desiderat bleiben! Ansätze wie das Verbundsystem TNT (The Neanderthal Tools) inkl. NESPOS - Neanderthal Studies Professional Online Service sind aussichtsreiche Perspektiven, um zu einer intersubjektiven Beurteilung des Fossilreports zu gelangen (http://www.the-neanderthal-tools.org/?page_id=13).

In jüngerer Zeit gewinnt in der Paläoanthropologie die integrierte Betrachtung von „*evolution and development*“ (Abk. Evo-Devo) verstärkt Beachtung. So genannte *Life-history*-Analysen können potenzielle Ursachen für Fitnessunterschiede detektieren. Die Erfassung ontogenetischer Variablen (z.B. Größe bei Geburt, Wachstumsverlauf und -geschwindigkeit, Alter und Größe bei Fortpflanzung, Sexualproportionen, Mortalitätsmuster) ermöglicht die Ermittlung artspezifischer Parameter und diachroner Trends. In diesem Kontext stellt sich die Frage, ob z.B. die Reifung von *Homo erectus* in ähnlichem Tempo oder deutlich akzelerierter als bei *Homo sapiens* verlief (MINUGH-PURVIS und MCNAMARA 2002).

Die Synopsis aller paläoanthropologischen Befunde führt schließlich zur Rekonstruktion der *ökologischen Nische* früher Hominini, zu der alle paläobiologischen Disziplinen mit ihren Analysen, z.B. Faunen- und Florenzusammensetzung, Landschafts- und Klimarekonstruktion (u. a. Paläosole; ALVERSON 2007; RETALLACK 2007), Nahrungsres-

ourcen (Abkauungsmuster, Dentolithen, stabile Isotope; RICHARDS ET AL. 2000; GRUPE 2007; HARDT ET AL. 2007; SPONHEIMER und LEE-THORP 2007), Vergesellschaftungsformen (Sexualdimorphismus; SUSSMAN und HART 2007) beizutragen vermögen, jedoch sollte man stets L. P. Hartleys Warnung eingedenk sein: „... *the past is a foreign country, they do things differently there*“ (zit. nach FOLEY 1987, S. 78).

3. Stammbäume mit baldigem Verfallsdatum - Jeweilsbilder

3.1. „Zuwachs an Kenntnis ist Zuwachs an Unruhe“ (J. W. Goethe)

Aufgrund intensiver Feld- und Laborforschung wurde das *Jeweilsbild* unseres phylogenetischen Eigenwegs stetig modifiziert. Das gilt insbesondere für die Anzahl der Speziationereignisse. Während *Splitter* über 20 hominine Arten annehmen, gehen extreme *Lumper* von weitaus weniger Spezies aus, ja einige schließen Artspaltungen in der pleistozänen *Homo*-Linie sogar aus (Übersicht in WOLPOFF 1996-1997, 1999; HENKE 2003a, b, 2005, 2006; HENKE und ROTHE 1999a, b, 2005). Das *Splitter*-Stammbaummodell (Abb. 4; TATTERSALL 2006) macht deutlich, daß *Sahelanthropus tchadensis* (BRUNET ET AL. 2002) eng an der Basis der Homininen-Linie steht; aufgrund des Merkmalsmosaiks ist die Einbeziehung in unsere Stammlinie fraglich, denn nach WOLPOFF ET AL. (2002) liegen wenig überzeugende Befunde vor. Die Klassifikation von *Orrorin tugenensis* (SENU ET AL., 2001) an der Homininenbasis „dehumanisiert“ dagegen die *Australopithecus*-Spezies. Selbst die Glaubwürdigkeit des generischen Status von *Homo habilis* (L.S.B. LEAKEY ET AL., 1964) und *Homo rudolfensis* (ALEXEEV 1986; WOOD, 1992) steht in Frage (WOOD und COLLARD 1999a, b), so dass *H. ergaster* (GROVES und MAZÁK, 1975) als derzeit ältester, anerkannter Vertreter unserer Gattung gilt. Dass mit dem stark gewachsenen Umfang der Hypodigmata die paläoanthropologischen Probleme nicht kleiner werden, belegt das Neandertaler-Problem. Weder morphologisch noch aufgrund der mtDNA-Befunde ist endgültig geklärt, ob die Neandertaler eine eigene Art waren – und dass sie „eigenartig“ waren, ist hinlänglich bekannt (HENKE und ROTHE 1994, 1999b TATTERSALL 1995a, b, 1999, 2007; HENKE ET AL. 1996; RELETFORD 2001; HENKE 2005; ZILHÃO 2006).

Molekulargenetische Befunde haben seit den 1960er Jahren die paläoanthropologische Modellbildung erheblich beeinflusst (s.o.), aber erst mit den mtDNA-Analysen an rezenten Populatio-

nen (CANN ET AL. 1987; STONEKING ET AL. 1989) und schließlich mit der erfolgreichen Beprobung der Fossilien aus der Kleinen Feldhofer Grotte (KRINGS ET AL. 1997) und weiterer Neandertaler sowie jungpaläolithischer Skelette (u.a. OVCHINNIKOV ET AL. 2000; SERRE ET AL. 2004) gelang mit der Analyse alter DNA ein entscheidender methodischer Durchbruch (RELETHFORD 1999, 2001a, b; JOBLING ET AL. 2004; TEMPLETON 2002, 2006). Die ‚klassische‘ Cell-Artikel von 1997 mit dem Titel „*Neandertals were not our ancestors*“ belegt jedoch nur die Divergenz der mt-DNA-Linien, schließt entgegen der vermeintlich klaren Aussage des zitierten Covertitels die Neandertaler nicht gänzlich aus unserer Vorfahrenschaft aus (zur Diskussion siehe RELETHFORD 2001a; HENKE 2005).

Aufgrund der Degradation und Dekomposition alter DNA (BURGER ET AL. 1997; BURGER 2007) blieben weitere spektakuläre Befunde an noch älteren *Homo*-Fossilien bislang aus, aber man darf gespannt sein, ob zukünftig Befunde an der *heidelbergensis*- und *erectus*-Gruppe vorgelegt werden. Die Wahrscheinlichkeit dafür ist jedoch minimal. Gegenwärtig ist das Neandertaler-Genom-Projekt mit ersten Befunden auf dem ‚Wissenschaftsmarkt‘ und liefert aufgrund des Nachweises der Identität des FoxP2-Gens beim anatomisch-modernen Menschen und beim Neandertaler die ersten als spektakuläre paläoanthropologische Erkenntnisse publizierten Befunde (KRAUSE ET AL. 2007). Die Erwartung, dass genomische Analysen nukleärer DNA möglicherweise eine mangelnde Sprachfähigkeit der Neandertaler auf der Basis plesiomorpher FoxP2-Varianten bescheinigen würden (ENARD 2005), konnten durch jüngere Befunde nicht gestützt werden, denn die abgeleitete FoxP2-Variante des modernen Menschen besaßen auch schon die Neandertaler (KRAUSE ET AL. 2007) – aber wer glaubte eigentlich daran, dass Neandertaler noch nicht einer Sprache mächtig waren, wenn schon der *Homo heidelbergensis*, den einige als archaischen *Homo sapiens*, andere als Ante-Neandertaler betrachten, schon aufwändige Holzspeere für die Distanzjagd fertigte (THIEME 2005). Zur jüngeren Diskussion kognitiver Leistungen der Gattung *Homo* siehe auch CONARD (2006a, b, 2007) und HAIDLE (2006, 2007).

3.2 Die Phylogenie des Genus *Homo* – ein ewiges Puzzle?

3.2.1 Multiregionales Evolutionsmodell

Extreme ‚Lumper‘ (THORNE und WOLPOFF 1981, 1992; FRAYER ET AL. 1993; WOLPOFF 1992, 1999; WOL-

POFF ET AL. 1994a, b; WOLPOFF und CASPARI 2000) gehen davon aus, dass sich die Gattung *Homo* vor knapp 2 Mill. Jahren in Afrika entwickelte und dann sukzessive den asiatischen und europäischen Kontinent besiedelte. Ende des letzten Jahrhunderts entdeckte Fossilien aus Dmanisi (Georgien) belegten erstmals unzweifelhaft eine sehr frühe Auswanderung in die nördlichen Breiten Westasiens und deutlich später auch nach Europa (BRÄUER ET AL. 1995; ULLRICH 1998; SCHWARTZ und TATTERSALL 2002; VEKUA ET AL. 2002; TATTERSALL und SCHWARTZ 2003; RIGHTMIRE ET AL. 2005). Damit stellte sich die Frage nach der Anzahl der Speziationsprozesse innerhalb der Gattung *Homo* neu (FOLEY 1991; TATTERSALL 2000b; TATTERSALL und SCHWARTZ 2000). Die Antworten fielen sehr vielfältig aus. Die einfachste Lösung bieten nach wie vor die „Multiregionalisten“ und begründen das wie folgt: Da die Mehrzahl der *Homo ergaster/erectus*-Kennzeichen auch *H. sapiens* teilt und die wenigen Merkmalsmuster die *H. sapiens* nicht mit *H. ergaster/erectus* gemeinsam hat, als Reaktionen auf Entwicklungstendenzen in Richtung auf eine zunehmende Cerebralisation (Hirnentwicklung) und kulturelle Vielfalt, d.h. fortschreitende tradigenetische Entwicklung, zu interpretieren ist, lässt sich dem ‚multiregionalen Entwicklungsmodell‘ zufolge nur ein einziger Speziationsprozess annehmen. *H. ergaster/erectus* geht in der Art *H. sapiens* auf, da es keine deutliche Grenze, weder räumlich noch zeitlich, zwischen beiden Spezies gibt. Ständiger Genfluß und Migrationen verhinderten Speziationen, so dass die offensichtlichen zeitlichen und regionalen Bevölkerungsunterschiede der polytypischen Art *H. sapiens* anagenetisch als intraspezifische Adaptationen erklärt werden (vgl. auch Abb. 6a). *H. heidelbergensis* wäre in diesem extremen gradualistischen Modell nur eine Chrono- oder Morphospezies, eine mittelpleistozäne Entwicklungsstufe, eine regionale Variante oder Subspezies des *H. sapiens* (vgl. WOLPOFF 1999).

3.2.2 Out-of-Africa-Modell mit Hybridisierung

Aufgrund der nachweislich graduellen Veränderungen in der europäischen Linie vom frühen Präneandertaler zum klassischen Neandertaler (vgl. Abb. 6b) – sowie der von BRÄUER (1984, 1994, 2006, 2007) als Protagonist der *out-of-Africa*-Hypothese immer wieder an neuen Fossilien mit neuen vergleichend-morphologischen Befunden nachgewiesenen stufenweisen Modernisierung innerhalb der afrikanischen Linie (*grades* vgl. Abb. 7) und eventuell auch spät-archaischer Gruppen in Chi-

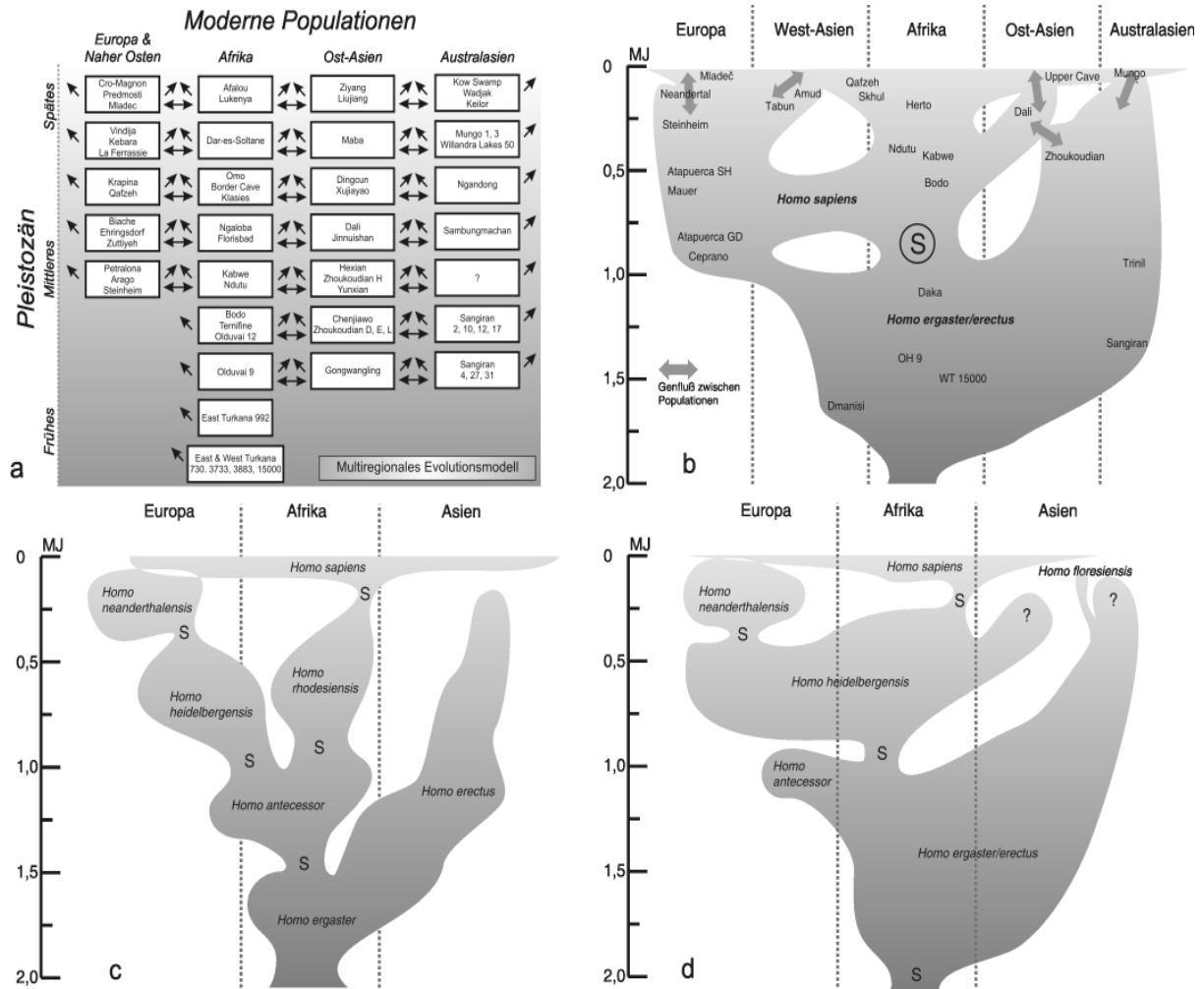


Abb. 6 Alternative Evolutions- und Migrationsszenarien:
a Multiregionales Evolutionsmodell (n. WOLPOFF 1999, modifiziert, vgl. HARDT und HENKE 2007)
b Out-of-Africa-Modell mit Hybridisierung nach BRÄUER (2006)
c Splitter-Modell mit einer afrikanischen Linie zum *H. sapiens* über *H. rhodesiensis* und einer europäischen Linie über *H. heidelbergensis* zum *H. neanderthalensis* (n. STRINGER 2003)
d „gemäßigtes“ Splitter-Modell mit *H. heidelbergensis* als afro-europäischer Vorläufer der afrikanischen und europäischen Linien (RIGHTMIRE 1998).

na (Dali, Dingcun, Maba; vgl. BRÄUER 2006, 2007; BRÄUER und SMITH 1992) erscheint die Annahme gut begründet, für die letzten 700 000 Jahre nur eine einzige Speziation zwischen *H. erectus* und *H. sapiens* anzunehmen. In diesem Modell (vgl. Abb. 6b) würde das Taxon *H. heidelbergensis* gänzlich „geschluckt“ werden, denn innerhalb der polytypischen Spezies *H. sapiens* käme ihm kein Status einer Biospezies oder evolutionären Spezies zu. Als mittelpleistozäner „früh-archaischer“ Typus nimmt er nur eine marginale Übergangsrolle in der gradualistischen Entwicklung an. Da BRÄUER (1984) stets die Hypothese einer *potenziellen* Hybridisierung der sich graduell in Afrika entwickelnden Stammlinie zum anatomisch-modernen

H. sapiens und der europäischen und nahöstlichen Neandertaler-Populationen vertreten hat, ist die taxonomische Kennzeichnung der letzten als *H. sapiens neanderthalensis* nur konsequent, wenn auch die deutliche Annäherung an die Multiregionalisten gerade im Hinblick auf die seitens der Archäometrie und Molekulargenetik eingebrachten Argumente etwas irritiert, denn ein Hybridisierungsnachweis konnte bislang nicht glaubwürdig erbracht werden. Da aber nach Auffassung vieler Paläoanthropologen die mtDNA-Befunde hinsichtlich ihrer taxonomischen Aussagekraft weit überschätzt wurden (*pro*: KRINGS ET AL. 1997; PÄÄBO ET AL. 2004; SERRE ET AL. 2004; *contra*: RELETFORD 2001a, b) stimmt Bräuers Modell sehr gut mit dem

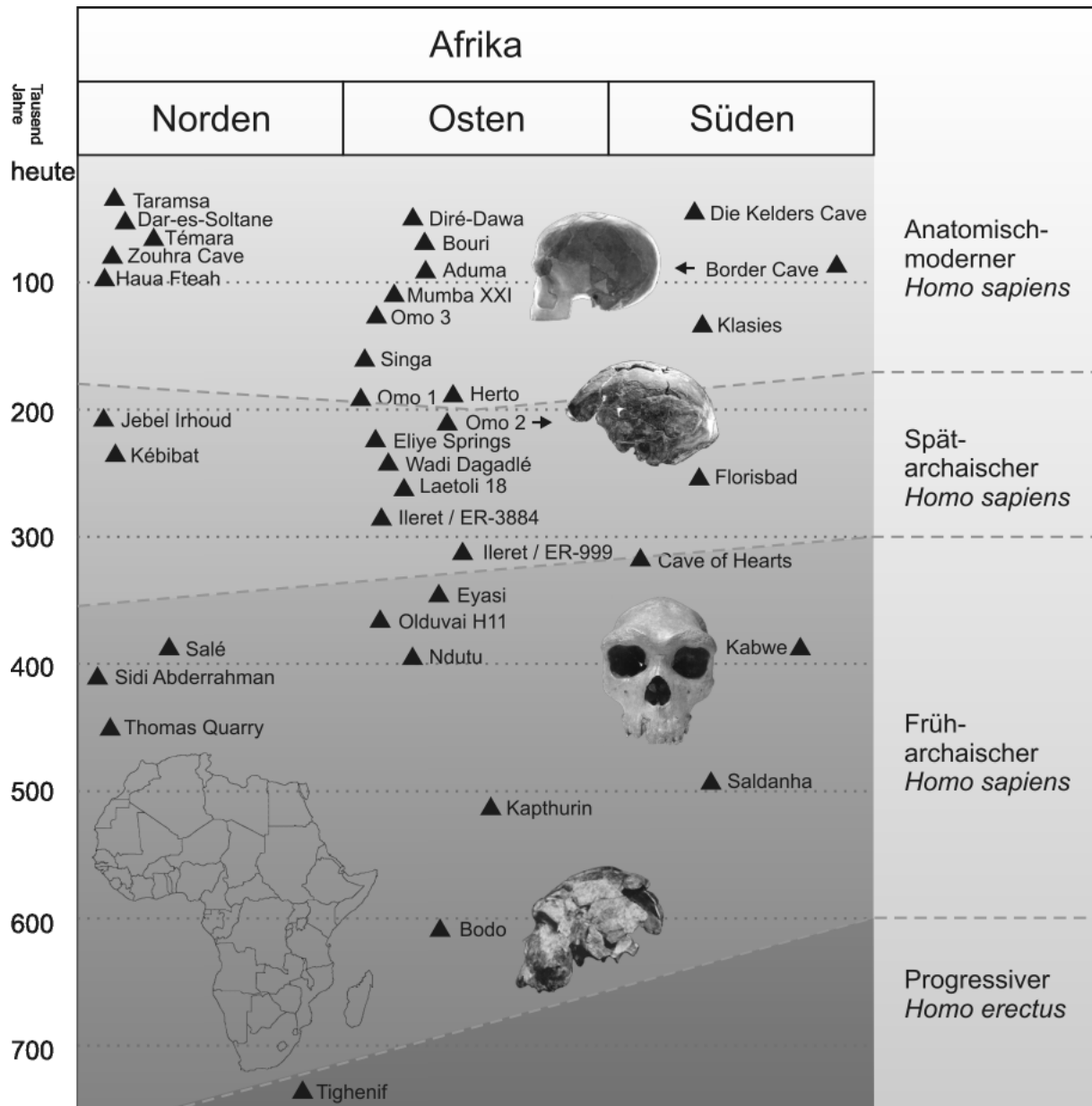


Abb. 7 Wichtige afrikanische Funde in ihrer zeitlichen Abfolge und Zuordnung zu bestimmten Taxa bzw. den graduellen Stadien des „archaischen“ *H. sapiens* nach BRAUER (1984, 2006).

von dem Molekulargenetiker RELETFORD (2001b) propagierten *mostly-out of Africa*-Modell überein (vgl. auch SMITH 2002).

3.2.3 Gemäßigte und extreme Splitter-Modelle

In dem von RIGHTMIRE (1998, 2001a, b, 2007) vertretenen ‚gemäßigten‘ Splitter-Modell (Abb. 6c) entstand *H. heidelbergensis* durch Speziation aus *H. ergaster/erectus* in Afrika und wanderte nach Europa und eventuell auch in den Fernen Osten aus, den *H. erectus* schon seit langem besiedelt

hatte. Während sich der europäische Zweig sukzessive zum Neandertaler entwickelte (*Accretion*-Modell; DEAN ET AL. 1998 HUBLIN 1998; HARVATI 2007; *contra*: HAWKS und WOLPOFF 2001), bildete sich in Afrika – ebenfalls gradualistisch – der *H. sapiens* heraus. Dieser gelangte im Spätpleistozän *via* Naher Osten nach Europa und löste die neanderthaliden Populationen ab. In diesem Modell nimmt *H. heidelbergensis* eine zentrale Rolle als anzestrale afrikanisch-europäische Stammart der Neandertaler und des modernen Menschen ein (vgl. auch Abb. 8).

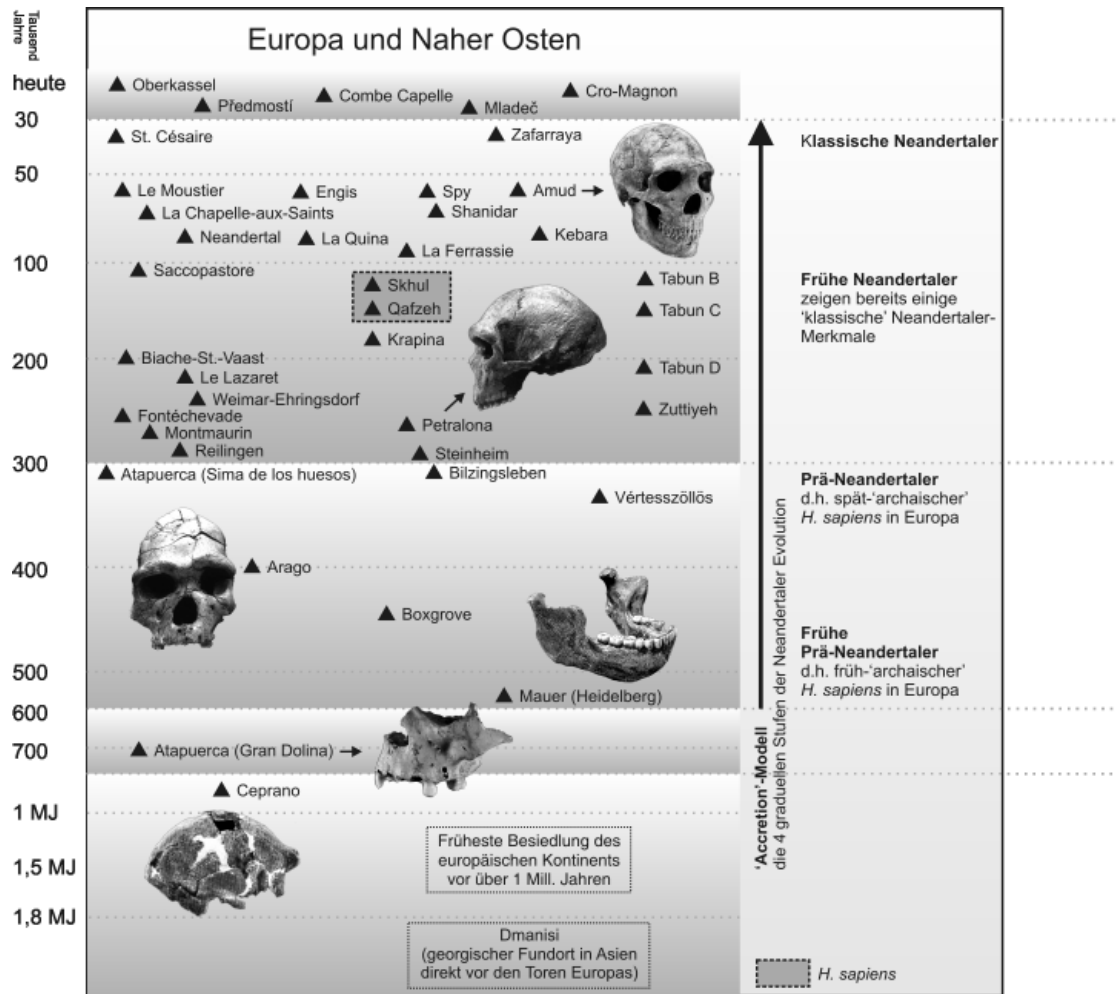


Abb. 8 Kartierung der wichtigsten europäischen Fossilfunde in ihrer zeitlichen Abfolge und Zuordnung zu bestimmten Taxa bzw. Stufen (grades) des Accretion-Modells nach DEAN ET AL. (1998) und BRÄUER (1998), aus HARDT und HENKE (2007).

Ein extremes Splitter-Modell (vgl. Abb. 6d) geht von weiteren Speziationen in Afrika aus. Danach soll sich die bislang nur in Spanien nachgewiesene, umstrittene Spezies *H. antecessor* schon in Afrika vom *H. ergaster* abgespalten haben und sehr bald nach Europa migriert sein. Diese hypothetische Art wird als Stammform von zwei Entwicklungszweigen angenommen: einerseits dem *H. heidelbergensis*, der in Afrika evolvierte und kurz darauf nach Europa gelangte, wo durch einen weiteren Speziationsprozess *H. neanderthalensis* entstand, und andererseits dem *H. rhodesiensis*, der eine ausschließlich afrikanische Spezies war und aus dem *H. sapiens* speziiert sein soll, der dann als anatomisch-moderner Mensch alle Kontinente besiedelte und die archaischen Populationen der Alten Welt ablöste. Das von STRINGER (2002) kürzlich vorgestellte Speziationsmodell ist

nach kladistischen Prinzipien äußerst problematisch, da es keine Artspaltung, sondern sukzessive Artbildungen in Europa und Afrika annimmt (STRINGER 1982, 1986, 1992, 1996; 2001, 2002; STRINGER und GAMBLE 1993; ARSUAGA ET AL. 1997). Schlösse man diese aus und nähme für die europäische Entwicklungslinie einen anagenetischen Prozess an, so wäre es nur konsequent, den europäischen *H. heidelbergensis* als *H. neanderthalensis* zu führen. Entsprechend wäre auch in Afrika *H. rhodesiensis* nicht zu halten, sondern in das Taxon *H. sapiens* einzubeziehen.

3.3. Resümee

Wie der wissenschaftsgeschichtliche Abriss zur Taxonomie und Systematik der Gattung *Homo* (vgl. auch HENKE 2005, 2006a; HARDT und HENKE

2007) zeigt, bestehen auch heute noch sehr unterschiedliche Auffassungen bezüglich der phylogenetischen Rollen der ihr zugeschriebenen Spezies. Es ist jedoch offensichtlich, dass diese zu einem nicht unwesentlichen Anteil durch die angenommenen Prinzipien (*grade-* versus *clade*-Konzept) und methodischen Ansätze (Evolutionäre Taxonomie versus Phylogenetische Systematik) verursacht werden – oder aber bedauerlicherweise keinen erkennbaren systematischen Grundsätzen folgen, was die Modelle unnötig kompliziert. Insgesamt zeichnet sich aber nach den harten Diskussionen der *out-of-Africa*-Protagonisten versus Multiregionalisten der beiden vergangenen Dezennien eine unerwartete Annäherung ab, bei der *H. heidelbergensis* als *grade* im europäischen und/oder afrikanischen *H. sapiens* aufgeht – ein Modell, dem ‚Splitter‘ nach wie vor heftig widersprechen.

Dass der Fossilbericht immer wieder Herausforderungen bereithält, zeigt die umstrittene Interpretation von 18000 Jahre alten Fossilien aus Flores (Indonesien). Während BROWN ET AL. (2004) sie als *Homo floresiensis* klassifizierten, halten andere den mit 417 cm³ extrem kleinhirnigen Homininen für einen nanowüchsigen Mikrocephalen. HERSHKOVITZ ET AL. (2007) bekräftigten letztere Auffassung aufgrund der Diagnose des Laron-Syndroms. Träfe das wirklich zu, würde jede Spekulation über einen langen Eigenweg der Flores-Linie seit *Homo erectus* oder gar *Homo habilis* (BROWN ET AL. 2005; FALK ET AL. 2005; MARTIN ET AL. 2007) kippen.

Somit bleibt als generelles Resümee: „*We don't know where the gene flow barriers were among the sampled populations, nor do we know about unsampled populations/lineages. It is evident that new fossils continue to illuminate these evolutionary processes more successfully than poorly constructed phenetic analyses of individual specimens.*“ (GILBERT ET AL. 2003, S. 259)

4. Ausblick

Obwohl die Paläoanthropologie in den vergangenen Dezennien ihr Theorie-Defizit weitgehend abgelegt und sich von einer vorwiegend deskriptiv-narrativen Disziplin zu einer theoriegeleiteten Wissenschaft entwickelt hat, bestehen hochgradig kontroverse Stammbaummodelle der Hominisation. Da Homininen-Fossilien aufgrund ihrer Seltenheit jeden paläontologischen und archäologischen Fundplatz „adeln“ und ein innovatives, höchst effizientes Methodeninventar zu ih-

rer Analyse bereitsteht, sollte sich die „moderne Fossilienkunde“ ihrer Möglichkeiten – aber auch ihrer Grenzen – bewusst sein und die neue Sachlichkeit und Glaubwürdigkeit ihrer Befunde nicht als *fossil- und journalism-driven science* gefährden (WHITE 2000). Es geht nämlich um uns und unsere Wurzeln und den Imperativ *gnôthi seautón*. Fossilarchive der Hominisation bieten diesbezüglich eine einzigartige Chance. Stammesgeschichtliche Beweise im engeren Sinne gibt es jedoch nicht – es bleiben stets Modelle, so dass nur die aphoristische *Homo*-Definition der *Times* Kontinuität hat: „*Humans are animals who wonder intensively and endlessly about their origin*“.

Die Paläoanthropologie – soviel sollte hier deutlich geworden sein – fragt nicht nur nach dem Erscheinungsbild der fossilen Homininen, danach, wann und wo wir entstanden sind, sondern sucht nach Antworten auf die fundamentale Frage, wie wir wurden, was wir sind. Sie ist theoriegeleitetes Hypothesentesten im Rahmen eines Forschungsansatzes, dessen Ziel eine dynamische Darwinsche Erklärung der Menschwerdung in ihren evolutionären, geschichtlichen und ontogenetischen Dimensionen ist (vgl. VOGEL 1983; HENKE & ROTHE 1994, 2001, 2003, 2006; Übersicht in HENKE und TATTERSALL 2007).

Literatur

- ALEXEEV, V.P. (1986): *The Origin of the Human Race*. Moscow 1986.
- ALTNER, G. (1982, Hrsg.): *Der Darwinismus. Die Geschichte einer Theorie*. Darmstadt 1982.
- ALVERSON, K. (2007): *Paleoclimate*. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology*, Volume I. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 357–382.
- ARGUE, D., DONLON, D., GROVES, C., R. WRIGHT (2007): *Homo floresiensis: Microcephalic, pygmoid, Australopithecus, or Homo?* *Journal of Human Evolution* 51(4): 360–374.
- ARSUAGA, J.L., MARTÍNEZ, I., GRACIA, A., C. LORENZO (1997): *The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study*. *Journal of Human Evolution* 33: 219–281.
- ARSUAGA, J.L., MARTÍNEZ, L.C., GRACIA, A., MUÑOZ, A., ALONSO, O., J. GALLEGO (1999): *The human cranial remains from Gran Dolina Lower Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain)*. *Journal of Human Evolution* 37: 431–457.

- BERMUDEZ DE CASTRO, J.M., ARSUAGA, J.L., CARBONELL, E., ROSAS, A., MARTÍNEZ, I., M. MOSQUERA (1997): A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain. Possible ancestor to Neandertals and modern humans. *Science* 276, 1392-1395.
- BOESCH, C., H. BOESCH-ACHERMANN (2000): The Chimpanzees of the Tai Forest: Behavioural Ecology and Evolution. Oxford 2000.
- BRÄUER, G. (1984): The "Afro-European *sapiens* hypothesis" and hominid evolution in East Asia during the late middle and upper Pleistocene. In: ANDREWS, P., J.L. FRANZEN (Eds.): *The Early Evolution of Man, with Special Emphasis on Southeast Asia and Africa*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 69, Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main, 145-165.
- (2006): Das Out-of-Africa-Modell und die Kontroverse um den Ursprung des modernen Menschen. In: CONARD, N.J. (Ed.), *Woher kommt der Mensch?* Tübingen 2006, 171-196.
- (2007): Origin of Modern Humans. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology, Volume III*. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 1749-1780.
- BRÄUER, G., HENKE, W., M. SCHULTZ (1995): Der hominide Unterkiefer von Dmanisi: Morphologie, Pathologie und Analysen zur Klassifikation. *Jahrbuch des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz* 42, 143-203, Tafel 57-64.
- BRÄUER, G., F. SMITH (1992, Eds.). *Continuity or Replacement. Controversies in Homo sapiens Evolution*. A.A. Balkema, Rotterdam 1992.
- BRESCH, C. (1977): *Zwischenstufe Leben - Evolution ohne Ziel?* München 1977.
- BROWN, P., SUTIKNA, T., MORWOOD, M.J., SOEJONO, R.P., JATMIKO, WAYHU SAPTOMO, E., ROKUS AWE DUE (2004): A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia 2004. *Nature* 431: 1055-1061.
- BRUNET, M., GUY, F. PILBEAM, D., MACKAYE, H.T., LIKIUS, A., AHOUNTA, DJ, BEAUVILAIN, A., BLONDEL, C. BOCHERENS, H., BOISSERIE, J.-R., DE BONIS, L., J. COPPENS ET AL. (2002): A new hominid from the upper Micocene of Chad, central Africa. *Nature* 418, 145-151.
- BURGER, J. (2007): Palaeogenetik. In: WAGNER, G.A. (Ed.), *Einführung in die Archäometrie*. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 279-301.
- BURGER, J., HUMMEL, S., HERRMANN, B., W. HENKE (1999): DNA preservation: A microsatellite-DNA study on ancient skeletal remains. *Electrophoresis* 20, 8, 1722-1728.
- CANN, R.L., STONEKING, M., A.C. WILSON (1987): Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature* 325: 31-36.
- CHARGAFF, E. (2002): *Abscheu vor der Weltgeschichte. Fragmente vom Menschen*. Stuttgart 2002.
- COLLARD, M., B.A. WOOD (2007): Defining the Genus *Homo*. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology, Volume III*. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 1575-1610.
- CONARD, N.J. (2006a, Hrsg.): *Woher kommt der Mensch?* Tübingen 2006.
- (2006b): Die Entstehung der modernen Kulturalität. In: CONARD, N. J. (Ed.): *Woher kommt der Mensch?* Tübingen 2006, 197-228.
- (2007): Cultural Evolution in Africa and Eurasia during the Middle and Late Pleistocene. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology, Volume III*. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 2001-2038.
- CORBET, R., W. ROEBROEKS (2001, Eds.): *Studying human origins: Disciplinary history and epistemology*. Amsterdam 2001.
- COUTURE, C., J.-J. HUBLIN (2005): Les Néandertaliens. In: DUTOUR, O., HUBLIN, J.-J. VANDERMEERSCH, B. (Eds.), *Origine et Evolution des Populations Humaines*. Comité des Travaux Historiques et Scientifiques, Paris 2005, 129-150.
- DARWIN, C. (1859): *Origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London 1859.
- DARWIN, C., (1871): *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. Reprinted 1981 by Princeton University Press ed. London 1871.
- (1872): *The expressions of emotions in man and animals*. London 1872.
- (1982): *Abstammung des Menschen. Mit einem Vorwort von C. Vogel*. Stuttgart 1982.
- DEAN, D., HUBLIN, J.-J., HOLLOWAY, R., R. ZIEGLER (1998): On the phylogenetic position of the pre-Neanderthal specimen from Reilingen, Germany. *Journal of Human Evolution* 17, 715-718.
- DENNETT, D.C. (1996): *Darwin's dangerous idea. Evolution and the meaning of life*. New York 1996.
- DOBZHANSKY, TH. (1973): Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *Am. Biol. Teach.* 25, 125-129.
- ENARD, W. (2005): Mensch und Schimpanse – ein genetischer Vergleich. In: KLEEBERG, B., WALTER, T.,

- CRIVELLARI, F. (Hrsg.), Urmensch und Wissenschaften. Eine Bestandsaufnahme. Darmstadt 2005, S. 126–135.
- ETTER, W. (1994): Palökologie. Basel, Boston, Berlin 1994.
- EXCOFFIER, L. (2002): Human demographic history: redefining the recent African origin model. *Current Opinion in Genetics & Development* 12, 675–682.
- FALK, D. (2007): Evolution of the Primate Brain. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology, Volume III*. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 1133–1162.
- FALK, D., HILDEBOLT, C., SMITH, K., MORWOOD, M. J., SUTIKNA, T., BROWN, P., JATMIKO, SAPTOMO, E. W., BRUNSDEN, B., F. PRIOR (2005): The brain of LB1, *Homo floresiensis*. *Science* 308, 242–245.
- FOLEY, R.A. (1987): *Another Unique Species: Patterns in Human Evolutionary Ecology*. Longman Scientific & Technical, Harlow, New York 1987.
- (1991): How many hominid species should there be? *Journal of Human Evolution* 20, 413–427.
- FRANCK, G. (1998): *Ökonomie der Aufmerksamkeit. Ein Entwurf*. München 1998.
- FRAYER, D.W., WOLPOFF, M.H., THORNE, A.G., SMITH, F.H., G. POPE (1993): Theories of modern human origins: The paleontological test. *American Anthropologist* 95, 14–50.
- FUTUYAMA, D. J. (2007): *Evolution*. Heidelberg 2007.
- GILBERT, W.H., WHITE, T.D., B. ASFAW (2003): *Homo erectus*, *Homo ergaster*, *Homo "cepranensis"*, and the Daka cranium. *Journal of Human Evolution* 45, 255–259.
- GOODMAN, M. (1962): Immunochemistry of the primates and primate evolution. *Annals New York Academy of Sciences* 102, 219–234.
- (1963): Man's place in the phylogeny of primates as reflected in serum proteins. In: WASHBURN, S.L. (Ed.), *Classification and Human Evolution*. Aldine, Chicago 1963, 204–234.
- GROVES, C.P., V. MAZÁK (1975): An approach to the taxonomy of the Hominidae: gracile Villafranchian hominids in Africa. *Casopis pro Mineralogii a Geologii*. 20, 225–247.
- GRUPE, G. (2007): Taphonomic and Diagenetic Processes. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology, Volume I*. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 241–260.
- HÄIDLE, M. (2006): Menschenaffen? Affenmenschen? Menschen! Kognition und Sprache im Altpaläolithikum. In: CONARD, N.J. (Ed.), *Woher kommt der Mensch?* 74–103.
- (2007): Archeology. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology, Volume I*. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 261–289.
- HARDT, T., HARDT, B., P. MENKE (2007): Paleoecology. An Adequate Window on the Past? In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology, Volume I*. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 503–554.
- HARDT, T., W. HENKE (2007): Zur stammesgeschichtlichen Stellung des *Homo heidelbergensis*. In: WAGNER, G. A., RIEDER, H., ZÖLLER, L. MICK, E. (Hrsg.), *homo heidelbergensis. Schlüsselfund der Menschheitsgeschichte*. Stuttgart 2007, 184–202.
- HARDT, T., MENKE, P., W. HENKE (2006): Innovative morphologische Ansätze der primatologischen Anthropologie. *Mainzer naturwiss. Archiv* 44, 87–149.
- HARVATI, K. (2007): Neanderthals and Their Contemporaries. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology, Volume III*. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 1717–1748.
- HAWKS, J.D., M.H. WOLPOFF (2001): The Accretion Model of Neandertal Evolution. *Evolution* 55, 1474–1485.
- HEBERER, G. (1972): *Der Ursprung des Menschen*. Stuttgart 1972.
- HEMMER, H. (2007): Estimation of Basic Life History Data of Fossil Hominoids. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology, Volume I*. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 587–620.
- HENKE, W. (2003a): Evaluating human fossil finds. In: GRUPE, G., PETERS, J. (Eds.), *Decyphering ancient bones of bioarchaeological collections. Documenta Archaeobiologicae Volume 1*, Rahden/Westf. 2003, 59–76.
- (2003b): Population dynamics during the European Middle and Late Pleistocene – smooth or jumpy? In: BURDUKIEWICZ, M., FIEDLER, L., HEINRICH, W.-D., JUSTUS, A., BRÜHL, E. (Hrsg.), *Erkenntnisjäger. Kultur und Umwelt des frühen Menschen. Festschrift für Dietrich Mania. Veröffentlichungen des Landesamtes für Archäologie Sachsen-Anhalt, Band 57/I*, Halle: Landesmuseum für Vorgeschichte, 247–258.
- (2005): Human biological evolution. In: WUKETITS, F.M., AYALA, F.J. (Ed.), *Handbook of Evolution, Volume 2*, Wiley – VCH, Weinheim, New York 2005, 117–222.
- (2006a): Evolution und Verbreitung des Genus *Homo* – Aktuelle Befunde aus evolutionsökologischer Sicht.

- In: CONARD, N.J. (Hrsg.), *Woher kommt der Mensch?* Tübingen 2006, 104–142.
- (2006b): Ursprung und Verbreitung des Genus *Homo* – paläobiologische Anmerkungen zum evolutiven Erfolg unserer Gattung. In: Rheinisches LM Bonn, Gabriele Uelsberg (Hrsg.), *Roots//Wurzeln der Menschheit*. Mainz 2006, 33–52.
- (2006c): Religiöses Verhalten – eine soziobiologische Annäherung an den Glauben. *Forum TTN (Technik, Theologie, Naturwissenschaften)* 18, 2–18.
- HENKE, W., KIESER, N., W. SCHNAUBELT (1996): Die Neanderthalerin – Botschafterin der Vorzeit. Edition Archaea, Gelsenkirchen und Schwelm.
- HENKE, W., (2007): Historical Overview of Paleoanthropological Research. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology*, Volume I. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 1–56.
- HENKE, W., H. ROTHE (1994): *Paläoanthropologie*. Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong, Barcelona, Budapest 1994.
- (1997): Zahnphylogenese der Hominiden. In: ALT, K. W., TÜRP, J. C. (Hrsg.), *Die Evolution der Zähne. Phylogenie, Ontogenie, Variation*. Berlin 1997: *Quintessenz*, 279–360.
- (1999a): Stammesgeschichte des Menschen. Eine Einführung. Berlin, Heidelberg, New York 1999.
- (1999b): Die phylogenetische Stellung des Neandertalers. *Biologie in unserer Zeit*, 29, 6, 320–329.
- (2001): Entstehung des Genus *Homo*. Ein Quantensprung in der Evolution des Menschen. *Praxis der Naturwissenschaften. Biologie in der Schule*. 50, 29–33.
- (2003): *Menschwerdung*. Frankfurt a. M 2003.
- (2005): Ursprung, Adaptation und Verbreitung der Gattung *Homo*. In: KLEEBERG, B., WALTER, T., CRIVELLARI, F. (Hrsg.), *Urmensch und Wissenschaften. Festschrift Dieter Groh zum 70sten Geburtstag*. Darmstadt 2005, 89–123.
- (2006): Zur Entwicklung der Paläoanthropologie im 20. Jahrhundert – von der Narration zur hypothetischen deduktiven Forschungsdisziplin. In: BREIDBACH, O., HOSSFELD, U. (Eds.): *Anthropologie nach Haeckel*. Stuttgart 2006, 46–71.
- HENKE, W., I. TATTERSALL (2007, Eds.): *Handbook of Paleoanthropology. Volume I: Principles, Methods and Approaches. Volume II: Primate Evolution and Human Origins. Volume III: Phylogeny of Hominids*. Berlin, Heidelberg, New York 2007. 2173 S.
- HENNIG, W. (1950): *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin 1950.
- (1966): *Phylogenetic Systematics*. Urbana, Ill.
- HERSHKOVITZ, I., KORNREICH, Z., Z. LARON (2007): Comparative Skeletal Features between *Homo floresiensis* and Patients with Primary Growth Hormone Insensitivity (Laron Syndrome). *American Journal of Physical Anthropology* 134, 198–208.
- HUBLIN, J.J. (1998): Climatic changes, paleogeography, and the evolution of the Neandertals. In: AKAZAWA, T., AOKI, K., BAR-YOSEF, O. (Eds.), *Neandertals and modern humans in Western Asia*. Plenum, New York, 295–310.
- HUMMEL, S. (2003): *Ancient DNA typing: Methods, strategies and applications*. Berlin, Heidelberg, New York 2003.
- (2007): Ancient DNA. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.): *Handbook of Paleoanthropology. Volume I: Principles, Methods and Approaches*. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 643–671.
- HUXLEY, T.H. (1863): *Zeugnisse für die Stellung des Menschen in der Natur*. Braunschweig 1863.
- JOBLING, M.A., HURLES, M. E., C. TYLER-SMITH (2004): *Human Evolutionary Genetics. Origins, Peoples & Disease*. New York 2004.
- JUNKER, T., U. HOSSFELD (2001): *Die Entdeckung der Evolution – Eine revolutionäre Theorie und ihre Geschichte*. Darmstadt 2001.
- KALB, J. (2001): *Adventures in the Bone Trade: The Race to Discover Human Ancestors in Ethiopia's Afar Depression*. New York 2001.
- KAPPELER, P. (2005): *Verhaltensbiologie*. Berlin, Heidelberg, New York 2005.
- KRAUSE, J., LALUEZA-FOX, C., ORLANDO, L., ENARD, W., GREEN, R. E., BURBANO, H. E., HUBLIN, J.-J., HÄNNI, C., FORTEA, J. DE LA RASILLA, M., BERTRANPETIT, J., ROSAS, A., S. PÄÄBO (2007): The Derived FOXP2 Variant of Modern Humans Was Shared with Neandertals. *Current Biology*, 17, 1908–1912.
- KRINGS, M., STONE, A., SCHMITZ, R.W., KRAINITZKI, H., STONEKING, M., S. PÄÄBO (1997): Neandertal DNA sequences and the origin of modern humans. *Cell* 90, 1–20.
- KUTSCHERA, U. (2006): *Evolutionsbiologie. 2. Auflage*. Stuttgart 2006.
- LEAKEY, L.S.B., TOBIAS, P.V., J.R. NAPIER (1964): A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge. *Nature* 202, 7–9.
- LÜKE, U., SCHNAKENBERG, J., G. SOUVIGNIER (2004, Hrsg.): *Darwin und Gott. Das Verhältnis von Evolution und Religion*. Darmstadt 2004.

- MARTIN, R.D., MACLARNON, A.M., PHILLIPS, J.L., W.B. DOBYNS (2007): Flores hominid: New species or microcephalic dwarf? The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology 288A (11): 1123–1145.
- MAYR, E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. Hamburg 1975.
- (1991): One Long Argument: Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought. Cambridge, Mass. 1991
- (1994): und Darwin hat doch recht: Charles Darwin, seine Lehre und die moderne Evolutionsbiologie. Aus dem Engl. von Inge Leibold. München; Zürich 1994.
- McHENRY, H.M. (1996): Homoplasy, clades, and hominid phylogeny. In: MEIKLE, W.E., HOWELL, F.C., JABLONSKI, N.G. (Eds.), Contemporary Issues in Human Evolution. Watis Symposium Series in Anthropology, California Academy of Sciences Memoir 21, San Francisco CA, 77–92.
- MEDER, A. (2007): Great Ape Social Systems. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.), Handbook of Paleoanthropology, Volume II. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 1235–1272.
- MINGH-PURVIS, N., K.J. MCNAMARA (2002, Eds.): Human Evolution through Developmental Change. Baltimore, Maryland 2002.
- NENTWIG, W. (2007a): Human Environmental Impact in the Paleolithic and Neolithic. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.), Handbook of Paleoanthropology, Volume III. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 1881–1900.
- (2007b): Humanökologie. 2. Auflage. Berlin, Heidelberg, New York 2007.
- OSCHE, G. (1983): Die Sonderstellung des Menschen in evolutionsbiologischer Sicht. Nova Acta Leopoldina NF 55 (235), 57–72.
- OVCHINNIKOV, I.V., GÖTHERSTRÖM, A., ROMANOVA, G.P., KHARITONOV, V.M., LIDÉN, K., W. GOODWIN (2000): Molecular analysis of Neanderthal DNA from the northern Caucasus. Nature 404, 490–493.
- PÄÄBO, S., POINAR, H., SERRE, D., JAENICKE-DESPRÉS, V., HEBLER, J., ROHLAND, N., KUCH, M., KRAUSE J., VIGILANT L., M. HOFREITER (2004): Genetic analyses from ancient DNA. Annual Review of Genetics 38, 645–679.
- PIANKA, E.R. (1988): Evolutionary Ecology. 3rd ed., New York 1988.
- PITTENDRIGH, C. S. (1958): Adaptation, Natural selection, and Behavior. In: ROE, A., SIMPSON, G.G. (Eds.), Behavior and Evolution. New Haven 1958, 390–416.
- RELETHFORD, J.H. (1999): Genetics of modern human origins and diversity. Annual Review of Anthropology 27: 1–23.
- (2001a): Genetics and the search for modern human origins. A. New York, Weinheim 2001.
- (2001b): Ancient DNA and the origins of modern humans. Proceedings of the National Academy of Sciences 98, 390–391.
- RETALLACK, G. (2007): Paleosols. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.), Handbook of Paleoanthropology, Volume I. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 383–408.
- RICHARDS, M. (2002): The Neolithic Invasion of Europe. Annual Review of Anthropology 32: 135–162.
- RICHARDS, M.P., PETTIT, P. B. TRINKAUS, E., SMITH, F. H., PAUNOVIC, I. KARAVANIC (2000): Neanderthal diet at Vindija and Neanderthal predation: The evidence from stable isotopes. Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS) 97, 13. 7663–7666.
- RIEDL, R. (1975): Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution. Hamburg, Berlin 1975.
- RIGHTMIRE, G.P. (1990): The evolution of *Homo erectus*: Comparative anatomical studies of an extinct human species. Cambridge, Mass 1990.
- (1998): Human Evolution in the Middle Pleistocene: The Role of *Homo heidelbergensis*. Evolutionary Anthropology 6, 218–227.
- (2001a): Morphological Diversity in Middle Pleistocene Homo. In: TOBIAS, P.V., RAATH, R., MOGGI-CECCHI, J. DOYLE, G. (Eds.), Humanity from African Naissance to Coming Millennia. Firenze, Johannesburg 2001, 135–140.
- (2001b): Comparison of the Middle Pleistocene hominids from Africa and Asia. In: BARHAM, L., ROBSON-BROWN, K. (Eds.), Human roots: Africa and Asia in the Middle Pleistocene. Bristol 2001, 123–133.
- (2007): Later Middle Pleistocene Homo. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.), Handbook of Paleoanthropology, Volume III. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 1695–1716.
- RIGHTMIRE, G.P., LORDKIPANIDZE, D., A. VEKUA (2005): Anatomical descriptions, comparative studies and evolutionary significance of the hominin skulls from Dmanisi, Republic of Georgia. Journal of Human Evolution 50, 115–141.
- RÖTHE, H., W. HENKE (2001a): Methoden der Klassifikation und Systematisierung. Praxis der Naturwissenschaften. Biologie in der Schule 50, 1–7.
- (2001b): Vom Lebewesen zum Fossil: Grundzüge der Taphonomie. Praxis der Naturwissenschaften. Biologie in der Schule 50, 8–12.

- (2005): Machiavellistische Intelligenz bei Primaten. Sind die Sozialsysteme der Menschenaffen Modelle für frühmenschliche Gesellschaften. In: KLEEGERG, B., WALTER, T., CRIVELLARI, F. (Hrsg.), *Urmensch und Wissenschaften. Eine Bestandsaufnahme*. Darmstadt 2005, 161–194
- (2006): Stammbäume sind wie Blumensträuße – hübsch anzusehen, doch schnell verwelkt. In: PREUSS, D., HOSSFELD, U., BREIDBACH, O. (Hrsg.), *Anthropologie nach Haeckel*. Stuttgart 2006, 149–183.
- SARICH, V. M. (1971): A molecular approach to the question of human origins. In: DOLHINOW, P., SARICH, V. M. (Eds.), *Background for Man*. Little, Brown Comp., Boston, 60–81.
- SCHÖNBORN, C., Kardinal (2007): Ziel oder Zufall? Schöpfung und Evolution aus der Sicht eines vernünftigen Glaubens. Freiburg 2007.
- SCHWARTZ, J.H., I. TATTERSALL (2002): The Human Fossil Record. Volume 1: Terminology, Craniodental Morphology of Genus *Homo* (Europe). New York 2002.
- (2003): The Human Fossil Record. Volume II: Craniodental Morphology of Genus *Homo* (Africa and Asia). New York 2003.
- SENU, B. (2007): The Earliest Putative Hominids. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology, Volume III*. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 1519–1538.
- SENU, B., PICKFORD, M., GOMMERY, D., MEIN, P., CHEBOI, K., Y. COPPENS (2001): First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *CR Acad Sci Paris* 332: 137–144.
- SERRE, D., LANGANEY, A., CHECH, M., TESCHLER-NICOLA, M., PAUNOVIC, M., MENNECIER, P., M. HOFREITER (2004): No Evidence of Neandertal mtDNA Contribution to Early Modern Humans. *PLoS Biology* 2(3), 0313–0317.
- SHIPMAN, P. (1981): *Life History of a Fossil. An Introduction to Taphonomy and Palaeoecology*. Cambridge, MA 1981.
- SMITH, F. (2002): Migrations, radiations and continuity: Patterns in the evolution of Middle and Late Pleistocene humans. In: HARTWIG, W.C. (Ed.), *The Primate Fossil Record*. Cambridge 2002, 437–456.
- SÖLING, C. (2004): *Der Gottesinstinkt*. Diss. FB 08, Biologie, Chemie, Geowissenschaften der Universität Gießen, Gießen 2004.
- SPENCER, F. (1990a): *The Piltdown Papers 1908 – 1955*. Natural History Museum, Oxford 1990
- (1990b): *Piltdown – A Scientific Forgery*. Natural History Museum, Oxford 1990.
- SPONHEIMER, M., LEE-THORP, J. (2007): Hominin Paleodiets: The Contribution of Stable Isotopes. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.): *Handbook of Paleoanthropology, Volume I*. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 555–586.
- STONEKING, M., R.L. CANN (1989): African origin of human mitochondrial DNA. In: MELLARS, P., STRINGER, C.B. (Eds.), *The Human Revolution. Behavioural and Biological Perspectives on the Origins of Modern Humans*. Edinburgh 1989, 17–30.
- STORCH, V., WELSCH, U., WINK, M. (2007): *Evolutionsbiologie*. 2. Aufl., Berlin, Heidelberg, New York 2007.
- STRINGER, C.B. (1982): Towards a solution of the Neanderthal problem. *Journal of Human Evolution* 2, 431–438.
- (1986): The credibility of *Homo habilis*. In: WOOD, B.A., MARTIN, L.B., P. ANDREWS (Eds.), *Major Topics in Primate and Human Evolution*. Cambridge 1986, 266–294.
- (1992): Replacement, continuity and the origin of *Homo sapiens*. In: BRÄUER, G., SMITH, F.G. (Eds.), *Continuity or Replacement. Controversies in Homo sapiens Evolution*. A.A. Balkema, Rotterdam, 9–24.
- (1996): Current issues in modern human origins. In: MEIKLE, W., HOWELL, F.C., JABLONSKI, N. (Eds.), *Contemporary issues in human evolution*. Watis Symposium Series in Anthropology. California Academy of Sciences Memoir 21, San Francisco, CA, 115–134.
- (2001): Modern human origins: distinguishing the models. *African Archaeological Review*, 18, 67–75.
- (2002): Modern human origins: progress and prospects. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, 357, 563–579.
- STRINGER, C.B., GAMBLE, C. (1993): *In Search of the Neanderthals. Solving the Puzzle of Human Origins*. London 1993.
- SUSSMAN, R.W., D. HART (2007): Modelling the Past; The Primatological Approach. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.): *Handbook of Paleoanthropology, Volume I*. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 701–722.
- SUWA, G., KONO, R.T., SHIGEHIRO KATO, ASFAW, B., Y. BEYENE (2007): A new species of great ape from the late Miocene epoch in Ethiopia. *Nature* 448, 921–924.
- TATTERSALL, I. (1986): Species recognition in human paleontology. *Journal of Human Evolution* 15, 165–175.
- (1995a): *The fossil trail. How we know what we think we know about human evolution*. New York, San Diego, London 1995.
- (1995b): *The last Neanderthal: The rise, success, and mysterious extinction of our closest human relatives*. New York 1995.

- (1999): Neandertaler. Der Streit um unsere Ahnen. Basel: Birkhäuser 1999.
- (2000a): Paleoanthropology: The last half-century. *Evolutionary Anthropology* 9, 2–16.
- (2000b): Once we were not alone. *Scientific American* 2, 56–63.
- (2005): Patterns of Innovation in Human Evolution. *Nova Acta Leopoldina* NF 93, Nr. 345: 145–157.
- (2007): *Homo ergaster* and its contemporaries. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology, Volume III*. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 1633–1654.
- TATTERSALL, I., SCHWARTZ, J.H. (2000): *Extinct Humans*. Boulder, Colorado 2000.
- TEMPLETON, A.R. (2002): Out of Africa again and again. *Nature* 416: 45–51.
- (2006): Population genetics and microevolutionary theory. New York 2006.
- THIEME, H. (2005): Die ältesten Speere der Welt – Fundplätze der frühen Altsteinzeit im Tagebau Schöningen. *Archäologisches Nachrichtenblatt* 10, 409–417.
- THORNE, A.G., M.H. WOLPOFF (1981): Regional continuity in Australasian Pleistocene hominid evolution. *American Journal Physical Anthropology* 55, 337–349.
- (1992): Multiregionaler Ursprung des modernen Menschen. *Spektrum der Wissenschaft* H. 6, 80–87.
- TOBIAS, P.V. (1989a): The status of *Homo habilis* in 1987 and some outstanding problems. In: GIACOBINI, G. (Ed.), *Hominidae. Proceedings of the 2nd International Congress on Human Paleontology, Turin, 1987*. Mailand 1989, 141–149.
- (1989b): A gradual appraisal of *Homo habilis*. In: GIACOBINI, G. (Ed.): *Hominidae. Proceedings of the 2nd International Congress of Human Paleontology, Turin 1987*. Mailand 1989, 151–154.
- ULHAAS, L. (2007): Computer-based Reconstruction. Technical Aspects and Applications. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.): *Handbook of Paleoanthropology. Volume I: Principles, Methods, and Approaches*. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 787–814.
- ULHAAS, L., KULLMER, O., SCHRENK, F., W. HENKE (2004): A new 3-d approach to determine functional morphology of cercopithecoid molars. *Annals of Anatomy* 186, 487–493.
- ULLRICH, H. (1998): Zur Diskussion um die Erstbesiedlung Europas und den ältesten Europäer. *Mitteilungen der Berliner Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte* Bd. 19, 57–74.
- VEKUA, A., LORDKIPANIDZE, D., RIGHTMIRE, G.P., AGUSTÍ, J., FERRING, R., MAISURADZE, G., MOUSKHELISHVILI, A., NIORADZE, M., PONCE DE LEON, M., TAPPEN, M., TVALCHRELIDZE, M., C. ZOLLIKOFER (2002): A New Skull of Early *Homo* from Dmanisi, Georgia. *Science* 297, 85–89.
- VOGEL, C. (1975): Praedispositionen bzw. Praeadaptationen der Primaten-Evolution im Hinblick auf die Hominisation. In: KURTH, G., EIBL-EIBESFELDT (Hrsg.), *Hominisation und Verhalten*. Stuttgart 1975, 1–31.
- (1982): Charles Darwin, sein Werk „Die Abstammung des Menschen“ und die Folgen. In: DARWIN, C., *Die Abstammung des Menschen*. Deutsche Übersetzung von H. Schmidt. Stuttgart 1982, VII–XLII.
- (1983): Biologische Perspektiven der Anthropologie: Gedanken zum Theorie-Defizit der biologischen Anthropologie in Deutschland. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie* 73, 225–236.
- (2000): *Anthropologische Spuren. Zur Natur des Menschen*. Herausgegeben von Volker Sommer. Stuttgart 2000, Leipzig.
- VRBA, E. (2007): Role of Environmental Stimuli in Hominid Origins. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology, Volume III*. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 1441–1482.
- WÄGELE, J.-W. (2000): *Grundlagen der phylogenetischen Systematik*. München 2000.
- WAGNER, G.A. (2007a): Chronometric Methods in Paleoanthropology. In: HENKE, W., TATTERSALL, I. (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology, Volume I*. Berlin, Heidelberg, New York 2007, 311–338.
- (2007b, Hrsg.): *Einführung in die Archäometrie*. Berlin, Heidelberg, New York 2007.
- WERNER, F. C. (1970): *Die Benennung der Organismen und Organe nach Größe, Form, Farbe und anderen Merkmalen*. Halle 1970.
- WHEELER, Q.D., R. MEIER (2000, Eds.): *Species Concept and Phylogenetic Theory. A Debate*. New York 2000.
- WHITE, T.D. (2000): A view on the science: Physical anthropology at the millennium. *American Journal of Physical Anthropology* 113, 287–292.
- (2001) *Once Were Cannibals*. *Scientific American*, August, 2001, 58–65.
- WIESEMÜLLER, B., ROTHE, H., W. HENKE (2003): *Einführung in die Phylogenetische Systematik*. Berlin, Heidelberg, New York 2003.
- WOLPOFF, M.H. (1992): Theories of modern human origins. In: BRÄUER, G., SMITH, F. (Eds.), *Continuity or*

- Replacement. Controversies in *Homo sapiens* Evolution. A.A. Balkema, Rotterdam, 25–63.
- (1996-1997): Human Evolution. 1996-1997 Edition. The McGraw-Hill Companies, Inc., College Custom Series, New York.
- (1999): Paleoanthropology, 2nd ed., McGraw-Hill, Boston.
- WOLPOFF, M.H., R. CASPARI (1997): Race and Human Evolution. A fatal attraction. New York 1997.
- (2000): The many species of humanity. Prezglad Anthropologiczny - Anthropological Review 63, 2–17.
- WOLPOFF, M.H., SENUT, B., PICKFORD, M., J. HAWKS (2002): *Sahelanthropus* or '*Sahelpithecus*'? Nature 419, 581–582.
- WOLPOFF, M.H., THORNE, A.G., JELINEK, J., ZHANG YINYUN (1994a). The case of sinking *Homo erectus*. 100 years of Pithecanthropus is enough! In: FRANZEN, J. L. (Ed.), 100 years of Pithecanthropus. The *Homo erectus* problem. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 171, Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main, 341–361.
- WOLPOFF, M.H., THORNE, A.G., SMITH, F.H., FRAYER, D.W., G.G. POPE (1994b): Multiregional Evolution: a world-wide source for modern human populations. In: NITECKI, M.H., NITECKI, D.V. (Eds.), Origins of Anatomically Modern Humans. New York 1994, 175–199.
- WOOD, B.A. (1996): Origin and Evolution of the Genus *Homo*. In: MEIKLE, W.E., HOWELL, F.C., JABLONSKI, N.G. (Eds.): Contemporary Issues in Human Evolution. Wattis Symposium Series in Anthropology, California Academy of Sciences Memoir 21, San Francisco, CA, 105–113.
- WOOD, B.A., M. COLLARD (1999a): The Human Genus. Science 284, 65–71.
- (1999b): The Changing Face of Genus *Homo*. Evolutionary Anthropology 8, 195–207.
- (2001): Evolving Interpretations of *Homo*. In: TOBIAS, P.V., RAATH, R., MOGGI-CECCHI, J. DOYLE, G. (Eds.), Humanity from African Naissance to Coming Millennia. Firenze, Johannesburg 2001, 141–146.
- WOOD, B., CONSTANTINO, P. (2006): Human origins: life at the top of the tree. In: CRACRAFT, J., DONOGHUE, M. J. (Eds.): Assembling the Tree of Life. Oxford 2006, 517–535.
- ZILHÃO, J. (2006): Neandertals and Modern Mixed, and It Matters. Evolutionary Anthropology 15, 183–195.
- ZOLLIKOFER, C., M. PONCE DE LEON (2005): Virtual Reconstruction: A Primer in Computer-assisted Paleontology and Biomedicine. Weinheim 2005.

Prof. Dr. rer. nat. habil. Dr. h.c. Winfried Henke
Institut für Anthropologie (1050)
Fachbereich 10 Biologie
Johannes Gutenberg-Universität Mainz
55099 Mainz
phone: (0049) 06131/ 39-22398
fax: (0049) 06131/ 39-23799
Email: henkew@uni-mainz.de