

## **Fossilarchive der Hominisation – Analysen, Aussagen und deren Grenzen**

Winfried HENKE (Mainz)

Mitglied der Akademie

Mit 4 Abbildungen und 1 Tabelle

### *Zusammenfassung*

Zielsetzung paläoanthropologischer Forschung ist es, den Prozeß der Menschwerdung als adaptive Entwicklung in der Primatenevolution zu verstehen. Der vorliegende Beitrag zeigt exemplarisch die Prinzipien und Methoden einer theoriegeleiteten Fossilienkunde auf, die in Homininenfossilien verschlüsselte Informationen akribisch dekodiert, um die Etappen der Menschwerdung nachzuzeichnen und begründete – jedoch stets nur hypothetische – Stammbäume zu erstellen.

### *Abstract*

Palaeoanthropological research aims to explain the process of hominization as evolutionary adaptations within the order Primates. This contribution explains exemplarily the principles and methods of theory-guided studies of fossil remains. The approaches meticulously try to decode the information hidden in hominin fossils, to reconstruct the steps of hominization and to conceptualize a substantiated – but always hypothetical – pedigree of our origin.

## **1. Einleitung**

### *1.1 Hominisation als teleonomisches Problem*

Will man die Menschwerdung als realhistorisch-genetischen Prozeß im Rahmen der Systemtheorie der Evolution verstehen, so bedarf es keiner speziellen Theorie der Hominisation, sondern nur der konsequenten Anwendung bewährter evolutionsbiologischer Prinzipien und Methoden. Das Hominisationsproblem ist nicht die Frage nach dem »großen Entwurf« der Natur; die Anthropogenese verlief nicht teleologisch. Bereits Charles DARWIN hatte in seinem Erklärungsansatz zur Zweckmäßigkeit der Natur die »äußere« Sinnggebung aus der Verklammerung mit der »inneren« Sinnggebung gelöst, was PITTENDRIGH (1958) schließlich in dem Begriff *Teleonomie* in Abgrenzung zur Teleologie aristotelischer Tradition zum Ausdruck brachte. Die Herausforderung der Paläoanthropologie ist es, hominine Adaptationen wie habituelle Bipedie, omnivore Ernährungsweise, exzessive Cerebralisation, Kulturfähigkeit und gesteigertes tradigenetisches Verhalten am Fossilmaterial nachzuweisen und selektionstheoretisch zu erklären.

## 1.2 Von der Narration zur theoriegeleiteten Fossilkunde

Vor der »Darwinschen Kränkung« (VOLLMER 1992) und der Behauptung unserer »Affenabstammung« (WUKETITS 1998) galt der Mensch als Krone der Schöpfung, als Ebenbild Gottes. Naturgeschichtliche Befunde wurden als Marginalien zur Schöpfungslehre der Bibel verkündigt und Fossilien als vorsintflutliche Lebewesen interpretiert, wie z. B. der *Homo diluvii testis* von Johann Jacob SCHEUCHZER (1672–1733). Dieses kuriose Beispiel belegt, daß ein fossiles Dokument – ebenso wie ein rezentes – nur den Nachweis einer bestimmten Koinzidenz von Merkmalen liefert; letztlich wird es aber nach einer bereits bestehenden [oder aufgrund des Fundes zu entwerfenden] Theorie eingeordnet. Erst die Entdeckung des Aktualismus *sensu* Charles LYELL (1795–1875) (LYELL 1863) brachte schließlich im Einklang mit der Darwinschen Selektionstheorie den entscheidenden Impuls für den paradigmatischen Wechsel vom Schöpfungsglauben zur evolutionsbiologisch begründeten Deszendenztheorie.

Die Auffassung, man könne die Evolution an Fossilien direkt ablesen, ist falsch. Überreste und Spuren ausgestorbener Lebens besitzen keine unmittelbare faktische Information über den Ablauf der Evolution, ihnen kommt nur Belegcharakter zu; und fer-

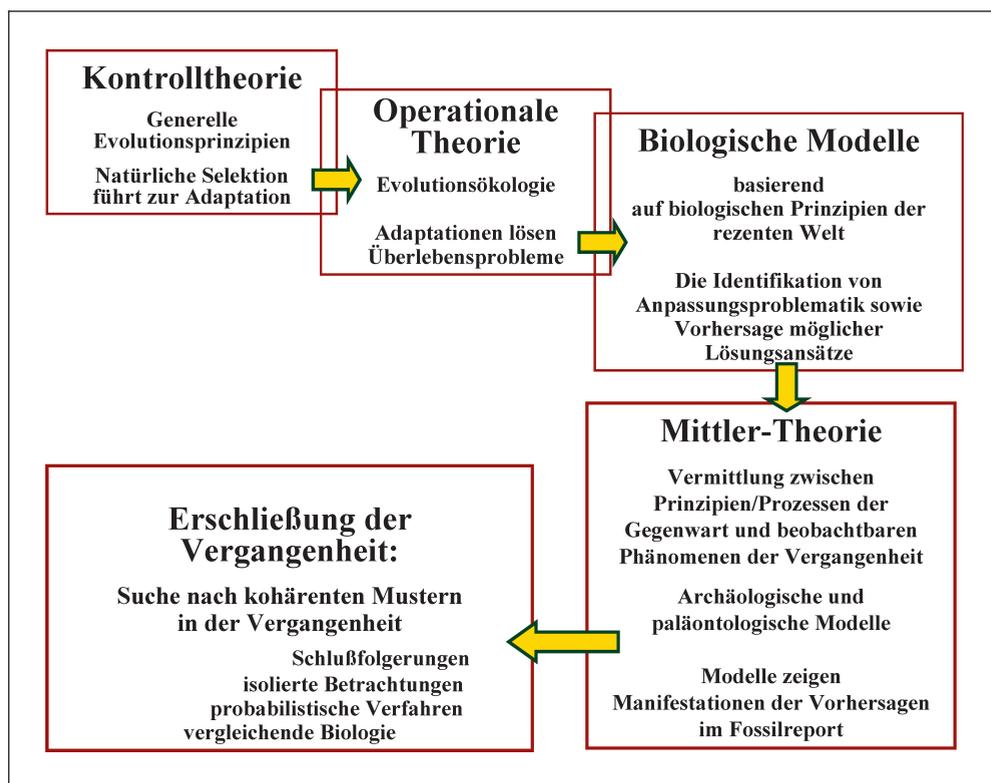


Abb. 1 Systemansatz zur Analyse der Stammesgeschichte des Menschen (nach FOLEY 1987 sowie HENKE und ROTHE 1994, modifiziert).

ner gilt: *Absence of evidence is not evidence of absence!* Da Fossilien stumme Zeugen der Vergangenheit sind, bedarf es zur Dekodierung und evolutionsbiologischen Rekonstruktion der Stammesgeschichte eines fundierten Systemansatzes (Abb. 1). Aufgrund der *Subjekt-Objekt-Identität* ist die Hominisation nach wie vor das »heiße Eisen« der Evolutionsbiologie (CORBEY und ROEBROEKS 2001, DENNELL 2001, BOWLER 2005, KLEEBERG et al. 2005, HENKE und ROTHE 2005, HENKE 2007). CUVIERS Auffassung »*l'homme n'existe pas*« persistierte trotz sogenannter *missing links* selbst bei führenden Anthropologen noch bis ins frühe 20. Jahrhundert (SHIPMAN und STORM 2002, HOSSFELD 2005); erst durch die Neukonzeption der Physischen Anthropologie durch Sherwood L. WASHBURN (1953) hat sich die Paläoanthropologie stetig zu einer hypothetiko-deduktiven Disziplin entwickelt.

## 2. Methoden der Paläoanthropologie

Die Betrachtung des Menschen als »*another unique species*« (FOLEY 1987) ist kennzeichnend für das biologische Menschenbild. Der Systemansatz der Paläoanthropologie versteht die Evolution zum Menschen als einen Prozeß, der durch Anpassungen *via*

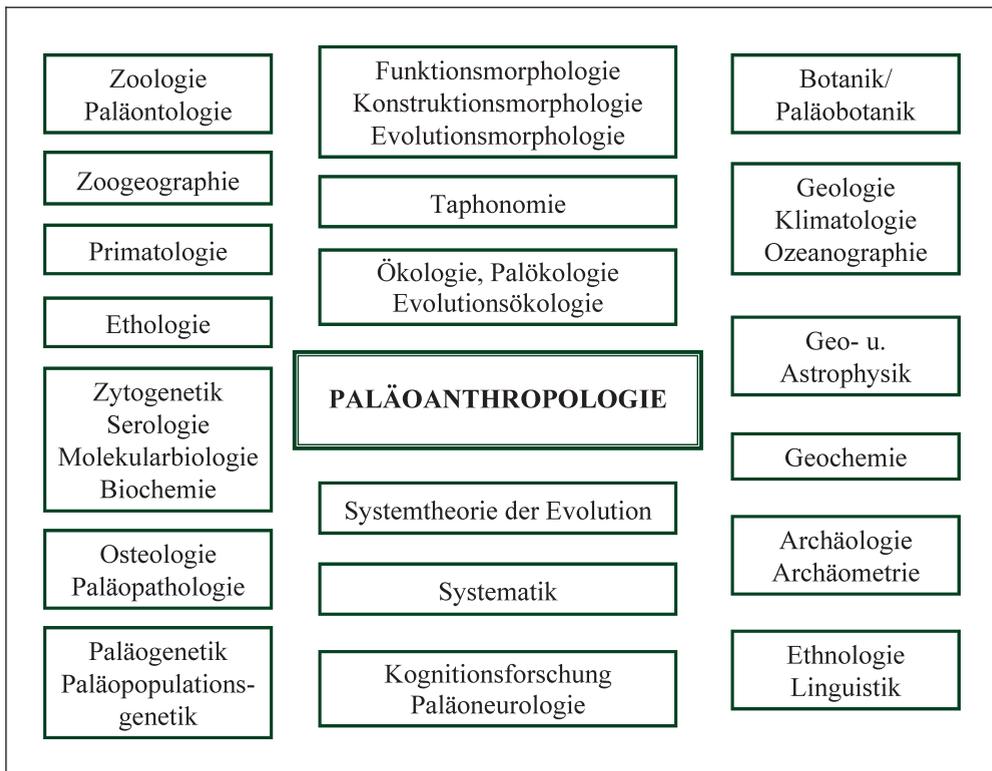


Abb. 2 An der Rekonstruktion des Hominisationsprozesses beteiligte Forschungsdisziplinen (nach HENKE und ROTHE 1994, modifiziert).

Selektion Existenzprobleme löst. Die vergleichende Biologie entwickelt die Modelle zur Identifikation der Adaptationsproblematik, macht über Mittlertheorien Voraussagen zur Fossilinterpretation, und (quasi-)empirische Tests erlauben die Suche nach kohärenten Mustern in der Vergangenheit. Erst die theoretische und praktische Einbindung der Paläoanthropologie in zahlreiche Nachbardisziplinen (Abb. 2) gibt der Fossilienkunde ihr wissenschaftliches Profil (vgl. HENKE und ROTHE 1994, 1999a, 2005, HENKE und TATTERSALL 2007).

### 3. Exemplarischer Exkurs zur Fossilanalyse

#### 3.1 Taphonomie und Paläoökologie

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 2001). Die systematische Dekodierung umfaßt alle postmortalen biostratigraphischen und fossildiagenetischen Veränderungen des Individuums von seiner definitiven Einbettung bis zur Entdeckung. Die Paläoökologie analysiert dagegen 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).

#### 3.2 Datierung homininer Fossilien

Das Alter eines Fossils ist eine zusätzliche Information gegenüber einem rezenten Fund; es erlaubt die Korrektur der relativen Lage der Verzweigungen von Stammbäumen (RIEDL 1975). Der derzeitige Kanon der Altersbestimmungsverfahren umfaßt relative (Biostratigraphie; Fluormethode) und absolute Methoden (radiometrische und nicht-radiometrische). Nach der Molekularen Uhr wird das Alter des letzten gemeinsamen Vorfahren von Menschenaffen und Homininen auf 5,5 bis 8 Millionen Jahre geschätzt.

#### 3.3 Rekonstruktion phylogenetischer Beziehungen

##### 3.3.1 Morphologischer Ansatz

Ohne die Einbeziehung von Merkmalskonfigurationen rezenter Primaten ist die phylogenetische Analyse der Hominisation nicht möglich. Von der methodischen Präzision und theoretischen Fundierung her steht neben der Evolutionären Taxonomie und der Numerischen Taxonomie die Phylogenetische Systematik *sensu* HENNIG (1950, 1966) als etabliertes Verfahren zur Verfügung (WIESEMÜLLER et al. 2003). Die Kladistik versteht Phylogenese als die Abfolge dichotomer Verzweigungen, die die Aufspaltung einer Elternart in zwei Tochterarten gleichen taxonomischen Rangs repräsentieren. Systematiker unterscheiden zwischen ursprünglichen (plesiomorphen) und den daraus hervorgegan-

nen abgeleiteten (apomorphen) Merkmalsausprägungen. Für die Verwandtschaftsanalyse werden ausschließlich gemeinsam abgeleitete oder synapomorphe Merkmale verwendet. Deshalb ist in der Kladistik die Unterscheidung zwischen Symplesio- und Synapomorphien von Bedeutung, da nur letztere Hinweise auf geschlossene Abstammungsgemeinschaften liefern. Um die Polarität plesiomorph – apomorph zu bestimmen, bedarf es des Außengruppenvergleichs. *Pan* und *Gorilla* dienen meistens als Außengruppe zur Homininen-Linie. In der verkürzten Darstellung nimmt sich das Verfahren einfacher aus, als es tatsächlich ist; denn die Auswahl der Merkmale, die Bestimmung der Merkmalsausprägungen und deren Verrechnung führen nicht selten zu kladistischen Dilemmata, die sich u. a. durch Parsimoniealgorithmen lösen lassen. Damit wird eines deutlich: Wir modellieren nur! Kladogramme sind keine Stammbäume, denn diese enthalten allochthone Einträge, d. h. Informationen, die nicht aus dem Klassifikations- und Systematisierungsprozeß der Organismen gewonnen werden, z. B. die Zeitachse.

### 3.3.2 Molekulargenetischer Ansatz

Molekulargenetische Befunde haben seit den 1960er Jahren die paläoanthropologische Modellbildung erheblich beeinflusst (z. B. *late divergence hypothesis*, SARICH und WILSON 1967, HENKE 1981; mtDNA-Befunde an rezenten Populationen, CANN et al. 1987), jedoch erst mit der erfolgreichen Beprobung und Analyse der Fossilien aus der Kleinen Feldhofer Grotte (KRINGS et al. 1997) und weiterer Neandertaler (u. a. OVCHINNIKOV et al. 2000) sowie jungpaläolithischer Skelette (SERRE et al. 2004) gelang ein entscheidender methodischer Durchbruch (RELETHFORD 2001, JOBLING et al. 2004). Aufgrund der Degradation und Dekomposition alter DNA (BURGER et al. 1997) blieben weitere spektakuläre Befunde an noch älteren *Homo*-Fossilien bislang aus.

### 3.3.3 Stammbaum-Modelle – nur schön anzusehen, aber schnell verwelkt?

Aufgrund intensiver Feld- und Laborforschung wurde das *Jeweilsbild* unseres phylogenetischen Eigenwegs stetig modifiziert. Das gilt insbesondere für die Anzahl der Speziationseignisse. 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 (WOLPOFF 1999, Übersicht in HENKE 2003a,b, 2004, 2005, HENKE und ROTHE 2005). Das *Splitter*-Stammbaummodell (Abb. 3) 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* SENUT et al., 2001 an der Homininenbasis wiederum »dehumanisiert« 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 1999), so daß *H. ergaster* GROVES und MAZÁK, 1975 als derzeit ältester, anerkannter Vertreter unserer Gattung gilt. Daß mit dem 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

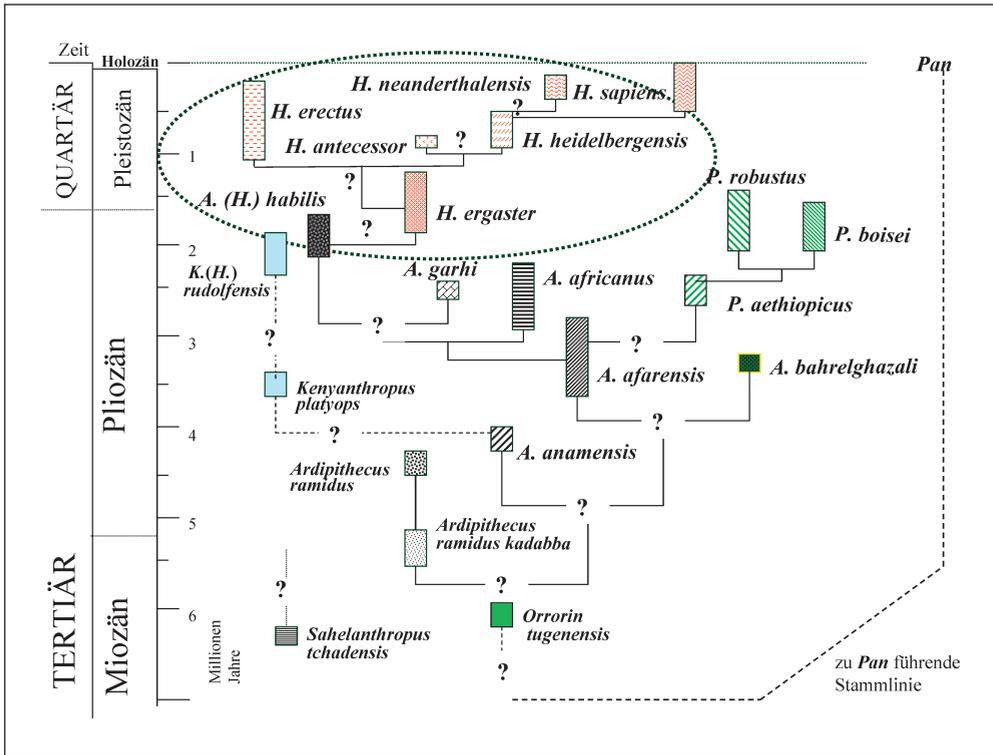


Abb. 3 Stammbaummodell der Hominisation (nach HENKE und ROTHE 2003, ergänzt).

ROTHE 1999b, TATTERSALL 1999, RELETFORD 2001, HENKE 2005). – Daß der Fossilreichtum immer wieder Herausforderungen bereithält, zeigt die umstrittene Interpretation von 18 000 Jahre alten Fossilien aus Flores (Indonesien). Während BROWN et al. (2004) sie als *Homo floresiensis* klassifizierten, halten andere den mit 417 cm<sup>3</sup> extrem kleinhirnigen Homininen für einen nanowüchsigen Mikrocephalen.

### 3.4 Morphologische 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 Mosaikentwicklung ab: zunächst erfolgte – offenbar mehrfach – die Entwicklung der habituellen Bipedie, dann die Umgestaltung des Kauapparates auf Omnivorie und schließlich die exzessive Hirnentfaltung (Cerebralisation).

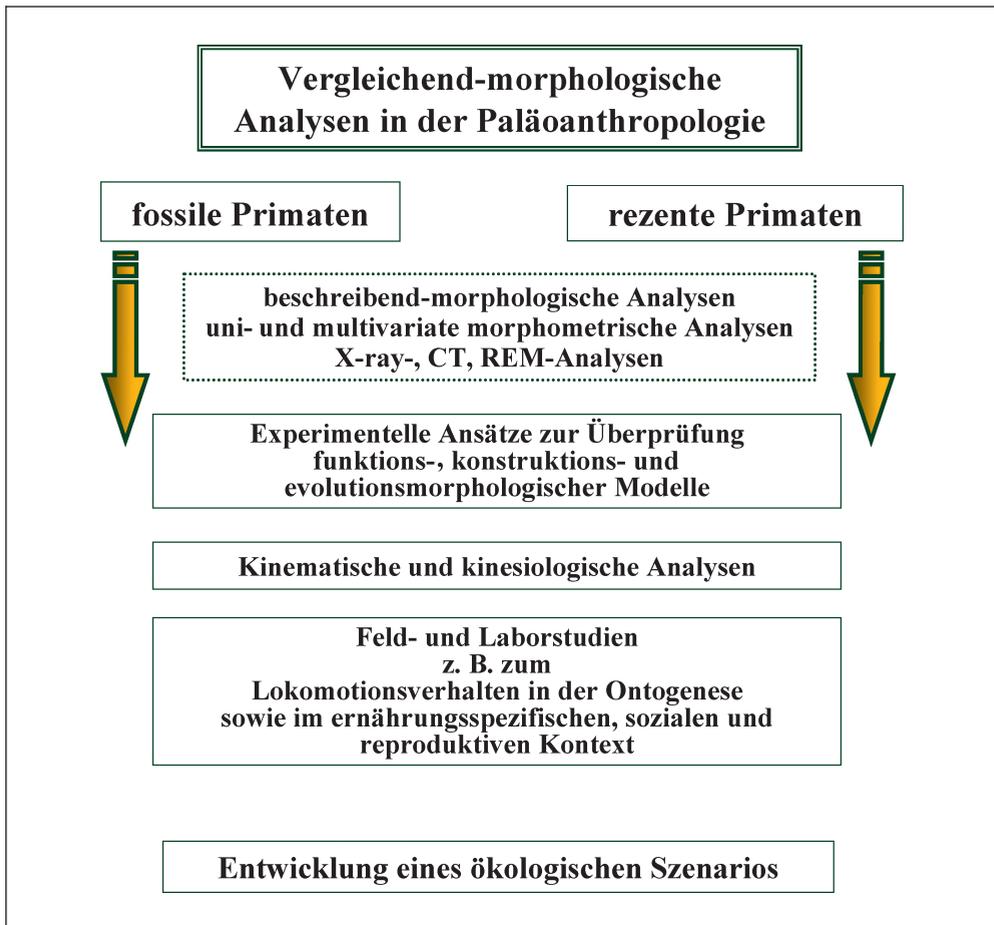


Abb. 4 Vergleichend-morphologischer Ansatz der Paläoanthropologie, illustriert am Beispiel der Analyse der Lokomotionsform rezenter Primaten und fossiler Homininen (aus HENKE 2005, modifiziert).

### 3.4.1 Vergleichend-morphologische Analysen

Die Merkmalsanalyse von Fossilien (Abb. 4) erfaßt sogenannte *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. 4, Tab. 1), 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 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. Abkautspuren, Zahnschmelzdicken) Aufschluß über Ernährungsweisen (HENKE and ROTHE 1997, ULHAAS et al. 2004) 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 *nuggets* gehütete, rare Fossilien durch digitale Modelle einem breiteren Untersucherkreis zugänglich zu machen. Aufgrund der damit gegebenen intersubjektiven Kontrolle sollte das kein Desiderat bleiben!

Tab. 1 Möglichkeiten und Grenzen paläobiologischer Analysen an Fossilien (nach WHITE 1988, modifiziert, vergleiche HENKE 2003a)

	<b>Skelett und Zähne</b>	<b>kontextual</b>	<b>spekulativ</b>
<b>Anatomie</b>	Ontogenese Körpergröße Sexualdimorphismus	Energiebedarf Life History	Weichteile
<b>Ökologie</b>	Ernährung	Distribution Habitat Beutegreifen	»home range« Territorium Kerngebiet
<b>Demographie</b>	Krankheit Langlebigkeit	Artenvielfalt Populationsdichte	Geburt Sterblichkeit Gruppengröße Gruppenzusammensetzung
<b>Verhalten</b>	Fortbewegungsweise	Schlafplätze materielle Kultur	Kognition Kommunikation Paarung elterliche Fürsorge Nahrungserwerb Sozialstruktur innerartliche Beziehungen
<b>Phylogenese</b>	Anzahl der Arten interspezifische Beziehungen	Erscheinen Aussterben	

### 3.4.2 *Life-history*-Konzept

*Life-history*-Analysen können potentielle 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).

Das sind nur einige Aspekte, die belegen sollen, daß sich die Paläoanthropologie weit von ihrem negativen Image, Paläopoesie zu betreiben, entfernt hat (vgl. HENKE und TATTERSALL 2007).

### 3.4.3 Rekonstruktion der paläoökologischen Nische

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), Nahrungsressourcen (Abkauungsmuster, Dentolithen, stabile Isotope; RICHARDS et al. 2000), Vergesellschaftungsformen (Sexualdimorphismus) beizutragen vermögen, jedoch sollte man stets L. P. HARTLEYS Warnung eingedenk sein: »... the past is a foreign country, they do things differently there« (zitiert nach FOLEY 1987, S. 78).

## 4. Ausblick

Die Ausführungen verdeutlichen, daß die Paläoanthropologie in den vergangenen Dezenenien ihr Theoriedefizit weitgehend abgelegt und sich von einer vorwiegend deskriptiv-narrativen Disziplin zu einer theoriegeleiteten Wissenschaft entwickelt hat (vgl. VOGEL 1983, HENKE and ROTHE 1994, 2006, HENKE und TATTERSALL 2007). Da Homininenfossilien aufgrund ihrer Seltenheit jeden paläontologischen und archäologischen Fundplatz »adeln« und ein innovatives, höchst effizientes Methodeninventar zu ihrer 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- and 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.

### Literatur

- ALEXEEV, V. P.: The Origin of the Human Race. Moscow: Progress Publishers 1986
- BOWLER, P. J.: Changing conceptions of »Early Man«. In: KLEEBERG, B., WALTER, T., und CRIVELLARI, F. (Eds.): Urmensch und Wissenschaften. Eine Bestandsaufnahme. S. 47–58. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft 2005
- BROWN, P., SUTIKNA, T., MORWOOD, M. J., SOEJONO, R. P., JATMIKO, SAPTOMO, E. W., and DUE, R. A.: A new small-bodied hominin from the late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature* 431, 1055–1061 (2004)
- BURGER, J., HUMMEL, S., HERRMANN, B., and HENKE, W.: DNA preservation: A microsatellite-DNA study on ancient skeletal remains. *Electrophoresis* 20/8, 1722–1728 (1999)
- CANN, R. L., STONEKING, M., and WILSON, A. C.: Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature* 325, 31–36 (1987)
- CORBET, R., and ROEBROEKS, W. (Eds.): Studying Human Origins. Amsterdam: Amsterdam University Press 2001
- DENNELL, R. W.: From Sangiran to Olduvai, 1937–1960: The quest for »centres« of hominid origins in Asia and Africa. In: CORBEY, R., and ROEBROEKS, W. (Eds.): Studying Human Origins; pp. 145–166. Amsterdam: Amsterdam University Press 2001
- ETTER, W.: Palökologie. Eine methodische Einführung. Basel: Birkhäuser 1994

- FOLEY, R. A.: Another Unique Species. *Patterns in Human Evolutionary Ecology*. Harlow: Longman 1987
- HENKE, W.: Zum Ursprung der Hominidae. *Naturwissenschaften* 68, 407–417 (1981)
- HENKE, W.: Evaluating human fossil finds. In: GRUPE, G., and PETERS, J. (Eds.): *Decyphering Ancient Bones. The Research Potential of Bioarchaeological Collections*; pp. 59–79. Rahden/Westf.: Verlag Marie Leidorf GmbH 2003a
- HENKE, W.: Population dynamics during the European Middle and Late Pleistocene – smooth or jumpy? In: BURDUKIEWICZ, M., FIEDLER, L., HEINRICH, W.-D., JUSTUS, A., und BRÜHL, E. (Eds.): *Erkenntnisjäger. Kultur und Umwelt des frühen Menschen. Festschrift für Dietrich Mania. Veröffentlichungen des Landesamtes für Archäologie Sachsen-Anhalt, Band 57/1*, S. 247–258. Halle: Landesmuseum für Vorgeschichte 2003b
- HENKE, W.: Evolution und Verbreitung der Genus *Homo*. Aktuelle Befunde aus evolutionsökologischer Sicht. In: CONARD, N. J. (Ed.): *Woher kommt der Mensch*. S. 98–135. Tübingen: Attempto Verlag 2004
- HENKE, W.: Human biological evolution. In: WUKETITS, F. M., and AYALA, F. J. (Eds.): *Handbook of Evolution. Vol. 2. The Evolution of Living Systems (including Hominids)*; pp. 117–222. Weinheim: Wiley-VCH 2005
- HENKE, W.: Historical overview of paleoanthropological research. In: HENKE, W., and TATTERSALL, I. (Eds.): *Handbook of Paleoanthropology. Vol. 1*, pp. 1–56. Berlin, Heidelberg, New York: Springer 2007
- HENKE, W., und ROTHE, H.: *Paläoanthropologie*. Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong, Barcelona, Budapest: Springer 1994
- HENKE, W., und ROTHE, H.: Zahnphylogenie der Hominiden. In: ALT, K. W., und TÜRP, J. C. (Eds.): *Die Evolution der Zähne. Phylogenie, Ontogenie, Variation*. S. 279–360. Berlin: Quintessenz 1997
- HENKE, W., und ROTHE, H.: *Einführung in die Stammesgeschichte des Menschen*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer 1999a
- HENKE, W., und ROTHE, H.: Die phylogenetische Stellung des Neandertalers. *Biologie in unserer Zeit* 29, 320–329 (1999b)
- HENKE, W., und ROTHE, H.: *Menschwerdung*. Frankfurt (Main): S. Fischer 2003
- HENKE, W., und ROTHE, H.: Ursprung, Adaptation und Verbreitung der Gattung *Homo*. In: KLEEBOG, B., WALTER, T., und CRIVELLARI, F. (Eds.): *Urmensch und Wissenschaften. Festschrift Dieter Groh zum 70sten Geburtstag*. S. 89–123. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft 2005
- HENKE, W., und ROTHE, H.: Zur Entwicklung der Paläoanthropologie im 20. Jahrhundert – von der Narration zur hypothetiko-deduktiven Forschungsdisziplin. In: PREUSS, D., HOSSFELD, U., und BREIDBACH, O. (Eds.): *Anthropologie nach Haeckel*. S. 46–71. Jena: Universität Jena (2006)
- HENKE, W., and TATTERSALL, I. (Eds.): *Handbook of Paleoanthropology. Vol. I–III*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer 2007
- HENNIG, W.: *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin: Deutscher Zentralverlag 1950
- HENNIG, W.: *Phylogenetic Systematics*. Urbana, Ill.: University of Illinois Press 1966
- HOSSFELD, U.: *Geschichte der biologischen Anthropologie in Deutschland. Von den Anfängen bis in die Nachkriegszeit*. Stuttgart: Franz Steiner Verlag 2005
- JOBLING, M. A., HURLES, M. E., and TYLER-SMITH, C.: *Human Evolutionary Genetics. Origins, Peoples & Disease*. New York: Garland Publishing 2004
- KLEEBOG, B., WALTER, T., und CRIVELLARI, F. (Eds.): *Urmensch und Wissenschaften. Festschrift Dieter Groh zum 70sten Geburtstag*. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft 2005
- KRINGS, M., STONE, A., SCHMITZ, R. W., KRAINITZKI, H., STONEKING, M., and PÄÄBO, S.: Neandertal DNA sequences and the origin of modern humans. *Cell* 90, 19–30 (1997)
- LYELL, C.: *Geological Evidences of the Antiquity of Man*. London: John Murray 1863
- MINUGH-PURVIS, N., and MCNAMARA, K. J. (Eds.): *Human Evolution through Developmental Change*. Baltimore, Maryland: The Johns Hopkins University Press 2002
- OVCHINNIKOV, I. V., GÖTHERSTROM, A., ROMANOVA, G. P., KHARITONOV, V. M., LIDÉN, K., and GOODWIN, W.: Molecular analysis of Neandertal DNA from the northern Caucasus. *Nature* 404, 490–493 (2000)
- PIANKA, E. R.: *Evolutionary Ecology*. 3<sup>rd</sup> ed. New York: Harper and Row 1988
- PITTEDRIGH, C. S.: Adaptation, natural selection, and behavior. In: ROE, A., and SIMPSON, G. G. (Eds.): *Behavior and Evolution*; pp. 390–416. New Haven: Yale University Press 1958
- RELETHFORD, J. H.: *Genetics and the Search for Modern Human Origins*. New York, Weinheim: A. John Wiley & Sons, Inc. 2001

- RICHARDS, M. P., PETTIT, P. B., TRINKAUS, E., SMITH, F. H., PAUNOVIC, M., and KARAVANIC, I.: Neanderthal diet at Vindija and Neanderthal predation: The evidence from stable isotopes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97/13, 7663–7666 (2000)
- RIEDL, R.: Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution. Hamburg, Berlin: Paul Parey 1975
- ROTHE, H., und HENKE, W.: Vom Lebewesen zum Fossil: Grundzüge der Taphonomie. *Praxis der Naturwissenschaften. Biologie und Schule* 50, 8–12 (2001)
- SARICH, V. M., and WILSON, A. C.: Immunological time scale for hominoid evolution. *Science* 158, 1200–1203 (1967)
- SERRE, D., LANGANEY, A., CHECH, M., TESCHLER-NICOLA, M., PAUNOVIC, M., MENNECIER, P., HOFREITER, M., POSSNERT, G., and PÄÄBO, S.: No evidence of Neanderthal mtDNA contribution to early modern humans. *PLoS. Biol.* 2, e57 (2004)
- SHIPMAN, P.: Life History of a Fossil. An Introduction to Taphonomy and Paleocology. Cambridge, MA: Harvard University Press 1981
- SHIPMAN, P., and STORM, P.: Missing links: Eugène Dubois and the origins of paleoanthropology. *Evol. Anthropol.* 11, 108–116 (2002)
- TATTERSALL, I.: Neandertaler. Der Streit um unsere Ahnen. Basel: Birkhäuser 1999
- ULHAAS, L.: Computer-based reconstruction. Technical aspects and applications. In: HENKE, W., and TATTERSALL, I. (Eds.): *Handbook of Paleoanthropology. Volume I: Principles, Methods, and Approaches*; pp. 787–814. Berlin, Heidelberg, New York: Springer 2007
- ULHAAS, L., KULLMER, O., SCHRENK, F., and HENKE, W.: A new 3-d approach to determine functional morphology of cercopithecoid molars. *Ann. Anat.* 186, 487–493 (2004)
- VOGEL, C.: Biologische Perspektiven der Anthropologie: Gedanken zum Theorie-Defizit der biologischen Anthropologie in Deutschland. *Z. Morph. Anthropol.* 73, 225–236 (1983)
- VOLLMER, G.: Die vierte bis siebte Kränkung des Menschen – Gehirn, Evolution und Menschenbild. *Philosophia naturalis* 29, 118–134 (1992)
- WASHBURN, S. L.: The strategy of physical anthropology. In: KROEBER, A. L. (Ed.): *Anthropology Today*; pp. 714–727. Chicago: University Press of Chicago 1953
- WHITE, T. D.: The comparative biology of »robust« *Australopithecus*: clues from context. In: GRINE, F. E. (Ed.): *Evolutionary History of the »Robust« Australopithecines*; pp. 449–493. New York: Aldine the Gruyter 1988
- WHITE, T. D.: A view on the science: Physical anthropology at the millennium. *Amer. J. Phys. Anthropol.* 113, 287–292 (2000)
- WIESEMÜLLER, B., ROTHE, H., und HENKE, W.: Phylogenetische Systematik. Eine Einführung. Berlin, Heidelberg, New York: Springer 2003
- WOLPOFF, M. H.: *Paleoanthropology*. 2<sup>nd</sup> ed. Boston (Mass.): McGraw-Hill 1999
- WOLPOFF, M. H., SENUT, B., PICKFORD, M., and HAWKS, J.: *Sahelanthropus* or »*Sahelpithecus*«? *Nature* 419, 581–582 (2002)
- WOOD, B., and COLLARD, M.: The changing face of the genus *Homo*. *Evol. Anthropol.* 8, 195–207 (1999)
- WUKETITS, F. M.: Eine kurze Kulturgeschichte der Biologie. Mythen – Darwinismus – Gentechnik. Darmstadt: Primus Verlag 1998
- ZOLLIKOFER, C., and PONCE DE LEON, M.: *Virtual Reconstruction: A Primer in Computer-assisted Paleontology and Biomedicine*. Weinheim: Wiley-Interscience 2005

Prof. Dr. rer. nat. habil. Dr. h. c. Winfried HENKE  
 Institut für Anthropologie (1050)  
 Fachbereich 10 Biologie  
 Johannes-Gutenberg-Universität Mainz  
 55099 Mainz  
 Bundesrepublik Deutschland  
 Tel.: +49 61 31 3 92 23 98  
 E-Mail: henkew@uni-mainz.de