

Die Ernährung als Einflussfaktor auf die Evolution des Menschen

Dem Fachbereich Chemie der Universität Hannover

Zur Erlangung des Grads
Doktor der Naturwissenschaften
Dr. rer. nat.

genehmigte Dissertation von

Dipl. oec. troph. Tobias Lechler
geboren am 6. 2. 1964 in Heidelberg

2001

Referent: PD Dr. Andreas Hahn

Koreferent: Prof. Leitzmann

Tag der Promotion: 29.5 2001

1	Einleitung und Fragestellung.....	1
2	Ernährung – eine Definition	3
3	Die Ernährung des Menschen im Wandel der Zeit	6
3.1	Die Humanernährung in der jüngeren Vergangenheit	6
3.2	Die Ernährung des modernen Menschen.....	8
3.2.1	Gesundheit und Ernährung in verschiedenen Kulturkreisen	11
3.2.1.1	Vegetarische Kostformen	11
3.2.1.2	Mediterrane Ernährungsformen	12
3.2.1.3	Asiatische Ernährung	12
3.2.1.4	Naturvölker.....	13
3.2.2	Schlussfolgerungen	13
4	Ausgangspunkte der Humanevolution	20
4.1	Vorbedingungen evolutiver Prozesse	20
4.1.1	Hintergründe der Humanevolution im geologischen Kontext.....	21
4.1.1.1	Extra-terrestrische Einflußfaktoren	21
4.1.1.2	Erdgebundene geologische Determinanten.....	23
4.1.1.2.1	Vulkanaktivität.....	23
4.1.1.2.2	Kontinentalplattentektonik	23
4.1.1.3	Ökologische Bestimmungsfaktoren	25
4.1.1.3.1	Klimawechsel	25
4.1.1.3.2	Schwankungen des Meeresspiegels	26
4.1.1.4	Das Vegetationsprofil im Tertiär und Quartär (65 Mio Jahre bis heute).....	27
4.2	Vorbedingungen der Humanevolution.....	29
4.2.1	Folgen von Veränderungen geologischer bzw. ökologischer Parameter für die Evolution der Pflanzen- und Tierwelt.....	29
4.2.1.1	Hintergrundextinktionen	30
4.2.1.2	Massenextinktionen.....	31
4.2.2	Die Reorganisation der Pflanzen- und Tierwelt	32
5	Die Primaten- und Humanevolution im Ernährungskontext.....	34
5.1	Die Evolution ausgewählter Primatenmerkmale im Ernährungskontext	35
5.1.1	Enzephalisation	36
5.1.2	Lokomotion.....	41
5.1.3	Oppositionsfähigkeit von Daumen und Großzehe (Greifhand).....	43
5.1.4	Leistungsfähigkeit des optischen Apparats.....	44
5.1.5	Organisation von Kiefer- und Gebißstrukturen	46
5.2	Wesentliche Spezies in der Primaten- und Hominidenevolution.....	53
5.2.1	Spitzhörnchen (Tupaioidea).....	54
5.2.2	Prosimiae (Halbaffen)	56
5.2.3	Anthropoidea, Simiae (echte Affen).....	56
5.2.4	Fossile Menschenaffengruppen	57

5.2.5	Fossile Ahnen der Hominidenlinie	62
5.2.5.1	Die Ernährung als wesentlicher Baustein der Humanevolution.....	67
5.2.5.1.1	Das Ernährungsstrategie-Modell.....	69
5.2.5.1.2	Das Aasfressermodell.....	71
5.2.6	Homo	75
5.3	Energieliefernde und nicht-energieliefernde Nährstoffe als Einflussfaktoren auf die Humanevolution	78
5.3.1	Energieliefernde Nährstoffe.....	81
5.3.1.1	Proteine.....	82
5.3.1.2	Fette	84
5.3.1.2.1	Die biologische Bedeutung von Fetten	85
5.3.1.2.2	Die biologische Bedeutung ungesättigter Fettsäuren	90
5.3.1.3	Kohlenhydrate	101
5.3.2	Nicht-energieliefernde Nährstoffe	103
5.3.2.1	Anorganische Mikronährstoffe	104
5.3.2.1.1	Mineralstoffe	109
5.3.2.1.1.1	Mengenelemente	110
5.3.2.1.1.2	Spurenelemente	114
5.3.2.2	Organische Mikronährstoffe	117
5.3.2.2.1	Vitamine	118
5.3.2.2.2	Sekundäre Pflanzenstoffe.....	132
6	Die Rekonstruktion der Humanevolution im Spannungsfeld der Ernährung	140
6.1	Die Ernährung als Mosaikbaustein der Humanevolution.....	142
6.1.1	Die Ernährung als Grundlage der biologischen Energiegewinnung.....	142
6.1.2	Determinanten der Nahrungswahl fossiler und rezenter Primaten	152
6.1.2.1	Pflanzliche Nahrungsquellen.....	153
6.1.2.2	Nahrungsressourcen tierischer Herkunft.....	157
7	Das digestive System der Primaten als Ausdruck ihrer evolutiven Biographie	164
7.1	Der Verdauungstrakt der Säugetiere	166
7.2	Der Verdauungstrakt der Primaten	171
7.2.1	Makromorphologische Kennzeichen des Verdauungstrakt der Primaten.....	171
7.2.2	Physiologische Kennzeichen des Verdauungstrakts der Primaten	180
8	Diskussion und Schlussfolgerungen	182
9	Zusammenfassung	208
10	Summary.....	211
11	Literaturverzeichnis	214
12	Danksagung	252

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1: Beziehungsstruktur zwischen Umweltfaktoren, Erbinformation und Phänotyp	14
Abb. 2: Veränderungen der Protein-, Fett- und Kohlenhydratzufuhr im Verlauf der Zeit.....	15
Abb. 3: Ernährungspyramide für den asiatischen Kulturkreis	17
Abb. 4: Ernährungspyramide für den mediterranen Kulturkreis.....	17
Abb. 5: Ernährungspyramide für Vegetarier	18
Abb. 6: Kontinentalverschiebungen zu verschiedenen Erdzeitaltern.....	24
Abb. 7: Milankovitsch-Zyklen	25
Abb. 8: Verschiebungen der Vegetationsgürtel infolge von Klimawechsel im Tertiär	28
Abb. 9: Das Gehirngewicht verschiedener Primaten und des Menschen in doppeltlogarithmischer Darstellung	37
Abb. 10: Mögliche Beziehungen zwischen Nahrungsenergie, Verhaltensstrukturen und Gehirngrösse.....	39
Abb. 11: Der optische Apparat der Primaten	45
Abb. 12: Die vier Zahngruppen von Pavian (a), Schimpanse (b) und Mensch (c)	49
Abb. 13: Einfluß von Druck und Scherkraft auf die Entstehung von „pits“ und „scratches“	52
Abb. 14: Systematik heute lebender Primaten: A Grosssystematik; B Neuweltaffen; C Altweltaffen.....	53
Abb. 15: Spitzhörnchen	55
Abb. 16: Verbreitungsgebiete rezenter Primaten und Fundstätten früher Hominiden	60
Abb. 17: Die Vorfahren des Menschen im Spiegel der Zeit	63
Abb. 18: Das Hinterhauptsloch als Indikator der Bipedie.....	64
Abb. 19: Beispiel für einen Flussuferwald in der Savanne	66
Abb. 20: Nahrungsalternativen früher Hominiden im jahreszeitlichen Wechsel.....	68
Abb. 21: Konsequenzen aus der Saisonalität der Savanne für die Nahrungswahl früher Hominiden	74

Abb. 22: Die Evolution der Primaten und des Menschen im Spiegel der Zeit	78
Abb. 23: Die chemischen Elemente des Periodensystems	80
Abb. 24: Prozentualer Fettanteil am Geburtsgewicht von Säugetieren und des Menschen	88
Abb. 25: Biosynthese der hoch ungesättigten Fettsäuren.....	91
Abb. 26: Gehirngröße verschiedener Säugetiere.....	92
Abb. 27: Gehirngrößen der Hominiden im Verlauf der letzten 3 Mio Jahre.....	94
Abb. 28: Chemische Struktureigenschaften von Stäbchen und Zapfen	96
Abb. 29: Häufigkeit der Elemente in der Erdkruste	105
Abb. 30: Formierung ausgewählter reaktiver Sauerstoffspezies.....	119
Abb. 31: Angriffspunkte von ROS an biologischem Material	121
Abb. 32: Stammbaum der Vitamin-C-Synthese im Tierreich	122
Abb. 33: Stoffwechselwege zur Ascorbinsäuresynthese bei Tieren.....	126
Abb. 34: Das Enzymsystem P ₄₅₀ als Beispiel für eine Phase-I-Reaktion	136
Abb. 35: Der relative Energieumsatz von Säugetieren	143
Abb. 36: Körpergewicht verschiedener Primaten und ihre Nahrungsquellen.....	145
Abb. 37: Ernährungsstrategien von Primaten.....	146
Abb. 38: Nahrungsqualität und Körpergewicht von verschiedenen Primaten und dem Menschen.....	150
Abb. 39: Grundstruktur des Verdauungstrakts von Säugetieren.....	167
Abb. 40: Das Verdauungssystem der Hauskatze.....	169
Abb. 41: Das Verdauungssystem des Koalabärs	170
Abb. 42: Der Verdauungstrakt von Primatenspezies, die sich vorwiegend faunivor, frugivor oder foliovor ernähren	173
Abb. 43: Relative Volumina einzelner Organabschnitte von Primaten.....	175
Abb. 44: Allometrische Beziehung der resorptiven Oberfläche zwischen dem Gastrointestinaltrakt und Körpergröße verschiedener Primaten	176

Abb. 45: Die Darmschnitte von erwachsenen Schimpansen und vom fötalen bzw adulten Menschen	195
Abb. 46: Veränderungen im Konsum essenzieller Nährstoffe im Spiegel der Zeit	202
Abb. 47: Aufbau einer hypothetischen Ernährungspyramide adaptiert an die Primatenernährung.....	207

Tabellenverzeichnis

Tab. 1: Ausschnitt aus der aktuellen geologischen Zeitskala.....	20
Tab. 2: Verhältnis der Gehirn- und Körpermassen von Säugetieren.....	37
Tab. 3: Organmassen und ihre Stoffwechselrate beim Menschen bezogen auf einen 65kg schweren Mann mit einem Gesamtstoffwechsel von 90,6 Watt.....	41
Tab. 4: Gehirnvolumina der Hominiden und Menschen.....	86
Tab. 5: Verhältnis der Gehirn- und Körpermassen von Säugetieren.....	98
Tab. 6: Konzentrationen einiger chemischer Elemente im Meerwasser.....	105
Tab. 7: Verschiedene Systeme zur Abwehr von ROS.....	121
Tab. 8: Gesundheitliche Wirkungen von sekundären Pflanzenstoffen.....	133
Tab. 9: Körpergewicht und Nahrungsqualität (DQ).....	151
Tab. 10: Variationen von Inhaltsstoffen pflanzlicher Nahrungsquellen im Verlauf unterschiedlicher Vegetationsphasen.....	154
Tab. 11: Ausgewählte Nahrungsinhaltsstoffe in verschiedenen Insekten pro 100 g.....	158

1 Einleitung und Fragestellung

Das Wissen um die stammesgeschichtlichen Wurzeln des Menschen nahm in der Vergangenheit zwar erheblich zu, sie lassen sich gegenwärtig aber weder zweifelsfrei bestimmen noch begründen. Darüber hinaus fehlt bisher eine exakte Definition der Einflüsse der Ernährung auf die Evolution des Menschen. Es ist denkbar, dass der Mensch im Laufe seiner Entwicklungsgeschichte nach dem „Trial-and-Error-Prinzip“ jedes Element seiner Umwelt genutzt hat, um es als Nahrungsquelle zu erschließen. Nahe liegt, dass die Vorfahren des Menschen in Zeiten des Überflusses das attraktivste organische Material als Energiequelle diente, in Hunger- oder Mangelsituationen alles Verzehrbare.

Die humanen Vorläuferspezies standen als offenes System im stetigen Stoffaustausch mit ihrer Umwelt – ebenso wie der heutige Mensch. Dabei sicherte die Ernährung der humanen Vorfahren ihre Energiezufuhr. Aus diesem biologischen Grundsatz folgt, dass das Nahrungsangebot die Evolution des Menschen beeinflusst haben muss. Der Nahrungserwerb und die Entwicklung von Ernährungsstrategien legte vielleicht sogar den Rahmen für die Evolution des Menschen fest. Somit ist die Ernährung als eine wichtige Einflussgröße in der Evolution der humanen Ahnenreihe zu werten. Daher könnte es eine Ernährungsform für den heutigen Menschen geben, die als artgerecht (natürlich) bezeichnet werden könnte.

Die Grundzüge einer artgerechten Ernährung des Menschen sind aber nur abzubilden, wenn die Ernährungsstruktur seiner prähistorischen Vorläuferspezies bekannt wäre, und zwar bevor sie ihre „Selbst-Domestikation“ in die Wege leiteten und sich vom triebhaften Nahrungserwerb lösten. Somit fließen in die Diskussion um die artgerechte (natürliche) Ernährung des Menschen evolutionsbiologische Aspekte ein. Die Evolutionsbiologie gewinnt ihre Erkenntnisse aus der Betrachtung heute lebender (rezenter) Primaten und spannt den Bogen zu ihren fossilen Belegen in prähistorischen Zeitaltern. Des weiteren zieht sie aus anatomischen und physiologischen Fakten von zeitgenössischen biologisch engsten Verwandten des Menschen und der Analyse ihrer Ernährung ihre Folgerungen. Dieser multidisziplinär angelegte Forschungsansatz in Verbindung mit dem Wissen aus der Ernährungswissenschaft bietet eine Möglichkeit, annähernd die Grundzüge der natürlichen Ernährung, d. h. einer Ernährung, die den physiologischen Bedürfnissen des Menschen entspricht, abzubilden und zu definieren.

Die Aktualität des Themas ergibt sich aus dem Denkansatz, dass die Unterschiede im Erbgut von Hominiden bzw. Hominidae (Vorfahren des Menschen bzw. Frühmenschen) und dem modernen Menschen sehr gering sind und eine artgerechte Ernährung ein guter Wegweiser für eine gesunde Ernährung in der heutigen Zeit sein könnte. Die Praxis einer artgerechten Ernährung könnte theoretisch dazu beitragen, die in Industrieländern epidemieartig um sich greifenden Erkrankungen wie Herz-Kreislauf-Erkrankungen, Krebs u. a. wirksam zu bekämpfen. Über die Grundzüge der natürlichen Ernährung des Menschen gibt es aber in Expertenkreisen erhebliche Meinungsunterschiede. Während eine Seite z. B. einen erhöhten Fleischanteil in der humanen Ernährung als artgerecht betrachtet und nicht um Argumente verlegen ist, empfiehlt das andere Lager eine Zurückhaltung beim Fleischkonsum. Dabei gründen sich die Meinungsunterschiede zur artgerechten Ernährung z. B. auf den Evolutionszeitraum. Wenn der Einfluss der Ernährung auf die Evolution des Menschen untersucht werden soll, erscheint es nicht sinnvoll, das Ernährungsspektrum humaner Vorfahren erst ab der Steinzeit vor etwa 80.000 Jahren zu analysieren, zumal die Geschichte des Menschen mit dem Aufstieg der Hominiden vor etwa fünf Millionen Jahren beginnt. Daneben sollten bei der Analyse nutritiver Einflüsse auf die Humanevolution auch die gemeinsamen evolutiven Wurzeln mit seinen genetisch sehr nahe verwandten Primaten bzw. deren Vorläufern berücksichtigt werden.

Ziel der vorliegenden Abhandlung ist es herauszufinden, inwiefern die Ernährung die Evolution des Menschen prägte und wie diese ausgesehen haben könnte. Ferner soll geklärt werden, ob es eine artgerechte Ernährung des Menschen gibt. Sie müsste sich eignen Mangelerscheinungen und/oder Krankheiten zu verhindern, die Gesundheit und Lebenserwartung des Menschen zu maximieren und aus Nahrungsquellen bestehen, die schmackhaft und „gefährlos“ zu konsumieren sind.

Einleitend wird die Ernährung im Wandel der Zeit beschrieben. Danach wird auf den Fortgang der Humanevolution bzw. die Entwicklung von Primatenmerkmalen im Zusammenhang mit nutritiven Einflüssen beleuchtet. Den Schwerpunkt der Abhandlung bildet die Bedeutung von Nahrungsinhaltsstoffen für die Evolution der Primaten und des Menschen. Daneben werden der Aufbau und die Funktion ihrer digestiven Systeme verglichen und deren Bedeutung für das speziesspezifische Nahrungsspektrum und den evolutiven Erfolg rezenter Primaten und des Menschen diskutiert.

2 Ernährung – eine Definition

Unter dem Begriff „Ernährung“ werden alle Prozesse zusammengefasst, die dem lebenden Organismus die Zufuhr von energiereichen Substanzen in fester und flüssiger Form sichern. Die Ernährung trägt zur Erhaltung aller physiologischen Lebensvorgänge im Sinne von Aufbau und Regeneration bei und sorgt für die Realisierung der funktionellen Leistungen (Kühnau 1980).

Während autotrophe, photosynthetisch aktive Organismen Sonnenenergie fixieren, um aus anorganischen Substraten (CO_2 , H_2O , Nitrat) chemische Energie zu gewinnen und spezifische Struktur- und Funktionselemente zu synthetisieren, sind heterotrophe Individuen wie der Mensch auf die Nutzung, das heißt die Zufuhr präformierter organischer Materialien als Energiequelle angewiesen. Dieses liefert energetisch verwertbare Moleküle (Proteine, Fette, Kohlenhydrate) und gewährleistet die Versorgung eines Individuums mit anderen organischen und anorganischen Substanzen (Elmadfa & Leitzmann 1998).

Der Nahrungserwerb einer Spezies macht die Entwicklung eines Repertoires komplex vernetzter Handlungsweisen und -muster (Ernährungsverhalten) notwendig. Diese stehen in direktem bzw. indirektem Bezug zu ihren anatomischen und physiologischen Merkmalen, die sich im Verlauf der Evolution erheblich veränderten. So verschaffte den Säugetieren die Entwicklung der Homoithermie Vorteile bei der Erschließung ökologischer Nischen, die den wechselwarmen Reptilien verschlossen blieben. Aber auch innerhalb der Säugetierordnungen gibt es zahlreiche Unterschiede im Ernährungsverhalten, die aus biologischen Gesetzmäßigkeiten wie der inter- und intraspezifischen Konkurrenz um Nahrungsquellen und andere Ressourcen in einer ökologischen Nische resultieren.

Trotz dieser Unterschiede gibt es Gemeinsamkeiten in der Energieverwertung der Nahrungsbestandteile. Im Zellstoffwechsel werden die zugeführten Energieträger durch biologische Oxidation in vom Organismus verwertbare Energieformen, vor allem energiereiche Phosphate, transformiert, die als universelle Energiequelle aller energiekonsumierender Prozesse dienen. Der wichtigste zelluläre Energieträger ist das Adenosintriphosphat (ATP) (Leitzmann & Hahn 1996). Die Umwandlung chemischer in mechanische Energie hat verglichen mit der heutigen modernen Technik (Ottomotor etwa 16 %) einen sehr hohen Wirkungsgrad (etwa 25 %), der restliche Energieanteil

wird als Wärme an die Umgebung abgegeben (Mehnert 1990). Neben der Energiegewinnung dienen Nahrungsbestandteile beziehungsweise ihre Abbauprodukte als Bausteine für die Synthese körpereigener Substanzen (Baustoffwechsel). Mehr als 90 % dienen dem Aufbau spezieller Moleküle der Körpersubstanz. Schließlich sind diese für die Aufrechterhaltung energiekonsumierender Prozesse unbedingt notwendig, um die Elektrolytkonzentrationen in diversen Kompartimenten zu stabilisieren. Die Synthese spezieller Moleküle der Körpersubstanz ist nicht nur für den wachsenden Organismus von Bedeutung, sondern vollzieht sich während des gesamten Lebens, da der regelmäßige Abbau von Körpersubstanzen einen ständigen Ersatz notwendig macht. Ferner müssen Wirkstoffe wie Neurotransmitter, Abwehrstoffe, Hormone und Enzyme laufend neu synthetisiert werden. Demzufolge befindet sich der lebende Organismus hinsichtlich der Energieumwandlung und des Stoffumbaus in einem dynamischen Gleichgewicht (Thews et al. 1991).

Alle Aktivitäten zur Deckung der Nahrungsbedürfnisse einer Spezies leiten sich von diesen Naturgesetzen ab. Diese hatten sicherlich auch Einfluss auf die Evolution der Säugetiere und der humanen Ahnenreihe. Vor dem Hintergrund dieser Zusammenhänge sind die Funktionen der Ernährung bzw. der Stellenwert einzelner Nahrungsbestandteile in der Evolution des Menschen zu sehen. Ferner haben vermutlich die Nahrungsquellen bzw. die Ernährung bei der Entwicklung anatomischer und physiologischer Merkmale humaner Vorfahren und seiner nächsten Verwandten (Menschenaffen und andere Affenarten) eine Rolle gespielt.

Säugetiere, zu denen biologisch der Mensch und die Primaten zählen, verfolgen verschiedene Ernährungsweisen. Dabei lassen sich je nach der Herkunft der Nahrungsquellen verschiedenen Ernährungstypen unterscheiden. Diese reichen von einer ausschliesslich pflanzlichen bis zu einer rein tierischen Nahrung. Meist gibt es geringfügige Überschneidungen, die im Zuge des unmittelbaren Verzehr von Nahrungsquellen auftreten, wie etwa beim Verzehr madenbesetzter Früchte. Herbivoren verzehren fast nur Nahrungsquellen pflanzlicher Herkunft, das Nahrungsspektrum der Carnivoren besteht weitgehend aus Tieren. Omnivoren nutzen Nahrungsquellen, die aus dem Pflanzen- und Tierreich stammen (Langer 1988).

Aus heutiger Sicht läßt sich feststellen, dass der Mensch hinsichtlich seiner nutritiven Quellen extrem flexibel geblieben ist. Er verzehrt im Verlauf seines Lebens etwa mehrere 100 kg verschiedener Nahrungsquellen pflanzlicher und/oder tierischer

Herkunft. Während der Konsum mancher Nahrungsmittel der Befriedigung lediglich persönlicher Bedürfnisse dient, werden andere zur Existenzhaltung verzehrt. Ferner wird die Ernährung des heutigen Menschen durch kulturelle Einflüsse, die die Auswahl und Zubereitung der Nahrungsmittel beeinflussen, und die Bedingungen in seinem sozialen Umfeld überlagert. D. h., die Nahrungsaufnahme ist ebenso ein Kulturgut und Ausdruck der Persönlichkeit, des Lebensstils und – gefühls. In dieser Hinsicht ist die Ernährung des Menschen als ein komplexes Faktorengeflecht zu verstehen, das in seinem Zusammenwirken den Nährstoffbedarf des Menschen deckt, sein Verhalten prägt und zu seinem Wohlbefinden beiträgt. Die Ernährung berührt also jegliche Ebene des menschlichen Daseins.

3 Die Ernährung des Menschen im Wandel der Zeit

3.1 Die Humanernährung in der jüngeren Vergangenheit

Die Entwicklung von menschlichen Bevölkerungsgruppen ist primär an das lokale Nahrungsangebot gebunden. Der Nahrungskonsum und die unterschiedlichen Strategien zum Nahrungserwerb unterliegen biologischen und kulturellen Mechanismen, die in ihrer Wirkungsbreite nicht völlig geklärt sind. Eventuell gehen vom Nahrungsangebot Effekte aus, die sich entweder auf das Bevölkerungswachstum auswirken oder ein Bevölkerungsdruck führt zu einer Strategieänderung in der Nahrungsversorgung mit der Folge, dass sich das Nahrungsspektrum ausweitet. In Bezug auf die Strategien zum Erwerb von Nahrungsquellen gilt grundsätzlich, dass von Trophiestufe zu Trophiestufe die nutzbare Energiemenge und die Energiedichte der Nahrungsquellen abnimmt. Je kürzer die Nahrungskette, desto effektiver ist sie. Daher ist die Bevölkerungsdichte des Endkonsumenten um ein Vielfaches geringer als diejenige der Konsumenten auf niedrigeren Trophiestufen. Dies gilt vor allem für Carnivoren, nicht aber für Menschen. Die hohen Bevölkerungsdichten der Menschen sind Ausdruck einer generalistischen und opportunistischen Ernährungsweise, die eine hohe Flexibilität bei der Wahl der Ernährungsstrategie erlaubt (Grupe 1991).

Eventuell ist die omnivore Ernährung und das vielfältige Muster des Nahrungserwerbs des Menschen der Schlüssel zu seiner Zivilisation. Oft wird die Domestizierung von Nutztieren und der gezielte Ackerbau vor 10.000 Jahren mit einem Bevölkerungsdruck begründet. Dabei lag der Sinn vermutlich im Ausgleich von Nahrungsknappheiten, die entweder durch unvorhergesehene jährliche klimatische Fluktuationen herbeigeführt wurden oder der Bestand an wilder tierischer und/oder pflanzlicher Nahrungsquellen ging zurück, wobei gleichzeitig ein Bevölkerungswachstum einsetzte (Gordon 1987, Cordain 1999). Es gibt jedoch auch Hinweise darauf, dass von den menschlichen Ahnen schon vor dieser Zeit Nahrung gesammelt und gelagert wurde, um ein mangelhaftes Nahrungsangebot zu überbrücken (Gordon 1987). Durch den organisierten Ackerbau reduzierte sich zwar die Breite des Nahrungsangebots erheblich (Cordain 1999), er verkürzte aber die Nahrungskette und sicherte die Nahrungsversorgung durch effiziente Speichermethoden der Ernteerträge. In der Folge war es möglich, viel mehr Menschen auf kleinem Raum zu ernähren. Wahrscheinlich nahm deshalb die Bevölkerungszahl zu. Missernten hatten einen zeitweiligen Rückgang der Bevölkerungszahl zur Folge – ein

großer Nachteil gegenüber vagabundierenden Sippen, die ihre Nahrung nach wie vor erjagten oder sammelten (Cassidy 1980). Die Ernährung ist somit eine wesentliche Triebfeder für die Lebensqualität und Lebensweise humaner Bevölkerungen. Sie hat den Menschen zu Eingriffen in die Natur veranlasst, um fortwährend neue, möglichst stabile Nahrungsressourcen zu erlangen. Diese Eingriffe waren so effektiv, dass sich die ökologische Tragfähigkeit der Erde für die Menschheit erheblich vergrößern konnte (Grupe 1990).

Die organisierte und gezielte Nahrungsmittelproduktion verbesserte die Ernährungslage und ermöglichte das Leben vieler Menschen auf engerem Raum. Dies hatte aber auch schwerwiegende negative Konsequenzen. So wurde ein guter Nährboden für eine Reihe von Infektionskrankheiten bereitet (Grupe 1990), denen von Fall zu Fall große Teile der Bevölkerung zum Opfer fielen. Die verheerenden Folgen der Pestepidemien im Mittelalter sind dafür ein gutes Beispiel. Sie halbierten teilweise die Bevölkerungsdichte (Anonymus 1995). Vor 1850 schrumpfte die Stadtbevölkerung so stark, dass die Einwohnerzahl der Städte nur durch den Zuzug der ländlichen Bevölkerung stabil bleiben konnte (McNeill 1979). Zwischen 1850 und 1900 glichen sich die Sterberaten der Stadt- und Landbevölkerungen an, ehe sie sich um 1900 in Städten gegenüber ländlichen Gebieten reduzierten. Nach 1900 nahm die Körpergröße des Menschen in den westlichen Industrienationen zu, was z. T. durch den gewaltigen technischen Fortschritt, vor allem aber der Nahrungsmittelproduktion, der Hygiene und der medizinischen Standards erreicht werden konnte. Sie waren an der Überwindung der zu dieser Zeit nicht selten defizitären Ernährungslagen weiter Bevölkerungsgruppen maßgeblich beteiligt und verbesserten ihren Gesundheitszustand (Bogin 1988b).

Die Änderungen in der Bevölkerungsentwicklung und der Nahrungsmittelerzeugung in den letzten Jahrhunderten beruhten auf mehreren Teilveränderungen, die letztlich in ihren Auswirkungen ineinander griffen und sich gegenseitig verstärkten. Hier ist vor allem die Ausweitung des Ackerlandes, die Abkehr von der Dreifelderwirtschaft und die Einführung neuer Düngemethoden zu nennen. Dies hatte Einfluss auf die Ertragslage, die Preise und den Lebensmittelverzehr. Das Hauptgewicht des Ackerbaus lag meist auf der Produktion von Getreide (Gerste, Hafer, Roggen, Weizen), das vor allem von der Landbevölkerung als Brei verzehrt wurde. In der Stadt wurden durch Handwerksbetriebe (Müller, Bäcker, Metzger) veredelte landwirtschaftliche Produkte konsumiert. Bei Nahrungsüberfluss stieg der Fleischverzehr an. Bei Nahrungsengpässen

griff die mittelalterliche Bevölkerung auf pflanzliche Nahrungsmittel zurück, sofern diese in genügender Menge verfügbar waren oder sie wichen auf den Verzehr von bis zu diesem Zeitpunkt unbekanntem Nahrungsmitteln aus (Anonymus 1995). Hierfür ist die Kartoffelpflanze ein Paradebeispiel. Die Tatsache, dass die Kartoffel auf weniger Raum mehr Nährwert als Getreidepflanzen liefert und zur Linderung von Hungersnöten genutzt werden konnte, trug entscheidend zu ihrer Verbreitung bei (Mariani-Costantini & Ligabue 1992). Innovationen der Technik der und Naturwissenschaften im 19. Jh ließen die Erträge der Landwirtschaft erheblich ansteigen. Zugleich wuchsen im Zuge der Industrialisierung die Realeinkommen. Daher sanken die Ausgaben für Lebensmittel in Bezug auf das Einkommen und es wurde vermehrt Fleisch gegessen. Ferner wuchs die Bedeutung von Konservierungsverfahren, was den Weg zur Entwicklung konservierter Nahrungsmittel vorzeichnete. Durchsetzen konnten sich diese bearbeiteten Nahrungsmittel aber erst in Krisenzeiten, wie z. B. bei kriegerischen Auseinandersetzungen. Mit der Einführung des Welthandels hielten auch andere neuartige Lebensmittel wie Kaffee, Tee, Gewürze und Zucker Einzug in Europa und brachten einen unterschiedlich ausgeprägten Wandel in den Ernährungsweisen und eine Neuorientierung des Geschmacks mit sich (Anonymus 1995). Sie sind einer der wesentlichen Gründe für die Ausbildung von Überflusgesellschaften, die gegen Mitte des 20. Jh in den USA, Europa und Japan entstanden.

3.2 Die Ernährung des modernen Menschen

Aus heutiger Sicht ist festzustellen, dass sich die Menschheit nicht nach einem bestimmten Muster ernährt. Das aktuelle Wissen charakterisiert nur zwei generelle Beobachtungen (Bogin 1997):

1. Jeder Mensch hat grundsätzlich einen gleichartigen Bedarf an einer ganzen Palette von Nahrungsinhaltsstoffen.
2. Jeder Kulturkreis pflegt Sitten und Gebräuche, die zur Sicherstellung einer bedarfsgerechten Zufuhr von Nahrungsinhaltsstoffen geeignet sind.

Dennoch lassen sich Richtlinien humaner Nahrungsnetze feststellen. So praktizieren die heutigen modernen Menschen eine extrem omnivore Ernährung. Sie schließt fast alles Essbare, d. h. energetisch Verwertbare ein. Schwerpunkte in der Nahrungsauswahl treten lokal auf. Dies hängt damit zusammen, dass nicht alle verzehrbaren Pflanzen und Tiere, d. h. Nahrungsmittel an jedem Ort der Erde gedeihen (Pelto & Pelto 1983). Allerdings können aufgrund des weltweiten Warenverkehrs Nahrungsmittel aus den

entlegensten Winkeln der Erde bezogen werden. Die Einführung kulturfremder Tiere und Pflanzen in Westeuropa verbreitert das Lebensmittelangebot erheblich. Dieses breite Angebot hat jedoch nicht das Ziel, die Ernährungssituation der Bevölkerungen der Importländer zu ergänzen oder gar zu verbessern. Der Konsum exotischer Lebensmittel hat primär soziale und/oder wirtschaftliche Gründe. Teilweise werden diese als exklusive Luxusgüter betrachtet und aus Prestige Gründen verzehrt. Dies könnte ein Grund für eine eingeschränkte Vielfalt der heute konsumierten Nahrungsmittel sein. Ferner lassen sich dadurch regional und/oder historisch geprägte Vorlieben und Aversionen für bestimmte Nahrungsmittel und Ernährungsweisen begründen. Letztlich werden in manchen Kulturkreisen bestimmte Lebensmittel verzehrt, um Krankheiten zu heilen oder bestimmte Rituale und Lebensweisen zu pflegen. Der Sinn liegt in der Nutzung potenzieller Wirkspektren nahrungsmittelgebundener Inhaltsstoffe oder in der Verfolgung symbolischer Ziele (Bogin 1997). Ebenso drücken sich Modetrends in der Auswahl der Nahrung aus, vor allem in den Industrieländern.

Diese Einflüsse spielen in ihrer Gesamtheit eine wichtige Rolle in der industriellen Lebensmittelherstellung, nicht zuletzt dadurch, dass die Volksgruppen moderner Industriestaaten mehr als je zuvor den Wunsch nach einer gesunden Ernährung hegen. Und dennoch ist durch den wissenschaftlichen Erkenntniszuwachs durch geeignete Methoden zur Erfassung des Ernährungszustands ganzer Bevölkerungskreise und des Einzelnen feststellbar, dass der Ernährungszustand mehr oder weniger vom Optimum abweicht. Dies liegt sicherlich auch daran, dass es der Mensch mit seinem kognitiven Leistungsspektrum im Gegensatz zu Säugetieren (Mammalia) geschafft hat, seine Existenz von der eigenständigen Nahrungsbeschaffung abzukoppeln. Letztere bestimmte nämlich von jeher maßgeblich das menschliche Handeln und war mit fast allen seinen Aktivitäten verwoben. Mit der Trennung der humanen Existenz vom Nahrungserwerb legte der Mensch zugleich den Grundstein für das Überleben in einer Umwelt aus der Retorte (künstliche Umwelt). Die Abkehr von der rein aneignenden Nahrungsbeschaffung machte fortgesetzte Eingriffe in die Natur notwendig, die sich insbesondere in Innovationen in der Nahrungsmittelproduktion äußerten.

Das Bestehen des Menschen in einer künstlichen Umwelt leitete Entwicklungen ein, die aus heutiger Sicht betrachtet als Motiv für die - im übertragenen Sinne - Evolution von Lebensmitteln interpretiert werden können. Inwiefern die Evolution des Menschen und seiner Nahrungsquellen sich sinnvoll ergänzen und ob die heutigen Standards der

Nahrungsmittelproduktion und des Lebensmittelkonsums sich eignen, alle Substrate zur Befriedigung aller Ansprüche des Menschen an seine Ernährung zu liefern, ist eine offene Frage. Inzwischen gibt es nämlich nur noch sehr wenige Nahrungsmittelgruppen, die ihren natürlichen Charakter erhalten haben. So sind in einigen Lebensmitteln aus produktionstechnischen Gründen oder der fehlenden Akzeptanz beim Konsumenten diverse ernährungsphysiologisch relevante Nahrungsinhaltsstoffe in hoher oder geringer Menge oder gar nicht enthalten. Zugleich nahm die Breite des Nahrungsmittelangebots ab, da der Anbau mancher Pflanzen zu arbeitsintensiv ist und kaum Profit abwirft. Daneben sind Nahrungsmittel am Markt erhältlich, deren natürlicher Ursprung kaum oder nicht mehr erkennbar ist (Wurst, Käse) (Eaton & Cordain 1997) oder sie sind ernährungsphysiologisch aufgewertet, d. h. mit Substanzen angereichert, die natürlicherweise in dem Lebensmittel nicht enthalten sind. Letztlich hielten „künstliche“ Lebensmittel in die Humanernährung Einzug, die in der Natur nicht vorkommen, wie z. B. alkoholische Getränke (Peleg 1994).

Eine andere Eigenschaft der heutigen Ernährung des Menschen ist die beispiellos leichte Nahrungsmittelverfügbarkeit. So ist die Kosten-Nutzen-Relation des Erwerbs von Nahrungsmitteln nicht mit der seiner Vorfahren (Hominiden) vergleichbar (Eaton & Eaton 1998). Dementsprechend kann der heutige Durchschnittsmensch im Verlauf seines Lebens kaum erfahren, mit welchen Aufwendungen die Energieaufnahme seiner Vorfahren verbunden war. Ferner fehlt vielen Menschen in Industrieländern ein objektives Bewusstsein für ihre Esskultur. Dies mag daran liegen, dass in modernen Industriestaaten die technischen Möglichkeiten gegeben sind, unbegrenzt große Mengen eines beliebten Nahrungsmittels zu produzieren (Liebermann 1991). Dabei übersteigen die Energiekosten der Nahrungsmittelproduktion z. T. ihren Nährwert, so dass aus ökologischer Sicht der Energiefluss im produzierenden Nahrungsmittelgewerbe defizitär ist. Dies widerspricht den Gesetzen des nachhaltigen Wirtschaftens, da der Erwerb eines Lebensmittels alle Kosten seiner Produktion zumindest decken müsste. Jede andere Spezies wäre unter diesen Bedingungen längst zum Aussterben verurteilt. Die Bevölkerungen in den Industrieländern gleichen diesen Nachteil aber auf finanziellem Wege aus. Dabei wird der finanzielle Profit im übertragenen Sinne oft auf Kosten der evolutiv erworbenen Nahrungsbedürfnisse erwirtschaftet (Bogin 1997).

3.2.1 Gesundheit und Ernährung in verschiedenen Kulturkreisen

Im Verlauf seiner Geschichte entwickelte der Mensch eine ganze Reihe verschiedener Ernährungsmuster, die in Abhängigkeit vom sozio-ökonomischen Status und den jeweiligen geographischen Lebensbedingungen, wie z. B. dem Klima, erheblich variieren. Dies könnte für prähistorische Humangesellschaften ebenso gelten (Nestle 1999). Jeder Kulturkreis hat andere Schwerpunkte in der Auswahl der bevorzugten Nahrungsmittel. Alle Ernährungsweisen können den Nährstoffbedarf des Menschen trotz der unterschiedlichen Nahrungsauswahl decken. Allerdings ist nicht bekannt, wie sich die verschiedenen Ernährungsgewohnheiten ausbildeten. Sie resultieren eventuell aus der Isolation von Zivilisationen, ihrer Ausdehnung oder des Kontakts verschiedener Kulturkreise oder sie haben soziale, ökonomische und politische Hintergründe (Bogin 1997). Die Ernährung sicherte zwar die Fortpflanzung und Körperentwicklung des Einzelnen, inwiefern sie auch dessen Gesundheit förderte, ist aber schwer zu beurteilen (Nestle 1999). In diesem Zusammenhang stellt sich die Frage nach der optimalen Ernährung, insbesondere nach den Anteilen pflanzlicher und tierischer Nahrungsquellen einer optimal zusammengesetzten Kost. Dieses Problem rückt zunehmend in den Vordergrund, da in Entwicklungsländern eine pflanzenbetonte Ernährung mit extremer Armut und niedrigem Gesundheitsstatus assoziiert ist und sich mit wachsendem Wohlstand ein Trend zu einem höheren Fleischkonsum abzeichnet. Dabei treten zwar weniger häufig Ernährungsdefizite auf, dafür steigt jedoch die Häufigkeit chronischer Erkrankungen wie sie für Bevölkerungen in wohlhabenden Staaten typisch sind (Drewnowski & Popkin 1997). Es bestehen also Zusammenhänge zwischen den Anteilen pflanzlicher und tierischer Nahrungsmittel in der traditionellen Kost eines Bevölkerungskreises und der Häufigkeit des Auftretens chronischer Erkrankungen. Diese Ansicht stützen auch Studien, die die Ernährungsgewohnheiten verschiedener Bevölkerungsgruppen den Häufigkeiten bestimmter Erkrankungen gegenüberstellten.

3.2.1.1 Vegetarische Kostformen

In einer üblichen vegetarischen Ernährung werden neben pflanzlichen Lebensmitteln nur die Produkte tierischen Ursprungs verzehrt, die von lebenden Tieren stammen (Milch, Käse, Eier). Fleisch und Fisch sowie daraus hergestellte Produkte werden dagegen nicht verzehrt. Vergleichende Studien zum Gesundheitsstatus von Nicht-Vegetariern und Vegetariern zeigen, dass sich der Konsum einer pflanzenbetonten Kost positiv auf die Gesundheit auswirkt. Daher ist davon

auszugehen, dass vegetarische Kostformen bedarfsdeckend sind. Besonders deutlich wird dies im Zusammenhang mit den Erkrankungs- und Todesfallraten von Vegetariern für Herz-Kreislauf-Erkrankungen und Krebs. Generell resultieren gesundheitliche Wirkungen vegetarischer Kostformen aber weniger aus dem geringeren Konsum von tierischen Nahrungsquellen oder auf deren Verzicht, sondern aus dem vermehrten Konsum von Vollkornprodukten, Gemüse und Obst (Hahn et al. 2000). Ferner ist das niedrigere Krankheitsrisiko der Vegetarier auch das Ergebnis ihres Lebensstils. So verzichten viele auf den Konsum von Alkohol und Nikotin (Dwyer 1994).

3.2.1.2 *Mediterrane Ernährungsformen*

Die Ernährungsweise mediterraner Bevölkerungskreise mit ihrem hohen Anteil an pflanzlichen Lebensmitteln scheint die Lebenserwartung zu erhöhen und das Erkrankungsrisiko zu reduzieren (Nestle 1995). Nach vorliegenden Ergebnissen aus Ernährungsstudien überwiegt der Anteil an Gemüse, Früchten, Körnern und Hülsenfrüchten in ihrer Kost. Milch und Milchprodukte sowie Fleisch werden dagegen eher weniger verzehrt (Trichopoulou & Lagiou 1997). Insofern lehnt sich die charakteristische Struktur der mediterranen Diät relativ eng an die Regeln der vegetarischen Ernährung an und erzielt ähnlich positive Effekte (Johnston 1994).

3.2.1.3 *Asiatische Ernährung*

Der hohe Gesundheitsstandard der japanischen Bevölkerung drückt sich vor allem in niedrigen Krankheitszahlen von Brustkrebs und Herz-Kreislauf-Erkrankungen aus, die mit ihrer traditionellen Ernährung verknüpft sein sollen. Diese besteht vor allem aus Reis und anderen Getreideprodukten, zeichnet sich durch einen hohen Fischkonsum aus und enthält relativ wenig Produkte von Landtieren. Mit dem wachsenden Einfluss westlicher Lebensstilfaktoren nach dem 2. Weltkrieg änderte sich jedoch das Ernährungsverhalten erheblich (Nestle 1999). Von 1955 bis 1990 wuchs insbesondere der Fleischkonsum von 5 auf 29 kg pro Kopf und Jahr an, der Fischkonsum nahm um etwa ein Drittel zu (37 kg). Im Gegenzug nahm die Bedeutung von Getreide im Speiseplan ab. Diese Änderungen im Ernährungsmuster sind mit einer erhöhten Inzidenz an Herz-Kreislauf-Erkrankungen verbunden. Dennoch ist die Häufigkeit der Herz-Kreislauf-Erkrankungen in Japan niedriger als in anderen Industriestaaten (Lands et al. 1990), was eventuell eine Folge des vermehrten Obst- und Gemüseverzehrs sein könnte, der sich ebenfalls mehr als verdoppelte (Taha 1993).

3.2.1.4 Naturvölker

Werden die Ernährungsgewohnheiten der heute noch von der Zivilisation unberührten menschlichen Lebensgemeinschaften (Naturvölker), die bis zu Anfang oder Mitte des 20. Jh unter steinzeitlichen Bedingungen lebten, im Vergleich zu denjenigen in Industrieländern betrachtet, fällt auf, dass der Anteil pflanzlicher und tierischer Lebensmittel erheblich variiert (Eaton & Cordain 1997). Nur wenige neuzeitliche Naturvölker ernähren sich weitgehend von Pflanzen. Sofern es die Umweltbedingungen zulassen, überwiegen tierische Nahrungsquellen in ihren Kostplan. Weltweit beziehen Naturvölker etwa über die Hälfte ihrer Ernährung aus tierischen Nahrungsmitteln. Im Extremfall bezogen diese Naturvölker sogar über 80 % ihrer Kost aus tierischen Nahrungsquellen (Cordain et al. 2000). Allerdings darf aus diesen Befunden nicht sofort geschlossen werden, dass große Fleischportionen schon von jeher den Speiseplan des Menschen prägten. Schon im Jahr 1970 stellten Anthropologen unmissverständlich fest, dass diese Menschengruppen sich von ihrem ursprünglichen Lebensstil weit entfernt haben und eine Rekonstruktion ihrer Lebensweise im Rückblick auf 25 bis 50 Jahren oder gar Jahrtausenden sehr schwierig ist (Lee & DeVorre 1968, 1976). Einleuchtend scheint die These, dass in Gebieten mit sehr kurzen Vegetationsperioden tierische Lebensmittel zu fast 100 % den Kostplan beherrschen (Harris & Ross 1987). Allerdings muss in diesem Zusammenhang erwähnt werden, dass selbst in arktischen Gebieten etwa 1000 verschiedene Pflanzen gedeihen, die zum Verzehr geeignet sind. Über die Hälfte davon sind eventuell in den Speiseplan der frühen unzivilisierten Eingeborenen eingeflossen (Kuhnlein & Turner 1991).

In Bevölkerungsgruppen mit traditionellem Lebensstil, d. h. mit geringem Einfluss der wirtschaftlich entwickelten Staaten, ländlichen Gebieten in den Entwicklungsländern der 3. Welt oder bei Naturvölkern sind chronische Erkrankungen selten anzutreffen (Burkitt & Eaton 1989, Eaton et al. 1988). Werden diese Populationen wohlhabend und wechseln ihren Lebensstil bzw. ihre Ernährungsweise oder emigrieren in entwickelte Staaten, leiden sie vermehrt unter chronischen Erkrankungen, wobei die Zeitdauer der Exposition gegenüber den neuen Umweltfaktoren für jeden Erkrankungstyp maßgebend ist (Burkitt 1977).

3.2.2 Schlussfolgerungen

Das Phänomen der steigenden Häufigkeit chronischer Erkrankungen in westlichen Industrieländern könnte mit den Lebensstilfaktoren und der Ernährungssituation

zusammenhängen. Eventuell konnten die für jede Spezies typischen Adaptionsprozesse an neue Umweltbedingungen beim Menschen in den vergangenen Jahrhunderten kaum einsetzen oder greifen. Das würde bedeuten, dass die Zunahme chronischer Erkrankungen in Industrieländern das Ergebnis einer Maladaptation ist (Simopoulos 1996). Adaptionsprozesse, die sich im genetischen Material manifestieren, können sich nur über einen langen Zeitraum vollziehen. So werden spontane Mutationsraten der nukleären DNA auf 0,5 % pro Jahrmillion geschätzt. Demzufolge ist das Erbmaterial des heutigen Menschen und seiner Ahnen zur Zeit vor der Einführung der Agrikultur vor etwa 10.000 Jahren fast identisch und differiert lediglich um etwa 0,005 %. Zugleich heißt dies, dass sich die Erbinformation des Steinzeitmenschen vor 40.000 Jahren zum größten Teil mit derjenigen des heutigen Menschen deckt (Eaton 1985, Burkitt & Eaton 1989). Dies wird verständlich, wenn in Betracht gezogen wird, dass seit der Agrarrevolution nur 400 Generationen lebten. Seit der industriellen Revolution im letzten Jahrhundert lebten gar nur drei Generationen (Hanel 1989).

Die Fortschritte in der Gentechnik lieferten nicht nur Hinweise darauf, dass das genetische Informationsmaterial humaner Populationen nur minimal variiert, sondern auch Bedeutung für die Humanernährung hat (Simopoulos 1996). Während der Evolution des Menschen war die Variation seines Genoms unzweifelhaft ein Faktor, der im Sinne einer positiven Selektion (Krankheiten, Hunger o. ä.) sein Überleben bis in die heutige Zeit sicherte (Simopoulos 1990). Daher ist vorstellbar, dass zwischen dem Fundus an genetischem Informationsmaterial des Menschen und seiner Ernährung Beziehungen bestehen.

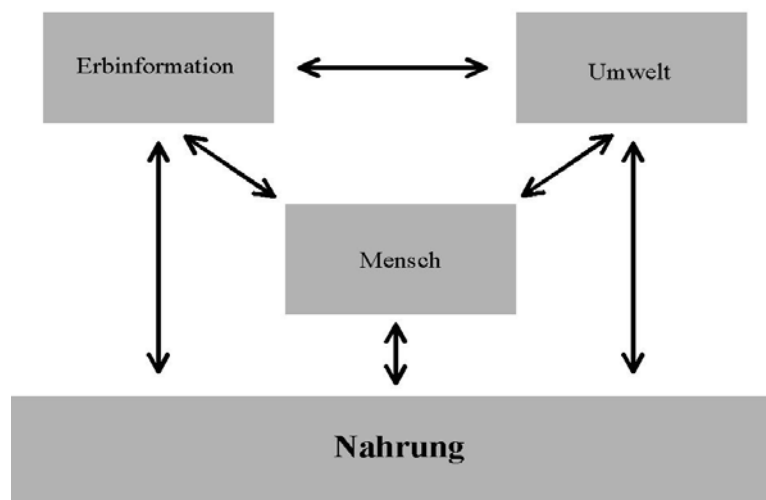


Abb. 1: Beziehungsstruktur zwischen Umweltfaktoren, Erbinformation und Phänotyp (eigene Darstellung)

In Kenntnis dieser Zusammenhänge können individuelle Nährstoffbedürfnisse des Menschen begründet oder Mechanismen identifiziert werden, die Einfluss auf die Prozesse der Nährstoffresorption und des Stoffwechsels nehmen. Ferner lässt sich über die Variationen im Genom das unterschiedliche Auftreten verschiedener chronischer Erkrankungen in verschiedenen ethnischen Bevölkerungskreisen erklären (Simopoulos 1999). Dieselben Variationen im Genprofil trugen in der Vergangenheit zum Überleben ihrer Vorfahren in der Steinzeit vor etwa 100.000 Jahren bei und sorgten für die Regulation physiologischer Parameter (Scott 1987).

Wenn tatsächlich Beziehungen zwischen der Ernährung und dem genetischen Material des Menschen bestehen (so vermuten manche Autoren), ist nicht ausgeschlossen, dass das veränderte Nahrungsangebot und der damit verbundene tiefgreifende Wandel in der Zufuhr nutritiver Substrate wie z. B. Protein, Fett, Kohlenhydrate (Abb. 2) für die steigende Zahl chronischer Erkrankungen in Industrieländern verantwortlich ist (Eaton et al. 1988, Eaton et al. 1997).

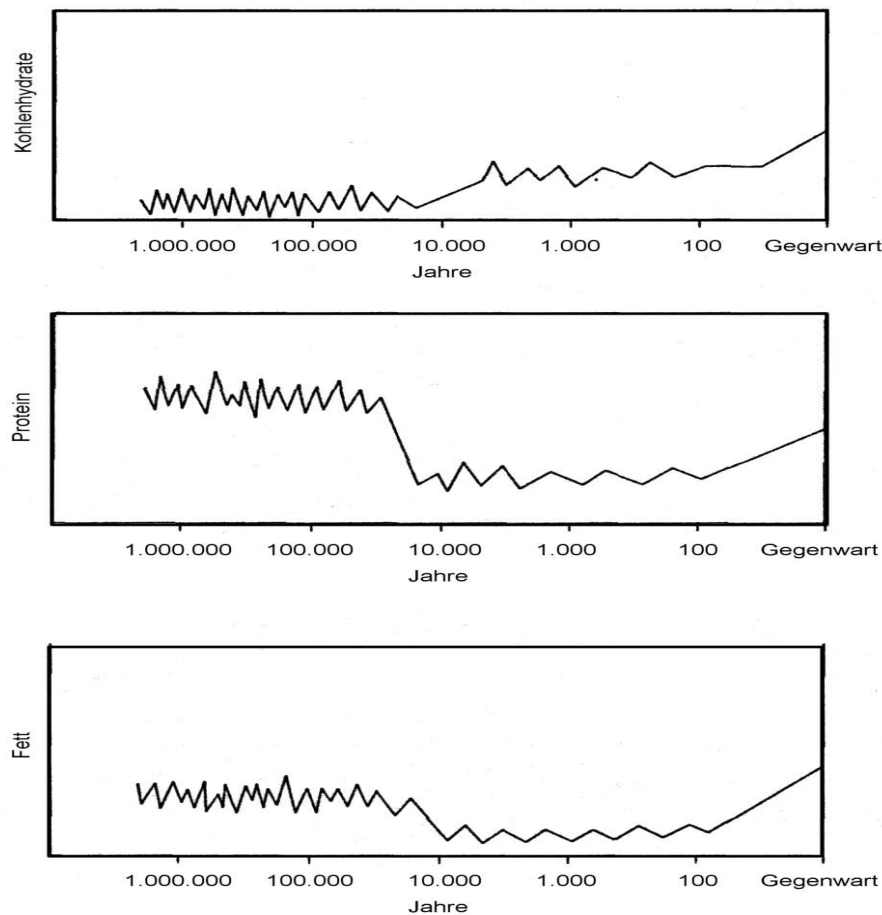


Abb. 2: Veränderungen der Protein-, Fett- und Kohlenhydratzufuhr im Verlauf der Zeit (Hirsch 1995)

Damit wäre z. B. zu erklären, weshalb Menschen in Industrieländern mit zunehmendem Alter eine Hypertension entwickeln, Volksgruppen mit traditionellem Lebensstil (Naturvölker) aber nicht. Naturvölker konsumieren nämlich keine industriell produzierten Nahrungsmittel, denen zur technologischen Bearbeitung oder aus Geschmacksgründen Substanzen wie zum Beispiel Kochsalz zugesetzt wurden (Eaton 1988, 1997), die sich unter Umständen negativ auf die Physiologie auswirken könnten. Ferner stammen 40 – 90 % der Energiezufuhr der Menschen in Industrieländern aus Getreide, einer Nahrungsquelle, die vor der Einführung der Landwirtschaft in der Humanernährung kaum eine Rolle spielte. Im Gegensatz dazu ist der Früchte- und Gemüsekonsum niedrig. Eventuell stehen diese Verschiebungen im Nahrungsspektrum mit der Häufigkeit diverser Krebserkrankungen in Industriestaaten in Verbindung (World Cancer Research Fund & American Institute for Cancer Research 1997). In Getreide kommen manche Nährstoffe und Substanzen vor, die in Früchten und Gemüse entweder gar nicht oder nur in geringen Konzentrationen enthalten sind. Damit änderte sich mit der Einführung der Landwirtschaft die Struktur des Nährstoffkonsums grundlegend (Eaton & Eaton 1998). Zudem wandelten sich die Nährstoffgehalte im Zuge der großtechnischen Produktion von Getreide bzw. Getreideprodukten erneut, was den ernährungsphysiologischen Wert der Zerealien im Vergleich zu Obst und Gemüse reduzierte (Eaton 1990).

Zusammenfassend änderten sich mit der Entwicklung moderner Industriegesellschaften die Lebensbedingungen, das Nahrungsmittelangebot und die Ernährungsgewohnheiten des Menschen in einer Weise, die nicht im Geringsten mit dem natürlichen Umfeld und dem Lebensstil des frühen Menschen zu vergleichen ist, eventuell auch nicht seinem Erbmaterial entspricht. Diese Umstände sind mit Risiken verbunden, die vermutlich für den starken Zuwachs chronischer Erkrankungen verantwortlich sind. Möglicherweise sind die hohen Fallzahlen an chronischen Erkrankungen auch Ausdruck einer ständigen Überschreitung des gegebenen genetischen Rahmens, in dem der humane Stoffwechsel arbeitet. Daraus folgt, dass zur Reduktion bzw. Prävention chronischer Erkrankungen die Lebensweise und die Ernährung des Menschen auf den Stand vor der Agrarrevolution vor 10.000 Jahren gebracht werden müsste - was niemand ernsthaft fordern wird. Man könnte jedoch für den Menschen die Praxis einer „gen- bzw. artgerechten“ Lebens- und Ernährungsweise einführen und auf heutige Verhältnisse übertragen. Hier könnte die Entwicklung der Ernährungspyramiden für verschiedene Kulturkreise (Abb. 3, Abb. 4) und Ernährungsweisen wie den Vegetarismus (Abb. 5)

ein Schritt in die richtige Richtung sein. Dies heißt aber natürlich nicht, dass sie *das* Muster einer art- oder gengerechten Ernährung des Menschen darstellen. Es zeigte sich aber, dass die Einhaltung ihrer Regeln anscheinend die Gesundheit fördert.

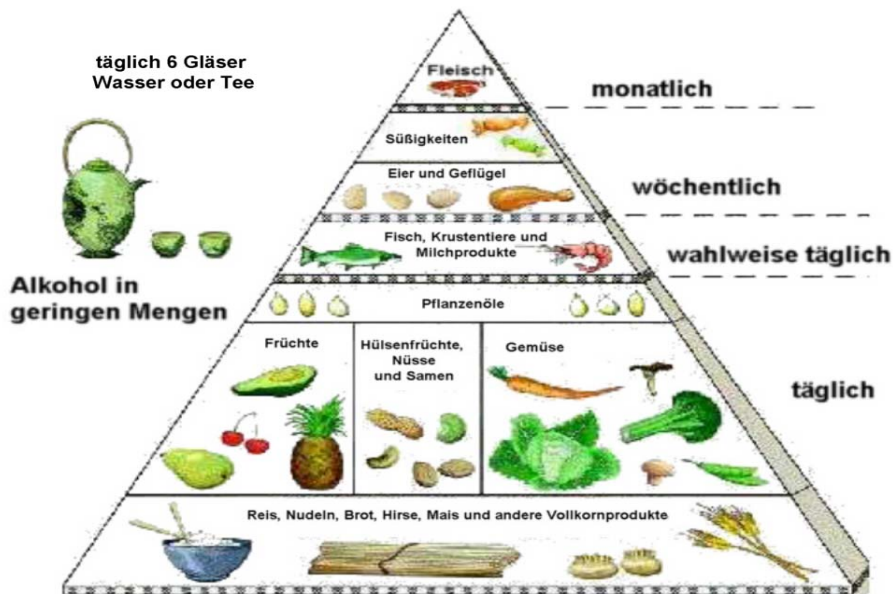


Abb. 3: Ernährungspyramide für den asiatischen Kulturkreis (mod. nach <http://www.oldwayspt.org/html/pyramid.htm> 2.2. 2001)

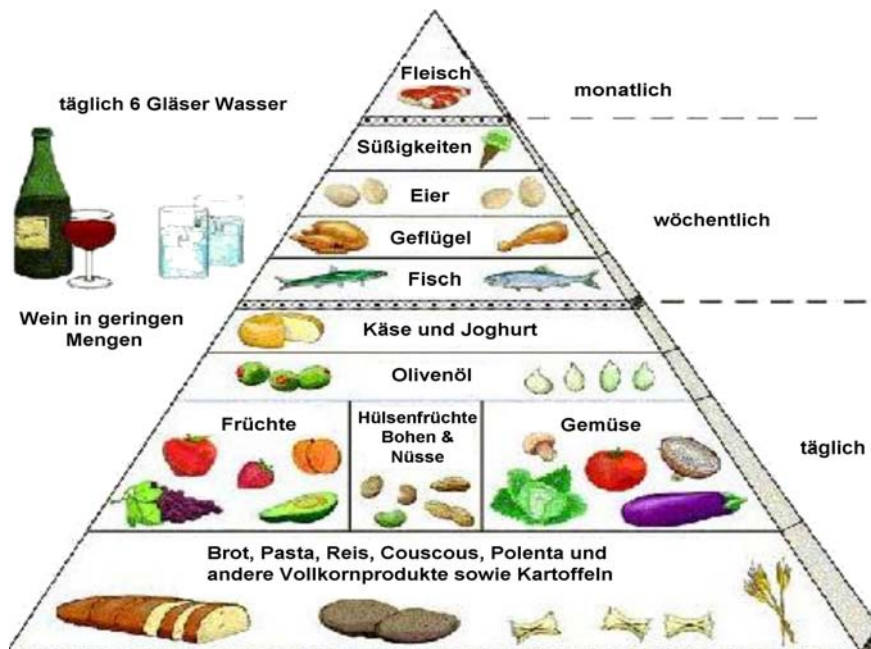


Abb. 4: Ernährungspyramide für den mediterranen Kulturkreis (mod. nach <http://www.oldwayspt.org/html/pyramid.htm> 2.2 2001)

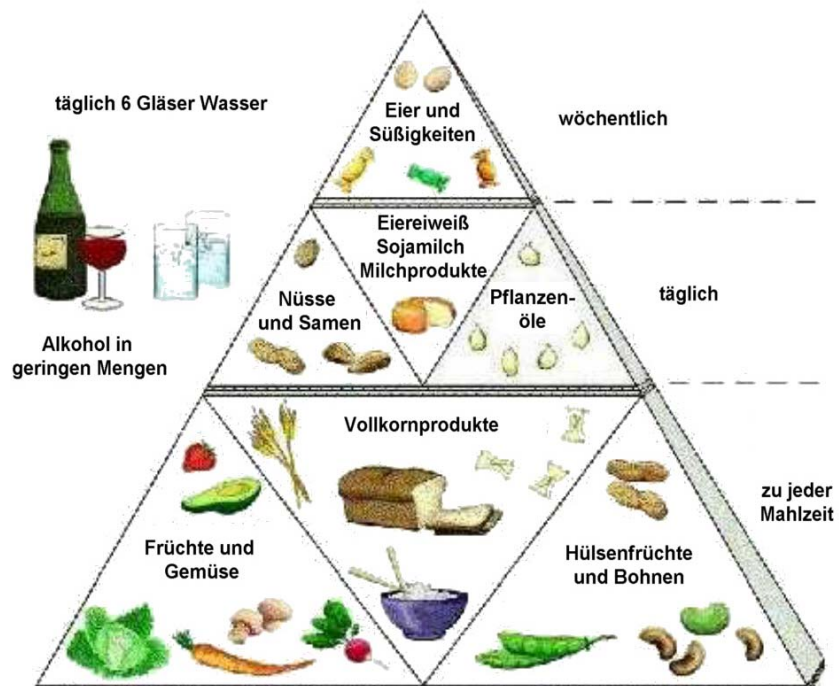


Abb. 5: Ernährungspyramide für Vegetarier (mod. nach <http://www.oldwayspt.org/html/pyramid.htm> 2.2. 2001)

Die Ernährungspyramiden sind als allgemeine Anleitung zu verstehen, die als grobe Richtlinie für die „richtige“ und „gesunde“ Ernährung dienen sollen. Sie schlagen eine Auswahl verschiedener Nahrungsmittelgruppen vor, die die erforderlichen Nährstoffe und ausreichend Energie liefern. Die meiste Energie soll aus den Lebensmittelgruppen der unteren Abschnitte kommen. Jede dieser Gruppen liefert ein breites Spektrum verschiedener Nährstoffe, jedoch nicht die gesamte Palette. Ebenso wenig können Nahrungsmittel der einen Gruppe diejenigen einer anderen Gruppe vollständig ersetzen. Auch ist keine Nahrungsmittelgruppe wichtiger als eine andere. Für die Erhaltung der Gesundheit ist der Verzehr aller Gruppen notwendig (Ausnahme: Süßigkeiten). Daneben wird unabhängig vom Kulturkreis oder der Kostform für alle Menschen eine regelmäßige körperliche Aktivität empfohlen.

Allerdings kann bis heute niemand genau sagen, ob Ernährungspyramiden Schritte in Richtung „art- oder gengerechter“ Ernährung sind. Um die Richtlinien einer art- und gengerechten Ernährung des Menschen zu definieren reicht es auch nicht aus, nur die Ernährung des Steinzeitmenschen zu betrachten, da die Zeitspanne von der Steinzeit bis heute aus dem Blickwinkel der Evolution zu kurz ist. Die Betrachtungsweise muss sich

auf den gesamten Zeitraum der Humanevolution beziehen. Dies bedeutet zugleich, dass die Stammesgeschichte der Primaten, denen der Mensch phylogenetisch am nächsten steht, und deren Ernährung ebenfalls betrachtet werden müssen. Möglicherweise ergeben sich über die Analyse des Nahrungsspektrums zeitgenössischer (rezyenter) Primaten und des Menschen auch Anhaltspunkte für die Rolle der Ernährung in ihrer Evolution. Ferner scheint angebracht, die physiologische Funktion und Bedeutung von Nahrungsinhaltsstoffen zu beleuchten, um deren Rolle in der evolutiven Entwicklung des Menschen zu erfassen. Somit wäre eine Basis für die Formulierung von Analogieschlüssen geschaffen, die wenigstens näherungsweise die Grundzüge einer artgerechten Ernährung des Menschen wiedergeben kann.

Aus heutiger Sicht lassen sich aus der Analyse fossiler Überreste von Primaten und durch den einfachen Vergleich der Ernährung rezenter Affen und heutiger Naturvölker nur wenige einfache Regeln ausmachen, die zur vollständigen Rekonstruktion der Humanernährung ausreichen würden. So bestehen kaum grundlegende Unterschiede zwischen der Ernährung der Primaten und der Naturvölker. Alle Nahrungsquellen entstammen dem Pflanzen- und Tierreich und reichen aus, die Lebensfunktionen aufrecht zu erhalten. Die Nährstoffzufuhr bei Primaten und den Naturvölkern ist nur in Zeiten des Nahrungsmangels nicht ausgewogen. Ebenso bestehen Vorlieben für oder Aversionen gegen bestimmte Nahrungsquellen. In Zeiten des Überflusses wird nur das attraktivste organische Material zur Energiezufuhr herangezogen, in Hunger- oder Mangelsituationen wird alles Verzehrbare als Energiequelle genutzt. Hinzu kommt, dass chronische Krankheiten bei Naturvölkern fast unbekannt sind (Haenel 1989).

Diese Sachverhalte bestätigen, dass zur Untersuchung und Begründung einer art- oder gengerechten Ernährung des Menschen nicht nur ein Rückblick auf seine Stammesgeschichte erforderlich ist. In dieser Hinsicht ist auch auf die prähistorischen ökologischen Bedingungen seit dem Ursprung der Primaten einzugehen, da diese Einfluss auf den Rahmen der Ernährungsmöglichkeiten in der Evolutionsgeschichte von Primaten nahmen. Dabei lassen sich möglicherweise Rückschlüsse auf das Spektrum essentieller Nahrungsinhaltsstoffe des Menschen, der Frühhominiden (Vorläuferspezies des Menschen) und der Menschenaffen (Hominoide) ziehen. Letztlich sind Menschen und Hominoide bzw. waren Frühhominide komplexe biologische Systeme, deren Abhängigkeit von essentiellen Nährstoffen im Tierreich am größten ist. Der Grund dafür mag am Geburtsort der Primaten liegen, dem tropischen Regenwald (Bogin 1988).

4 Ausgangspunkte der Humanevolution

4.1 Vorbedingungen evolutiver Prozesse

Die Weichen für die Entstehung des Lebens auf der Erde wurden vor etwa 3 bis 4 Mrd Jahren gestellt (Coppens 1994). Es existiert heute in einer solchen Vielfalt, dass es selbst nach Jahrhunderten intensiver Forschungsbemühungen immer noch möglich ist, primär in den Tropen, bis dato unbeschriebene Organismen und Organisationstypen zu entdecken (Myers 1993). Eventuell werden einige niemals in der wissenschaftlichen Literatur beschrieben werden (Wutekis 1997).

Fest steht, dass alle ausgestorbenen und modernen Lebensformen direkt und indirekt evolutiven Prozessen unterlagen und immer noch unterliegen. Auf der Suche nach den kausalen Faktoren sind in der Vergangenheit verschiedene Theorien formuliert worden. Der Anatom George Cuvier betrachtete im 18. Jh die Ausrottung allen Lebens auf der Erde in azyklischen Zeitabständen als Chance für die Entstehung von neuen Lebensformen. Seine Lehren gingen als Katastrophentheorie in das wissenschaftliche Schrifttum ein und bedeuteten den Auftakt zu breit angelegten Forschungsaktivitäten, deren Ergebnisse sich beispielsweise in der heutigen Definition geologischer Zeitreihen (Tab. 1) manifestierten (Lewin 1999).

Ära	Periode		Epoche	Alter (Jahrmillionen)
Kaenozoikum	Quartär		Holozän	0,01
			Pleistozän	1,8
	Tertiär	Neutertiär	Pliozän	5,2
			Miozän	23,8
		Alttertiär	Oligozän	33,5
	Eozän		55,6	
	Mesozoikum	Kreidezeit		
Jura			206	
Trias			251	

Tab. 1: Ausschnitt aus der aktuellen geologischen Zeitskala (Jablonski 1993)

Zu Anfang der 80er Jahre wurde vorgeschlagen, dass die treibende Kraft des stetigen evolutiven Wandels von Organismen nicht nur die Folge der Konkurrenz verschiedener

Arten, sondern auch von Veränderungen physikalischer (abiotischer) Umweltfaktoren sei (Brain 1981). Dies löste eine ganze Reihe interdisziplinärer Forschungsaktivitäten aus, deren Ergebnisse heute ein schlüssiges Bild ergeben. Inzwischen wird diese Hypothese von den meisten Wissenschaftlern getragen. Die Umwälzungen abiotischer Umweltbedingungen stellen eventuell sogar den entscheidenden Impuls evolutiver Fortschritte dar (Lewin 1992).

Die Evolutionstheorie versteht die existierenden (rezenten) Organismen als Produkte eines einzigartigen Entwicklungsprozesses. Nach vorherrschender Meinung vollzog sich die Makroevolution (Entwicklung größerer systematischer Einheiten) prinzipiell gleich oder ähnlich dem Prozess der Mikroevolution, die als Entwicklung innerhalb und unterhalb einer Artebene definiert ist. Evolutive Prozesse sind zwar nachvollziehbar, lassen sich jedoch in ihrem spezifischen Verlauf weder wiederholen noch experimentell nachvollziehen. Daher muss sich ihr Nachweis auf Indizien stützen. Die Mechanismen müssen über Analogieschlüsse verständlich gemacht werden (Wehner & Gehring 1995).

Bei der Formulierung von Hypothesen zur Evolution müssen also ökologische Aspekte einbezogen werden. Sie legen die Lebensbedingungen fest und beeinflussen so direkt und indirekt die Entwicklung von Überlebensstrategien. Diese sind als Ausdruck und Konsequenz von gegebenen abiotischen Faktoren zu interpretieren und prägen auch entscheidend die Zusammensetzung von Lebensgemeinschaften. Demzufolge erfordert das Verständnis der vielschichtigen Evolutionsprozesse die retrospektive Skizzierung natürlicher Umweltfaktoren (Hoffmann & Parsons 1997).

Nachfolgend werden die wesentlichen Veränderungen der physikalischen Umwelt in der Biographie der Erde, vor allem in den vergangenen 65 Mio Jahren, charakterisiert. Sie sollten aber keinesfalls isoliert betrachtet werden.

4.1.1 Hintergründe der Humanevolution im geologischen Kontext

Unter der Biosphäre wird die Gesamtheit ökologischer Systeme verstanden. Ihr stetiger Wandel im Lauf der Erdgeschichte beruht wahrscheinlich auf extra-terrestrischen Einflüssen, geologischen und geographischen Variablen und Änderungen globaler bzw. lokaler Klimaverhältnisse sowie Schwankungen des Meeresspiegels.

4.1.1.1 *Extra-terrestrische Einflußfaktoren*

Theorien über Kollisionen extra-terrestrischer Objekte (Asteroiden) mit der Erde als Motor evolutiver Prozesse wurden mehrfach ins Feld geführt (Asteroiden-Hypothese).

Denkbar ist, dass durch solche Ereignisse die jeweiligen Tierpopulationen beträchtlich dezimiert und der Verbreitungsgrad von Pflanzen reduziert wurden. Dies nutzten die überlebenden Spezies eventuell zu ihrer Weiterentwicklung (Jablonski 1986).

Die Entdeckung sehr hoher Iridiumvorkommen in Ablagerungen der Erdkruste aus der Zeit der Kreide-Tertiär-Wende (vor 65 Mio Jahren) stützt die Asteroiden-Hypothese, da der Iridiumgehalt von extra-terrestrischem Material im Gegensatz zum Erdmantel gewöhnlich sehr hoch ist (Brenchley & Harper 1998). Ferner liefert das global bzw. lokal unterschiedliche Verbreitungsmuster von Iridium (Smit 1997) und das Vorkommen von Iridium im Verhältnis zu anderen chemisch ähnlichen Elementen wie Platin, Ruthenium oder Osmium in den Erdsedimenten am Übergang der Erdaltzeit (Mesozoikum) zur Erdneuzeit (Känozoikum) Indizien für einen möglichen Einschlag eines gewaltigen Asteroiden (Alvarez & Asaro 1990).

Im Bereich iridiumreicher Zonen sind außergewöhnliche Veränderungen an Siliziumoxidkristallen (Quarz) nachweisbar, die bei Einschlägen kosmischer Körper auftreten (Stoßwellen-Metamorphose). Es zeigen sich „planare Elemente“ (dünne, ebenflächige Lamellen), die durch den gewaltigen Druck einer Stoßwellenfront entstanden sein könnten. Die ubiquitäre Verbreitung solch ungewöhnlicher Quarzminerale lässt vermuten, dass infolge eines Meteoriteneinschlags riesige Staub- bzw. Rauchmengen in die Atmosphäre getragen wurden und den Erdball umkreisten, ehe sie sich über weite Gebiete der Erde ablagerten und Sedimente bildeten. Allerdings ist die Lokalisation eines möglichen Einschlagorts bis heute nicht gelungen (Stanley 1994), da sich im Laufe der Jahrtausende das Profil der Erdkruste durch geochemische und –physikalische Einflüsse wie Erosion und Kontinentalplattentektonik veränderte (Glen 1994). Da die morphologisch veränderten Mineralien aber in der ozeanischen Kruste und in den Sedimenten der Tiefsee eher selten anzutreffen sind, ist anzunehmen, dass ein extra-terrestrischer Körper zur Zeit der Kreide-Tertiär-Wende auf dem Festland niederging (Stanley 1994).

Die terrestrischen Iridiumanomalien könnten auch durch zahlreiche Kometeneinschläge über große geologische Zeiträume hinweg verursacht worden sein. Kometenschauer, die in zyklischen Abständen von etwa 26 Mio Jahren bei der Passage der Erde durch die Oortsche Wolke (Region mit deutlich erhöhter Kometendichte) auftreten, würden auch die in Sedimenten vorhandenen Iridiumvorkommen begründen, die aus der Zeit vor 65, 38 und 11 Mio Jahren stammen (Hut et al. 1987).

4.1.1.2 Erdgebundene geologische Determinanten

Im Laufe von Jahrmillionen haben sich die Gestalt und der Standort der Landmassen auf dem Globus verändert. Kontinentale Wanderungsbewegungen beziehungsweise vulkanische Aktivität formen zum großen Teil den Charakter der Erdoberfläche. Deswegen prägen geologische Faktoren die abiotischen Umweltfaktoren. Diese sind maßgeblich an der Bildung verschiedener Vegetationsprofile beteiligt. Somit fixieren sie die Eckpunkte stationärer Biosphären und legen die Gesamtheit ökologischer Verhältnisse in einem lokal begrenzten Lebensraum fest.

4.1.1.2.1 Vulkanaktivität

Ein alternatives Modell, das als Gegenstück zur Asteroiden-Hypothese betrachtet werden kann, bringt die intensive Vulkantätigkeit, insbesondere in Indien, mit den Veränderungen auf der Erde am Ende der Kreidezeit in Zusammenhang. Danach kühlten die Lavaströme in treppenförmigen Formationen aus, die als Dekkan-Trapps bezeichnet werden. Ihre Ausdehnung lässt vermuten, dass es sich bei ihrer Bildung um ein außergewöhnliches Ereignis in der Erdgeschichte handeln muss (Vogt 1972), das gegen Ende der Kreidezeit stattfand. In Förderprodukten einiger Vulkane lassen sich außerordentliche Iridiumanreicherungen feststellen, weshalb die vulkanische Aktivität als erdgebundene Iridiumquelle eine alternative Erklärung zur Asteroiden-Hypothese darstellt (Zoller 1983).

Die Theorie des Vulkanismus als Begründung für die Iridium-Spikes in den für den Kreide/Tertiär-Übergang typischen Profilabschnitten der Erdkruste wirft aber Probleme auf, die bisher nicht befriedigend gelöst werden konnten. So gibt es keinen Beleg dafür, ob im Zuge einer vulkanischen Eruption Merkmale einer Stoßwellen-Metamorphose an Quarzmineralien entstehen können. Zum anderen ist fraglich, ob das gefördert Material hoch genug in die Atmosphäre katapultiert wird, um den Erdball zu umkreisen (Stanley 1994, Smit 1997).

4.1.1.2.2 Kontinentalplattentektonik

Die Erdoberfläche besteht aus mehreren Kontinentalplatten, die immer in Bewegung sind. Sie „tragen“ die Erdteile und provozieren im Zuge ihrer Wanderungen Kollisionen und Trennungen von Landmassen, in manchen Fällen auch deren Fusion. Ferner kann ihre Mobilität mit massiven Änderungen topographischer Strukturmerkmale innerkontinentaler Regionen verbunden sein. Sofern sich Teile vom Festland lösten

bzw. wieder zusammentrafen oder sich die geologische Struktur großflächiger Gebiete eines Erdteils änderten, stellte sich auch eine Modifikation etablierter Eigenschaften der Biosphären ein (Lewin 1999).

Die Erdoberfläche bestand zur Zeit des frühen Paleozäns (vor 200 Mio Jahren) aus einer gigantischen Landmasse (Pangea). Vor etwa 200 Mio Jahren zerfiel dieser Superkontinent nach und nach in mehrere Bruchstücke, die in verschiedene Richtungen auseinander drifteten und die Vorläufer der heutigen Kontinente bildeten (Pianka 1994). Pangea teilte sich in zwei Riesenkontinente; Laurasia, der Mutterkontinent Nordamerikas und Eurasiens, und Gondwana, aus dem die Erdteile Südamerika, Afrika, Antarktis, Australien und Indien hervorgingen (Abb. 6). Vor etwa 55 Mio Jahren, zur Zeit des Eozäns, spaltete sich Australien von der Antarktis ab, Indien verschmolz mit Asien. Im gleichen Zeitraum setzte die Trennung Europas von Grönland ein. Die afrikanischen und eurasischen Kontinent blieben bis zum Miozän vor etwa 23 Mio. Jahren durch seichte Gewässer getrennt. Die Landbrücke zwischen Nord- und Südamerika entstand erst vor zwei Mio. Jahren (Cox 1993) und ist das Produkt vulkanischer Aktivität.

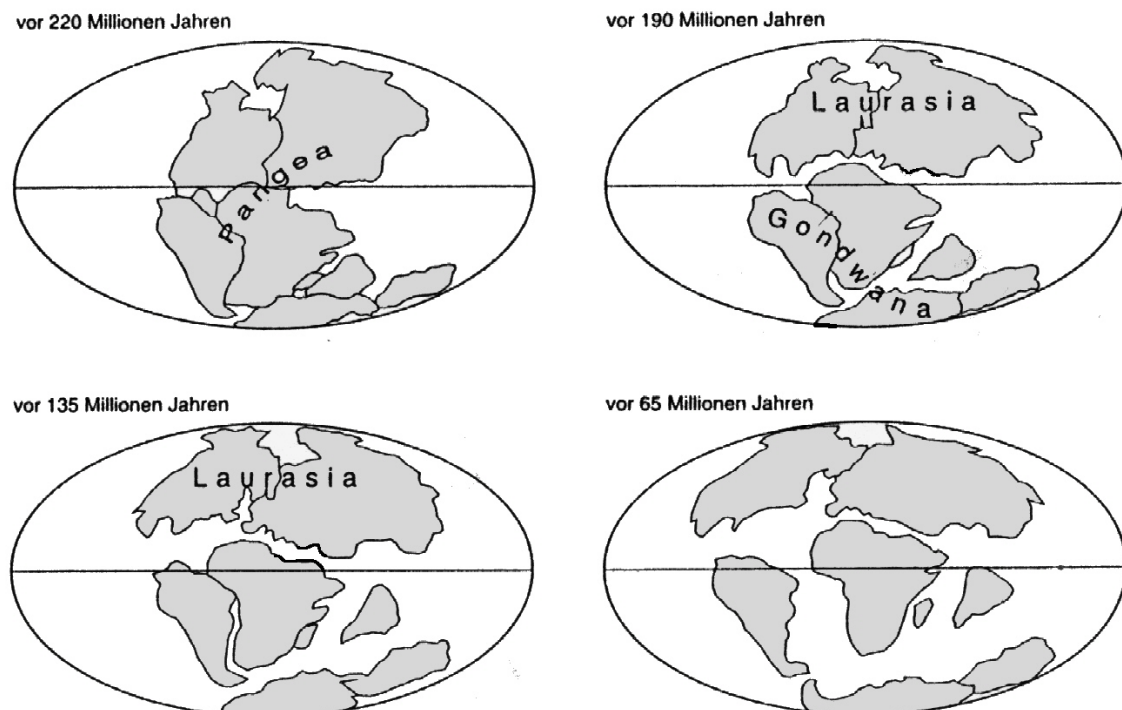


Abb. 6: Kontinentalverschiebungen zu verschiedenen Erdzeitaltern (Bollinger 1997)

4.1.1.3 Ökologische Bestimmungsfaktoren

4.1.1.3.1 Klimawechsel

Der Einfallswinkel der Sonnen(energie)einstrahlung bestimmt das Witterungsgeschehen (Malberg 1994). Dieser schwankt in großen Zeiträumen, da die orbitale Orientierung der Erde (Elliptizität¹, Ekliptik², Präzessionsbewegung³) auf ihrer Umlaufbahn um die Sonne einer rhythmischen „Pendelbewegung“ folgt (Milankovitsch-Zyklen) (Abb. 7). Die Phänomene treten zyklisch im Zeitraum von 92 000 Jahren (Elliptizität), 40 000 Jahren (Schiefe der Ekliptik) und 26 000 Jahren (Präzessionsbewegungen der Erde) auf (McGregor 1998).

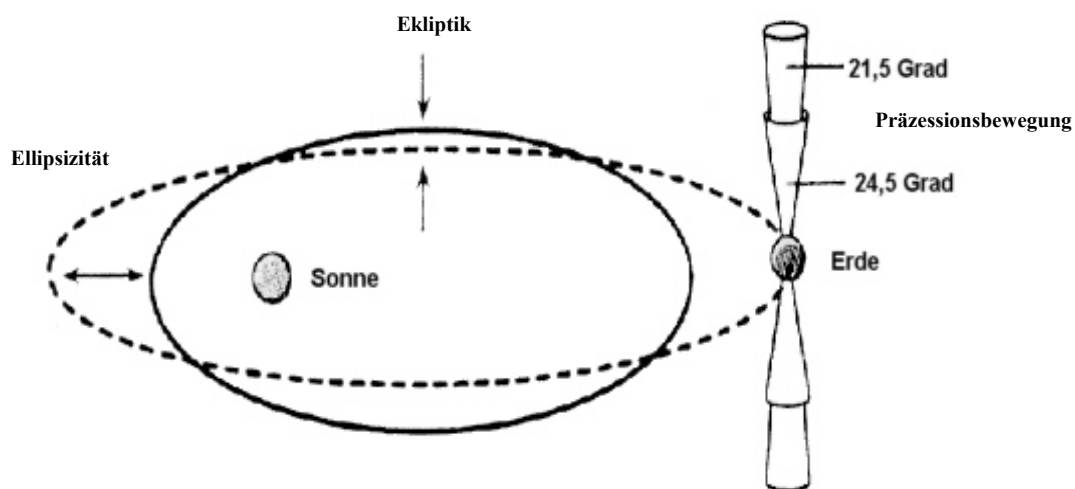


Abb. 7: Milankovitsch-Zyklen (mod. nach Lewin 1999)

Unterschiedliche Klimabedingungen entstehen zum einen durch die Balance zwischen einfallender und reflektierter Sonneneinstrahlung, andererseits auch durch den gleichgewichtigen Energieaustausch zwischen der Atmosphäre, den Ozeanbecken und dem Festland. Daher haben Änderungen der räumlichen Lage der Erde im Orbit Veränderungen ihres Strahlungshaushalts zur Folge. Ebenso haben Verschiebungen in der Zusammensetzung der Atmosphäre und der Wassermassen der Erde Einfluss auf ihre absorptiven und emittierenden Eigenschaften (Hay 1996).

¹ Elliptizität der Erdbahn; die Erde beschreibt bei ihrem Weg um die Sonne eine im Raum liegende Ellipse. Im Laufe der Zeit nähert diese sich einer Kreisform. Auskunft über die Ellipsenform gibt die Exzentrizität der Bahn, d. h. das Verhältnis des Abstands zwischen Mittel- und Brennpunkt der Ellipse und der großen Halbachse.

² Schiefe der Ekliptik; die elliptische Bahnebene (Ekliptik) verändert langsam ihre Raumlage. Als Schiefe der Ekliptik ist der Winkel zwischen Ekliptik und Äquatorialebene der Erde zu verstehen.

³ Präzessionsbewegung der Erdachse; die Achse der Erde beschreibt im Laufe der Zeit einen Kegel um die Ekliptikachse mit einem Öffnungswinkel.

Für die thermischen Verhältnisse auf der Erde ist vorrangig die Sonneneinstrahlung als Energiequelle verantwortlich. Ihr Einfallswinkel entscheidet über den Energiebetrag, der die Erde erreicht. Da die Sonnenaktivität gleichzeitig als Motor der atmosphärischen Zirkulation dient, wird sie für jeden Ort zum klimabestimmenden Faktor. Sie bestimmt nicht nur den Transport warmer oder kalter, trockener oder feuchter Luft, sondern auch wolkenbildende und -auflösende Vertikalbewegungen. Daher sind Klimafluktuationen oder -schwankungen als Folge von Korrekturen der Strahlungsverhältnisse auf der Erde zu interpretieren (Malberg 1994).

Die Klimaverhältnisse auf der Erde waren und sind einem stetigen Wandel unterworfen. Im globalen Mittel dominierte in der letzten Jahrmilliarde ein eisfreies Warmklima. Während der Kreidezeit, vor noch 100 Mio. Jahren, lag die Temperatur (global und langfristig gemittelt) um etwa 10° C höher als heute. Unterbrochen wurde dieses Warmklima von episodisch auftretenden, aber Jahrtausenden anhaltenden Eiszeitaltern, zuletzt vom bis heute andauernden quartären Zeitalter, das größere Eisbildungen in den Polar- und Gebirgsregionen zuließ (Schönwiese 1997).

4.1.1.3.2 Schwankungen des Meeresspiegels

Änderungen des Meeresspiegels greifen auf verschiedenen Ebenen in die Struktur von Ökosystemen ein. Sie öffnen oder schließen Seewege und bestimmen deren Tiefe. Dies wirkt sich unmittelbar auf die Eigenschaften von Lebensräumen und die Ordnung von Lebensgemeinschaften aus. Nach heutiger Auffassung schwankte der Meeresspiegel in den letzten 130 Mio Jahren um etwa 200 Meter. Da die Erde vor 40 bis 130 Mio Jahren vermutlich eisfrei war, können für das Steigen oder Absinken des Meeresspiegels nur Volumenänderungen der Ozeanbecken verantwortlich sein. Die Volumenänderungen treten durch das Aufsteigen von Erdmaterial an die Erdoberfläche ein und nehmen auf die Flächenausdehnung des Meeresbodens Einfluss. Lokale Verteilungen des Ozeanwassers lassen sich auf die Orientierung der Erdrotationsachse zurückführen. Diese könnte sich durch Bewegungen des Erdmantels und der Erdkruste verschoben haben, was regional die Meeresspiegel verändert haben könnte. Ferner dürfte auch die Verlegung des Nordpols auf seine heutige Position eine Rolle bei den Schwankungen des Meeresspiegels gespielt haben (Mound & Mitrovica 1998).

4.1.1.4 Das Vegetationsprofil im Tertiär und Quartär (65 Mio Jahre bis heute)

Im Paleozän und Eozän (65 – 33 Mio Jahre) war es bedeutend wärmer als heute, obwohl es kühlere Klimaperioden gab. Die Temperaturunterschiede in den Ozeanen zwischen höheren Breiten und Äquator war gering (Faupl 1997). Während der Warmperioden erstreckte sich der tropische Regenwald bis an die polaren Grenzen (Wolfe 1985). In den polaren Regionen wuchsen breitblättrige Laubbäume. Zwischen den polaren Regionen und dem Regenwaldgürtel gab es eine breitblättrige immergrüne Vegetation. Während der kühleren Klimaintervalle gab es in höheren Breiten gemischte Nadelwälder, der Regenwaldgürtel schrumpfte deutlich (Faupl 1997). An der Wende vom Eozän zum Oligozän vor 33 Mio Jahren setzte ein Klimaeinbruch ein. Großblättrige Laubwälder zogen sich aus den Polarregionen in die mittleren Breiten der nördlichen Hemisphäre zurück. Die Verbreitung subtropischer und tropischer Waldgebiete ging ebenfalls zurück (Wolfe 1978, 1985).

Im frühen Miozän (vor 23 – 16,5 Mio Jahren) nahm die Trockenheit zu, entlang der geographischen Breiten etablierte sich ein deutliches Temperaturgefälle (Kennett 1985). Der Temperaturanstieg äußerte sich in gemäßigten Breiten in einem Wiederauftreten tropischer und subtropischer Waldgebiete (Wolfe 1985). Im späteren Miozän (vor 13,5 Mio Jahren) setzte erneut eine Abkühlungsphase ein, die Trockenheit hielt aber an (Kennett 1985, Wolfe 1978). Das Wachstum der antarktischen Eiskappe setzte gegen Anfang bis Mitte des Miozäns ein, ihre Expansion zu Ende des miozänen Zeitalters (Miller & Fairbanks 1983). Die Vegetation Afrikas war insbesondere durch die Bildung des Mittelmeers betroffen (Singh 1988). Die dortigen Waldgebiete verschwanden zugunsten vermutlich offener Landschaften mit „savannenähnlichen Eigenschaften“ (Leakey et al. 1996).

Die Entstehung des arktischen Poleises fällt vermutlich mit dem Anbrechen des Pliozäns (vor 5 – 1,9 Mio Jahren) zusammen (Clark 1982). Ihr Umfang nahm im Zuge der deutlichen globalen Abkühlung im Pliozän (vor etwa 2,5 Mio Jahren) erheblich zu (Kennett 1985), die ersten Gebirgszüge entstanden und vereisten, die Formation der arktischen Eisplatte setzte ein. Im Gegensatz dazu bildete sich die antarktische Eiskappe zurück (Henke & Rothe 1994).

Im Pleistozän (vor 1,8 Mio Jahren) setzte sich die Abkühlung auf der Nordhalbkugel fort. Die Inlandeisbildung wiederholte sich dabei mindestens drei Mal. Ferner sind Klimaumbrüche auf der nördlichen und südlichen Hemisphäre scheinbar synchron

aufgetreten, fielen aber auf der Nordhalbkugel aufgrund der größeren Landmassen extremer aus, was sich in einem Wechsel der Kalt- und Warmzeitflora und -fauna ausdrückt (Henke & Rothe 1994).

Die Effekte extra-terrestrischer und terrestrischer Einflussfaktoren haben die Erdgeschichte geprägt. Ihre genauen Hintergründe sind zwar im Einzelnen (noch) nicht geklärt. Sicher ist jedoch, dass sie ineinander griffen und sich gegenseitig verstärkten oder aber abschwächten. In ihrer Gesamtwirkung legten sie den Rahmen für evolutive Prozesse fest. So haben sie z. B. maßgeblich die Klimageschichte des Tertiärs und Quartärs (vor etwa 65 Mio Jahren bis heute) geprägt. In diese Zeit fällt die Evolution der Säugetiere und die Stammesgeschichte der Primaten und des Menschen. Während zu Beginn des Tertiärs ein Treibhausklima vorherrschte, gab es gegen Ende des Tertiärs ein kühles Klima. Die Abkühlung erfolgte in Etappen. Temperaturschwankungen, Veränderungen der Wasserversorgung, der Lichtverhältnisse oder der CO₂-Gehalte in der Atmosphäre lassen sich in Beziehung zur Evolution der Pflanzen setzen. Sie wirken sich auf deren Anatomie (Press 1999, Gutschick 1999) und ihre Physiologie aus (Ehleringer et al. 1991). Daher kann das regionale Auftreten von Pflanzen als Anpassung an ein Ökosystem gewertet und für die unterschiedliche Verbreitung in geologischen Zeitreihen herangezogen werden (Czihak et al. 1984). Dies wird in den Verschiebungen der verschiedenen Vegetationsprofile deutlich (Abb. 8).

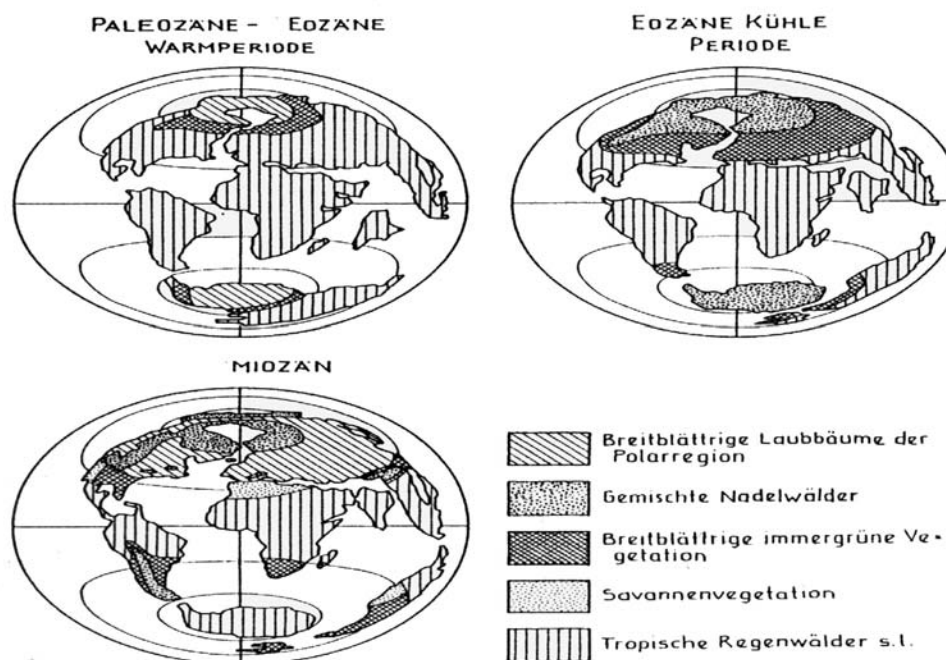


Abb. 8: Verschiebungen der Vegetationsgürtel infolge von Klimawechsel im Tertiär (mod. nach Faupl 1997)

4.2 Vorbedingungen der Humanevolution

Die Humanevolution lässt sich als ein Netzwerk verschiedenster Einflussfaktoren auffassen, die vielfach (noch) nicht oder nur unzureichend erforscht sind. Erschwerend kommt hinzu, dass die Einflussgrößen einer Dynamik unterlagen, die in ihrem Ausmaß kaum zu präzisieren ist. Der gegenwärtige Kenntnisstand um die wesentlichen Ereignisse im Lauf der Evolution zeigt, dass sie wahrscheinlich für die verschiedenen Ökosysteme der Erde weitreichende Folgen hatten und die Entwicklung von Tieren und Pflanzen in verschiedene Richtungen lenkte. Trotz bestehender Wissenslücken war es möglich, Arbeitshypothesen zur Rekonstruktion verschiedener Evolutionsfaktoren zu erarbeiten.

4.2.1 Folgen von Veränderungen geologischer bzw. ökologischer Parameter für die Evolution der Pflanzen- und Tierwelt

Veränderungen der Umweltverhältnisse stellen primäre Determinanten der Evolution dar. Ihr rascher Wechsel beeinflusst das Ausmaß der genetischen Variabilität (Mutation und Rekombination von Genen). Mutationen wie Genrekombinationen regen aber nicht nur evolutive Anpassungen an, sondern sorgen auch für die Bereitstellung des Ausgangsmaterials für diese Prozesse. Während eine hohe Mutationsrate den Weg für einen raschen Evolutionsprozess ebnet, mag im Falle eines schnellen Wechsels der Umweltfaktoren eine geringe Mutationsrate eine schnelle und befriedigende Anpassung verhindern und das Überleben gefährden (Campbell 1985).

Das vielfältige Spektrum abiotischer Umweltfaktoren prägte auf mehreren Ebenen das Muster der Evolution. Um ein Massensterben zu verursachen, mussten diese in ihrer Wirkung aber nicht nur ungewöhnlich drastisch sein, sich kurzzeitig einstellen und großflächig ausdehnen, sondern auch physikalische Grenzen wie z. B. Berge überschreiten. Dadurch wird einer Fauna jede Möglichkeit zur Migration oder Anpassung an eine veränderte Umwelt genommen; auch die Existenz weit verbreiteter Spezies bzw. kleiner, regionaler Populationen kann damit ausgelöscht werden (Brenchley & Harper 1998).

Gegenwärtig wird das Massensterben als ein wichtiger, wenn nicht gar als maßgeblicher Impuls der Evolution begriffen (Lewin 1992). Es gilt als sicher, dass diese Phänomene im Verlauf der Erdgeschichte mehrfach auftraten. Ihre Ursachen sind aber nach wie vor ebenso umstritten wie ihr Ausmaß und ihre Wirkungen auf den Verlauf der Evolution. Es besteht kein Grund zu der Annahme, dass diese Naturereignisse eine gemeinsame

Ursache haben (Jablonski 1986). Die Paläontologie⁴ leistete zur Lösung dieser Fragestellungen einen wichtigen Beitrag, auch wenn ihre Daten zur Begründung des heutigen Artenreichtums, also der Biodiversität nicht genügen (Jablonski 1991). Der Begriff Biodiversität beschreibt nicht nur die Vielfalt an verschiedenen Spezies. Er berücksichtigt auch die Größe der Populationen verschiedener Arten und trägt der Fülle von Faktoren Rechnung, denen die Arten im Laufe ihres Daseins ausgesetzt sind. Die Biodiversität unterliegt zahlreichen ortsgebundenen Einflussgrößen, so dass die Artenvielfalt als Index vieler inter- und intraspezifischer Interaktionen gedeutet werden kann (Erwin 1991). Entsprechend ist die Vielfalt der Organismen nicht die Folge theoretisch bestmöglicher funktioneller Anpassungen an einen Lebensraum, sondern vielmehr Konsequenz eines opportunistisch verlaufenden Evolutionsprozesses. Jeder Organismus repräsentiert ein einzigartiges historisches Produkt, dessen genetisches Programm nach seiner Tilgung evolutiv nicht mehr in der identischen Form auftreten kann (Wehner & Gehring 1995).

4.2.1.1 Hintergrundextinktionen

Die Mehrzahl der Arten hat - über lange geologische Zeiträume betrachtet - eine relativ kurze Lebensdauer, d. h. sie sind nach einigen 100.000 Jahren bis zu einigen Millionen Jahren (durchschnittlich 2 – 10 Mio Jahren) ihrer Existenz zum Aussterben verurteilt. Innerhalb derselben Artengruppe ist die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens während langer Perioden erstaunlich konstant. Sie hängt also nicht von der „Altertümlichkeit“ einer Art ab (Courtillot 1999). Wenn sich das Aussterben in kleinen Schritten über einen langen Zeitraum hinzieht, beruht es möglicherweise auf einem kumulativen Effekt geringfügiger wesenseigener Schwachpunkte (Hintergrundextinktionen) (Raup 1994). Ferner könnte der Zusammenbruch einer oder mehrerer Populationen verschiedener Taxa (Gruppe von Organismen, die sich durch gemeinsame Merkmale beschreiben und jederzeit von anderen Gruppen unterscheiden lassen) über ein großes Zeitintervall auf die Entstehung einer Art innerhalb einer Gemeinschaft zurückgehen (survival of the fittest) (Brenchley & Harper 1998).

⁴ Die Paläontologie versucht anhand von Merkmalsvergleichen und Kenntnissen über das relative zeitliche Auftreten fossiler Formen evolutive Trends zu erkennen und zu analysieren.

4.2.1.2 Massenextinktionen

Für einen sprunghaften Anstieg der Extinktionsrate über einen weiten geographischen und taxonomischen Bereich (Massensterben) werden viele Hypothesen diskutiert. Einerseits ist ein Massensterben durch natürliche Selektion möglich, andererseits ist das Verschwinden einer Population eher zufällig, so dass ein Überleben weitgehend als eine Art „Glücksfall“ interpretiert werden kann. In jedem Fall werden selektive Prozesse angeregt, da weit verbreitete Spezies größere Chancen zum Erhalt ihrer Existenz haben. Letztlich sind selektive Prozesse sowohl an das Adaptionsvermögen eines Individuums an seine normalen Umweltbedingungen geknüpft, als auch an seine Toleranz gegenüber untypischen Umständen im Verlauf eines Extinktionsereignisses. Denkbar ist, dass Reste der klassischen Fauna von gravierenden Einschnitten in die Natur - aus welchen Gründen auch immer - verschont blieben. Die frei werdenden Lebensräume eröffneten daraufhin den überlebenden Spezies Möglichkeiten für neue Adaptionen und für den Aufbau gemeinschaftlicher Strukturen (Raup 1991).

Es wurde auch spekuliert, dass Extinktions-Peaks (gehäufte Aussterben einer oder mehrerer Taxa) evolutionsimmanente Trends einer Fauna lediglich verstärken, wenn ihre Verbreitung ein Plateau erreicht hat oder bereits rückläufig war. Meist finden die Vertreter einer Klade⁵ über Massenextinktionen abrupt ihr Ende, wenn die Populationen bereits vor dem „Faunenschnitt“ abnehmen. Deswegen stellt eine Umweltkatastrophe für die Klade nur eine natürliche Konsequenz dar, die ohnehin vom Aussterben bedroht ist (Sepkoski 1984).

Das Tempo, Muster und Ausmaß von Massenextinktionen ist von einer ganzen Reihe von Faktoren abhängig. Sie reichen von der Vehemenz der zugrunde liegenden Extinktionsmechanismen über das dominierende globale Gefüge und die Beschaffenheit von Ökosystemen bis hin zur Häufigkeit und der Tragweite der Naturzerstörung. Der Zeitraum zur Existenzerhaltung und zur Erholung einer Spezies nach einer Massenextinktion ist nicht nur direkt an ihre Eigenschaften, ihr Verbreitungsgebiet und ihre Populationsgröße gebunden; auch die Zeitspannen zur Neuordnung globaler Ökosysteme, des Nahrungsangebots und des komplexen Beziehungsgeflechts zwischen

⁵ Klade; Gruppe von Individuen, deren Ursprung auf eine nur ihnen gemeinsame Stammart zurückgeht.

Produzenten, Konsumenten und Destruenten spielen dabei eine wesentliche Rolle (IGCP 335, 1994).

4.2.2 Die Reorganisation der Pflanzen- und Tierwelt

Die verschiedenen Kladen und Ökosysteme erholen sich von einem Extinktionsereignis unterschiedlich schnell. Hierbei ist bemerkenswert, dass die überlebenden Taxa nach weniger schwerwiegenden und kurzfristigen Extinktionsereignissen einen wichtigen Einfluss auf die frühen Rekonstitutionphasen ökologischer Strukturen nehmen, da sie über den Rahmen der Entwicklungsrichtung und das Ausmaß des dynamischen Fortschritts mitentscheiden können (IGCP 335, 1994). Auch die Biogeographie und die Ökologie scheinen für Massenextinktionen und Erholungsphasen von Bedeutung zu sein. So sind hoch spezialisierte Organismen, die in engen ökologischen Nischen leben, nur mit geringem Adaptionsvermögen ausgestattet und nur bedingt zu einer Erholung befähigt. Demgegenüber sind Spezies mit breiter angelegter Anpassungsfähigkeit – sie kommen in ständig dynamischen Lebensräumen vor – weniger von Massenextinktionen betroffen (Kauffman & Harries 1996).

Allem Anschein nach waren die Konsequenzen der Ereignisse zur Zeit der Wende von der Kreidezeit zum Tertiär (K/T-Krise) für das marine Ökosystem fatal, da mit der Einschränkung der Sonneneinstrahlung die Photosynthese blockiert und die marine Nahrungskette unterbrochen wurde (Alvarez et al. 1984). Dagegen überlebten viele Reptilien, die nicht zur Gruppe der Dinosaurier zählen (z. B. Schildkröten, Schlangen, Krokodile), Säugetiere, einige Fischarten, Amphibien und viele Invertebraten wie Insekten oder Schnecken (Briggs 1991, Clemens 1986, Kerr 1993, Raup 1986, Whalley 1987). Auch terrestrische Pflanzen blieben weitgehend verschont (Johnson et al. 1989). Die Gymnospermen (nacktsamende Pflanzen) hatten ihren Entwicklungshöhepunkt bereits überschritten, während die Angiospermen (bedecktsamige Pflanzen) die Landflora beherrschten (Faupl 1997).

Im Anschluss an das ökologische Desaster verstrichen etwa 50.000 bis 100.000 Jahre ehe sich erneut spezifische Lebensräume bildeten. Weitere fünf bis zehn Mio Jahre dauerte es, bis die vielgestaltigen Säugetiere wieder in vollem Umfang auftraten (Jablonski 1991). Sie eroberten den Wasser- und Luftraum und stellten die dominierenden Faunenelemente im Tertiär dar (Faupl 1997). Korallenriffe erholten sich erst in den nachfolgenden fünf bis zehn Mio Jahren (Briggs 1991), während andere

maritime Lebensräume nahezu 25 Mio Jahre benötigten, um ihren Verbreitungsgrad in etwa auf den Stand vor der Katastrophe zu bringen (Hansen 1988).

Die Bedeutung der Massenextinktion zur Wende der Kreidezeit zum Tertiär (K/T-Wende) für die evolutive Entwicklung lässt sich an der heutigen Artenvielfalt und -fülle ablesen. Im Vergleich zur damaligen Zeit haben sich die Spezies der Blütenpflanzen und ihrer Familien mehr als verdoppelt (Knoll 1986); die Zahl der Vertebratenfamilien ist von 60 auf 337 angewachsen (Benton 1995). Dabei lässt sich an Fossilien zeigen, dass die Stellung ausgestorbener Organismen, Organismengruppen und Lebensgemeinschaften zu einem späteren Zeitpunkt von ihnen ähnlichen Lebensformen ausgefüllt wurden. Obwohl die Nachfolgepopulationen ihre Vorgänger nicht verdrängten, sondern ersetzten, entwickelten sie als Adaption an gleiche Funktionen ähnliche Strukturen (IGCP 335, 1994).

Der Kenntnisstand um die gegenwärtigen Lebensformen ermöglicht teilweise die Rekonstruktion ihrer ehemaligen Anatomie und Ahnenreihe. Dies gilt auch für die Vorfahren der rezenten Primaten bzw. des Menschen. Ihre frühesten Spuren sind etwa 70 Mio Jahre alt (Jones et al. 1992). Ohne die katastrophalen Folgen der Naturereignisse um die K/T-Wende vor etwa 65 Mio Jahren würde möglicherweise anstelle des Menschen eine hoch entwickelte Saurierspezies den Globus dominieren. Vielleicht wurden durch den Untergang der Dinosaurier und diverser anderer Populationen die stagnierenden Evolutionsraten überlebender Individuen wieder angetrieben (Bollinger 1997). Es ist wahrscheinlich, dass die Dynamik dieser Veränderungen richtungsweisende Funktionen in der Evolution der Primaten und des Menschen hatte (Jones et al. 1992).

5 Die Primaten- und Humanevolution im Ernährungskontext

Die heutigen Säugetiere leiten sich von Reptilien ab. Säugetiere lebten in der Zeit vor der Wende zum Tertiär (vor etwa 65 Mio Jahren) als relativ unbedeutende Gruppe kleiner Wirbeltiere, die erst relativ kurz vor oder nach dem Aussterben der Dinosaurier eine stärkere Differenzierung und Formenvielfalt zeigte. Die Radiation (Artaufspaltung) der Säugetiere wird mit der Radiation der Angiospermen (bedecktsamigen Pflanzen) in der Unterkreide vor 135 Millionen Jahre in Verbindung gebracht. Letztere sollen die bis zu diesem Zeitpunkt vorherrschenden Nahrungsquellen (eventuell tierische, vor allem Gliedertiere) ergänzt haben. Damit stand den Säugetieren für Nahrungszwecke auch das Material höherer Pflanzen zur Verfügung (Langer 1987), was möglicherweise eine der Vorbedingungen für die Evolution des Menschen und der Primaten war.

Die episodischen Kalt- und Warmperioden im Verlauf des tertiären und quartären Zeitalters (65 Mio Jahre bis heute) hatten die Entstehung verschiedener Paläobiotope zur Folge, die nach aktueller Ansicht für die Evolution der Primaten und des Menschen von grundlegender Bedeutung waren. Primaten besitzen für das Selbstverständnis des Menschen ein besonderes Interesse, da der Mensch biologisch dieser Ordnung zugerechnet wird.

Zur Ordnung der Primaten zählen ungefähr 200 Arten. Nur wenige Primaten sind ausgesprochene Spezialisten, die meisten sind in ihrer Gesamtorganisation im Vergleich zu anderen Säugetieren relativ generalisiert, d. h. die Primaten zeichnen sich weniger durch ihr spezielles *Angepasstsein* als durch ihre *Anpassungsfähigkeit* aus. Dies ist auch der Grund dafür, dass sich Primaten nicht definieren lassen. Selbst die Kombination mehrerer Merkmale erlaubt nicht immer eine eindeutige Abgrenzung von anderen Säugetieren, da manche Merkmalskombinationen variieren. Das bedeutet, dass manche Merkmale, die eine Gruppe oder Stammlinie charakterisieren, bei einer anderen fehlen können.

Obwohl alle Primaten gleich lange Entwicklungsphasen seit ihrem letzten gemeinsamen Vorfahren hinter sich haben, sind morphologische und physiologische Unterschiede festzustellen. Während sich die Vertreter mancher Entwicklungslinien auf bestimmte Lebensräume und Ernährungsweisen festlegten, behielten andere ihre „ursprünglichen“ Merkmale bei. Eventuell waren bestimmte Konstellationen zwischen den Arten und ihrer Umwelt der Beweggrund für die Entwicklung und Ausprägung mancher

Merkmale. Diese haben sich im Laufe der Evolution noch gegenseitig verstärkt und waren für die Entwicklung des Menschen maßgeblich. Eine wichtige Rolle spielen dabei die Ernährung betreffende Merkmale, da diese zu den kardinalen Grundbedürfnissen einer Spezies zählt. Im funktionellen Zusammenspiel dieser Merkmalskombinationen bei Menschen und Primaten liegt möglicherweise einer der wichtigsten Gründe für ihr Überleben.

Nachfolgend wird der Versuch unternommen, die Evolution markanter Merkmale von Primaten vor dem Hintergrund ihrer Ernährung zu beschreiben. Hierbei sei vorweg genommen, dass sich die Ausführungen auf wesentliche Charakteristika der Primaten konzentrieren und nicht jeden Gesichtspunkt explizit behandeln können. Zu manchen Aspekten wie z. B. zur Beziehung der Fortpflanzung und der Ernährung sind bisher kaum fundierte Aussagen möglich. Danach werden Vertreter ausgestorbener Primaten- bzw. der Homo-Linien beschrieben, wobei Bezug auf ihre Ernährungsform genommen wird, sofern dies anhand fossiler Belege möglich ist.

5.1 Die Evolution ausgewählter Primatenmerkmale im Ernährungskontext

Eine der wichtigsten Aufgaben in der Biologie ist der Vergleich ausgestorbener und lebender Organismen anhand exakt beschreib- und messbarer physiologischer, anatomischer, morphologischer oder ethologischer Eigenschaften. Diese Eigenschaften werden als Merkmale bezeichnet. Die Merkmale verschiedener Taxa weichen in ihren Ausprägungen voneinander ab. Jede Spezies bzw. jede Abstammungslinie besitzt ein einzigartiges und gruppenspezifisches Muster von Merkmalen, das zur Analyse und Rekonstruktion von Stammbäumen herangezogen wird (Ax 1984).

Keine andere Ordnung aus der Reihe der Säugetiere ist in ihrem Erscheinungsbild so variabel wie die Primaten. Während einige Primaten im Verlauf ihrer individuellen Stammesgeschichte ihre ursprünglichen Merkmale bewahrt haben, entwickelten sich die typischen Eigenschaften anderer Primaten im Zuge verschiedener Selektionsdrücke fort (Rothe 1990).

Die Zugehörigkeit zu den Primaten lässt sich nicht ausschließlich an fossilen Merkmalen festmachen. Deswegen wurde vorgeschlagen, die Definition eines Primaten um weitere Merkmale zu erweitern. Hierzu zählen vor allem die Enzephalisation, das Lokomotionsmuster, die Handanatomie, das Sehvermögen und der Zahnapparat (Martin

1986). Bei der Ausprägung dieser Merkmale spielen nutritive Einflüsse eine nicht zu unterschätzende Rolle, was im folgenden dargestellt wird.

5.1.1 Enzephalisation

Werden die anatomischen und physiologischen Merkmale des Körpers von Menschen und Säugetieren gegenüber gestellt, lässt sich eine Sonderstellung des Menschen in der Natur kaum begründen. Eine Ausnahme bildet das Gehirn, dessen Aufbau, Größe und Gestalt für seine gewaltige Leistungsfähigkeit verantwortlich gemacht werden. Diese Leistungen müssen aber keineswegs spezifisch für die Entwicklung eines größeren Gehirns verbunden sein (Roth 1997, Martin 1995), so dass auch andere Faktoren den Zuwachs an Gehirnmasse im Verlauf der Evolution beeinflusst haben könnten. Hierbei stellt sich zunächst die Frage, inwiefern sich das Gehirn des Menschen von den Gehirnen stammesgeschichtlich nahestehender Vertreter im Tierreich und anderer Säugetiere unterscheidet und welche Ursachen dies haben könnte. Hierbei dürften die Ernährungsmöglichkeiten humaner Vorfahren in ihrer(n) ökologischen Nische(n) eine Rolle gespielt haben.

Die Ur-Struktur der Wirbeltiergehirne ist bis heute unbekannt, es wird jedoch angenommen, dass sich die Gliederung der Wirbeltiergehirne in fünf Abschnitte und das Rückenmark (zentrales Nervensystem) im Verlauf der Evolution nicht verändert hat (Tattersall 1998). Die nicht fossilisierbaren Gehirne hinterließen ihre Spuren am Schädel, so dass auf ihre Größe zurückgeschlossen werden kann (Fleagle 1999). Die Analyse und der Vergleich von Hirnkapazitäten verschiedener Taxa zeigen, dass mit der Körpergröße auch die Gehirnmasse einer Spezies wächst, da größere Tiere generell größere Organe haben, die unter nervaler Kontrolle stehen (Hoffmann 1996).

Das Gehirngewicht des Menschen macht gemessen an seiner Körpermasse lediglich 2 % aus, was dem doppelten von Delphinen entspricht (Stephen et al. 1993). Im Gegensatz dazu wird der Mensch bezüglich seiner relativen Gehirnmasse (prozentualer Anteil am Körpergewicht) von manchen Kleinsäugetern und auch von manchen kleineren Affenarten übertroffen (Tab. 2) (Stephan et al. 1991, Rothe 1990).

Spezies	Körpergewicht (kg)	Gehirnmasse (g)	Relative Gehirnmasse
Eichhörnchen	0,5 – 0,8	20	2,5 – 4,0
Krallenaffe	0,4	13	3,2
Mensch	60 – 80	1300 – 1500	1,9 – 2,2
Delphin	155	1600	1,0
Schimpanse	62 – 74	350 – 380	0,5 – 0,6
Gorilla	140 – 165	440 – 540	0,3 – 0,4
Elefant	2700 – 7000	400	0,08

Tab. 2: Verhältnis der Gehirn- und Körpermassen von Säugetieren (Stephen et al. 1993)

Das Gehirnwachstum verläuft jedoch nicht proportional, sondern allometrisch. Von Allometrie wird gesprochen, wenn in einem Verwandtschaftskreis die Masse betrachteter Körperteile in einem anderen Verhältnis zueinander stehen als die Gesamtgrößen der verglichenen Tiere. Das Verhältnis Gehirn- und Körpergewicht liegt bei Säugetieren im Mittel bei etwa 0,75 (allometrischer Exponent bzw. Koeffizient) (Abb. 9) (Martin 1995). Das Auffällige am Menschen ist, dass er ein wesentlich größeres Gehirn hat, als es nach allometrischen Gesetzmäßigkeiten zu erwarten wäre. Im Vergleich zu Affen gleicher Körpergröße ist das Gehirn des Menschen zwei bis drei Mal so groß (Rothe 1990).

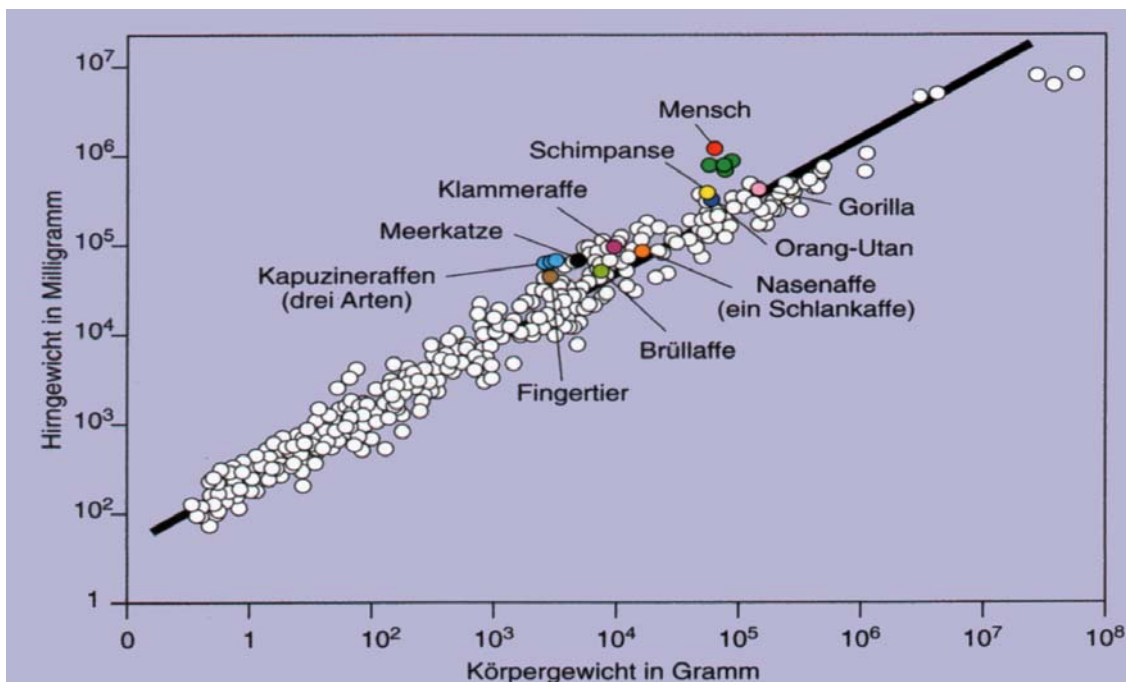


Abb. 9: Das Gehirngewicht verschiedener Primaten und des Menschen in doppeltlogarithmischer Darstellung (Martin 1995)

Demgegenüber nimmt das relative Gehirngewicht bei einer Größenzunahme von Reptilien nicht so stark zu; hier liegt der allometrische Wachstumskoeffizient bei 0,54 (Roth 1997). Über die Gründe für die Schwankungen des allometrischen Koeffizienten im Tierreich kann bis heute nur spekuliert werden (Jerison 1973, 1991; Harvey & Krebs 1990). Eventuell ist der Wert dieser Variablen das Ergebnis einer speziesspezifischen Anpassung an ein komplexes Geflecht diverser evolutiver Zwänge (Deacon 1997). Sie informiert aber nicht über kognitive Kapazitäten einer Spezies. Diese sind eher das Ergebnis seiner funktionellen Entwicklung als seiner anatomischen Evolution (Henneberg 1998). Aus der Gehirngröße allein lassen sich also keine Schlussfolgerungen auf dessen Differenzierungsgrad und sein Leistungsvermögen ziehen. Infolgedessen ist es schwierig, aus Innenausgüssen fossiler Schädel qualitative Aussagen abzuleiten (Rothe 1990).

Die Evolution des Menschen ging mit dem Erwerb von komplexen Fähigkeiten einher. Wenn diese *nicht* oder zumindest nicht alleine für das Wachstum eines größeren Gehirns verantwortlich waren, stellt sich die Frage, wie es möglich war, dass ein im Verhältnis zur Körpermasse kleines Organ einen hohen Anteil der Energiezufuhr für sich beanspruchen und sich dennoch in der Humanevolution durchsetzen konnte. Möglicherweise liegt eine Erklärung in der universellen Nutzbarkeit des Gehirns und seiner Energieversorgung. Obwohl es nur 2 % des gesamten Körpergewichts ausmacht, ist es zu etwa 20 % am Gesamtenergieumsatz beteiligt. Damit ist der Energieverbrauch des menschlichen Gehirns mehr als doppelt so hoch wie bei anderen Primaten und etwa zehn Mal so hoch wie bei anderen Spezies (Crawford & Marsh 1989). Beim humanen Neugeborenen ist die Beziehung zwischen dem Gewicht des Gehirns und seinem anteiligen Energieverbrauch gemessen an der Gesamtenergiezufuhr noch deutlicher. Zum Zeitpunkt der Geburt des Menschen benötigt das Gehirn über 50 % der Energiezufuhr, obwohl es nur etwa 10 % des Geburtsgewichts ausmacht. Dies liegt wahrscheinlich daran, dass die Organogenese des Gehirns im Vergleich zu anderen Organen früh einsetzt und postnatal dem Entwicklungsstand anderer Organe weit voraus ist. Dieser Entwicklungsvorsprung begründet seinen zum Zeitpunkt der Geburt höheren Anteil am Gesamtkörpergewicht (Martin 1995).

Da das Gehirnwachstum bis zur Geburt im Wesentlichen vom energetischen Input der Mutter abhängt und bis zur Entwöhnung fast abgeschlossen ist, limitieren eventuell die verfügbaren Energieressourcen die Endgröße des Gehirns. Daher dürfte die Expansion

des Gehirnvolumens kaum ohne eine Verbesserung der maternalen Energieversorgung einhergegangen sein. Demzufolge drängt sich der Verdacht auf, dass die zunehmenden Gehirnkapazitäten bei Vertretern der Primatenevolutionslinie im Zusammenhang mit Innovationen im Ernährungsverhalten stehen (Martin 1995). Vermutlich bestehen sogar zwischen dem Verzehr qualitativ hochwertiger Nahrungsquellen und der zunehmenden Gehirngröße Beziehungen (Leonard & Robertson 1994). Dies ließe sich mit einer direkten kausalen Verknüpfung zwischen der Ernährung und der Größe des Gehirns begründen. Vereinfacht gesagt, die gezielte Nahrungssuche wäre somit Wegbereiter oder wesentlicher Selektionsfaktor in der Evolution des Gehirns (Falk 1995). So hätte von der Entstehung von kranialen Gefäßsystemen ein Kühlungseffekt auf die Gehirnmasse ausgehen können, der bei einer Hyperthermie während der Nahrungssuche zum Tragen gekommen wäre und so die Erhöhung der zerebralen Masse erlaubte (Falk 1990). Auch die Ernährung hätte eine Vergrößerung der Gehirnmasse herbeiführen können. Aus dieser Sicht betrachtet, würden von der Ernährung Effekte ausgehen, die in Verbindung mit anderen Selektionsfaktoren die Expansion der Gehirnmasse einleiteten (Aiello 1997). So wären Korrelationen zwischen der Hirngröße, der Ernährung und Faktoren wie Mobilität, Aktionsradius oder Fortpflanzungsstrategie indirekt Ausdruck der Energieverfügbarkeit aus der Nahrung. Ähnlich verhält es sich mit der Herstellung von Werkzeugen aus einfachsten Materialien wie Knochen oder Steinen (Werkzeugkultur) oder dem Aufbau sozialer Systeme (Abb. 10) (Martin 1995).

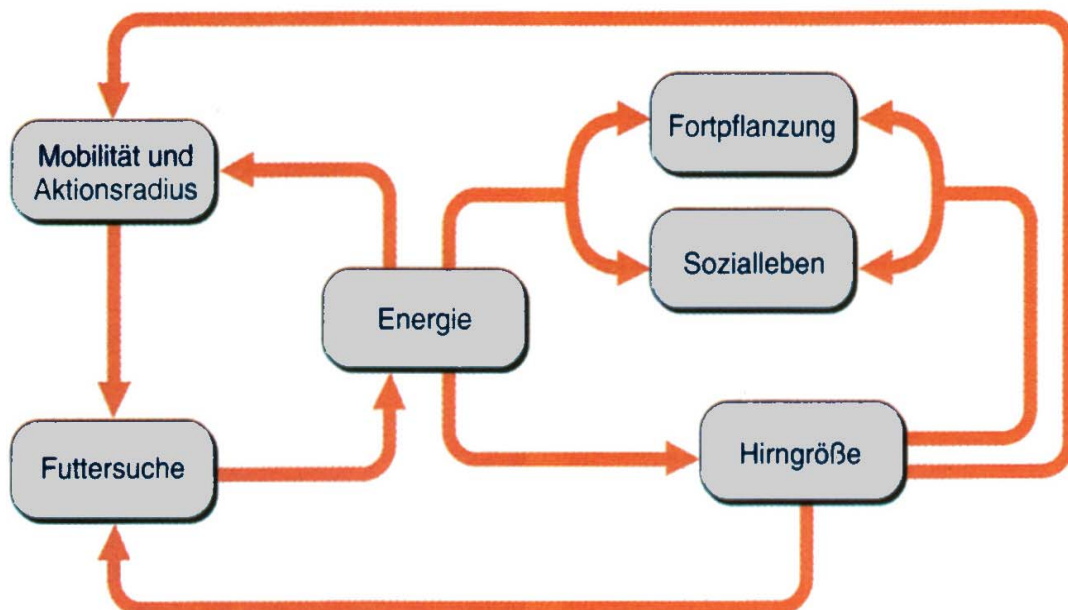


Abb. 10: Mögliche Beziehungen zwischen Nahrungsenergie, Verhaltensstrukturen und Gehirngröße (Martin 1995)

Die allgemeine Aussage, dass qualitativ hochwertige Nahrungsquellen tatsächlich zur Entwicklung und Unterhaltung eines großen Gehirns beitragen, ist in dieser Form aber nicht haltbar. Sie würde nur zutreffen, wenn Individuen mit großen Gehirnen die gleiche Menge qualitativ hochwertiger Nahrungsmittel verzehren würden wie Individuen mit kleinen Gehirnen qualitativ geringwertige Nahrungsquellen. Dies trifft zwar auf Wale zu (Armstrong 1983), ist beim Menschen aber nicht der Fall (Aiello 1997). Des Weiteren sind keine Beziehungen zwischen der basalen metabolischen Stoffwechselrate und der relativen Gehirngröße des Menschen oder anderer Tieren festzustellen (McNab & Eisenberg 1989, McNab 1986). Schließlich ist das Gehirngewicht des Menschen wesentlich größer als es für ein Säugetier gleicher Körpermasse zu erwarten wäre; die metabolische Stoffwechselrate entspricht aber eher einem durchschnittlichen Säugetier (Aiello & Wheeler 1995, Leonard & Robertson 1994).

Einen Erklärungsansatz für diese Gegebenheiten könnte eine Gesamtbetrachtung der inneren Organe des Menschen und ihrer metabolischen Kosten liefern. Das Gehirn ist nicht das einzige Organ, das einen hohen Energieverbrauch hat. Zusammen mit dem Gastrointestinaltrakt, dem Herz, den Nieren und der Leber macht es zwar nur 7 % des Körpergewichts aus, die fünf Organe bzw. Organkomplexe haben aber einen Anteil von fast 70 % am Grundumsatz (Tab. 3). Um sich also ein großes Gehirn leisten zu können ohne die metabolische Stoffwechselrate zu erhöhen, bleibt nur die Möglichkeit, die Größe anderer kostenintensiver Organe zu reduzieren, um deren Energiebedarf zu senken. In Relation zur Körpergröße können nur zwei Organe in ihrer Masse variieren: das Gehirn und der Gastrointestinaltrakt. Dies lässt sich dadurch begründen, dass die Größe von Herz und Nieren (Blutkreislauf, Urinproduktion) durch ihre physiologischen Funktionen fixiert wird und sich die Masse des Lebergewebes an der Gehirngröße orientieren muss, damit der Energiebedarf des Gehirns in Form von Glucose jederzeit gesichert ist. Eine Reduktion der Muskelmasse zugunsten der Gehirnkapazität wäre wegen ihrer relativ geringen Stoffwechselrate unvorteilhaft. Daher können Spezies aus der Reihe der Primaten mit einer qualitativ geringwertigen Kost nur mit einem ausgeprägten Verdauungssystem überleben und aus Gründen der Stoffwechselökonomie nur ein niedriges Gehirngewicht entwickeln. Umgekehrt, wie beim Menschen, bedeutet dies, dass ein großes Gehirn sich nur entwickeln kann, wenn der Gastrointestinaltrakt relativ klein ist und dennoch zur Unterhaltung der hohen metabolischen Kosten des Gehirns in der Lage ist (Aiello 1997).

Organ	%-Anteil am Körpergewicht	Organspezifische Stoffwechselrate (Watt/kg)	Stoffwechselrate des Organs (Watt)	%-Anteil am Stoffwechsel
Gehirn	2,0	11,2	14,6	16,1
Herz	0,5	32,3	9,7	10,7
Nieren	0,5	23,3	7,0	7,7
Leber	2,2	12,2	17,1	18,9
Intestinaltrakt	1,7		13,4	14,8
Zwischensumme	6,8		61,7	68,1
Skelettmuskeln	41,5	0,5	13,5	14,9
Lunge	0,9	6,7	4,0	4,4
Haut	7,7	0,3	1,5	1,7
Gesamtsumme	56,9	0,3	80,8	89,1

Tab. 3: Organmassen und ihre Stoffwechselrate beim Menschen bezogen auf einen 65 kg schweren Mann mit einem Gesamtstoffwechsel von 90,6 Watt (Aiello 1997)

Diese Gesetzmäßigkeiten haben jedoch nur hypothetischen Charakter und blieben nicht unwidersprochen. So wird im diesem Modell die Plastizität des gastrointestinalen Systems und seiner einzelner Abschnitte nicht berücksichtigt. Ebenso sind Bedenken an der methodischen Verfahrensweise zur Erfassung des Energiehaushalts berechtigt (Leonard & Robertson 1996).

5.1.2 Lokomotion

Die Primatengemeinschaft zeigt eine breite Palette von Fortbewegungsmustern. Alle gehen auf spezifische Anpassungen im Körperbau zurück, so dass es anhand von Skeletten ver- bzw. ausgestorbener Spezies möglich ist, die Fortbewegungsmuster zu rekonstruieren (Rothe 1990). Mit Hilfe der modellhaften Ableitung rezenter Lokomotionsformen aus der baumlebenden vierfüßigen Form ließ sich zeigen, dass terrestrisch lebende Primaten im Laufe der Evolution verschiedene Veränderungen in ihrer Fortbewegungsweise durchmachten (Henke & Rothe 1997). Dies gilt natürlich auch für den Menschen. Nach aktueller Ansicht ist sein aufrechter Gang ebenfalls aus der vierbeinigen Fortbewegung hervorgegangen, da andere Fortbewegungsarten von Primaten mit speziellen Anpassungen des Körperbaus und der Gliedmaßen verbunden sind, so dass sie wahrscheinlich nicht als Vorlage für die Bipedie dienten (Rothe 1990).

Die vielgestaltigen Lokomotionsformen bei Primaten sind Ausdruck ihrer Fähigkeit, sich an wechselnde Umweltbedingungen anzupassen (Chivers 1991). Daher liegt es nahe, in Umweltveränderungen auch einen wichtigen Faktor für die Entwicklung der Bipedie des Menschen zu sehen. Vermutlich gaben sie *einen* wesentlichen Anstoss zur Entwicklung innovativer Verhaltensstrukturen, die zur Entstehung des aufrechten Gangs führten. Denn bei evolutiven Prozessen lösen Änderungen des Verhaltens mit größerer Wahrscheinlichkeit anatomische Veränderungen aus als umgekehrt. Eventuell erzeugte die Einführung neuer Verhaltensstrategien erst Selektionsbedingungen, die neuen anatomischen Strukturen ihre Entwicklungsmöglichkeiten boten (Bateson 1988). Die Entstehung des aufrechten Gangs resultiert daher möglicherweise aus einer Anpassung an veränderte ökologische Bedingungen. Gerade die Möglichkeiten zur Deckung des Nahrungsbedarfs konnten dann durch effiziente Bewegung verbessert werden.

Die Besiedlung der Erde durch menschliche Vorfahren wurde vermutlich durch veränderte Umweltbedingungen begünstigt, da diese das Nahrungsangebot veränderten. Während des Miozäns (vor etwa 23 bis 5 Mio Jahren) verringerte sich aufgrund der globalen Abkühlung die Ausdehnung der Waldgebiete und es entstanden trockenere, offenere Lebensräume (Chivers 1991). Damit reduzierte sich gleichzeitig die Verfügbarkeit der bis dahin verfügbaren Nahrungsquellen, d. h. die typischen ökologischen Nischen miozäner Primaten wurden dezimiert und waren nur noch inselartig vorhanden, was die Wegstrecken zwischen ihnen vergrößerte. Um dennoch Zugang zu qualitativ hochwertigen Nahrungsquellen zu erhalten, mussten größere Distanzen in offenem Gelände zurückgelegt werden, was eine Optimierung der Energiebilanz bei der Fortbewegung erforderte. Hier könnte ein Motiv für die Entwicklung des aufrechten Gangs vorliegen, zumal er energetisch günstiger ist als die Quadrupedie (Vierfüßigkeit) (Rodman & McHenry 1980, Ulijaszek 1995). Dies erklärt auch die erstaunliche Ausdauer des Menschen beim bipeden Gehen. Wegstrecken von 30 bis 50 Kilometern pro Tag sind auch an mehreren aufeinander folgenden Tagen kaum problematisch. Mit dieser Laufleistung kann kein anderer Primat konkurrieren. Sie legen selten mehr als 12 Kilometer zurück, meist überschreitet ihr Aktionsradius kaum die 5-Kilometer-Grenze (Preuschoft & Witte 1990). Die Ausschöpfung von Nahrungsquellen in waldarmen Gebieten durch die Ausdehnung der Streifgebiete dürfte damit zur Entwicklung der im Tierreich so ungewöhnlichen Art der Fortbewegung der menschlichen Vorfahren beigetragen haben (Ulijaszek 1995).

Die Fortbewegung in aufrechter Körperhaltung könnte aber auch in anderer Hinsicht für die Evolution humaner Vorfahren von Bedeutung gewesen sein. Der aufrechte Gang minimiert die Hitzebelastung eines Organismus in offenen, baumlosen Gebieten im Vergleich zu quadrupeden Individuen gleicher Körpergröße, da die Körperoberfläche den Sonnenstrahlen weniger ausgesetzt ist. Demzufolge hätte sich der Aktionsradius der Individuen erhöht haben können (Wheeler 1991). Hierbei spielen aber auch andere Faktoren wie die Möglichkeit zu schwitzen oder der Verlust der Körperbehaarung eine Rolle. Das Schwitzen hat einen erheblichen Anteil an der Regulation der Körpertemperatur, da in direkter Umgebung der Haut ein Hitzeverlust eintritt und daraufhin Wärme nach aussen abgeleitet werden kann (Verdunstungskälte). Zugleich verändert das Schwitzen die Ansprüche an die Flüssigkeitszufuhr. Berechnungen zufolge ist die aufrechte Haltung mit geringeren Wasserverlusten verbunden als es bei quadrupeder Fortbewegung der Fall wäre (Wood 1993). Wahrscheinlich steht der Verlust der Körperbehaarung ebenfalls im Zusammenhang mit dem Ausmaß der Hitzebelastung früher menschlicher Ahnen (Wheeler 1996).

5.1.3 Oppositionsfähigkeit von Daumen und Großzehe (Greifhand)

Neben anderen Einflussgrößen gilt das Nahrungsspektrum einer Spezies in seiner ökologischen Nische als ein wesentlicher Einflussfaktor bei der Entwicklung der Extremitäten. Sie dienen der Fortbewegung, zum Festhalten in Bäumen und zum Nahrungserwerb bzw. -verzehr. Zu diesem Zweck sind im Verlauf evolutiver Prozesse verschiedene Lösungskonzepte entwickelt worden, die bei den Ahnen der Primatenreihe in der Entwicklung der Greifhand mit opponierbaren Daumen und Großzehen mündete.

Während die möglicherweise frühesten Vertreter der Primaten, die Spitzhörnchen, eher Pfoten als klassische Hände besitzen (Napier 1962), ist eine Rückbildung der Krallen zu Nägeln durch einen 49 Mio Jahre alten fossilen Fund belegbar (Franzen & Koenigswald 1988). Die Möglichkeit zur Abspreizung von Daumen und Zehen lässt das Greifen von Ästen zu (Campbell 1979). Aus den Überresten von Handknochen ausgestorbener Primaten und Hominiden lässt sich aber schließen, dass deren Hände präzise eingesetzt wurden und kräftig zugreifen konnten (Susman 1998).

Das typische Merkmal der Greifhand ist die hohe Beweglichkeit im Handwurzelgelenk. Sie ermöglicht nicht nur Beuge- und Streckbewegungen wie die Spreizhand, sondern auch Seitwärts- und Kreisbewegungen (Rothe 1990). Demzufolge ist die Ausformung der Greifhand des Menschen als ein hochspezialisiertes „Organ“ zu betrachten, dessen

Fähigkeit zum Ergreifen von Objekten von keiner anderen Art aus der Gruppe der Säugetiere imitiert werden kann (Plankensteiner 1992). Die Ausbildung der Greifhand ist in ihrem Grundkonzept im Vergleich zu frühen Primaten aber keine bahnbrechende Innovation des Menschen, sondern ein Instrument, das im Laufe der Evolution zur Perfektion reifte und zur Vorbedingung für weitere Entwicklungsphasen des Menschen wurde (Marquart 1984).

5.1.4 Leistungsfähigkeit des optischen Apparats

Das Sehvermögen spielte in der Evolution der meisten Spezies eine Schlüsselrolle. Daher erklärt sich auch die Vielfalt der verschiedenen Augentypen im Tierreich. Obwohl sich im Tierreich acht verschiedene Lösungen zur Rezeption von Lichtstrahlen verschiedener Wellenlängen entwickelten, verfolgen alle eine einheitliche Strategie zur Absorption von Photonen (Fernald 2000). Die Photonen treffen auf lichtempfindliche Strukturen in der Retina (Stäbchen und Zapfen), die über ein Photorezeptorensystem verfügen. Während im Verlauf der Evolution die Struktur und die visuellen Pigmente der Stäbchen bei den Wirbeltieren erhalten blieb, lassen sich die Zapfen mindestens vier Klassen zuordnen. Es ist anzunehmen, dass Stäbchen evolutionsgeschichtlich die älteren Photorezeptoren sind, obwohl sie in ihrer Morphologie komplexer aufgebaut bzw. hoch spezialisiert sind und auf Lichtreize sensibler reagieren als die Zapfen. Sie können sogar ein einzelnes Photon wahrnehmen (Bowmaker 1998).

Auch in der Evolution der Primaten und des Menschen stellte die Entwicklung des optischen Sinns ein wichtiges Merkmal dar. Dieser dürfte sich in Anpassung an die baumbewohnende Lebensweise entwickelt haben, da er einen wesentlichen Beitrag zur Wahrnehmung und Orientierung des direkten Umfelds leistet.

Der optische Apparat liefert im Vergleich zu anderen Sinnesorganen ein Mehrfaches an Information. Etwa 10 % aller zerebralen Neuronen im Gehirn analysieren das in elektrische Signale transformierte Bildmaterial, das Rezeptoren der visuellen Apparate an entsprechende Hirnregionen und -strukturen weitergeleitet haben (Taylor 1979). Die elektrischen Signale stellen eine Masse an detaillierten Informationen über das direkte und indirekte Umfeld des jeweiligen Primaten dar und liefern einen Eindruck über die Farbenwelt des Umfelds. Der optische Apparat vieler Wirbeltiere (Abb. 11) teilt mit den Primaten eine anatomische Eigenschaft, die *Macula lutea* („gelber Fleck“). In diesem Gebiet der Retina ist die Dichte der Photorezeptoren (Zapfen) am größten. Entsprechend ist in diesem Bereich der Retina die Sehschärfe sehr hoch. Da auch in der Anatomie der

Augen von jagenden Vertebraten das Phänomen des „gelben Flecks“ anzutreffen ist, drängt sich der Verdacht auf, daß die Sehschärfe und somit die Entstehung der *Fovea centralis* bei Primaten mit der Nahrungsversorgung, d. h. mit dem Aufspüren von Insekten und anderen kleinen Tieren, in Zusammenhang steht (Kay et al. 1997).

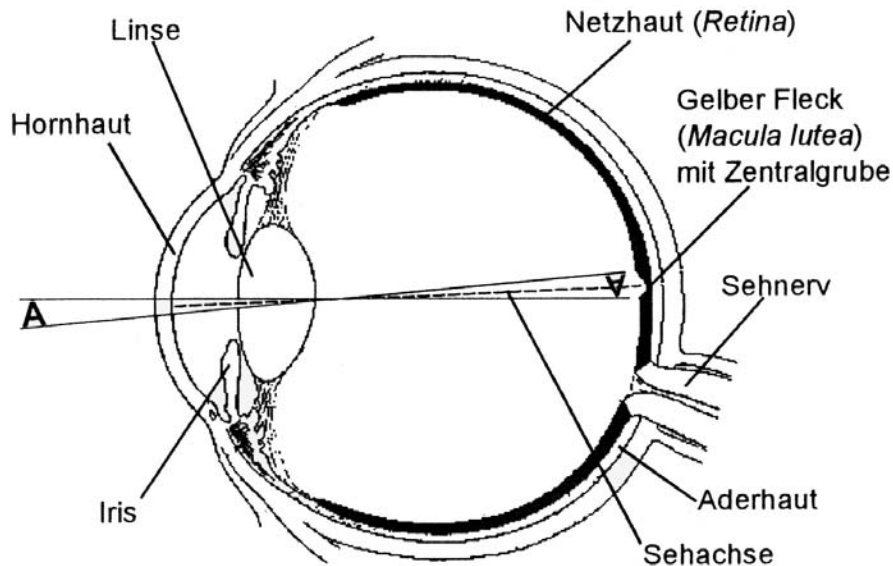


Abb. 11: Der optische Apparat der Primaten (mod. nach Thews et al. 1991)

Vor etwa 36 Mio Jahren wanderten die Augen auf dem Schädel nach vorn, was zur Überlagerung der Sichtfelder beider Augen führte und das dreidimensionale Sehen ermöglichte. Damit waren nicht nur die Möglichkeiten gegeben, Entfernungen abzuschätzen, sondern gleichzeitig auch die Greifhand zur Fortbewegung im Geäst eng zusammenstehender Bäume korrekt und sinnvoll einzusetzen (Pickford 1988). Bei den Primaten engte sich zwar das Gesichtsfeld ein. Dies wird jedoch durch die Beweglichkeit des Kopfes ausgeglichen (Fremlin 1972).

Die Entwicklung des Farbsehens war für Primaten im Lebensraum Wald ein weiterer Fortschritt in ihrer Evolution. Sie sind die einzigen Spezies, deren Zapfen das optimale Leistungsvermögen im kurz-, mittel- und langwelligen Bereich erreichen, d. h. im roten, gelb-grünen und blauen Spektrum (trichromatisches Sehen). Die Zapfen in ihrer Retina besitzen Photopigmente (11-cis-Retinal mit verschiedenen Opsinanteilen), deren Absorptionsmaxima in diesen Wellenlängenbereichen liegen. Mit Hilfe gentechnischer Methoden ließ sich die Entstehung des Farbsehens auf die Zeit vor etwa 35 Mio Jahren datieren (Bowmaker 1998).

Die Entstehung des trichromatischen Sehens in der Evolution der Primaten hängt unter Umständen mit der Entwicklungsgeschichte von Bäumen mit gelben/orangen Früchten, die aufgrund ihrer Größe und ihres Gewichts im tropischen Regenwald Vögeln nicht als Nahrungsquelle dienen konnten, zusammen. Dichromatische Spezies (die meisten Säugetiere) können Strahlen mit Wellenlängen aus dem rot-grünen Bereich nicht wahrnehmen, sie sind „rot-grün-blind“, d. h. sie können gelbe/orange Früchte gegen einen „grünen“ Hintergrund (Blätter) schwer erkennen. Hier erweist sich das trichromatische Farbsehen gegenüber dem dichromatischen als evolutiver Vorteil (Mollon 1989). Die Farberkennung von Früchten ist auch deswegen von Vorteil, da das Farbmuster von Früchten über Reife und Genießbarkeit informiert, d. h. der Konsument kann aus dem Aussehen einer Frucht auf ihren möglichen Toxin- und Nährstoffgehalt schliessen. Inwiefern die Frucht dem jeweiligen Individuum zuträglich ist, entscheidet der jeweilige Konsument, und zwar abhängig vom Bau seines Verdauungstrakts. So eignen sich z. B. harte Früchte mit einem bestimmten Farbmuster nur für Primaten zum Verzehr, die über einen entsprechend ausgebildeten Zahnapparat verfügen (Sumner & Mollon 2000).

Den Vorläufern der Primaten muss es möglich gewesen sein, über die Farbe einer Frucht ihren Reifezustand - teilweise auch aus größerer Entfernung - zu erkennen und durch ihre Fähigkeit zum 3-D-Sehen die Möglichkeiten einer Ernte auszuloten. Insofern ist die Evolution des visuellen Systems bei Primaten einer der wichtigen Einflussfaktoren auf ihr Ernährungsspektrum. Möglicherweise lässt sich damit auch das Fruchteffressen (Frugivorie) einiger Primatenspezies begründen (Mollon 1991). Möglicherweise wurde dadurch auch die Entwicklung und der gezielte Einsatz der Greifhand begünstigt. Ohne diese beiden parallelen, oder besser, sich gegenseitig beeinflussenden Entwicklungen über Millionen Jahre hinweg wäre die Innovation einer Vielzahl von Verhaltensweisen, die bei der Manipulation von Objekten, vor allem der Werkzeugherstellung dienlich waren, möglicherweise nicht eingetreten.

5.1.5 Organisation von Kiefer- und Gebißstrukturen

Die Entstehung dentaler Strukturen bei den Vorläufern der Säugetiere steht vermutlich mit der Entwicklung der Warmblütigkeit (Homoithermie) im Zusammenhang. Die Homoithermie ist als ein Schritt in die Unabhängigkeit von den vorherrschenden Umweltbedingungen zu interpretieren und erlaubte den Ahnen der Säugetierspezies die Expansion in bisher unbesetzte oder kaum genutzte ökologische Nischen (gemäßigte

Breiten, Nachtaktivität). Aus der Homoithemie erwuchs ein stetiger Energiebedarf, der lediglich über jahreszeitunabhängig verfügbare Nahrungsquellen zu decken war. Die Lösung dieses Problems bestand vermutlich in der Entwicklung „innovativer“ Gebissstrukturen. Die Kieferknochen wurden verstärkt und es bildeten sich verschiedene Zahnformen (Heterodontie) heraus, die unmittelbar und mittelbar spezifische Funktionen erfüllten. Infolgedessen erweiterte sich nicht nur das Spektrum der potenziellen Nahrungsquellen gegenüber homodonten Reptilien erheblich, auch der Wirkungsgrad der Verdauung nahm zu (Steitz 1993).

Zähne kommen im Tierreich in einer erstaunlichen Vielfalt vor und dienen vor allem dem mechanischen Aufschluss der Nahrung. Ausgehend von der Bezahnung der frühen Wirbeltiere haben sich die Zähne innerhalb der Gruppe der Säugetiere (Mammalia) verschiedenartig weiterentwickelt und präsentieren sich heute in den mannigfaltigsten Variationen. Das Säugetiergebiss unterscheidet sich von Zahnsystemen anderer Wirbeltiere (Vertebraten) durch die fast spiegelbildliche Anordnung der oberen und unteren Zahnreihe, vor allem im Bereich der seitlich angelegten Zahngruppen. Diese sichert einen effektiven Nahrungsaufschluss und bedingt gleichzeitig eine kooperative Arbeitsteilung einzelner Gebissabschnitte, weshalb die jeweiligen Zähne oder Zahngruppen als Spezialwerkzeuge zu betrachten sind. Demzufolge lässt sich über die Struktur von Zahnsystemen der Säugetiere auf ihre vermutlichen Ernährungsformen rezenter bzw. ausgestorbener Individuen zurückschließen. Ferner orientiert die Widerstandfähigkeit der Zähne einer Spezies näherungsweise über deren ökologischen Lebensbedingungen, d. h. über die Eigenschaften potenzieller Nahrungsquellen (z. B. Härtegrad), die je nach den vorherrschenden Witterungsbedingungen verschieden häufig vorkommen. Hierbei spielen die metrischen und strukturellen Merkmale der Zähne eine wichtige Rolle (Pfretzschner 1997). In vielen Fällen ist der Gebissapparat die einzig verfügbare Informationsquelle zur Rekonstruktion der Ernährungsweise. Zahnfossilien oder Kieferfragmente sind oft sogar der einzige Beleg für ausgestorbene Säugetierarten (Alt et al. 1996).

Zahnformen und -strukturen stehen in engem Zusammenhang mit ihrer Funktion. Obwohl diese noch nicht bei allen Zähnen im Detail geklärt ist, besteht ihre Hauptaufgabe zweifellos in der Vermittlung der Nahrungsaufnahme (Ungar 1994), d. h. im Abbeißen, Abreißen, Abnagen und - sofern möglich - im Zerkleinern der Nahrung. Herbivore und omnivore Säugetiere können wegen der unterschiedlichen Ausformung

ihrer Zähne und der Konstruktion ihrer Kiefergelenke ihre Nahrung zermahlen (Türp & Alt 1997). Dagegen setzen carnivore Säugetiere wie Raubtiere ihren Zahnapparat als Angriffswaffe zum Erbeuten ihrer Opfer (Guthrie 1990) und zur Portionierung der Beutestücke ein (Savage 1977). Schon aus diesem unterschiedlichen Funktionsspektrum wird deutlich, dass die Gebissmorphologie den verschiedenen Ernährungstypen Rechnung trägt. Ferner erfüllen Zähne Funktionen, die nicht der Nahrungsaufnahme dienen, wie z. B. der Selbstverteidigung (Türp & Alt 1997).

Im Allgemeinen verhält sich die Anatomie des Zahnapparats evolutionär konservativ, d. h. sie hat über Millionen Jahre selten drastische Veränderungen erfahren. So blieb das Gebiss der Vorfahren von Menschen und Primaten über die letzten 20 Mio Jahre in seiner Grundstruktur im Großen und Ganzen erhalten. Ferner entwickelten verschiedene Primatenarten unter ähnlichen Ernährungsbedingungen in etwa analoge Zahnstrukturen (Lewin 1999).

Primaten und Mammalia erwerben im Verlauf ihres Lebens eine lacteale und eine permanente Dentition (Diphyodontie); beide Zahngenerationen unterscheiden sich in der Anzahl ihrer Zähne. Die Entstehung der Diphyodontie begründet sich entweder durch die Laktation oder die zunehmende Differenzierung der Molaren. Unabhängig davon erfolgt der Zahndurchbruch keineswegs einheitlich und ist meist artspezifisch festgelegt. Dennoch kann die Reihenfolge des Durchbruchs auch innerhalb einer Art etwas variieren. Es bestehen nur geringe Beziehungen zwischen dem Zahndurchbruch und der Stellung einer Art im System der Säugetiere, da hier meist funktionelle Aspekte ausschlaggebend sind (Thenius 1989).

Gegenüber frühen Säugern weisen zwar alle Primaten eine geringere Zahnzahl auf (Rothe 1990), gleichzeitig wächst jedoch deren Komplexität (Martin 1990). Die Zähne des Dauergebisses sind im Ober- und Unterkiefer rezenter Säugetiere wie auch der Primaten spiegelbildlich angelegt. Entsprechend ihrer Stellung im Kiefer und ihrer Differenzierung werden meist vier verschiedene Zahnkategorien unterschieden. Bei Primaten sind entsprechend der Zahnformel (2.1.2.3/2.1.2.3) zwei Schneidezähne (Incisivi), ein Eckzahn (Caninus), zwei Vorderbackenzähne (Prämolaren) und drei Backenzähne (Molare) voneinander abzugrenzen (Abb. 12) (Fleagle 1999, Thenius 1989).

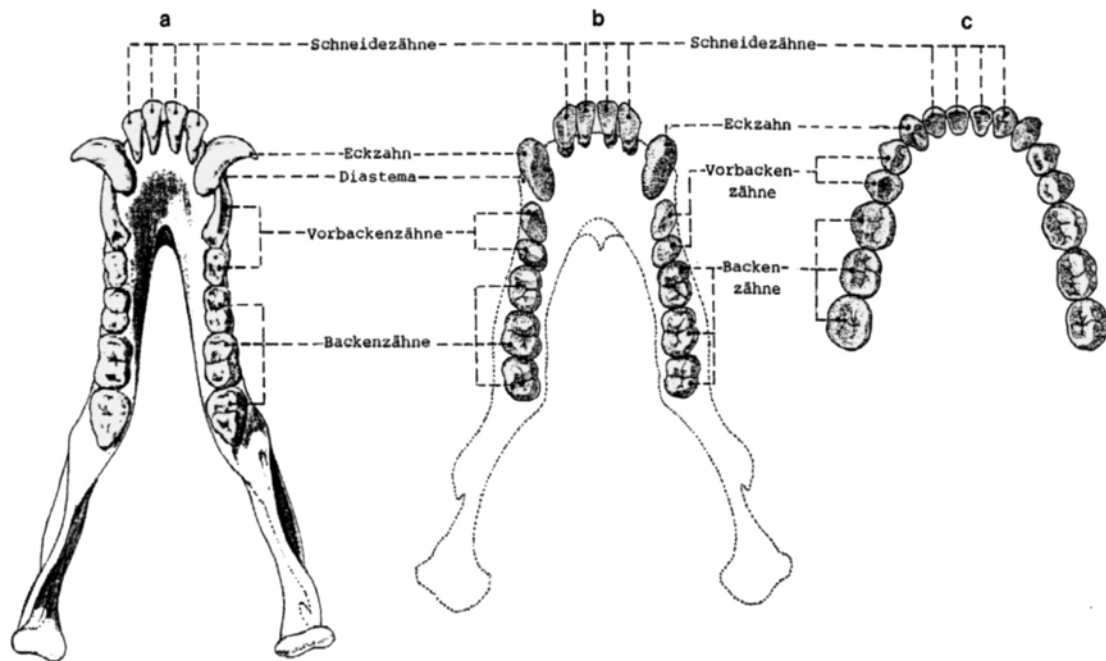


Abb. 12: Die vier Zahngruppen von Pavian (a), Schimpanse (b) und Mensch (c) (Rothe 1990)

Die Kronenform der fast immer einwurzigen und einfach gebauten Schneidezähne unterlag bei Säugetieren zahlreichen Veränderungen (Thenius 1989). Die *Incisivi* (Schneidezähne) haben sich jedoch im Verlauf der Primatenevolution in ihrer Form und Funktion wenig verändert. Sie sind in etwa spatelförmig und bilden eine wirksame Schneidekante zum Beißen von Früchten, Nüssen und Trieben sowie zum Zerkleinern von Blättern und Rinde (Rothe 1990). Pauschal lässt sich feststellen, dass foliovore Primaten relativ zur Größe der Backenzähne kleinere Incisivi als frugivore Spezies besitzen; vermutlich weil Blätter mit den Incisivi weniger mechanisch bearbeitet werden müssen. Generell ist aber in der Evolutionslinie humaner Vorfahren ein kontinuierlicher Trend zur Reduktion der Größe von Incisivi feststellbar. Dies hängt eventuell mit der multivariablen Einsatzmöglichkeiten der Greifhand zusammen (Dean 1992).

Die Grundform der Eckzähne blieb im Verlauf der Primatenevolution weitgehend erhalten, obwohl sie vor allem im Oberkiefer in morphologischen Details variiert. Die Eckzähne sind einspitzig, dolchartig verlängert und überragen die übrige Zahnreihe z. T. um ein Mehrfaches (Rothe 1990, Henke & Rothe 1994). Beim männlichen Geschlecht sind sie wesentlich mächtiger und dienen weniger der Nahrungsaufnahme, sondern als Waffe (Rothe 1990). In einer Primatengruppe haben die Größen der *Canini* (Eckzähne) eher Einfluss auf das Sozialgefüge (Drohgebärden, Imponiergehabe) und liefern wenige Informationen über ihre Funktion bei der Ernährung (Beauchamp 1989, Plavcan 1993).

Die Vorderbackenzähne (Prämolaren) unterscheiden sich in ihrer Morphologie und Entwicklungsgeschichte deutlich von den Backenzähnen (Molaren). Sie sind einfacher gebaut und müssen in ihrer Position im Kiefer nicht direkt an die Molaren angrenzen. Es kann durchaus eine Lücke zwischen ihnen klaffen (Diastema) (Abb. 12). Ursprünglich waren sie keilförmig und hatten die Aufgabe, Nahrung zu ergreifen und festzuhalten (Rothe 1990, Thenius 1989). Bei allen fossilen Primaten und beim Menschen sind die Prämolaren zweihöckrig (Dean 1992), wobei der innere Höcker reduziert ist und der Gestalt des Caninus ähnelt (Caninisierung). Der hintere Prämolare ist flacher und breiter und vergrößert die Kaufläche (Molarisierung), was als Hinweis auf seine mahlende Funktion gewertet werden kann (Rothe 1990). Wird in Betracht gezogen, dass frühe fossile Hominiden durchweg größere Prämolaren hatten als fossile Vertreter der Homo-Linie und des Menschen, kann man daraus schließen, dass ihre Kost aus harten Früchten und Wurzeln oder anderem faserreichen Material bestand (Dean 1992).

Die Anzahl der Molaren blieb im Verlauf der evolutiven Biographie von Primaten bis auf wenige Ausnahmen erhalten; ihre Morphologie änderte sich jedoch erheblich. Die Molaren der Primaten verfügen über mehrere Höcker, deren Entwicklung mit dem Nahrungsspektrum fossiler Hominoiden zusammenhängen könnte (Dean 1992). Die Oberkiefermolaren haben sich aus dem dreihöckrigen Zahn ursprünglicher Säugetiere entwickelt, die unteren aus dem sechshöckrigen. Die Backenzähne rezenter Primaten weisen im Oberkiefer vier, im Unterkiefer fünf Höcker auf (Rothe 1990). Das Relief der Molarenkronen erlaubt generelle Aussagen über die Ernährungsweise. Bei Spezies, die eine harte Pflanzenkost bevorzugen, fallen profilierte, mit spitzen Höckern und relativ scharfkantigen Schmelzleisten versehene Kronenoberflächen auf. Demgegenüber verfügen die Molaren von fruchtefressenden Spezies (Frugivoren) eher über flache und rundliche Höcker (Kay & Hylander 1978). Aus der Form der Backenzähne lässt sich allerdings nicht direkt auf den Verzehr bestimmter Nahrungsquellen schließen, sondern eher auf deren Konsistenz oder Textur.

Dazu dienen auch die unterschiedlich ausgestalteten Kauflächen von Primatenzähnen. So kann der harte Panzer von Insekten nur aufgebrochen und ihr Nährwert vollständig genutzt werden, wenn die Kontaktfläche zwischen Zahn und Nahrungsgut gering ist, d. h. sich die Beisskräfte auf einen Punkt konzentrieren (Strait 1997). Dies gilt auch für den Verzehr von Körnern und Nüssen (Henke & Rothe 1997). Wird eine weichere Kost

wie Früchte oder Insekten mit weniger stabilen Exoskeletten verzehrt, besteht bei den Primaten die Tendenz zur Maximierung der Kontaktfläche von Nahrung und Zahnkronen (Maas 1993). Die Ausdehnung der Kaufläche spiegelt wiederum die Effizienz des Kauapparates wieder (Lucas et al. 1985). D. h., es ergeben sich grobe Anhaltspunkte für die Ernährungsweise von Primaten, wenn die physikalischen Eigenschaften von Nahrungsquellen den makromorphologischen Eigenschaften der Zahnreihen von Primaten gegenüber gestellt werden.

Ferner kann mit Hilfe mikrostruktureller Analysen des Zahnschmelzes, wie z. B. seiner Dicke, auf Kaudrücke geschlossen werden (Maas 1993). So geben die Schmelzdicken über Veränderungen der Kaudrücke Auskunft. Anzunehmen ist, dass ein dicker Zahnschmelz besser gegen Kräfte schützt, die auf einer sehr kleinen Fläche einwirken, als dies bei einer dünneren Schmelzaufgabe der Fall ist (Henke & Rothe 1997). Je nach Beschaffenheit der Nahrung, vor allem dem Härtegrad, hinterlässt ihr Konsum im Zuge ihrer Zerkleinerung mikroskopisch kleine Verschleisspuren im Zahnschmelz, die ebenfalls Anhaltspunkte für die Ernährung fossiler und rezenter Primaten geben können (Ungar 1994, Teaford 1994). Punktförmige Krafteinwirkungen auf den Zahnschmelz während des Kauvorgangs sind an linsenförmigen Mikroläsionen im Schmelz zu erkennen. Diese als „pits“ (Längen-Breiten-Verhältnis < 10) bezeichneten Defekte sollen in erster Linie harte Nahrungsbestandteile verursachen, während der Verzehr von weicherer Kost Abrasionsspuren hinterlässt, die „scratches“ (Längen-Breiten-Verhältnis > 10) genannt werden (Henke & Rothe 1997). So weisen die Zähne von Primaten, die „hartschalige“ Insekten verzehren, im Vergleich zu anderen, die Insekten mit weniger robuster „Außenhaut“ als Nahrungsquelle nutzen, vermehrt „pits“ auf (Abb. 13) (Strait 1993).

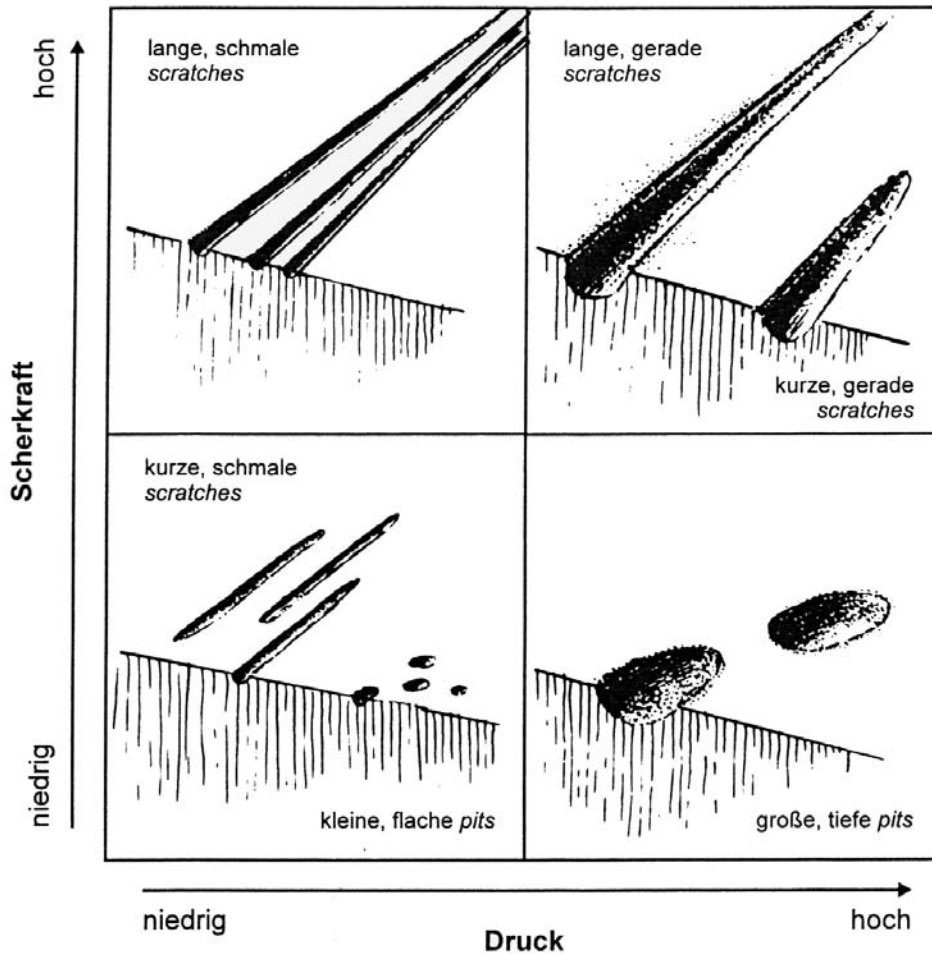


Abb. 13: Einfluß von Druck und Scherkraft auf die Entstehung von „pits“ und „scratches“ (Henke & Rothe 1997)

Alleine anhand der Abrasionsmuster kann die Ernährung fossiler Primaten jedoch nicht ohne weiteres rekonstruiert werden. Auch der Aufbau des Gesichtsschädels spielt eine Rolle, da er Einfluss auf die Entwicklung der Beißkräfte und den Kauvorgang nimmt und demzufolge das Verschleißspurenmuster prägt (Kay & Grine 1988). Ebenso sind die Bestandsdauer bzw. die „turnover“-Rate der Abrasionsspuren zu berücksichtigen, die durch den Konsum verschieden harter Nahrung entstehen. Die Abrasionsmuster werden aber durch saisonale Unterschiede in der Ernährungsweise überlagert (Walker & Teaford 1989). Letztlich schlägt sich auch das Alter des Individuums, seine Zahnabnutzung und der intraspezifische Härteunterschied des Zahnschmelzes im mikroskopischen Verschleißspurenprofil nieder (Gordon 1982). Somit lassen sich wenigstens Anhaltspunkte für das typische Nahrungsspektrum fossiler und rezenter Spezies sammeln, auch wenn der Einfluss des Nahrungsspektrums bzw. die Abnutzung der Zähne und die Härteunterschiede im Zahnschmelz nicht zweifelsfrei trennen sind (Teaford 1985, Teaford 1994, Ungar 1994).

5.2 Wesentliche Spezies in der Primaten- und Hominidenevolution

Die Säugetiere entstanden wie die Dinosaurier vor etwa 250 Mio Jahren. Auffällig ist, dass in 200 Mio Jahren nur 20 neue Saurierspezies entstanden, im Laufe der vergangenen 65 Mio Jahre aber 35 verschiedene Säugetierarten. Dieses Phänomen könnte auf Kontinentalverschiebungen und nachfolgenden Klimaumbrüchen beruhen (Schrenk 1998). Zur Säugetierfamilie zählt die Ordnung der Primaten. Dabei werden Prosimiae (Strepsirhini; Halbaffen) und Simiae (Haplorhini; echte Affen) unterschieden. Simiae (Anthropoidea) werden in Platyrrhini (Neuweltaffen) und Catarrhini (Altweltaffen) unterteilt. Zu den Catarrhini gehören die Hominoidea und diese Gruppe gliedert sich in wiederum in Hylobatidae (Gibbons; Simiangs), Pongidae (Schimpanse, Orang-Utan, Gorilla) und Hominiidae (Menschen) (Abb. 14).

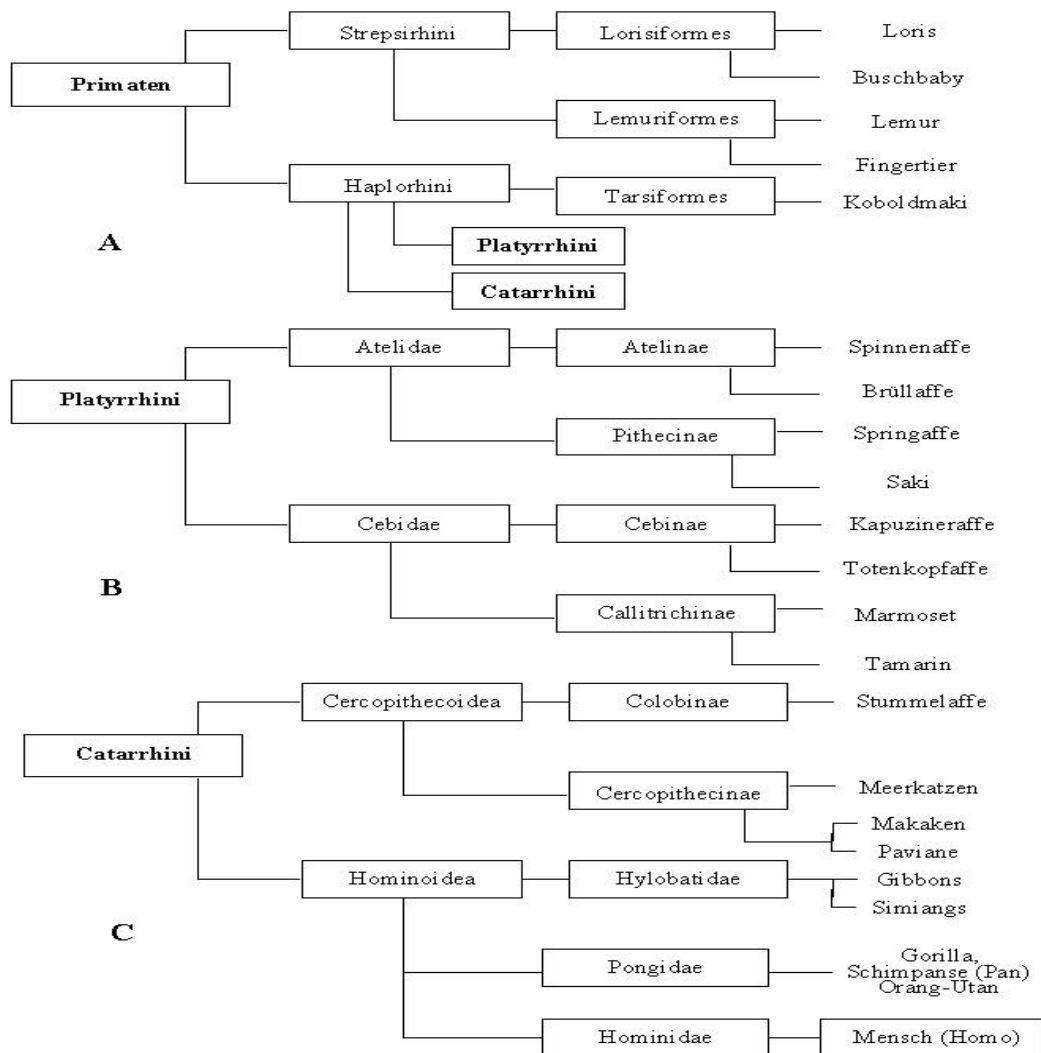


Abb. 14: Systematik heute lebender Primaten: A Grosssystematik; B Neuweltaffen; C Altweltaffen (mod. nach Henke & Rothe 1998)

Wird der humanevolutive Werdegang im Spiegel der gesamten Entwicklungsgeschichte des Lebens über 3,5 Mrd Jahre betrachtet, lässt sich feststellen, dass er zu fast 100 % mit dem der afrikanischen Affen identisch ist. Daher ist es nicht verwunderlich, dass das genetische Material der Schimpansen und Menschen zu 98 % übereinstimmt (Tattersall 1998). Dieser Vergleich belegt, dass sich relativ geringe Differenzen im Genotyp zweier Spezies in erheblichen Unterschieden im Phänotyp niederschlagen und deren evolutives Schicksal prägen können.

Der Verlauf der Hominidenentwicklung ist in ihren subhumanen und humanen Phasen nur sehr lückenhaft durch fossile Funde dokumentiert. Fest steht aber, dass die Geschichte des Menschen mit dem Aufstieg der Hominiden vor etwa 5 Mio Jahren beginnt. Wenn jedoch der Einfluss der Ernährung auf die Evolution des Menschen untersucht werden soll, ist es nicht sinnvoll, erst von diesem Zeitpunkt an das Ernährungsspektrum der menschlichen Vorfahren zu analysieren. Vielmehr sollten bei der Betrachtung nutritiver Einflüsse auf die Entwicklungsgeschichte des Menschen die evolutiven Wurzeln, die er mit seinen genetisch sehr nah verwandten Primaten bzw. deren Vorläufern gemeinsam hat, berücksichtigt werden.

Die frühesten Hinweise auf die Existenz von Primaten stammen aus der Kreidezeit (70 – 80 Mio Jahre). Der exakte Zeitpunkt ihrer Artaufspaltung (Radiation) und ihre Entwicklungslinie sind bis heute nicht zu bestimmen (Rothe 1990). Die im Folgenden dargestellten Primaten (Spitzhörnchen, Prosimiae, Simiae, Hominoidea) und Hominiden sind nicht als evolutive Stufen der Primatenreihe zu verstehen. Jede Art entwickelte im Verlauf ihrer Stammesgeschichte individuelle Überlebensstrategien. D. h., der Mensch (*Homo sapiens sapiens*) ist nicht ein direkter Nachfahre der ersten Primaten, sondern eher ein endständiges Glied in einer Reihe evolutiver Veränderungen über lange Zeiträume. Ähnliches trifft für rezente Primaten zu. Diese sind momentane Resultate von Evolutionslinien; viele zeigen aber Merkmale, die darauf schliessen lassen, dass sie sich nach der Trennung von anderen Gruppen kaum geändert haben. Ihr Konservatismus prädestiniert diese Spezies als Modelle für evolutive Prozesse (Plankensteiner 1992).

5.2.1 Spitzhörnchen (Tupaioidea)

Die Vorläufer der frühesten Primaten gingen aus einer heterogenen Gruppe von Insektenfressern (Insektivoren) der Kreidezeit hervor. Diese stellen eine urtümliche und isolierte Säugetiergruppe dar (Remane 1971). Sie lebten wahrscheinlich nicht auf

Bäumen und hatten einen nur sehr schwach entwickelten optischen Apparat, ganz im Gegensatz zu ihrem Geruchs- und Tastsinn (Rothe 1990). Bodenlebende Räuber und die direkte Konkurrenz zu Nagetieren in verschiedenen ökologischen Nischen verdrängten die Urprimaten in den Lebensraum „Wald“. Dort waren zwar die Möglichkeiten zur Fortbewegung begrenzt, er bot aber Schutz vor Fressfeinden und ein reichhaltiges Nahrungsangebot (Plankensteiner 1992).

Als mögliches Bindeglied zwischen diesen insektivoren Spezies und den Primaten bzw. den Vorfahren der Primaten wird vielfach das Spitzhörnchen (Tupaioidea) (Abb. 15) genannt, obwohl seine phylogenetische Beziehung zu den Insektivoren und Primaten nicht zweifelsfrei belegt ist. Dies liegt daran, dass sich weder die Stammesgeschichte des eichhörnchengroßen Spitzhörnchens noch die frühe Artspaltung der Säugetiere fossil ausreichend dokumentieren lässt. Auf der Basis des aktuellen Forschungsstands lässt sich jedenfalls keine definitive Aussage zur Ursprungsgruppe der Primaten treffen. Immerhin sprechen paläontologische, anatomische und molekulare Befunde für eine engere Verwandtschaft der Primaten mit den Spitzhörnchen als mit anderen Säugetieren (Henke & Rothe 1994). Dies zeigt z. B. die Bezahnung der heute noch in Hinterindien lebenden Nachfahren der Spitzhörnchen aus der Gattung *Purgatorius* (Gattung: Arten, die in wesentlichen Merkmalen übereinstimmen). Sie erinnert stark an die von Säugetieren. Als Nahrung dien(t)en diesen Baumbewohnern Früchte und Insekten (Steitz 1993).



Abb. 15: Spitzhörnchen (Rothe 1990)

5.2.2 Prosimiae (Halbaffen)

Im Paläozän und Eozän, vor ungefähr 50 – 30 Mio Jahren, traten verschiedene Ur-Primatenfamilien auf, die in der Gruppe der Plesiadapiformes zusammengefasst werden. Die fossilen Reste dieser murmeltier- oder eichhörnchengroßen Vertreter aus der Reihe der Primaten weisen sie als Baumbewohner aus (Rothe 1990). Vermutlich besetzten diese Primaten ökologische Nischen in waldreichen gemäßigten und tropischen Zonen (Coppens 1985).

Die Fossilien der frühen primatenähnlichen Plesiadapiden zeigen wenig anatomische Merkmale, die heute zur Unterscheidung der Primaten von anderen Säugetieren benutzt werden (Schrenk 1998). Sie verfügten über ein kleines Gehirn und kurze Gliedmassen, ihre Zahnstruktur weicht bereits von Insektenfressern ab. Ihr Gebissapparat gleicht eher den heutigen Nagetieren. Es sind Kauflächen ausgebildet, die auf eine fruchte- und blätterbetonte Ernährungsweise schliessen lassen (Rothe 1990, Schrenk 1998). Zugleich lässt sich aus Zahnfundstücken schliessen, dass Plesiadapiformes vermutlich nicht die direkten Vorfahren späterer Primaten sind. Im frühen Eozän, vor etwa 50 Mio Jahren, nahm ihre Populationsgröße ab, was vermutlich im Zusammenhang mit der Verbreitung von Nagetieren steht. Diese waren direkte Nahrungskonkurrenten und trugen 15 Mio Jahre später wahrscheinlich zum Aussterben der Plesiadapiformes bei (Simonds 1992).

Neben den Plesiadapiformes zählen auch die Adapiden zur Gruppe der Prosimiae. Von diesen gattungs- und familienreichen Urprimaten, die vor etwa 50 Mio Jahren in Nordamerika und Europa gelebt haben, leiten sich die rezenten Katzenmakis, Lemuren, Indris, Galagos und Luris ab (Coppens 1985, Steitz 1993). Die Augen waren zwar nach wie vor seitlich angeordnet, wanderten aber allmählich nach vorn. Der sterische Effekt verbesserte das räumliche Sehen, was als Anpassung an das Leben in den Bäumen zu werten ist. Teile ihres Zahnapparats weisen die Adapiden als Blattfresser aus, ihr Skelettbau läßt darauf schließen, dass sie Kletterer waren. Eventuell stellen die älteren Vertreter Vorfahren der echten Affen (Simiae) dar (Simonds 1992).

5.2.3 Anthropoidea, Simiae (echte Affen)

Die Wurzeln der Anthropoidea (Simiae) reichen nach paläontologischen Befunden bis in das Eozän (etwa 55 Mio Jahre) zurück, nach molekulargenetischen Untersuchungen soll ihre Abspaltung von den Halbaffen sogar schon vor 70 Mio Jahren erfolgt sein (Schrenk 1998). Es ist denkbar, dass die Simiae schon über typische Affenmerkmale (optischer Sinn, Greifhände) verfügten. Ihre frühesten Spuren reichen bis in das untere

Eozän (vor 50 Mio Jahren) zurück. Eventuell haben sich die möglichen Vorfahren der Simiae insektivor und frugivor ernährt (Kay et al. 1997). Dass sie die Vorfahren der Neu- und Altweltaffen (Platyrrhini und Catarrhini) sind, läßt sich mit einer Reihe von Merkmalen begründen, die die Platyrrhini und Catarrhini gemeinsam haben, wie z. B. die Entwicklung der Hirnschale oder die Lage des *Bulbus olfactorii* (Riechkolben) (Coppens 1985). Ihre Augen sind nach vorn ausgerichtet und liegen in geschlossenen Augenhöhlen. Ihr Riechvermögen ist bereits eingeschränkt, was sich in der Verkürzung der Nasenregion, der Schnauze und der Verkleinerung des Riechzentrums im Gehirn ausdrückt. Ihr Zahnapparat eignet sich zum Abbeißen von Nahrung und zu Mahlbewegungen. Ihr großer Körperbau ermöglicht eine effektive Thermoregulation, die Größe ihres Gehirn läßt auf Lernvermögen schließen (Schrenk 1998).

Aus dem Oligozän (37 – 25 Mio Jahre) sind fossile Belege verfügbar, die für eine erste Entwicklungsphase der anthropoiden Primaten in Nordafrika und Südamerika sprechen. Afrika war zu dieser Zeit von Europa getrennt, aber mit Arabien verbunden. Die frühesten, zweifellos als Simiae identifizierten Fossilien (Schädel, postkraniale Skelette) wurden in El Fayum in der Nähe von Kairo gefunden. Mittlerweile konnten an dieser Fundstelle weitere Gattungen gefunden werden. Dies deutet daraufhin, dass es schon zu einem frühen Zeitpunkt zur Radiation der Simiae gekommen sein muss (Martin 1993). Die Primaten aus El Fayum stehen vermutlich der gemeinsamen Ursprungsgruppe der Altwelt- und Menschenaffen noch sehr nahe. In der alten Welt, Afrika und Asien, entwickelten sich die Catarrhini sehr erfolgreich und stellen heute – vom Menschen abgesehen - zahlenmäßig die größte Primatengruppe dar. Sie besetzen eine Vielzahl ökologischer Nischen, angefangen vom tropischen Regenwald über die Savanne bis hin zu alpinen Gebieten (Schrenk 1998).

5.2.4 Fossile Menschenaffengruppen

Nachdem durch tektonische Plattenbewegungen vor 18 Mio Jahren eine Landbrücke zwischen Afrika und Eurasien entstanden war, dehnten sich die Dryopithecinen (Abb. 22) vor 24 – 17 Mio Jahren unter reicher Artaufspaltung ausgehend vom heutigen afrikanischen Kontinent nach Eurasien aus (Rothe 1990). Nach den bisherigen Fossilfunden zu urteilen, handelt es sich bei den Dryopithecinen um Spezies, aus der etliche Arten und mehrere Gattungen hervorgingen. Diese biologische Differenzierung steht gewiss mit Veränderungen der klimatischen Bedingungen im Miozän im Zusammenhang, die sich infolge von Kontinentalverschiebungen und Gebirgsbildungen

einstellten. Bekannt sind die Gattungen *Proconsul*, *Siva*-, *Rama*- und *Gigantopithecus* (Steitz 1993). Allen *Dryopithicinen* blieb eine Eigenart erhalten: sie waren primär Baumbewohner und an ein Leben in bewaldeten Gebieten adaptiert. Darüber hinaus dürften die meisten *Dryopithicinen* Früchte, Blätter und Rinde als Nahrungsquelle genutzt haben (Jurman et al. 1987, Henke & Rothe 1994).

Proconsul africanus ist mit einem Alter von etwa 19 Mio Jahren der bisher älteste Vertreter aus der Reihe der *Dryopithicinen*. Er besaß Stirnhöhlen (diese treten nur beim Menschen, Gorilla und Schimpansen auf) und bewegte sich quadruped fort (Walker & Teaford 1989). Es fehlen die für afrikanische Großaffen typischen Überaugenwülste, der Hirnschädel ist stark abgeflacht und beherbergte ein im Verhältnis zur Körpergröße relativ großes Gehirn (Steitz 1993). Viele Eigenschaften des Schädels wirken eher menschen- als menschenähnlich, was den Verdacht nährt, dass sich die typischen Merkmale beider Spezies verhältnismäßig spät entwickelten (Schindewolf 1972). Die postkranialen Skelettanteile zeigen viele pongide (menschenaffenähnliche) Merkmale und deuten auf eine baumbewohnende Fortbewegung hin (Steitz 1993).

Mit dem weltweiten Abkühlungstrend vor 15 Mio Jahren schrumpften die großen Tropenwälder und hatten die Entwicklung der *Rama*- und *Sivapithicinen* zur Folge. Diese werden oft als eine Gattung und als direkte Vorfahren des Orang-Utans (*Pongo*) betrachtet (Vogel 1987). Teilweise zeigen die Funde so große Ähnlichkeiten mit dem Orang-Utan, dass seine Spezies verschiedentlich sogar als „lebendes Fossil“ angesehen wird (Lewin 1983). Tatsächlich deuten die Analysen von Fossilien aus Asien an, dass vor etwa 12 – 15 Mio Jahren die Ahnen des Orang-Utans aus der gemeinsamen Entwicklungslinie mit den afrikanischen Affen und des Menschen aussicherten (Pilbeam 1985), d. h. von diesem Zeitpunkt an machten die Ahnen des Orang-Utans und die Vorfahren den afrikanischen Affen und des Menschen unterschiedliche Entwicklungen durch. Demzufolge dürften *Rama*- und *Sivapithicinen* nicht zur Reihe der Hominiden zählen (Andrews & Cronin 1982).

An relativ jungen postkranialen Funden von *Sivapithecus* liessen sich keine Belege für eine terrestrische Lebensweise finden. Es muss aber erwähnt werden, dass sein Skelett spärlich dokumentiert ist. Daher ist nicht auszuschließen, dass eine „fortgeschrittene“ Quadrupedie mit verlängerten Vorderextremitäten bereits vorlag (Langdon 1985).

Siva- und Ramapithicinen werden häufig auch als Vertreter der selben Art beschrieben, wobei ihre unterschiedliche Körpergröße als Geschlechtsdimorphismus interpretiert wird. Der kleinere Ramapithecus soll weibliche Individuen dieser Art repräsentieren (Henke & Rothe 1994, Kelly & Xu 1991).

Leider liegen aus den entscheidenden Phasen des Hominisationsprozesses keine fossilen Belege vor. Vor etwa acht Mio Jahren verlieren sich die Spuren von Ramapithecus und es folgt eine zeitliche Lücke von vier Millionen Jahren, die bisher nicht mit hominoiden Funden geschlossen werden konnte (Steitz 1993). D. h., über die systematische Stellung, die Morphologie und über das Verbreitungsgebiet des letzten gemeinsamen Vorfahren des Menschen und der afrikanischen Menschenaffen lässt sich derzeit kein schlüssiges Bild zeichnen. Weder der letzte gemeinsame Vorfahr rezenter afrikanischer Menschenaffen noch die Stammart aller späteren Hominiden ist bekannt (Rothe et al. 1997). Bisher lassen molekularbiologische Analysen nur den Schluss zu, dass es vor etwa 10 – 15 Mio Jahren zu einer genetischen Trennung der Orang-Utan-Linie von der gemeinsamen Stammlinie des Gorillas, des Schimpansen und des Menschen kam. Die Abspaltung des Gorilla von der Hominidenlinie soll vor etwa 9 Mio Jahren erfolgt sein (Tobias 1995), diejenige der Schimpansen vollzog sich vor etwa 6 – 7 Mio Jahren (Andrews 1985, Simons 1989). Vermutlich existieren die frühesten Hominiden seit mindestens 5 Mio Jahren (McHenry & Corruccini 1980, Hill & Ward 1988).

Ab dem mittleren Miozän (vor etwa 16 Mio Jahren) sanken die Temperaturen weltweit (Kennett 1977). Zu dieser Zeit herrschten in Afrika immergrüne tropische Wälder vor. Mit dem Klimaumbruch wurden diese zurückgedrängt und zunehmend durch Busch- und Grasland ersetzt (Van Couvering & Van Couvering 1976, Van Couvering 1980). Der Umschwung der Umwelt- und Klimabedingungen auf dem afrikanischen Kontinent ließ verschiedene Lebensräume entstehen. Die ökologischen Grenzen verschoben sich und einzelne Populationen wurden isoliert; beides stimuliert und fördert evolutive Prozesse. Die neu entstandenen Lebensräume wiesen einen deutlich ausgeprägteren Saisoncharakter auf, was ihre Funktion als Rohstofflieferant (Nahrungsquellen) in Abhängigkeit von der jeweiligen Jahreszeit (Niederschläge!) entscheidend beeinflusst. Während im mittleren Miozän (vor etwa 16 Mio Jahren) in den meisten Regionen Afrikas Regenfälle wahrscheinlich jahreszeitunabhängig auftraten, änderte sich dies im späten Miozän und Pliozän. Im Gegensatz zu Zentral- und Westafrika traten in den anderen Gebieten vier bis acht Trockenmonate pro Jahr auf. Eventuell hängt der

Ursprung der Hominiden mit der Entstehung saisonal geprägter Lebensräume zusammen, da diese sich im Angebot der Nahrungsquellen unterscheiden. Dafür spricht auch die Verbreitung heutiger afrikanischer Hominoiden (Gorilla, Schimpanse) und fossiler Hominiden. Während sich Gorillas (*Gorilla gorilla*, *Gorilla gorilla beringei*; G) in West- und Zentralafrika halten konnten, erstrecken sich die Verbreitungsgebiete der Schimpansen (*Pan paniscus*, *Pan troglodytes*; C) weiter in den Osten. Nach den Fundorten hominider Fossilien (*Australopithecus afarensis*; H) zu urteilen, wurden die Gebiete am östlichen Rand des „Schimpansen-Lebensraums“ von frühen Vertretern der Hominiden als Lebensraum genutzt (Abb. 16). Wichtiges Unterscheidungsmerkmal dieser Gebiete ist die vom Osten zum Westen Afrikas hin zunehmende Zahl an Trockenmonaten pro Jahr (Aronson & Taieb 1981).

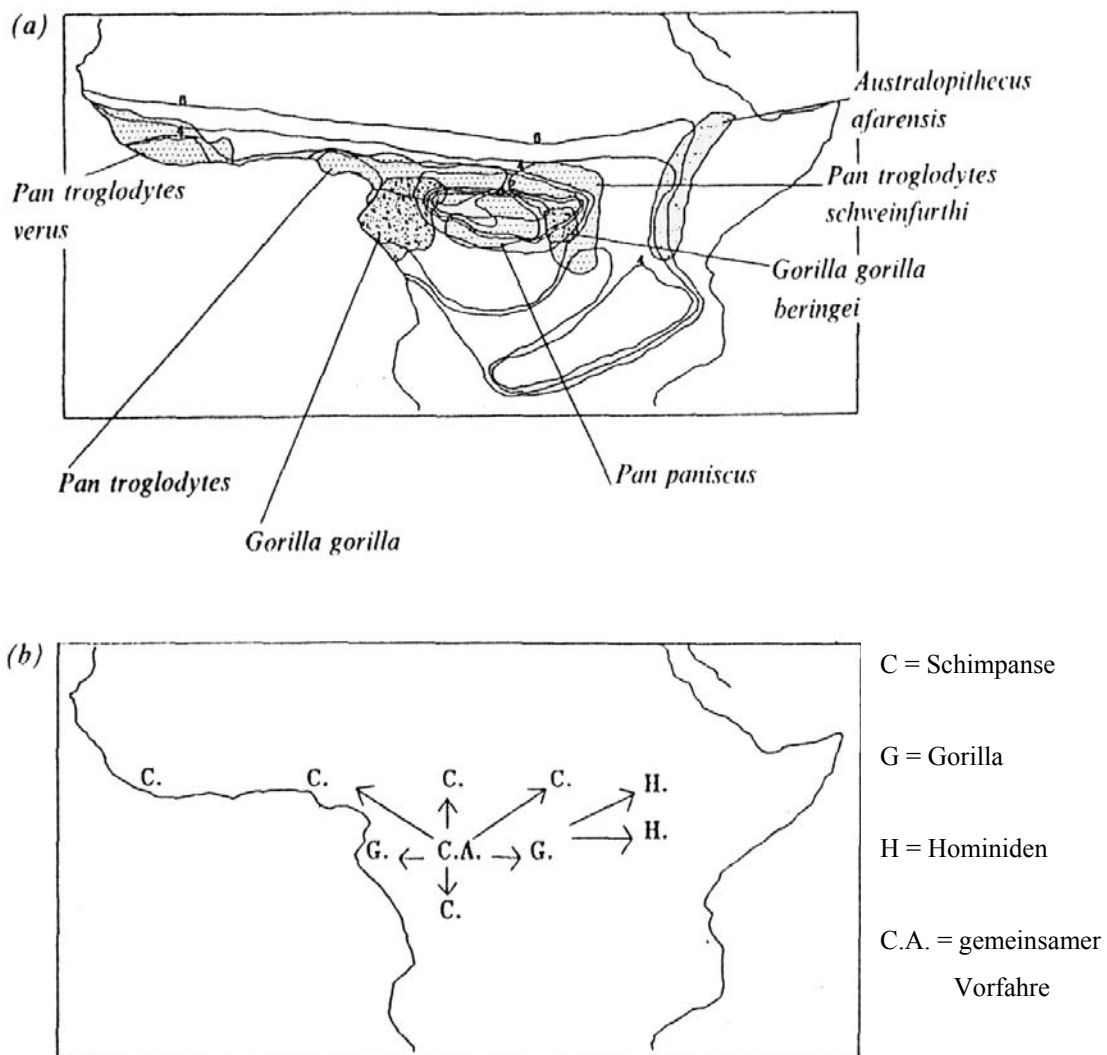


Abb. 16: Verbreitungsgebiete rezenter Primaten und Fundstätten früherer Hominiden (Foley 1993)

Die fossilen Fundsituation von *Australopithecus afarensis* und das Verbreitungsgebiet der heute lebenden Gorillas und Schimpansen nähren den Verdacht, dass der gemeinsame Vorfahre von Gorilla, Schimpanse und Mensch in Zentralafrika lebte und von dort ausgehend als Lebensraum Gebiete im Westen sowie trockenere und weniger bewaldete Gebiete im Süden und Osten Afrikas erschlossen hat. Die Spezialisierung der miozänen Hominoiden mag durch die Adaption an die saisonalen Lebensbedingungen angeregt worden sein. Wenn im späten Miozän die Trockenheit der Lebensräume von West- nach Ostafrika zunahm, ist wahrscheinlich, dass sich dies im Nahrungsangebot niedergeschlagen hat. Dadurch hätten Anpassungsprozesse angeregt werden können, die den verschiedenen trockenen Klimabedingungen Rechnung trugen. Damit wäre ein entscheidender Anstoss zur Evolution der Hominiden im Osten Afrikas gegeben gewesen. Demzufolge wären die Hominiden nur die an trockene Klimabedingungen best angepasste Spezies (Foley 1993).

Dieses Szenario für die Entwicklung von Pongidae und Hominidae ist mit Grundsätzen der Biologie vereinbar. Unter natürlichen Bedingungen treten Populationen nie isoliert, sondern in Koexistenz mit Populationen anderer Arten auf. Wenn mehrere Arten auf die Nutzung gleicher Umweltfaktoren angewiesen sind, entsteht eine Konkurrenzsituation, die sich in dem Maße verschärft wie sich die Nutzungsbedürfnisse der Arten ähneln. Sind diese deckungsgleich, wird auf lange Sicht die überlegene Art ihre Konkurrenz verdrängen. Nah verwandte und ökologisch analoge Arten können aber nebeneinander bestehen, wenn sie sich in zumindest einem Konkurrenzfaktor deutlich unterscheiden. Bei einer gleichzeitigen Präsenz sympatrischer, d. h. im gleichen geographischen Bereich lebender Arten, führt die Rivalität um Umweltfaktoren zu ökologisch bedingten Merkmalsverschiebungen. Sie resultieren aus Interaktionen und reziproken evolutiven Modifikationen beider Arten. Hierbei spielen *Präadaptionen* eine wichtige Rolle. Es handelt sich hierbei um Eigenschaften eines Organismus, die für noch nicht realisierte Situationen oder Funktionen Adaptionswert besitzen. Ferner stellen Präadaptionen Voraussetzung zur Erweiterung der Möglichkeiten dar, gegebene Ressourcen zu nutzen. Bei ökologischer Trennung bieten Präadaptionen in einem neuen Funktionskreis Chancen zur Einnischung. Das bedeutet, dass die Nutzung vieler Präadaptionen in neuen Lebensräumen die Basis zur Artaufspaltung in Adaption an die Umweltfaktoren (adaptive Radiation) bildet. Die Erweiterung der Möglichkeiten zur Erschließung von neuen Ressourcen führt zur Nischenexpansion (Wehner & Gehring 1995).

Das Beziehungsgeflecht zwischen den Vorfahren des Menschen und ihrer Umwelt lässt sich aber nur unvollständig nachzeichnen, zumal Klimatrends in höheren und niederen Breiten (Afrika/Europa) nicht einfach in Verbindung zu bringen und die klimatischen Folgen regionaler abiotischer Gegebenheiten schwer wiederzugeben sind. Folglich wirft die Formulierung genereller Aussagen zu großräumigen Paleobiotopen wie Kontinenten mit ihrer regionalen Geographie große Probleme auf. Dies zeigt schon der Vergleich der Fläche Afrikas mit dem Verbreitungsgebiet hominider Fundstätten. Die erhobenen Daten stammen nämlich nur von etwa 0,1 % des afrikanischen Erdteils (Lethmate 1990). Zudem konzentrieren sich die Fundorte der Skelettreste nicht auf ein lokal eng begrenztes Gebiet, sondern sind oft kilometerweit voneinander entfernt (Rothe 1990). Werden in einer Region keine fossilen Reste nachgewiesen, heisst dies keinesfalls, dass dort keine Hominiden lebten. Ihre Skelette könnten im Laufe der Zeit verwittert sein (Henke & Rothe 1998). Und dennoch stellen die Skelettfunde eine Basis für die Formulierung von Hypothesen zum Hominisationsprozess dar. Diese gehen von einem natürlichen und stetigen Selektionsprozess aus, der die Möglichkeiten zur Adaption verbessert und die Einführung von geeigneten Innovationen fördert. Die Neuerungen sind als Lösungen für Probleme zu betrachten, denen ein Individuum ausgesetzt war (Potts 1998b).

5.2.5 Fossile Ahnen der Hominidenlinie

Die Vorstellung von den humanevolutiven Wurzeln war viele Jahre von der Ansicht geprägt, dass sich im Verlauf der Stammesgeschichte die verschiedenen Spezies der Hominidenlinie in unterschiedlichen Zeitintervallen ersetzen, d. h. dass die Existenz einer primitiveren Spezies durch einen „zeitgemäßen Nachfolger“ abgelöst worden ist, ehe die Evolution den modernen Menschen hervorbrachte. Heute gilt dieser hypothetische Ansatz zur Evolution des Menschen als überholt; der Stammbaum humaner Vorfahren ist eher als Hominidenbusch zu betrachten, dessen dünnes Geäst – die Vertreter der Hominidenlinie - sich in Kronenrichtung verdichtet. Im Gegensatz zu anderen Zweigen erreicht jedoch nur ein Zweig die Buschspitze: *Homo sapiens* (Abb. 17). Dies bedeutet, dass alle anderen Seitenlinien von Homo keine Nachfahren haben (Coppens 1994).

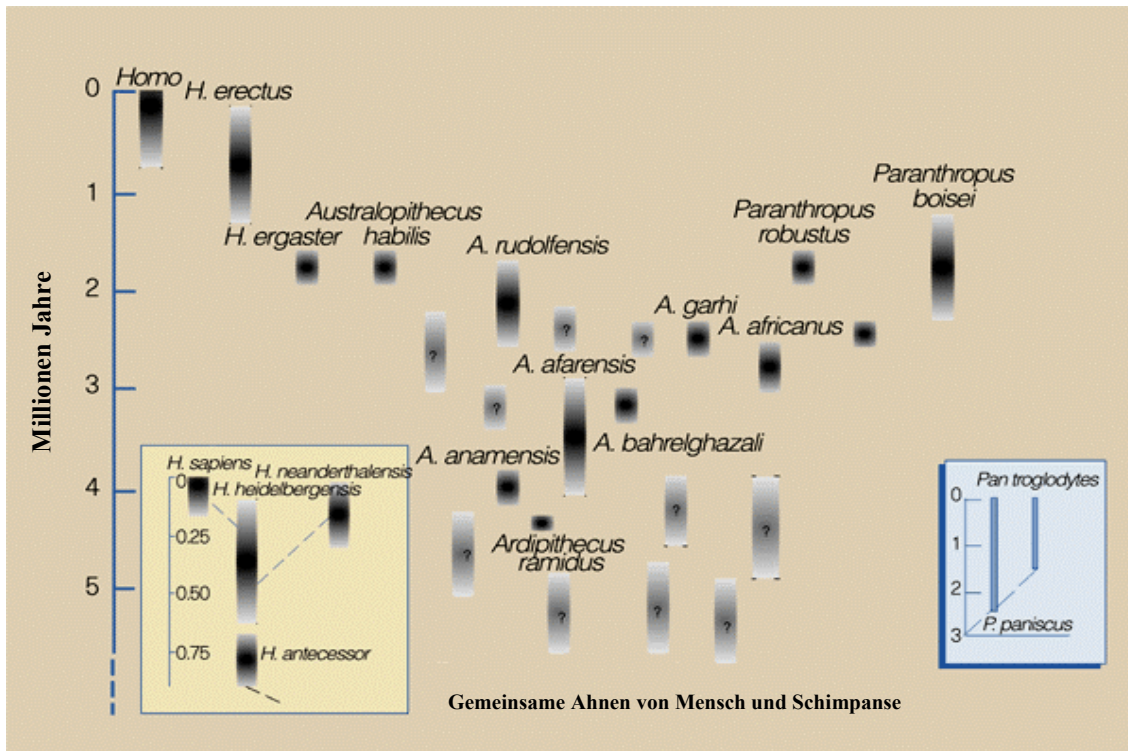


Abb. 17: Die Vorfahren des Menschen im Spiegel der Zeit (Wood & Brooks 1999)

Die Abgrenzung verschiedener Hominidenpopulationen ist schwierig, da ihre Merkmale sich überlappen und eine große Variabilität zeigen. Ihre Unterscheidung nach einzelnen Gattungen und Arten beruht auf Übereinkünften, die im Laufe der Zeit getroffen wurden (Plankensteiner 1992). Es ist auch nicht zu beurteilen, ob einer der frühen Hominiden als direkter Vorfahre des Menschen beansprucht werden kann. Obwohl der moderne Mensch Ahnen gehabt haben muss, bleiben Zweifel an der Verwandtschaft mit den ältesten hominiden Spezies bestehen (Andrews 1992). Eine *exakte* Rekonstruktion der Primatenevolution bis zum *Homo sapiens sapiens* ist schon deshalb nicht möglich, da sich einzelne Hominidenpopulationen verzweigten, wieder vermischten und andere ausstarben. Dieser stetige Wandel erhöht die Geschwindigkeit evolutiver Prozesse, denn dadurch können Präadaptionen zum Tragen kommen, d. h. bestehende genetische Schlüsselmerkmale erwerben Adaptionwert und drücken sich im Phänotyp aus. Einer längeren Phase der Stabilität schliessen sich abrupte Änderungen an, was auch das Fehlen der „missing links“ begründet (Eldredge & Tattersall 1982).

Abgesehen von der individuellen Variation der Hominidenmerkmale spielen in diesem Zusammenhang neben der Fundsituation die Altersunterschiede eine große Rolle (Rothe 1990). Die Altersbestimmung eines fossilen Rests informiert nur über sein Mindestalter,

über sein maximales oder gar tatsächliches Alter können nur Vermutungen angestellt werden. Daher ist es nicht ungewöhnlich, dass das Alter eines hypothetischen Primatenvorläufers vereinzelt auf 90 bis 100 Mio Jahre geschätzt wird (Schreiber et al. 1994). Mit den gegenwärtigen Methoden zur Datierung von fossilem Material sind Altersunterschiede von 10, 1.000 oder 100.000 Jahren exakt feststellbar (Rothe 1990). Die Analyse humanevolutiver Prozesse wird daher auch in Zukunft zur Bestätigung oder zur Ablehnung von Hypothesen führen.

Die erste Spezies mit rudimentären, humanen Spezialisierungen, *Ardipithecus ramidus*, wurde erst vor kurzem entdeckt (Bailey et al. 1992). Ihre taxonomische Einordnung bereitete einige Schwierigkeiten, da sie neben einigen Merkmalen, die bei heutigen afrikanischen Affen belegbar sind, auch Eigenschaften aufweist, die sie mit späteren Hominiden teilt (White et al. 1995). Ihre Stellung im Stammbaum der Hominiden ist aber eindeutig, sie bildet seine „Wurzel“ (Rothe et al. 1997, White et al. 1994).

Von *Ardipithecus ramidus* wurden Skeletteile des Schädels, der Zähne und postkraniale Knochen freigelegt und ihr Alter auf etwa 4,4 Mio Jahre datiert (Henke & Rothe 1998). Er hatte ein Körpergewicht von etwa 40 kg und ging möglicherweise häufiger aufrecht als die heutigen Affen. Für diese Annahme liegen zwar keine direkten Beweise vor, die Lage des Hinterhauptslochs am Schädel (Eintrittspforte der Wirbelsäule in den Schädel, die *ein* Indikator für die Fortbewegungsart ist; je weiter es unter die Schädelbasis rückt, desto wahrscheinlicher die Bipedie) lässt aber diese Schlussfolgerung zu (Abb. 18) (Wood 1996).

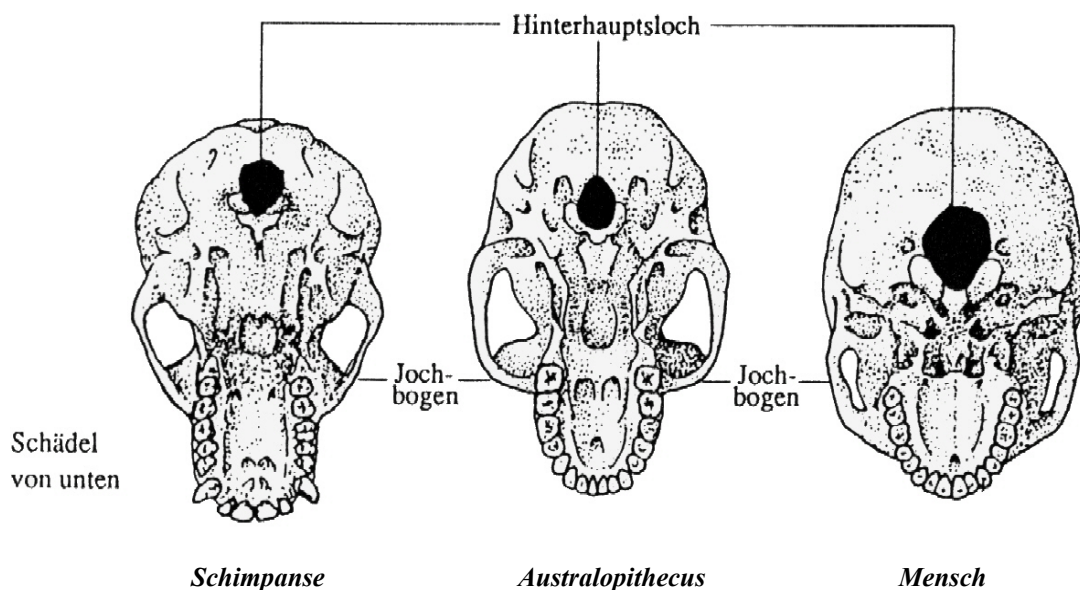


Abb. 18: Das Hinterhauptsloch als Indikator der Bipedie (mod. nach Steitz 1993)

Nach den bisher, mit indirekten Nachweismethoden erhobenen Daten zum Lebensraum des *Ardipithecus ramidus* ist davon auszugehen, dass dieser wahrscheinlich früheste Vertreter der Homo-Linie sich eher in bewaldeten Gebieten aufhielt und im Gegensatz zu späteren Vertretern der Hominidenreihe, wie den Australopithecinen, offene Landschaften gemieden hat (WoldeGabriel et al. 1994).

Zu den ersten einwandfrei zur Gruppe der Hominidae (Vormenschen und Menschen) zählenden Spezies gehören die Australopithecinen. Es handelt sich hierbei um eine ausgestorbene Primatengruppe, die ähnlich gut an die Lebensräume des plio- bzw. pleistozänen Afrika mit seinen Savannenlandschaften angepasst waren als es die heutigen Gorillas oder Schimpansen in ihren bewaldeten Verbreitungsgebieten sind (Wood 1992). Fossile Reste der Australopithecinen wurden bis heute nur in Afrika gefunden. Wegen ihrer skelettären Hinterlassenschaft werden sie in eine robuste und grazile Gattung und in vier Arten eingeteilt (Rемane et al. 1986): *Australopithecus afarensis* und *Australopithecus africanus*, deren Anatomie sich in Details unterscheidet, sowie die robusteren Arten *Australopithecus boisei* und *Australopithecus robustus*. Vermutlich war *Australopithecus afarensis* der Vorläufer von *Australopithecus boisei* und *Australopithecinen robustus*; beide Spezies zählen *nicht* zur Homo-Linie. Das Alter von *Australopithecus boisei* wird auf 2,5 Mio Jahre geschätzt (Walker et al 1986). Die Skelett- und Schädelfragmente von Australopithecinen lassen den Schluss zu, dass sie über alle Anlagen verfügten, aufrecht zu gehen, auch wenn die Fähigkeit zum Klettern und zur Quadrupedie erhalten blieb (Rothe 1990, Hunt 1996). Obwohl der Bau der Kniegelenke und des Beckens sich zum aufrechten Gehen eigneten (Lovejoy 1988), dürfte es im Vergleich zum modernen Menschen eher selten praktiziert worden sein (Jungers 1982). Es war nämlich in Anbetracht der Anatomie ihres Torsos und ihrer kurzen Beine mit einem hohen Energieaufwand verbunden (Hunt 1996). Die Fähigkeit der Australopithecinen zum Klettern lässt sich vom Bau der Handwurzelknochen ableiten. Dieser ermöglicht die Entwicklung extremer Greifkräfte, wie sie zum Klettern notwendig sind (Henke & Rothe 1998).

Aufgrund des Verteilungsmusters fossilen Belegmaterials von frühen Hominiden und rezenten Primaten wird die Savanne als ursprünglicher Lebensraum angenommen. Diese Ansicht leitet sich von Untersuchungen zum Klimatrend im Verlauf des frühen und mittleren Miozäns, des Pliozäns und dem Fossilnachweis früher Boviden (horntragende Spezies) ab (Klein 1989, Wolpoff 1980, Foley 1993). Hornträger dienen

dabei als Bioindikatoren für offene Graslandschaften. Ihre Eignung als Bioindikatoren leitet sich von der Tatsache ab, dass sie die bei weitem die häufigsten Säugetiere sind, deren Fossilien aus dem Miozän stammen. Trägt man die Anzahl der verschiedenen Bovidenarten gegen die Zeitachse auf, sind Schwankungen ihrer Populationsgrößen zu erkennen. Diese werden als ökologischer Zonenwechsel von feucht-geschlossenen Biotopen (geringe Bovidenzahl) zu trockenen-offenen Biotopen (hohe Bovidenzahl) interpretiert. Hohe Evolutionsraten der Boviden zeigen Parallelen zu kritischen Ereignissen der Hominidenevolution (Vrba 1993). Dies wird als Zeichen für einen Zusammenhang zwischen abiotischen Faktoren und evolutiven Prozessen gewertet.

Der weltweite Temperaturrückgang im Miozän und Pliozän ließ die Regenwälder schrumpfen und führte stufenweise zur Bildung offener arider Landschaften (Potts 1998a). Kleine Waldflecken blieben bestehen, so dass beide Landschaftstypen parallel anzutreffen waren (Hill 1987). Die Vegetation dieses (Groß)Biotops bestand aus Sträuchern, Bäumen, Büschen, die einzeln oder in lockeren Gruppen zusammenstanden, und mosaikartig angelegten Flussuferwäldern oder Waldinseln mit weitgehend geschlossenem Grasbewuchs (Abb. 19) (Steitz 1993). Da in Wirkungskreisen früher Hominiden die Witterungsbedingungen saisonal schwankten und verschieden lange Trockenzeiten auftraten (Foley 1987), etablierten sich lokal verschiedene Vegetationsformen, was die Gleichförmigkeit des Großbiotops „Savanne“ ausschliesst. Ihr Charakter dürfte zeitlich wie geographisch variabel gewesen sein (Lethmate 1990).



Abb. 19: Beispiel für einen Flussuferwald in der Savanne

<http://mcb.harvard.edu/BioLinks/Evolution/paleoecology.html> 22.4.1999

Das „Savannen-Konzept“ zur Hominidenevolution blieb aber nicht unwidersprochen. So wurde eine Theorie aufgestellt, nach der die Schlüsseladaptionen humaner Ahnen eher in Gebieten mit vorherrschender Baumpopulation erworben wurden (Clark & Tobias 1995, Berger & Tobias 1996). Es wurde erklärt, dass die Wasservorkommen in der Savanne zu gering und die physiologischen Voraussetzungen des Menschen zum Überleben in ariden Regionen nicht gegeben sind (Verhagen 1987). In diesem Sinne wurde eine Theorie vorgeschlagen, die sich auf Feldbeobachtungen in den Flussuferwäldern der heutigen Serengeti stützt und versucht, die Möglichkeiten des Nahrungserwerbs frühhominider Subpopulationen zu rekonstruieren. Sie kam zu dem Schluss, dass vorzugsweise bewaldete Gebiete in der Savanne Raum zur Entwicklung des Menschen hätten bieten können (Blumenschine & Cavallo 1992). Hierbei spielt wahrscheinlich die Nutzung des Nahrungsangebots eine wichtige Rolle. Mit der vielseitigen ökologischen Struktur der Savanne wächst nämlich gleichzeitig die Palette potenzieller Nahrungsquellen. Damit wäre die Ernährungsgrundlage auf eine breite Basis gestellt, was die Überlebenschancen hätte erhöht haben können.

5.2.5.1 Die Ernährung als wesentlicher Baustein der Humanevolution

Der Lebensraum des *Australopithecus afarensis* erstreckte sich über die östlichen Regionen Afrikas und konzentrierte sich dort vermutlich auf Fluss- oder Seeuferzonen. Seine Verbreitungsgebiete unterlagen im jahreszeitlichen Wechsel trockenen und feuchten Klimabedingungen. Er durchstreifte seine Biotope in Gruppen, wobei mit den saisonalen Klimaverschiebungen das Spektrum seiner Nahrungsquellen variierte (Henke 1998). Nach heutiger Ansicht dürfte es Knospen, Früchte, Schösslinge, Beeren, Samen und Pilze ebenso wie Knollen und Wurzeln umfasst haben. Jungvögel, Eier, Weichtiere, Insekten, kleine Säugetiere und Reptilien ergänzten die pflanzenbetonte Kost (Abb. 20) (Rothe 1990, Plankensteiner 1992). Die Nutzung dieses Nahrungsangebots erfordert entsprechend seiner zeitlichen Verfügbarkeit die Entwicklung von opportunistischen Strategien. Sie setzt wenigstens einen Informationstransfer zwischen Individuen voraus (Henke 1998), z. B. in Form von Gestik oder Lauten, da der Erwerb mancher Nahrungsquellen wie z. B. Insekten mit kognitiven Fähigkeiten verbunden ist. Ohne diese Fähigkeiten wäre der Konsum von Insekten wenig sinnvoll, da die Energiebilanz aus ihrem Konsum nicht positiv ausfallen würde.

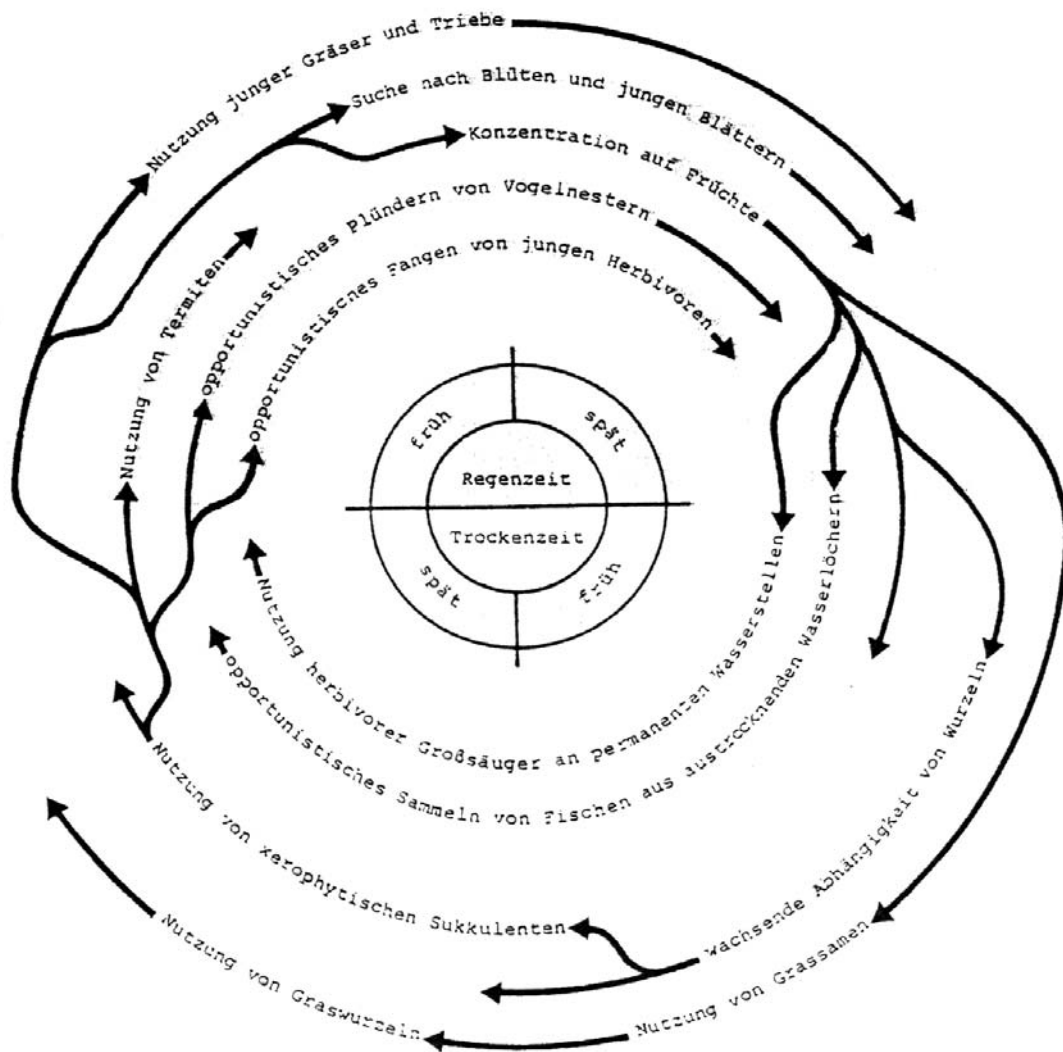


Abb. 20: Nahrungsalternativen früher Hominiden im jahreszeitlichen Wechsel (Foley 1987)

Kein einziges der bisher entworfenen Modelle zur Evolution des Menschen lässt sich ausreichend belegen. Einige Modelle berücksichtigen z. T. elementare Aspekte der Evolutionstheorie (Selektionsfaktoren wie z. B. die Konkurrenz um Geschlechtspartner) nicht, lehnen sich stark an die Lebensweise heutiger Jäger- und Sammlerpopulationen an oder zeigen andere Schwachpunkte (Lethmate 1990). Allerdings binden alle in ihre Hypothesenbildung die Nahrungsbeschaffung ein.

Die Saisonalität der hominiden-typischen Lebensräume (Savanne) machte nicht nur eine komplexe und flexible Ernährungsstrategie notwendig, sondern ebenso ein breites Nahrungsangebot und eine hohe Mobilität, da diese Landschaftstypen sich durch eine im Vergleich zum tropischen Regenwald niedrige Qualität der Pflanzennahrung auszeichnen (Henke & Rothe 1997). Zudem richtete sich die Verfügbarkeit der Nahrung

nach der Jahreszeit (Steitz 1993). Dies erhöhte die Investitionen für die Futtersuche und erforderte einen Wettstreit um hochwertige Nahrung. Der Tierreichtum führt unter herbi- und omnivoren Spezies zum Wettbewerb um pflanzliche Nahrungsquellen, andererseits bietet er Carni- und Omnivoren ein reichhaltiges Nahrungsangebot. Dies führt unter carnivoren Spezies zur Konkurrenz um Nahrungsressourcen und macht eine effektive Fressfeindvermeidung notwendig (Henke & Rothe 1997). Hier erhebt sich die Frage nach der Stellung der hominiden Vorfahren im Nahrungsgefüge. Weshalb und wie konnten sie im Verteilungskampf um Nahrungsquellen bestehen? Zur Auflösung dieser Problematik sind mehrere Szenarien entworfen worden, von denen nachstehend die zwei aktuellsten skizziert werden sollen. Beide sehen in der Omnivorie den Motor des humanevolutiven Fortschritts. Vom Fleischverzehr sollen dabei Effekte ausgegangen sein, die direkt und indirekt den Hominisationsprozess beeinflussten. Er soll z. B. die Grundlage für die Entwicklung sozialer Verhaltensstrukturen oder der Werkzeugkultur gewesen sein.

5.2.5.1.1 Das Ernährungsstrategie-Modell

Das **Ernährungsstrategie-Modell** führt als Erklärung für den Ursprung der Hominiden die unterschiedlichen Ernährungsweisen an. Dieser theoretische Ansatz versucht, die Bedeutung des Jagens hominider Vorfahren als Methode zur Nahrungsversorgung näher zu beleuchten und bringt sie mit der evolutiven Entwicklung rezenter Vertreter der Hominidenlinie in Zusammenhang (Hill 1982). Für das Jagen als Möglichkeit zum Nahrungserwerb spricht die Optimalitätstheorie der Nahrungsversorgung. Sie rückt die energetische Bilanz der Nahrungsbeschaffung in den Vordergrund, d. h. sie stellt die Energieinvestition zur Nahrungssuche dem erzielbaren Kaloriengewinn gegenüber (Pyke 1977).

Vor diesem Hintergrund ergeben sich aus dem Jagen gegenüber dem Sammeln von pflanzlicher Nahrung als Ernährungsstrategie eindeutige Vorteile. Auf der Basis dieser Annahme ließe sich z. B. die Entwicklung der Bipedie erklären (Henke & Rothe 1997). Der Wechsel der Umweltbedingungen und der nachfolgende Übergang vom Leben auf den Bäumen zum Leben auf dem Boden könnte langfristig Adaptionen angeregt haben, die die Entwicklung der zweibeinigen Fortbewegung der menschlichen Vorfahren begünstigte. Dabei ist es zunächst von sekundärer Bedeutung, welcher Zweckbestimmung die Befreiung der vorderen Gliedmaßen von Lokomotionsaufgaben diene; in jedem Fall hatte sie Vorteile (Franzen 1997). Vielleicht war sie zum Jagen

von Großwild nützlich, wenn dem Opfer in sozialer Zusammenarbeit (mehrfacher Wechsel der Verfolger) nachgestellt wurde, bis es erschöpft zusammenbrach (Lee & DeVore 1968, Carrier 1984). Wenn sie auch dem Transport von erjagter Nahrung diene, hätte dies der Selektion der zweibeinigen Fortbewegung Vorschub leisten (Franzen 1997) und über eine Reihe von Rückkopplungsprozessen (Entwicklung von Verhaltensstrukturen?) zu einer Steigerung des Fortpflanzungserfolgs führen können (Lovejoy 1980). Allerdings müsste dann von einer geschlechterspezifisch arbeitsteiligen Nahrungsversorgungsstrategie ausgegangen werden. Hier wäre das Jagen männlichen Frühhominiden vorbehalten gewesen. Sie hätten ihre Ernährungsansprüche relativ schnell abgedeckt und die überschüssigen Fleischportionen zu Kopulationsprivilegien genutzt. Beim weiblichen Geschlecht hätte die Nahrungssuche das Tagesgeschehen bestimmt, da ihnen Fleisch als hochwertige Nahrungsquelle meistens verwehrt geblieben wäre (Henke & Rothe 1997). Demnach hätte sich die Wahl des Geschlechtspartners nach den Fleischportionen richten können, die den Weibchen als Ergänzung ihres Speiseplans angeboten wurden. Ihr taktischer Vorteil hätte dann aber nicht nur im Erwerb qualitativ hochwertiger Nahrung, sondern auch in der Wahl des besten Nahrungsversorgers bestanden. Somit hätte auch die Nachkommenschaft intensiver betreut und dadurch deren Sterblichkeitsrate gesenkt werden können.

Ferner wird die „Erfindung der Großmutter“ postuliert, die vermehrt in die Pflege des Nachwuchses eingebunden wird und so im Falle des Tods der Mutter deren Fürsorgepflichten übernehmen kann (Hill 1982). In dieses Modell fügt sich auch die Ansicht ein, dass ältere nicht-fertile Primatenweibchen die Fruchtbarkeit ihrer Töchter erhöhen, indem sie die Rolle einer „Ersatzmutter“ für ältere Junge übernehmen, wenn die Geburt eines Nachkommen ansteht und die Möglichkeiten der schwangeren Mütter zur Nahrungssuche eingeschränkt sind (Hawkes et al. 1997). Daneben gibt es noch andere Gründe für die Annahme, dass der biologische Sinn einer postmenopausalen „Karriere“ weiblicher Hominiden hauptsächlich in der Pflege des Nachwuchses lag. Damit war ein Beitrag zur Bestandssicherung der gesamten Hominidenpopulation geleistet, da Geburtsfehler mit dem Alter der Mutter häufiger werden und somit der humane Genpool (Alexander 1990) oder der bestehende Nachwuchs durch weitere Nachkommen in seinem Bestand gefährdet gewesen wäre (Nesse & Williams 1994). Schließlich wird die Meinung vertreten, dass männliche Artgenossen nicht in die Pflege ihres Nachwuchses einbezogen wurden, da die im Mittel geringere Lebenserwartung der

männlichen Artgenossen eine „Großvaterrolle“ im Verlauf der Hominidenevolution erst gar nicht zuließ (Henke & Rothe 1997).

Zusammenfassend ist dieser modelltheoretische Ansatz mit seiner Ausgangsthese zur Rollenverteilung der Geschlechter als Motor humanevolutiver Prozesse trotz seiner durchaus einleuchtenden Verknüpfung von Argumenten zurückhaltend zu bewerten. Er kann sich nur schwer dem Verdacht entziehen, mit Vorurteilen behaftet zu sein, zumal die anatomischen Voraussetzungen früher Hominiden nicht zum Jagen ausgeprägt waren (Blumenschine & Cavallo 1992). So hatten sie kaum Möglichkeiten, sich gegen wehrhafte Nahrungskonkurrenten wie Carnivoren wirkungsvoll zu verteidigen, ganz zu schweigen davon, mit ihnen zu konkurrieren (Rose & Marshall 1996).

5.2.5.1.2 Das Aasfressermodell

In Expertenkreisen wird kaum bestritten, dass der Fleischverzehr in der Evolution des Menschen eine wesentliche Rolle gespielt hat und ein wichtiger Ausgangspunkt für die Entwicklung prägender Merkmale des heutigen Menschen ist. Daher wurden auch alternative Lösungswege der Fleischbeschaffung erörtert. Möglicherweise gab es in der Entwicklungslinie menschlicher Vorfahren einen Vertreter, der sich gelegentlich von Aas ernährt hat (**Aasfresser-Modell**), auch wenn von verschiedener Seite Einwände gegen diesen Denkansatz erhoben werden.

Ein wesentliches Merkmal der Savanne ist die Saisonalität mit ihren unterschiedlich langen Trocken- und Regenzeiten. Insbesondere in den Trockenmonaten fallen in Uferwaldzonen (Wasserstellen!) vermehrt Beutereste von Raubtieren und Kadaver verendeter Tiere an. Diese hätten eine hochwertige Nahrungsquelle dargestellt, zumal diese lokalen Ökosysteme die Möglichkeit boten, das Nahrungsgut vor dem Zugriff durch störende Nahrungskonkurrenten zu verbergen. Ferner hätten Uferwaldzonen als Zufluchtsorte vor Fressfeinden dienen können. Daher hätte sich in diesem Umfeld mit der Verwertung von Tierleichen als Fleischressource genau zu den Jahreszeiten (Trockenzeiten) eine Nahrungsquelle eröffnet, in denen Pflanzennahrung nur in sehr begrenztem Umfang verfügbar ist. Zudem halten sich Kadaverüberreste je nach lokalem Umfeld, ihrer Größe sowie den Fressgewohnheiten von konkurrierenden Aasfressern oder Beutegreifern mehrere Stunden bis Tage. So werden manche Raubtieropfer nicht immer in einer Mahlzeit gefressen (Blumenschine & Cavallo 1992). Das Aasfressen hat auch nicht zwangsweise eine Konkurrenzsituation mit großen Carnivoren entstehen

lassen oder verschärft, besonders nicht in den Zeiten, in denen die natürliche Sterberate von Herbivoren (Verhungern, Krankheiten usw.) ansteigt (Blumenschine 1986).

Wird der Aaskonsum aus der Sicht der Optimalitätstheorie (Kosten-Nutzen-Relation der Nahrungsbeschaffung) betrachtet, so lässt sich feststellen, dass aus dem Aasfressen im Vergleich zum Jagen ein ähnlicher energetischer Profit gezogen werden kann. Zudem lauern dabei nicht die Gefahren des Jagens in offenen Landschaften, wo es an sicheren Rückzugsgebieten, die Schutz vor Beutegreifern bieten, mangelt (Henke & Rothe 1997). In den niederschlagsreichen Monaten wanderten die Beutetiere in offene Landschaften der Savanne ab. Dies machte die Nutzung ihrer Kadaver aufgrund der dort heimischen Raubtiere erheblich risikoreicher. Zugleich war die Vegetation sehr üppig, so dass ihre Nutzung zur Befriedigung der Nahrungsbedürfnisse eine attraktive Alternative bot (Blumenschine & Cavallo 1992). Demnach hätten die Vormenschen parallel zum Wechsel der Jahreszeiten opportunistische Ernährungsstrategien verfolgen können (Henke & Rothe 1997). Allerdings ist die Praxis einer saisonal alternierenden Ernährungsweise an Bedingungen geknüpft, wie etwa die Ausgangskonstruktion einer Spezies, d. h. in diesem Falle, die Fähigkeit pflanzliche *und* tierische Nahrung (Omnivorie) zum Existenzerhalt nutzen zu können.

Eine mögliche Erklärung für die Etablierung einer omnivoren Ernährung von humanen Vorfahren lässt sich von einem Grundsatz der Artentwicklung höherer Säugetierarten ableiten. Wenn diese ihre Nahrungsbedürfnisse ausschließlich durch pflanzliche Nahrung decken, muss sich ihr Organismus entweder dem Angebot des Lebensraums durch spezielle anatomische und physiologische Besonderheiten anpassen oder es müssen flexible Verhaltensstrukturen entwickelt werden, die den Aufwand für die Suche von hochwertigem Futter minimieren. Letzteres setzt kognitive Leistungen voraus, die die Suche und die Auswahl hochwertiger Pflanzenteile optimieren. Es macht energieaufwendige Streifzüge zur Nahrungssuche überflüssig, indem es den Erwerb von „Kenntnissen“ bei der Wahl hochwertiger Pflanzenkost, wie z. B. den Standort bestimmter Pflanzenarten oder die Reifezeitpunkte von Baumfrüchten vermittelt. Pflanzenfresser, die aus anatomischen und physiologischen Gründen energiearme Pflanzenteile nicht verwerten können, müssen dieses Problem also mindestens durch ein Verhalten ausgleichen, das die Auswahl geeigneter Futterquellen erleichtert. Hier ist ein hohes kognitives Leistungsspektrum hilfreich. In dieser Hinsicht unterscheiden sich die Primaten von pflanzenfressenden Säugetieren. Während sich deren Verdauungstrakt an

die jeweiligen Bedingungen des verfügbaren Nahrungsangebots adaptierte, verlegten sich die Primaten generell auf hochwertige Kost, was ihnen nur durch den Erwerb kognitiver Fähigkeiten möglich war (Milton 1993). Wenn das pflanzliche Nahrungsangebot klimabedingt abnahm und die kognitiven Fähigkeiten ebenso für das Aufspüren von Aas anwendbar waren, lässt sich wenigstens z. T. eine mögliche Omnivorie früher Vertreter der Hominidenlinie erklären. Allerdings ist der Zeitpunkt des Wechsels zur Omnivorie nicht konkret feststellbar (Blumenshine & Cavallo 1992).

Aus den Befunden zu den bisher beschriebenen frühen Vertretern des Menschen und der Primaten und den hypothetischen Denkansätzen zu ihrer Ernährungsstrategie lassen sich folgende Schlussfolgerungen ziehen:

Die Ernährung hat einen wesentlichen Einfluss auf den Verbreitungsgrad in einem geographischen Abschnitt und bestimmt die Lebensbedingungen und –weisen. Im Gegensatz zu anderen Säugetieren, die sich in ihrer Anatomie und Physiologie an eine bestimmte Ernährung adaptierten, verfügten die humanen Vorläuferspezies der Primaten und des Menschen über die Fähigkeit ihre Ernährung flexibel zu gestalten, d. h. pflanzliche und gegebenenfalls tierische Nahrungsmittel zur Deckung ihres Energiebedarfs zu nutzen. Damit wächst auch die Wahrscheinlichkeit, dass sie mehrere unterschiedliche ökologische Nischen nutzen konnten und damit ihren Verbreitungsgrad in einem geographischen Abschnitt vergrößerten. Teilweise überlappten sich ihre ökologischen Nischen auch. Somit könnte der Übergang zur Omnivorie die Ernährungsgrundlagen der Vertreter der Hominidenlinie entscheidend erweitert und dadurch den evolutiven Werdegang maßgeblich geprägt haben. Eine omnivore Ernährung bedeutete eine relative Unabhängigkeit vom saisonalen Nahrungsangebot, d. h. eine Ausdehnung verfügbarer Ressourcen in einem bestimmten geographischen Abschnitt in der Savanne, so dass Phasen der Nahrungsknappheit, wie sie in der Savanne höchstwahrscheinlich mehrfach auftraten, die Hominidenpopulationen weniger gefährden konnten (Abb. 21).

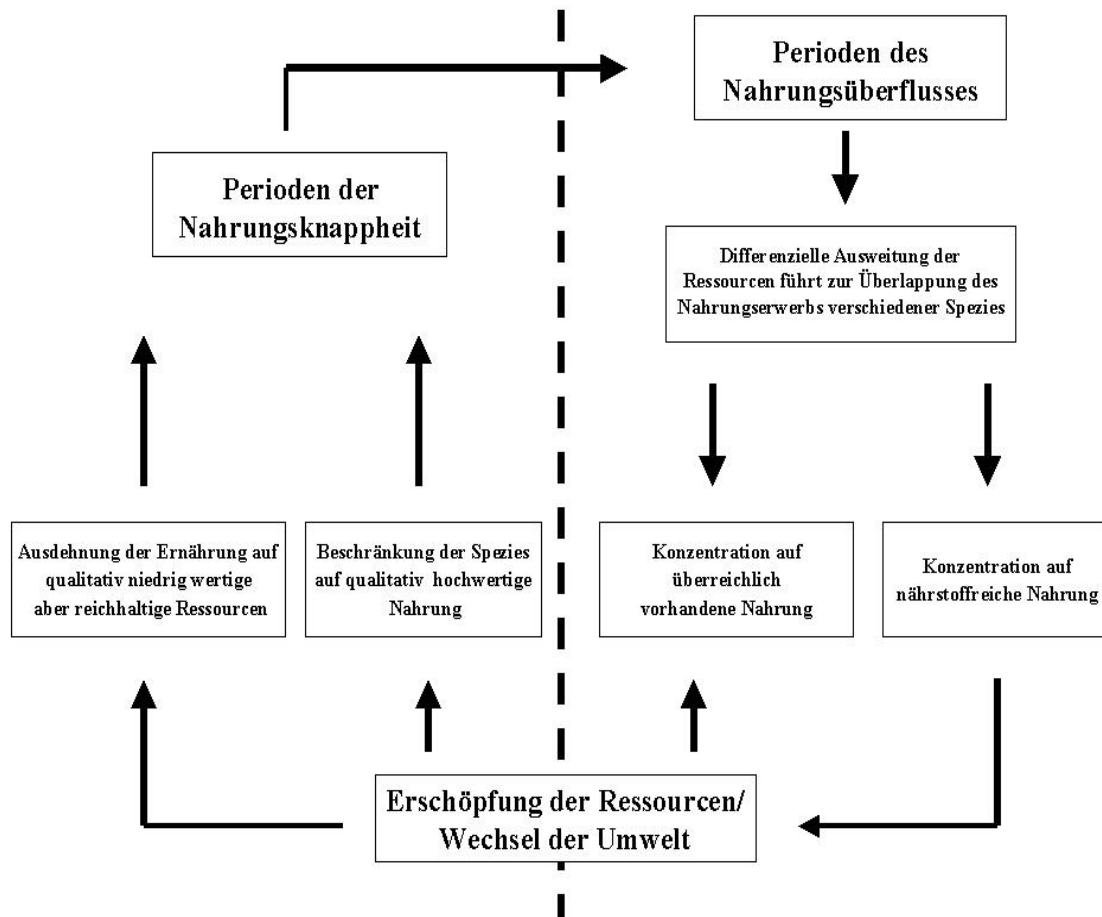


Abb. 21: Konsequenzen aus der Saisonalität der Savanne für die Nahrungswahl früher Hominiden (mod. nach Henke & Rothe 1997)

Natürlich bedeutet die Praxis einer omnivoren Ernährung nicht, dass die Vorläufer des Menschen wahllos jedes Element ihrer Umwelt konsumieren konnten. Die verfügbaren Nahrungsquellen dürfen nur „vertretbare“ Energieansprüche an die Verdauungsleistung stellen und müssen zumindest so viel Energie liefern, dass sie zur Deckung der metabolischen Kosten des menschlichen Gehirns ausreicht. D. h., die Bilanz von Nahrungssuche und energetischem Nutzen muss positiv sein. Dabei ist zu berücksichtigen, dass die Erschließung neuer, potenzieller Nahrungsquellen mit Gefahren verbunden sein kann, denen vermutlich nur ausgewichen werden konnte, indem kognitive Leistungen erworben, eingesetzt, weiterentwickelt und weitergegeben wurden. Möglicherweise wurden die Techniken zur Nahrungsbeschaffung immer mehr verfeinert, was auch die Auswahl geeigneter, bisher unbekannter Nahrungsquellen einschloss. Diese müssen aber nicht in jedem Fall bekömmlich, sondern können auch giftig gewesen sein. Das heisst, dass Wissen über neuartige Nahrungsquellen erworben und weitergegeben worden sein muss, was letztlich dem Überleben der gesamten

Population zugute kam. Dies gilt umso mehr, wenn etwa eine Gruppe von Hominiden ihren Lebensmittelpunkt bzw. Wirkungskreis aufgeben musste.

5.2.6 Homo

Vielleicht entwickelte sich die Homo-Linie als Antwort auf einen Klimawechsel. Vor etwa 2 bis 3 Mio Jahren nahm die Trockenheit in Afrika (Süd-Äthiopien) zu, die Savanne wurde durch offene Lebensräume (Steppe) mit einer Vegetation ersetzt, die bei relativer Wasserarmut gedeiht. Wenn diese Vegetation als Nahrungsquelle erschlossen wurde, was sich aus der Konkurrenzsituation in ökologischen Nischen wie Waldinseln erklärt, handelte es sich wahrscheinlich um trockenresistente und harte Früchte sowie Pflanzen und Pflanzenteile (Steitz 1993). Evolutive Prozesse schlugen sich nämlich auch in der Vegetation eines geographischen Abschnitts nieder. So entwickeln sich unter trockenen Klimabedingungen Früchte mit einer harten Aussenschale oder die Pflanzen verstärken das Wurzelwachstum, um Wasserverluste gering zu halten. Vielleicht regte die Erschließung dieser veränderten Flora als Nahrungsquelle selektive Prozesse an. Ihr Konsum konnte entweder durch die Entwicklung entsprechender anatomischer Eigenschaften (z. B. Kauapparat) ermöglicht werden oder durch die Entwicklung von Verhaltensstrategien, die eine Ablösung von Umweltzwängen ermöglicht (z. B. Werkzeugkultur). Dieser Zeitpunkt markiert wohl den Auftakt zur Entwicklung des ersten Homo (*Homo habilis*) und zur Entstehung der robusten Australopithecinen. Während robuste Australopithecinen direkten Umwelteinflüssen mit Spezialisierung begegneten, bewahrten die Vertreter der Homo-Linie ihren unspezialisierten Charakter, oder genauer, ihre Präadaptionen. Sie lösten Probleme, die von widrigen Effekten des Klimawechsels auf das Nahrungsangebot ausgingen, durch die „Erfindung“ und den systematischen Einsatz von Werkzeugen (Henke & Rothe 1998).

Homo habilis steht als Bindeglied zwischen den Australopithecinen und dem späteren *Homo erectus*. Die auffälligsten Unterscheidungsmerkmale zwischen beiden Individuen liegen im Bereich des Kopfes. Die Form des Schädels von *Homo habilis* ähnelt bereits dem des Menschen. Das Gesicht springt kaum vor, der Überaugenwulst ist stark reduziert; der deutlichste Unterschied besteht jedoch in der im Vergleich zu den früheren Hominiden größeren Hirnschädelkapazität. Seine Zahnreihe ist geschlossen und bogenförmig angelegt (Coppens 1985). Das postkraniale Skelett weist *Homo habilis* als ein aufrecht gehendes Individuum aus, das in vielen Merkmalen mit den

Australopithecinen übereinstimmt wie zum Beispiel in der Länge der Extremitäten (Hartwig-Scherer & Martin 1991, Johanson 1989).

Homo habilis hielt sich in Mischwäldern und Savannen auf, wo er verzehrsfähige Pflanzen nicht zufällig fand, sondern systematisch sammelte (Steitz 1993). An den Fundorten von Skelettresten des *Homo habilis* wurden neben Knochenresten anderer Spezies stets Steinwerkzeuge gefunden. Ihr gemeinsames Vorkommen an einem Ort dürfte kein Zufall sein, zumal die Knochenreste Spuren aufweisen, die von diesen einfachen Stein-Instrumenten stammen könnten. Somit lässt sich die These formulieren, dass einzelne Körperpartien von Tierleichen oder Jagdopfern zu diesen Sammelpunkten - hierbei könnte es sich um Lagerplätze gehandelt haben - transportiert und dort verzehrt wurden (Isaac 1983). Möglicherweise zählt *Homo habilis* zur ersten Generation der Sammler und Jäger und markiert die Anfänge einer engeren Gruppenbildung (Steitz 1993, McHenry 1975, Simons 1989).

Es ist schwer zu entscheiden, ob Fleisch in der Ernährung des *Homo habilis* eine erwähnenswerte Rolle gespielt hat. Wenn *Homo habilis* „Feldlager“ errichtet hat und sein pflanzliches Nahrungsspektrum durch Fleisch ergänzte, könnte er für die folgenden Hominisationsprozesse als Basismodell gedient haben. Es ist denkbar, dass er seine kognitiven Fähigkeiten zur Suche pflanzlicher Nahrungsquellen weiterentwickelte und auf das Aufspüren von Aas ausdehnte. Ausgeschlossen ist auch nicht, dass hier sogar Jagdtechniken ihren Ursprung haben. Abgesehen von der Art der Fleischbeschaffung müsste sich parallel ein Verhalten, z. B. zur Raubfeindvermeidung, Verteidigung von Ressourcen oder Aufbau sozialer Bindungen herausgebildet haben, die zum elementaren Bestandteil der Überlebensstrategie späterer Generationen von Hominiden wurden. Der Aufbau sozialer Bindungen könnte durch das Teilen von Nahrung in einer Gruppe erreicht werden können. Der Vorteil dieses Verhaltens hätte zur Abfederung von Nahrungsengpässen beitragen und zugleich die Überlebenschancen der gesamten Gruppe erhöhen können.

Der zeitlich nachfolgende Vertreter der Homo-Linie, *Homo erectus*, besiedelte alle Teile der alten Welt (Rightmire 1990). Sein lokaler Ursprung ist bisher nicht vollständig aufgeklärt, da sich neben afrikanischen Formen auch asiatische nachweisen ließen. Die Proportionen seiner Extremitäten und die Zahnreihe (wenn auch mächtiger) entspricht dem *Homo sapiens sapiens*. Allerdings ist der Bau seines Brustkorbs eher affenähnlich. Der anatomische Bau eines Skeletts von *Homo erectus* liefert Anhaltspunkte für seinen

Lebensmittelpunkt. In nördlichen Breiten scheinen die Glieder etwas kürzer, der Brustkorb dafür breiter angelegt zu sein, während in äquatorial gelegenen Gebieten das Gegenteil der Fall ist (Ruff 1993, Stringer 1992). In gemäßigten Zonen garantierten nur der Bau von Schutzbehäusungen und die Bedeckung der nackten Haut ein Überleben. Mit dem Auftreten von *Homo erectus* gibt es auch erste Hinweise auf Feuerstellen, deren Alter auf 1 bis 1,5 Mio. Jahre geschätzt wird (Gowlett et al. 1981).

Möglicherweise machten auch beim *Homo erectus* Pflanzen den Hauptanteil in seiner Kost aus. Er jagte aber auch oder er ernährte sich von Aas, wobei das Spektrum von mittelgroßen bis großen Tieren reichte. Hierzu zählen auch Elefanten, Antilopen und Pferde. Spätere Funde lassen vermuten, dass *Homo erectus* fast kein Tier in seinem Umfeld verschmähte. Auch die Nachfolger des *Homo erectus*, der Neandertaler und der *Homo sapiens* vor 100.000 Jahren, dürften diese Art der Nahrungsbeschaffung übernommen und praktiziert haben (Fleagle 1999).

Die Analyse neuer Fossilien liefert zwar immer mehr Hinweise zur Evolution des Menschen, muss aber nicht automatisch zu seinen stammesgeschichtlichen Wurzeln führen. Fest steht, dass für die Evolution der verschiedenen Vorläufer von rezenten und ausgestorbenen Primaten die Klimabedingungen eine wichtige Rolle spielten und bei der Deckung ihres Nahrungsbedarfs von Bedeutung waren. Auch die Humanevolution ist wesentlich durch diese Einflüsse geprägt (Abb. 22). Um die Prozesse der Hominisation genauer erklären zu können, müssen sie auch aus der Sicht anderer wissenschaftlicher Fachrichtungen wie etwa der Ernährungswissenschaft beleuchtet werden. Da die Ernährung ein Grundbedürfnis jeder Spezies darstellt, schlägt sie sich in der Ausbildung spezieller Merkmale und Merkmalskombinationen bzw. Verhaltensstrategien nieder. Genau diese Charaktereigenschaften machen die Sonderstellung des Menschen im System der Primaten aus. Daher liegt nahe, die Ernährung, vor allem die Bedeutung von Nahrungsinhaltsstoffen in der Ernährung der Primaten, zu untersuchen, und Vergleiche zwischen Menschen, rezenten Menschenaffen und nicht-menschlichen Primaten zu ziehen.

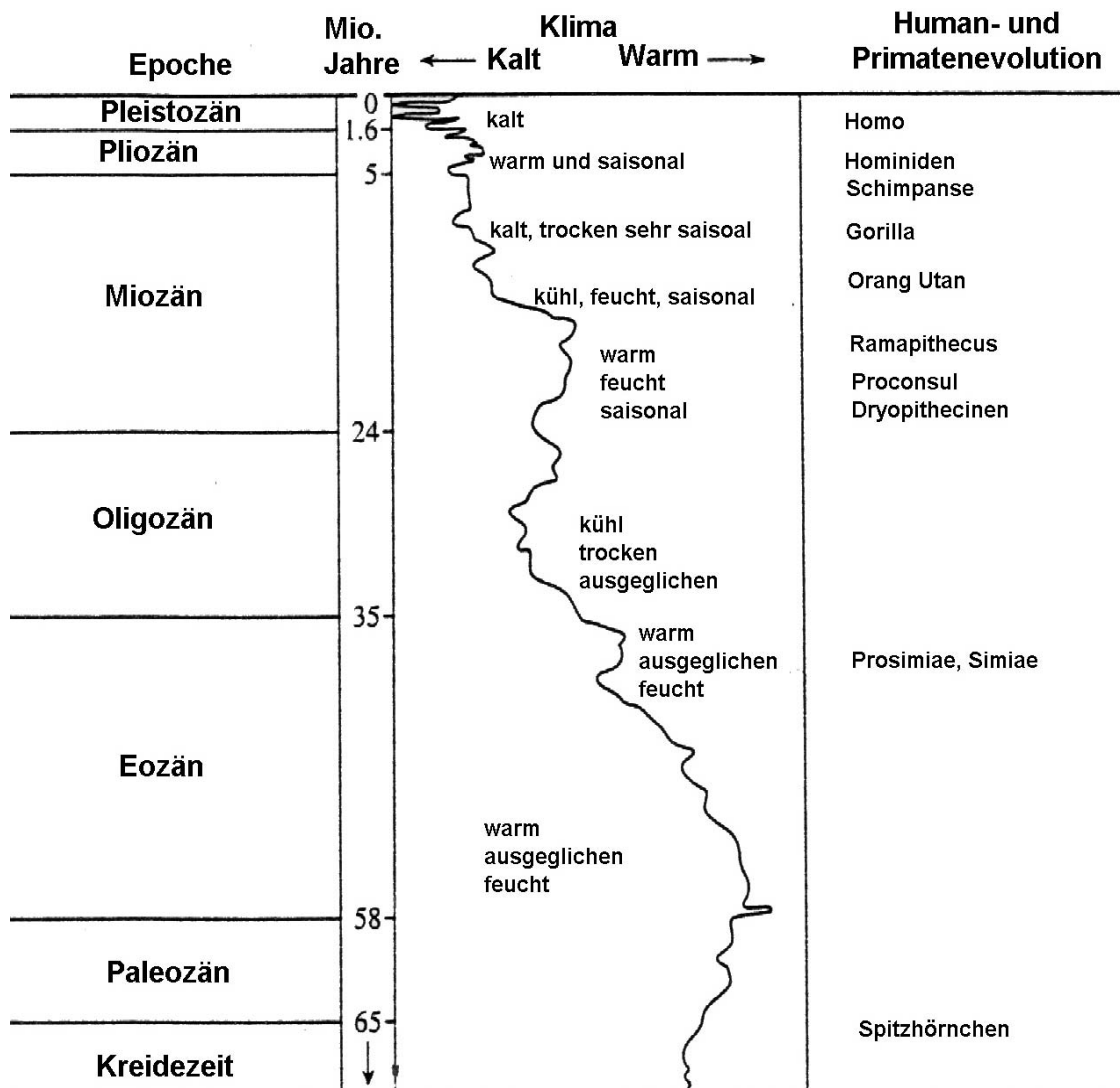


Abb. 22: Die Evolution der Primaten und des Menschen im Spiegel der Zeit (mod. nach Lewin 1999)

5.3 Energieliefernde und nicht-energieliefernde Nährstoffe als Einflussfaktoren auf die Humanevolution

Die Nahrung eines jeden Menschen und der Primaten besteht aus einer sehr großen Vielfalt verschiedener Substanzen. Dies hängt eventuell mit dem breiten Nahrungsangebot der Vorfahren in der Primatenlinie, das in tropischen Wäldern nutzbar ist, zusammen. Es könnte begründen, weshalb die Primaten mit einem hohen Entwicklungsstatus von der Zufuhr einer Vielzahl von Nahrungsinhaltsstoffen abhängig sind (Oates 1987).

Eine genaue Analyse der einzelnen Bestandteile der menschlichen Ernährung ist äußerst schwierig. Daher bietet sich an, die Problemstellung zu vereinfachen, indem die

Bedeutung energieliefernder und nicht-energieliefernder Substrate in der Ernährung auf der Grundlage ihrer Zufuhrmenge bewertet wird. Die Bestandteile der Ernährung lassen sich mehreren Kategorien zuordnen. Proteine, Fette und Kohlenhydrate machen quantitativ den Hauptanteil (Makronährstoffe) aus. Dagegen spielen andere essenzielle Komponenten wie Vitamine, Mineralstoffe (Mengen- und Spurenelemente) sowie sekundäre Pflanzenstoffe mengenmäßig eher eine untergeordnete Rolle (Mikronährstoffe), was jedoch nicht ihren Wert für den Organismus schmälert. In grober Näherung können Proteine als Substanzen aufgefasst werden, die vorrangig für den Baustoffwechsel und das Wachstum eines Organismus eingesetzt werden, während Fette und Kohlenhydrate als Energielieferanten dienen. Nicht-energieliefernde Nahrungskomponenten wie Vitamine, und Mineralstoffe regeln Stoffwechselprozesse oder erfüllen ihre Funktionen als Bestandteile strukturgebender Gewebe. Komplexe, nicht hydrolysierbare Kohlenhydrate (Ballaststoffe) und sekundäre Pflanzenstoffe ergänzen die Zufuhr an Nahrungsfaktoren. Insgesamt lassen sich alle Nährstoffe als Biomoleküle auffassen, die sich aus Bioelementen aufbauen. Bei Bioelementen handelt es sich um die Elemente des Periodensystems (Abb. 23). Mindestens 21 der über 100 bekannten chemischen Elemente im Periodensystem gewannen im Verlauf der Evolution an Bedeutung und nahmen damit sicherlich Einfluss auf den evolutiven Werdegang des Menschen (Bioelemente). Dennoch ist es bisher nicht gelungen, genau zu klären, weshalb sich nur ein Bruchteil der chemischen Elemente für den Aufbau und die Funktion lebender Systeme eignet (Rehner & Daniel 1999).

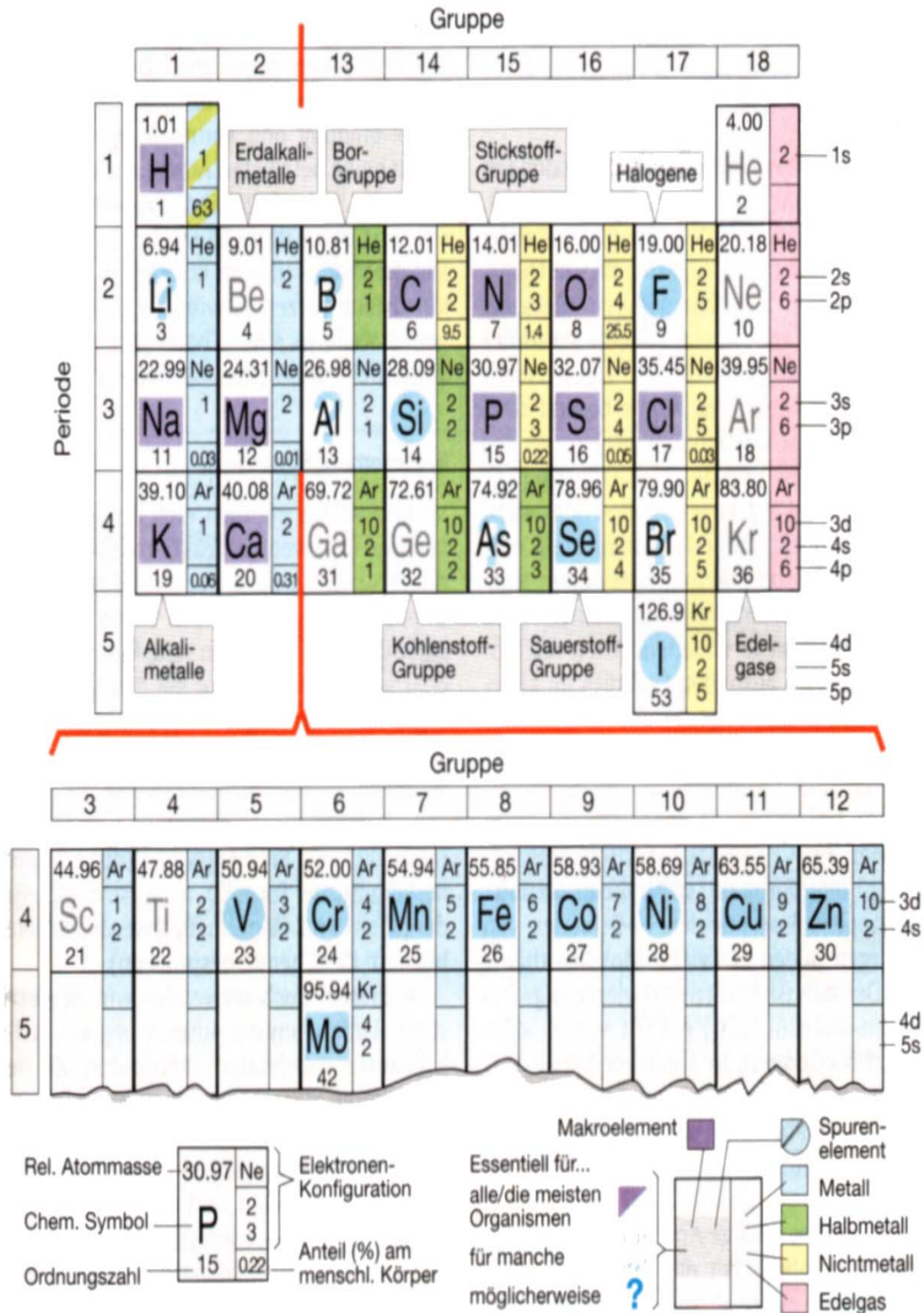


Abb. 23: Die chemischen Elemente des Periodensystems (Koolmann & Röhms 1998)

Viele Biomoleküle sind Derivate einfacher Verbindungen der Nicht-Metalle Sauerstoff (O), Stickstoff (N), Phosphor (P) und Schwefel (S). Sauerstoff und Wasserstoff (H) sind Bestandteile von Biomolekülen, die an vielen Lebensvorgängen beteiligt sind. So bilden

Sauerstoff und Wasserstoff das atomare Gerüst des Wassermoleküls, dem wesentlichen Bestandteil einer jeden Zelle. Zusammen mit Kohlenstoff (C) und Stickstoff (N) stellen sie den größten Teil an chemischen Elementen im tierischen Organismus (Koolmann & Röhm 1998). Vielleicht erwarben diese vier Elemente ihre elementare Bedeutung durch ihre Fähigkeit, Elektronen aufzunehmen und stabile Elektronenkonfigurationen zu bilden. Wasserstoff, Stickstoff und Sauerstoff sind ausnahmslos direkt an Kohlenstoff gebunden. Ähnliches gilt für Schwefel, das von Fall zu Fall in oxidierter Form als Sulfat vorliegt (Cox 1997). Ferner stellen möglicherweise schwefelhaltige Substrate in der frühen Erdatmosphäre die Vorläufer für biologisch wichtige Verbindungen wie Thioester dar (Raulin & Toupance 1977). Phosphor und Kohlenstoff teilen sich nie ein Elektronenpaar, obwohl Phosphor eine herausragende Rolle als Bestandteil vieler biologischer Moleküle spielt, einschliesslich der Erbsubstanz (DNA). Es hat eine hohe Affinität zu Sauerstoff und bildet mit ihm energiereiche Moleküle (ATP u. a.), die als Energiequelle vieler biochemischer Reaktionen genutzt werden (Cox 1997).

Wasserstoff, Stickstoff, Sauerstoff und Kohlenstoff stellen das Fundament für die Bildung funktioneller Gruppen (Hydroxyl-, Carboxyl-, Amino- und Thiolgruppen) eines chemischen Moleküls dar. Diese sind maßgeblich an der Formation reaktiver Zentren beteiligt, die für die Synthese und den Metabolismus von Molekülen in lebenden Zellen eminent wichtig sind. Sie verfügen über einen polaren Charakter, was ihre chemische Reaktionsfähigkeit begründet. Einige dieser funktionellen Gruppen tragen in wässrigen Lösungen mit neutralem pH-Wert elektrische Ladungen (COO^- , PO_4^{2-} , SO_4^{2-}), was ihr chemisches Verhalten beeinflusst. Einige davon geben großen biologischen Molekülen ihre Struktur bzw. verleihen ihnen ihre Stabilität. Demgegenüber neigen unpolare Kohlenstoff-Wasserstoff-Abschnitte in wässriger Umgebung zur Aggregation. Sie verhalten sich hydrophob, was als Grundvoraussetzung für die Bildung biologischer Grenzschichten wie Membranen angesehen werden kann. Damit ist die Schaffung definierter Reaktionsräume möglich, die spezifische metabolische Reaktionen zulassen (Cox 1997).

5.3.1 Energieliefernde Nährstoffe

Aus der Zusammenlagerung von Kohlenstoff, Wasserstoff, Stickstoff, Sauerstoff, Schwefel und Phosphor resultiert also unter anderem die Bildung diverser biologischer Substanzen mit verschiedenen funktionellen Gruppen. Diese wurden erst im 18. Jh unterschiedlichen Klassen zugeordnet und sind heute als organische Makronährstoffe

bekannt; nämlich stickstoffhaltige Substrate, die später als Proteine bezeichnet wurden, Fette und Kohlenhydrate (Carpenter 1998).

5.3.1.1 Proteine

Proteine sind wichtige Bestandteile in der Ernährung des Menschen und überhaupt einer jeden Spezies. Sie bestehen aus Aminosäuren, die Kohlenstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Wasserstoff, in manchen Fällen auch Schwefel und Phosphor, enthalten. Diese kleinsten Proteinbausteine sind über Peptidbindungen verkettet, die zuerst hydrolysiert werden müssen, ehe sie über spezifische Transportsysteme resorbiert werden können.

Bekanntlich wächst die Proteinqualität, je mehr das Aminosäuremuster eines Nahrungsproteins in Art und Anzahl dem organismuseigenen Protein ähnelt. Das heisst, dass Überschneidungen im Aminosäureprofil körpereigener und alimentär zugeführter Proteine über deren Eignung zum Aufbau anatomischer und physiologischer Strukturen entscheiden. Pflanzlichen Nahrungsquellen weisen im Gegensatz zu tierischen einen relativ zu geringen Anteil an einer oder an mehreren Aminosäuren, die der humane Organismus nicht selbst synthetisieren kann (essenzielle Aminosäuren). Daher haben sie – für sich alleine - eine geringere Proteinqualität als tierische Nahrungsquellen.

Mit der Zufuhr von Proteinen aus pflanzlichen Quellen ist es dennoch zweifelsfrei möglich, den Protein- und Stickstoffbedarf des Menschen zu decken, vorausgesetzt die pflanzlichen Nahrungsquellen werden sinnvoll kombiniert; denn nicht jede Pflanze enthält das identische Aminosäurespektrum oder -profil (Young & Pellett 1994). Tierische Nahrungsquellen leisteten – selbst bei niedrigen Verzehrsmengen – mehr als nur einen wichtigen Beitrag zur Proteinversorgung und deckten darüber hinaus zumindest einen Teil des Fett-, Vitamin- und Mineralstoffbedarfs.

Diese Gegebenheiten sind insofern von Bedeutung, da sich ein Defizit in der Zufuhr einer oder mehrerer Aminosäuren negativ auf die Syntheserate bestimmter Proteine niederschlägt. Nahrungsquellen pflanzlicher Herkunft sind generell proteinarm, d. h. sie enthalten 3,2 bis 12,6 % Protein in der Trockenmasse, während tierische Nahrungsquellen etwa 20 % Protein in der Trockenmasse enthalten ist. Dabei ist bei Früchten die begrenzende Aminosäure Methionin. Im Mittel enthalten Früchte Methionin in Konzentrationen von ungefähr 2,7 % (Liebermann 1987). Damit können Primaten entweder nur über eine hohe Zufuhr von Früchten ausreichend Methionin

aufnehmen oder ihr Fruchtekonsum wird durch ein breit gestreutes Spektrum anderer Nahrungsquellen ergänzt, wie z. B. tierische Nahrungsquellen oder Blätter.

Ein anderes Beispiel ist die Aminosäure Taurin. Taurin ist für jede Säugetierzelle essenziell, wird aber von Pflanzen nicht synthetisiert (Laidlow 1990). Herbivoren können diese Aminosäure nur aus ihrer Vorstufe Cystein, die in Pflanzen enthalten ist, produzieren; Hauskatzen (Fleischfresser) aber nicht (Knopf et al. 1978). Mit Ausnahme von Kuhmilch sind alle tierischen Nahrungsquellen potente Taurinquellen (Laidlow 1990). Andere Feliden (katzenartige Tiere) und der Mensch sind zur Taurinsynthese fähig, aber in weit geringerem Maße als Herbivoren. Eventuell war bei diesen Feliden und dem Menschen ein Selektionsdruck ausschlaggebend, der die Synthese schrittweise reduzierte. Dies könnte auf eine Bedeutung von Fleisch in der Ernährung des Menschen hindeuten, die in seiner evolutiven Biographie begründet ist (Brand-Miller & Colagiuri 1999). Allerdings sagt dies nichts darüber aus, ob Fleisch die Ernährungsgrundlage humaner Vorläuferspezies war oder ob eine pflanzliche Kost mit tierischen Nahrungsquellen nur ergänzt wurde und insgesamt die Nahrungsqualität steigerte. Zudem erscheint es unwahrscheinlich, dass die Vorfahren der Feliden und des Menschen exakt demselben Selektionsdruck ausgesetzt waren. Dieser geht ja von Umweltfaktoren aus und nur wenige Feliden teilten sich mit Primaten denselben ökologischen Lebensraum.

Viele Säugetiere decken ungefähr 12 % ihres Energiebedarfs durch Proteine. Wenn berücksichtigt wird, dass der Energiebedarf einer Spezies pro Gewichtseinheit mit wachsendem Körpergewicht sinkt, gilt dies auch für den Proteinbedarf. Tatsächlich nimmt mit wachsendem Körpergewicht die Protein-Turn-Over-Rate ab (Munro 1969b). Langfristig hohe Proteinzufuhren über 50 % der gesamten Energieaufnahme sollen die hepatische Kapazität zur Metabolisierung der Aminosäuren bzw. die Urinsynthese überschreiten und Störungen physiologischer Prozesse auslösen (Speth 1989, 1991). Die Stoffwechselwege zur Synthese bestimmter Proteine oder anderer Substanzen (Kreatinin; nicht-essenzielle Aminosäuren) und der Abbau freier Aminosäuren stehen nämlich in einem harmonischen Gleichgewicht. Störungen eines Stoffwechselwegs – in diesem Falle des Aminosäureabbaus – beeinträchtigen demnach die Funktion anderer Stoffwechselwege (Munro 1969). *Theoretisch* würde ein Tier mit einem zehnprozentigem Körperfettgehalt 51 % der Energie als Fett und 49 % als Protein liefern. Wenn nur fettfreies Muskelfleisch, d. h. Fleisch, das 2 bis 3 % Struktur Fett enthält,

verzehrt wird, erreicht die Energiezufuhr aus Proteinen fast die 80 %-Grenze, der Fettanteil liegt entsprechend bei 20 %. In diesem Fall könnte eine Proteintoxizität eintreten, d. h. ein langfristig hoher Proteinverzehr, der die 50 %-Grenze überschreitet, könnte die Kapazität der Leber zur Metabolisierung von Aminosäuren übersteigen und die Synthese bzw. die Ausscheidung von Harnstoff stören. Daraufhin hypertrophiert das Leber- und Nierengewebe, Elektrolytimbalancen und Calciumverluste treten auf (Mann 2000). Abgesehen davon ist kaum denkbar, dass die frühen Hominiden Fleisch nutzten, um primär Bedarfslücken in der **Proteinversorgung** zu schliessen (Speth 1989), zumal eine dauerhafte Beeinträchtigung des Aminosäurestoffwechsels und eine stetige Ketose nicht vorstellbar sind. D. h. ebenso, dass Naturvölker eine reine Fleischernährung nicht beliebig lange praktizieren können, ohne dass Probleme in der Regulation des Stoffwechsels auftreten. Dabei ist die Zeitspanne nicht genau festzulegen. Fleischfresser gleichen das Phänomen der Ketose über Besonderheiten in der Gluconeogenese aus (Morris & Rogers 1989). Ferner setzt der Einsatz von nutritivem Protein zu anabolischen Zwecken eine Deckung des Energiebedarfs voraus (Payne 1972). Zur Deckung des Proteinbedarfs genügt ein Proteinanteil in der Ernährung von etwa 5 % an der Energiezufuhr (Payne 1972, 1975), was zweifellos auch über den Konsum pflanzlicher Lebensmittel erreicht werden konnte.

Die frühen Hominiden dürften Fleisch eher als **Energiequelle** genutzt haben, obwohl Fleisch von afrikanischen Tieren mit einem Fettanteil von weniger als 4 % relativ fettarm ist, insbesondere gegen Ende der Trockenzeit (Speth 1989, Crawford & Marsh 1995). Schließlich ist die Energiebilanz bei Säugetieren und Hominoiden aus der Verwertung von Proteinen negativ, wenn andere Energieträger zur Verfügung stehen. Zudem sind die energetischen Kosten zur Umwandlung von Proteinen zu einem Energieträger im Vergleich zu Fettsäuren und Kohlenhydraten höher (Speth 1989, Nelson 1975). Daher ist wahrscheinlich, dass Tiere eher selten zur Befriedigung des Energiebedarfs herangezogen wurden; zumindest sofern die Möglichkeiten zur Nutzung des Knochenmarks als Fettquelle nicht bekannt waren (Speth 1989).

5.3.1.2 Fette

Der Mensch nutzte schon immer Fette und Öle aus seiner natürlichen Umgebung. Sie dienten nicht nur der Ernährung, sondern kamen auch als Lichtquelle, Kosmetika oder als Schmiermittel zur Anwendung. Dennoch wurde die Fettforschung im Gegensatz zur wissenschaftlichen Untersuchung von Kohlenhydraten und Proteinen von der frühen

Ernährungswissenschaft vernachlässigt. Erst gegen Anfang des 19. Jh ist der Stellenwert des Nahrungsfetts als wichtiger Makronährstoff erkannt worden. Allerdings gelang es erst mehrere Jahrzehnte später, die Chemie der Nahrungsfette aufzuklären und deren Wert für die Ernährung des Menschen zu bestimmen (Olson 1998). Unter Nahrungsfetten werden traditionell Triglyceride (Fette und Öle), Phospholipide, und Sterole (z. B. Cholesterol) und andere Isoprenlipide verstanden. Den größten Anteil der Fette in der Nahrung machen aber Triglyceride aus.

Gesättigte Fettsäuren werden nach der Anzahl ihrer Kohlenstoffatome benannt. Verfügen Fettsäuren über Doppelbindungen, entscheidet die Position und die Anzahl der Doppelbindungen über die chemische Bezeichnung der Fettsäuren. Befindet sich die erste Doppelbindung - vom Methylende aus gezählt - am dritten Kohlenstoffatom, handelt es sich um Omega-3-Fettsäuren; befindet sie sich am sechsten Kohlenstoffatom, wird von Omega-6-Fettsäuren gesprochen. Beide Fettsäuretypen sind essenziell und erfüllen lebenswichtige physiologische Funktionen (Lichtenstein et al. 1998).

5.3.1.2.1 Die biologische Bedeutung von Fetten

Fette sind Bestandteile jeder pflanzlichen und tierischen Struktur und setzen sich aus einem Mix mehrfach ungesättigter, einfach ungesättigter und gesättigter Fettsäuren zusammen. Der Mensch ist an die Zufuhr dieser Nahrungsinhaltsstoffe adaptiert, weshalb - nach evolutiven Gesichtspunkten betrachtet - ein ausgewogener Konsum aller Triglyceridtypen zu rechtfertigen ist. Demzufolge ist es nicht zulässig, den Fettkonsum grundsätzlich als „gut“ oder „schlecht“ zu werten. Bei der Beurteilung des Fettkonsums ist nicht nur die Fettmenge, sondern auch die Aufnahme von verschiedenen Fettsäuren in einem ausgewogenen Verhältnis entscheidend (Broadhurst 1997). Ein ausreichender Fettkonsum prähumaner Spezies schonte gerade in Zeiten der Nahrungsknappheit die Proteinreserven, die Auswahl eines geeigneten Fettsäuremusters sicherte ihren Reproduktionserfolg (Chamberlain 1996).

Gesättigte und ungesättigte Fettsäuren nahmen auf verschiedenen Ebenen Einfluss auf den evolutiven Werdegang. So dienen sie dem humanen Organismus als konzentrierte Energiequelle. Nahrungsfett liefert mit 39 Kilojoule pro g im Vergleich zu Kohlenhydraten und Proteinen mehr als den doppelten Energiebetrag. Aufgrund seiner hydrophoben Eigenschaften bindet es auch weniger Wasser. Körperfettdepots sind daher effektive Energiespeicher. Ferner dienen sie der Wärmeisolierung, polstern

bewegliche Organe wie den optischen Apparat und schützen lebenswichtige innere Organe vor mechanischen Einflüssen (Davies 1997, Lichtenstein et al. 1998). Alleine aus der Funktion des Körperfetts als Energiespeicher liesse sich seine Bedeutung im Evolutionskontinuum ableiten. Denn ein Organismus, der sich im Wechsel der Saison in seiner metabolischen Aktivität auf die Lebensbedingungen bei Nahrungsknappheit und -überfluss einstellen kann, hat Überlebensvorteile. Voraussetzung ist, dass sein Stoffwechsel bei üppigem Nahrungsangebot größere Fettreserven anlegen und bei kargem Nahrungsangebot auf diese angelegten Fettdepots (Triglyceride) zurückgreifen kann. Es ist denkbar, dass im Laufe der Evolution genetisch kontrollierte Regelgrößen des Fettstoffwechsels (Enzyme, Lipoproteine) Veränderungen erfahren haben und den Ausbau von Fettreserven ermöglichten. Diese Veränderungen könnten ebenso das Einsetzen der im Tierreich einmaligen Vergrößerung der Gehirnmasse der Hominiden seit dem Auftreten von *Australopithecus afarensis* vor etwa 3 Mio Jahren erklären (Tab. 4) (Horrobin 1999, Davies 1997).

Spezies	Gehirnvolumen (cm ³)
<i>Australopithecus afarensis</i>	384
<i>Australopithecus africanus</i>	420
<i>Australopithecus boisei</i>	488
<i>Australopithecus robustus</i>	502
<i>Homo habilis</i>	579 – 597
<i>Homo erectus</i>	820 – 844
<i>Homo sapiens</i>	1250

Tab. 4: Gehirnvolumina der Hominiden und Menschen (Crawford et al. 1999)

Fettsäuren werden nach ihrer nutritiven Zufuhr vom Gastrointestinaltrakt resorbiert und gebunden an Plasmaalbumin oder in Form von Cholesterinestern bzw. Triglyceriden in Lipoproteinen im Blutstrom transportiert. Die Hydrolyse der Esterbindungen erfolgt durch endothelständige Lipoproteinlipasen an den Zielzellen, was die Utilisierung von Fettsäuren im Zellstoffwechsel ermöglicht. Die Lipoproteinlipase vermittelt demnach die Versorgung von Zellen und Zellverbänden mit Fettsäuren. Folglich könnte in den Variationen der Eigenschaften dieses Enzyms der Schlüssel für die physiologischen Unterschiede im Lipidstoffwechsel von Mensch und anderen Primaten liegen. Dass die Anlage von Fettreserven im subkutanen Fettgewebe durch Lipoproteinlipasen vermittelt wurde und damit zum Überleben bei Nahrungsknappheit beigetragen hat, steht ausser Frage. In gleicher Weise hätte dieses Enzym eine Rolle bei der Fettsäureversorgung von

Gehirnzellen gespielt haben können, zumal es im gesamten Gehirngewebe vorkommt, insbesondere im Bereich der Kapillaren des Hypothalamus. Dafür spricht, dass beim modernen Menschen Polymorphismen der Lipoproteinlipase in verschiedenem Ausmaß die Neigung zur Korpulenz bestimmen. In den verschiedenen Entwicklungsphasen des Gehirns wird die Lipoproteinlipase verstärkt in zerebralen Geweben exprimiert (Horrobin 1999).

Bei allen Säugetieren (Ausnahme: Robben, Wale, Delphine), vielen Vögeln und dem Menschen ist das Fettgewebe in Dutzenden einzelner Depots lokalisiert, die sich über den gesamten Körper erstrecken. Seine Verteilung unterliegt physikalischen Gesetzen (es liegt nahe am Schwerpunkt eines Organismus) und Regeln, die zumindest z. T. auf seinen physiologischen Eigenschaften beruhen. Die Funktion der Fettreservoirs besteht in der Aufnahme, Speicherung und kontrollierten Freisetzung von Lipiden; also Prozessen, die von großen und raschen Veränderungen in der Gewebemasse begleitet sind (Pond 1992).

Biologisch gesehen ist der Mensch ein Säugetier. Das Fettgewebe des Menschen und der Säugetiere besteht zu über 90 % aus Triglyceriden, die sich aus Öl-, Palmitin-, Stearin- und Palmitinsäure zusammensetzen (Pond 1993, Calder et al. 1992). Es erlangt vor allem bei defizitären Energieversorgungslagen Bedeutung. Nach der Ausschöpfung der hepatischen Glycogenreserven werden zur Glucosesynthese in der Gluconeogenese Aminosäuren genutzt, die aus der Hydrolyse von körpereigenem Protein stammen. In Anpassung an Hungerzustände werden zur Schonung des körpereigenen Protein-Pools lipolytische Stoffwechselprozesse in Gang gesetzt. Die aus den Fettdepots stammenden freien Fettsäuren und ihre hepatisch metabolisierten Nachfolgeprodukte (Ketonkörper) dienen als Energiequelle, während Glycerol in die Glycolyse einfließt (Löffler & Petrides 1998). Diese Eigenschaften des Fettgewebes sind aber scheinbar nicht nur für adulte Organismen von Bedeutung, sondern spielen scheinbar auch in der peri- und postnatalen Entwicklung von Nachkommen früher Vertreter des Menschen ebenso eine Rolle. Im Unterschied zu den meisten Säugetieren und den nicht-humanen Primaten verfügt der Mensch bereits in utero über ausgeprägte Fettspeicher, die in erster Linie im letzten Trimester der Schwangerschaft angelegt werden. Zum Zeitpunkt der Geburt sind humane Neugeborene im Vergleich zu Neugeborenen anderer Säugetiere eine der fettreichsten Spezies. Ihre Fettdepots machen ungefähr 15 % des Geburtsgewichts aus (Abb. 24) (Kuzawa 1998). Diese Unterschiede könnten eine Antwort der Evolution auf

thermische Einflüsse sein oder sich aufgrund postnatal eintretender nutritiver Zwänge entwickelt haben.

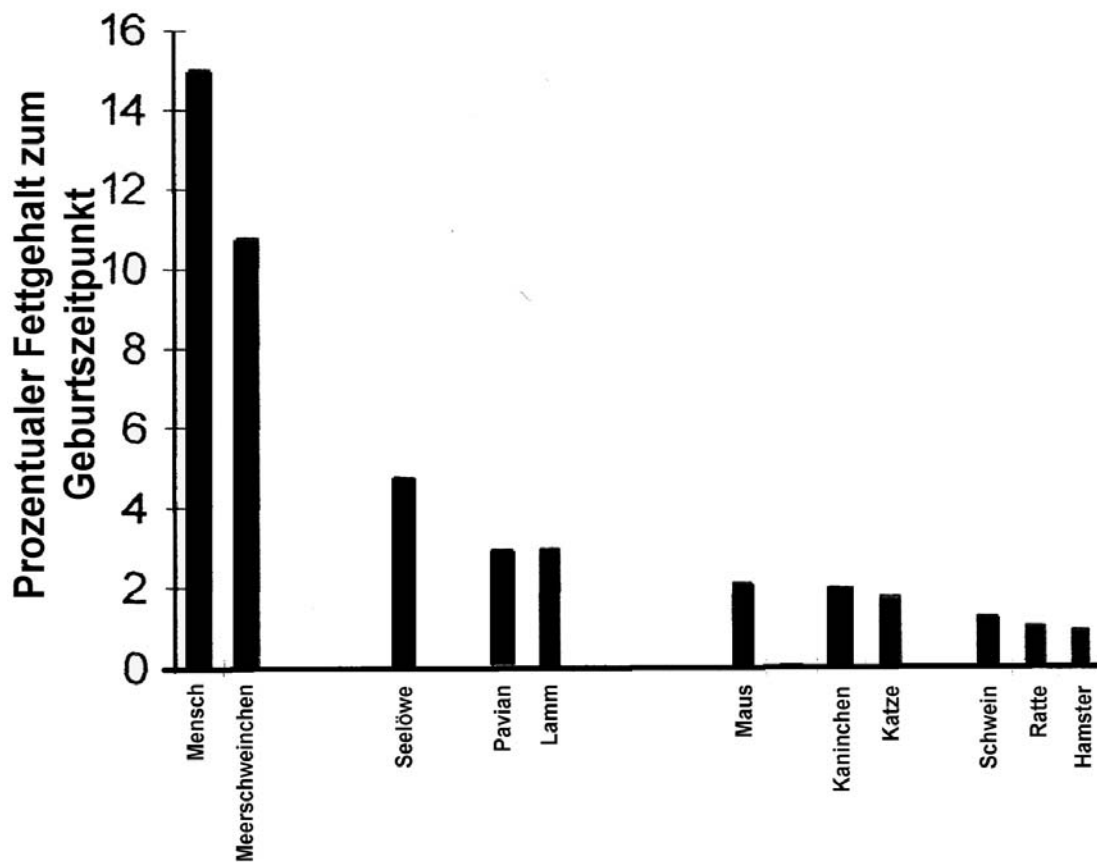


Abb. 24: Prozentualer Fettanteil am Geburtsgewicht von Säugetieren und des Menschen (mod. nach Kuzawa 1998)

Die Fettdepots sind bei Neugeborenen in zwei physiologisch und funktionell unterschiedlichen Formen angelegt, als weisses und braunes Fettgewebe. Die Zellen des weissen Fettgewebes enthalten Fetteinschlüsse, die fast den gesamten Zellraum einnehmen. Dieses Fettgewebe dient vor allem der Speicherung, aber auch als Polstermaterial. Braunes Fettgewebe besteht dagegen aus Fettzellen mit mehreren bis vielen kleinen Fetteinschlüssen. Dieses dient Säugetieren als wichtige Wärmequelle (Czihak et al. 1984). Das braune Fettgewebe ist bei Säugetieren wie auch beim Menschen vor allem in der Neugeborenenphase ausgebildet. Es hat den Sinn, die Körpertemperatur aufrecht zu erhalten, da alternative Mechanismen in diesen ersten Lebensabschnitten noch nicht voll funktionsfähig sind (Löffler & Petrides 1998).

Braunes Fettgewebe ist im Gegensatz zu weissem Fettgewebe von vielen Blutgefäßen durchzogen und besitzt eine sehr große Anzahl Mitochondrien, die zur Thermogenese (Wärmebildung) fähig sind (Symond & Lomax 1992). Integrales Element ihrer inneren Membran ist ein proteinärer Protonenkanal, der unter Einfluss von Guanosindiphosphat (GDP) geöffnet ist und ein Zurückfließen der im Zuge der Atmung herausgepumpten Protonen ermöglicht. Dabei entsteht statt des Energieträgers Adenosintriphosphat (ATP) Wärme (Rothwell & Stock 1979, Himms-Hagen 1983). Dieser Prozess wird über das sympathische Nervensystem und thyreoidale Hormone aktiviert und durch Triglyceride im Gewebe unterhalten (Williamson 1986, Arbuthnott 1989). Ferner enthält braunes Fettgewebe eine hoch aktive Glycerokinase, so dass es das während der Lipolyse freigesetzte Glycerin phosphoryliert und zur Reveresterung oder zur Oxidation nutzen kann. Weisses Fettgewebe kann aber ebenfalls, wenn auch in viel geringerem Umfang, über einen ähnlichen Mechanismus zur Thermogenese beitragen (Sörbis et al 1979). Unzweifelhaft könnte dann dem Fettgewebe eine Rolle im Wärmehaushalt des Menschen zugeordnet werden, und zwar als Wärmeproduzent bzw. -isolator; diese Funktionen dürften für den humanevolutiven Werdegang jedoch kaum eine Rolle gespielt haben, zumal in der afrikanischen Savanne kühle Temperaturen eher selten auftreten. Zudem nutzen im Falle einer mangelnden Nahrungszufuhr Kinder wie Erwachsene zuerst subkutanes Fettgewebe als Energiequelle (Pond 1992b, Stini 1981), so dass die Anlage der Fettdepots eher zur Abfederung möglicher Defizite in der Energiezufuhr dienen mag.

Die Entwicklung der ausgeprägten Fettdepots von Neugeborenen könnte ebenso mit der Größe ihres Gehirns und dessen Stoffwechsel im Zusammenhang stehen. Mit den Fettdepots können die hohen Energieansprüche des kindlichen Gehirns auch dann gedeckt werden, wenn nach der Geburt der maternale Energiefluss abrupt unterbrochen wird und erst mit der Brustmilchernährung wieder einsetzt (Kuzawa 1998). Mit der Geburt des Menschen ist das Wachstum seiner Gehirnmasse noch nicht abgeschlossen. Sie nimmt postnatal im Verhältnis zu seiner Körpergröße noch beträchtlich zu - ein wesentlicher Unterschied zu anderen Primaten (Martin 1983). Eventuell trägt die „prophylaktische“ Anlage der Fettdepots dem postnatal gleichbleibend hohen Energiebedarf des Gehirns Rechnung und liefert die zu seiner Deckung notwendigen Energieträger.

Lücken in der Energieversorgung von Neugeborenen können auch auftreten, wenn die Muttermilchnahrung zunehmend durch andere Nahrungsmittel ergänzt und schließlich ersetzt wird. Da Lebensmittel im Gegensatz zur Muttermilch mit pathogenen Mikroorganismen kontaminiert sind, wird das kindliche Immunsystem zunehmend mit Fremdkörpern konfrontiert (Kuzawa 1998), was das Infektionsrisiko erhöht. Es ist vorstellbar, dass das Fettgewebe mit lokalen Zentren des Immunsystems interagiert, d. h. dass die Adipozyten lymphoiden Immunzellen lipolytische Produkte in einer Zusammensetzung zur Verfügung stellen, die entweder zu ihrer Energieversorgung beitragen oder ihre Funktionen beeinflussen (Pond 1996). Möglicherweise wird mit der Anlage großer Fettreservoirs humaner Neugeborener die Basis für ein Überleben von nahrungsmittelbedingten Infektionen geschaffen. Diese Vermutung wird durch die Tatsache gestützt, dass große Affen in freier Wildbahn und in Gefangenschaft in frühen Lebensabschnitten hauptsächlich aufgrund von Infektionen versterben (Debyser 1995).

5.3.1.2.2 Die biologische Bedeutung ungesättigter Fettsäuren

Über Millionen Jahre haben Pflanzen und die meisten Tiere die Fähigkeit entwickelt, Nahrungsfette zu modifizieren und ihre Zellen mit hoch ungesättigten Fettsäuren zu versorgen. Diese Verbindungen mit 20 bis 24 Kohlenstoffatomen und bis zu sechs Doppelbindungen sind am Aufbau von Membranen, der Synthese von Botenstoffen (Prostanoide) und an der Entwicklung und Funktion des Nervensystems beteiligt (Chamberlain 1996). Als Muttersubstrate essenzieller mehrfach ungesättigter Fettsäuren dienen die Linolsäure (18:2n-6) und die α -Linolensäure (18:3n-3). Diese C₁₈-Fettsäuren der Omega-6- und Omega-3-Reihe werden in mehreren enzymatisch kontrollierten Reaktionsschritten jeweils um zwei C-Atome verlängert und desaturiert, so dass C₂₀- und C₂₂-Fettsäuren mit vier oder mehr Doppelbindungen entstehen. Die bedeutendsten Syntheseprodukte dieser Reaktionskette sind die Eicosapentaensäure (20:5n-3), die Arachidonsäure (20:4n-6) und Docosahexaensäure (22:6n-3) (Abb. 25) (Broadhurst et al. 1998).

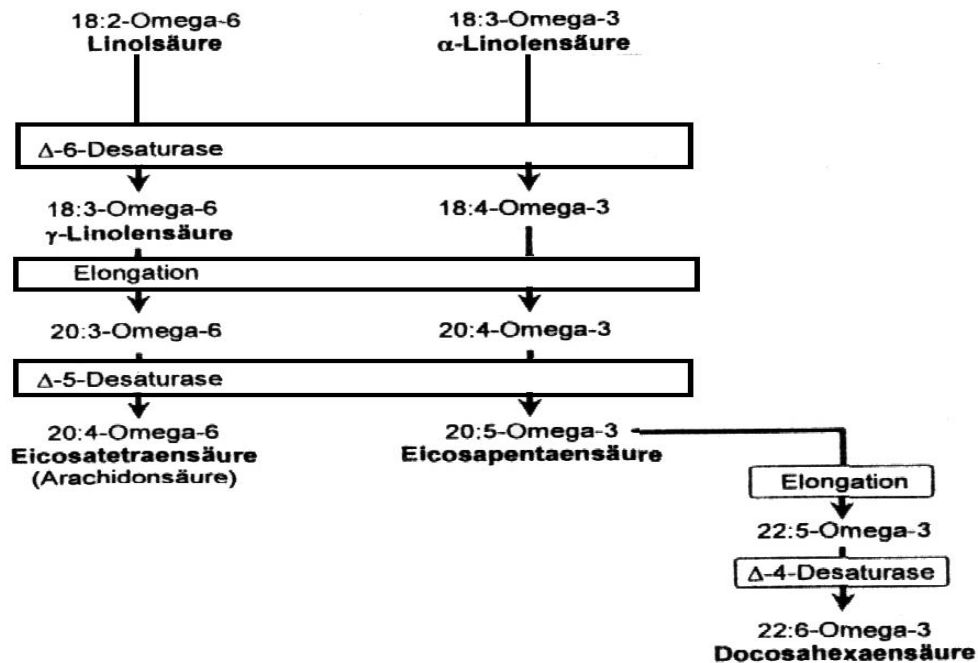


Abb. 25: Biosynthese der hoch ungesättigten Fettsäuren (eigene Darstellung)

Im Trockengewicht enthält das Gehirn der Säugetiere etwa 600 g Fett pro Kg Gehirnmasse. Die Analyse seines Fettsäurespektrums zeigt ein einzigartiges Profil von langkettigen, mehrfach ungesättigten Fettsäuren (MUFS) (Broadhurst et al. 1998). Bei den bisher untersuchten Säugetiergehirnen waren die Gehalte an mehrfach ungesättigten Fettsäuren in den zerebralen Ethanolaminphosphoglycerolen ziemlich ähnlich, wobei Arachidonsäure und Docosahexaensäure überwogen und in einer Relation von 1 – 2:1 vorkamen (Horrobin 1995). Docosahexaensäure und Arachidonsäure machten ungefähr 75 % aller ungesättigten Fettsäuren im Gehirn aus (Horrobin 1999). Ferner enthält das Gehirn Cholesterin (Cunnane et al. 1993), Linolsäure, Di-Homo- γ -Linolensäure, α -Linolensäure, Eicosapentaensäure und die Isomere der Docosapentaensäure aus der Omega-3- und Omega-6-Fettsäurenreihe (Horrobin 1999). In anderen Körperzellen schwankt die Relation von Omega-6- und Omega-3-Fettsäuren zwischen 3:1 und 5:1 (Horrobin 1995). Die interspezifischen Unterschiede in den zerebralen Geweben von Säugetieren basieren also auf der Gehirnmasse (Abb. 26) und nicht auf der chemischen Zusammensetzung (Crawford 1990, Broadhurst et al. 1998).

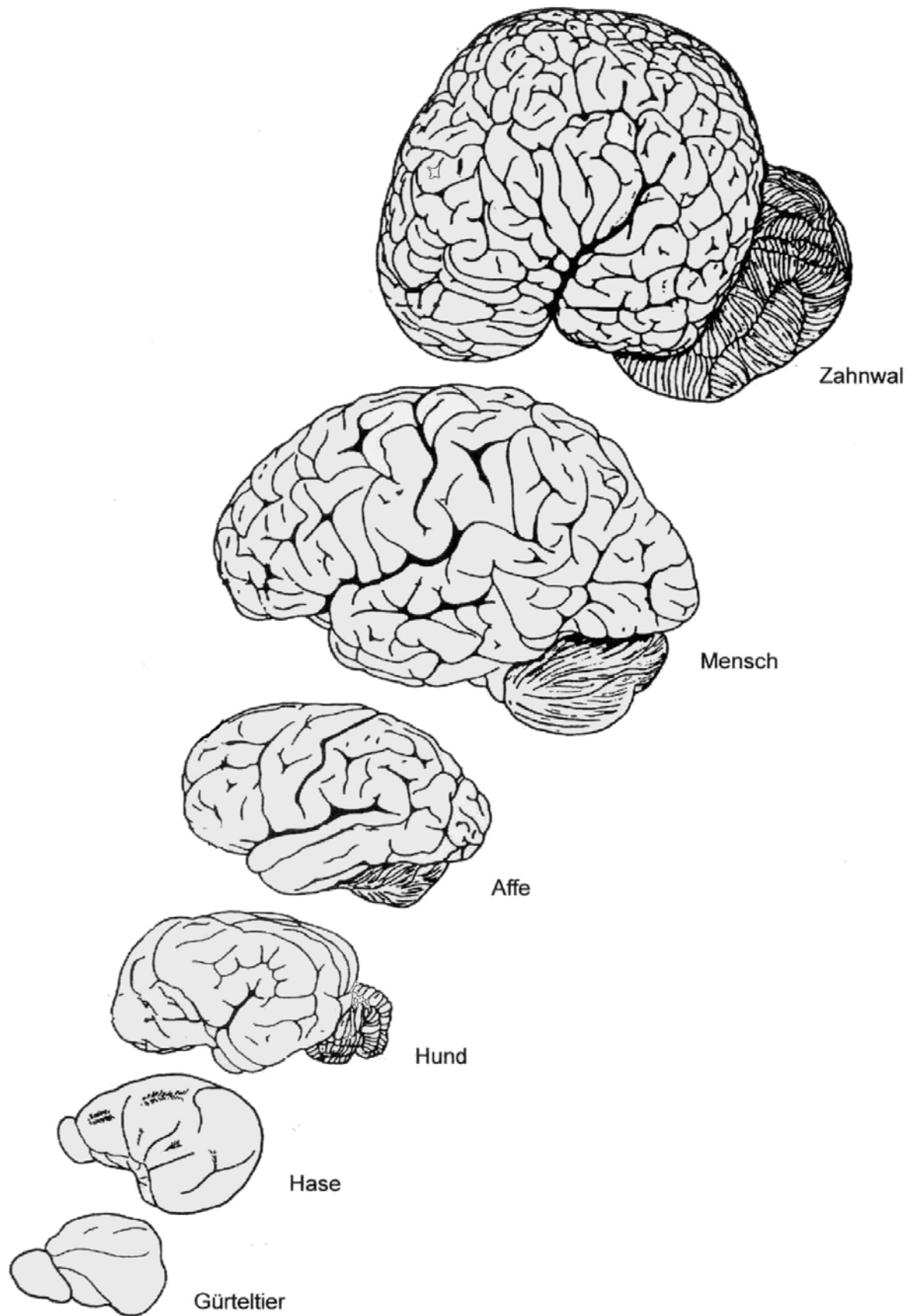


Abb. 26: Gehirngröße verschiedener Säugetiere (Roth 1997)

Diese Größenunterschiede sind so gewaltig, dass nur das nutritive Arachidonsäure- und Docosahexaensäureangebot als limitierender Faktor der Gehirnevolution in Frage kommen kann (Crawford et al. 1993). Dies begründet sich u. a. dadurch, dass Docosahexaensäure und Arachidonsäure aus ihren Vorläufersubstraten α -Linolensäure und Linolsäure synthetisiert werden können, zumindest für Docosahexaensäure scheint jedoch die Biosynthese zu langsam, um die Entwicklung des humanen Gehirns zu unterstützen (Eaton et al. 1998). Dies trifft auch für andere Säugetiere zu. Scheinbar hält die Biosynthese von Arachidonsäure und Docosahexaensäure mit dem Körperwachstum nicht Schritt. Je schneller das Körperwachstum und je größer eine Spezies, desto mehr wächst ihre Abhängigkeit von der Arachidonsäure- und Docosahexaensäuresynthese. Daher teilen alle Tiere in der Savanne das gleiche Schicksal: Die Mengen an Docosahexaensäure und damit die Gehirnkapazität sinken bei paralleler Zunahme der Körpergröße, so dass die Tiere aufgrund der geringen Syntheserate an Docosahexaensäure „verarmen“ (Crawford et al. 1999). Damit erhärtet sich der Verdacht, dass Säugetiere und die humanen Vorfahren den Lipidanteil nervöser Systeme kaum selbst haben synthetisieren können (Broadhurst et al. 1998, Eaton et al. 1998). Umgekehrt heißt dies, dass eine Vergrößerung des Gehirns ohne einen Zugang zu Arachidonsäure, vor allem aber Docosahexaensäure nicht eingetreten wäre. Es muss also im Verlauf der Evolution des Menschen einen oder mehrere Zeitabschnitte gegeben haben, der eine Vergrößerung der Gehirnmasse erlaubte. Über 3 Mio Jahre seit dem Bestehen der Australopithecinen hat das Gehirnvolumen nie mehr als 500 cm³ betragen; bei der Homo-Linie verdoppelte es sich innerhalb von einer Million Jahren. Dabei steht nicht fest, ob sich dieser Prozess sprunghaft oder kontinuierlich vollzogen hat (Abb. 27). Die Vertreter der Homo-Linie müssen sich demzufolge in einer ökologischen Nische aufgehalten haben, die eine ausreichend große Aufnahme von Omega-3-Fettsäuren erlaubte (Crawford et al. 1999).

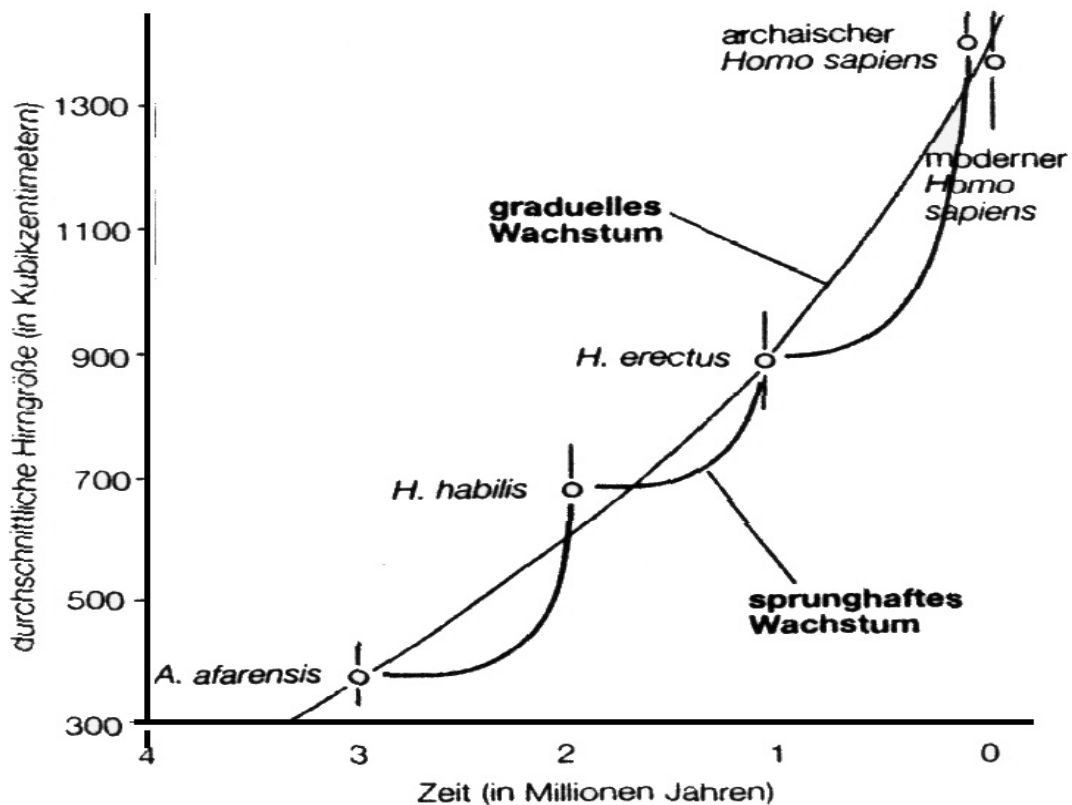


Abb. 27: Gehirngrößen der Hominiden im Verlauf der letzten 3 Mio Jahre (Lewin 1992)

Da Arachidonsäure und Docosahexaensäure integrale Bausteine von Neuronen und Membranen jeder Zelle sind, müssen Pflanzenfresser ihren Bedarf an Arachidon- und Docosahexaensäure durch pflanzliche Nahrungsquellen decken, d. h. sie müssen diese Fettsäuren aus den C₁₈-Muttersubstraten synthetisieren (Abb. 25). Wird das rasche postnatale Wachstum großer terrestrischer Pflanzenfresser unter den Gesichtspunkten des Bedarfs an Arachidon- und Docosahexaensäure betrachtet, so muss eine Konkurrenz von Gehirn und anderen Organen um ihre C₁₈-Ausgangssubstrate erwachsen. Es ist denkbar, dass unter Umständen diese Deckungslücke an verfügbarer Arachidonsäure vor allem aber Docosahexaensäure das Gehirnwachstum bei Pflanzenfressern begrenzt (Cunane et al. 1993) und nicht über die Eigensynthese (Elongation und Desaturierung von Linol- und α -Linolensäure) geschlossen werden kann. So enthalten z. B. die Nahrungsquellen eines erwachsenen Rhinozeros weder Arachidonsäure noch Docosahexaensäure. Dies erklärt eventuell die äußerst großen Unterschiede im Gehirn- und Körpergewicht des Rhinozeros, das nur 0,04 % beträgt (Broadhurst et al. 1998). Bei anderen Tieren der Savanne liegt es bei maximal 0,2 % (Crawford 1990).

Terrestrische Fleischfresser profitieren allerdings von präformierten Arachidonsäure- und Docosahexaensäuremengen ihrer Opfer. Im Vergleich zu Pflanzen ist das Muskelfleisch von Raubtieropfern sogar eine sehr viel bessere Arachidonsäure- und Docosahexaensäurequelle pro Gewichtseinheit (Eaton et al. 1998). Zudem weist es relativ hohe Konzentrationen an einfach ungesättigten Fettsäuren auf und enthält sogar mehr als 30 % mehrfach ungesättigte Fettsäuren. Dabei liegt das Verhältnis von Omega-6-Fettsäuren zu Omega-3-Fettsäuren etwa bei 3:1 (Mann 2000). Dennoch überschreitet der Wert für die relative Gehirnmasse terrestrischer Fleischfresser nicht 0,01 % (Crawford 1990). Unter Umständen hat die Integration von Arachidonsäure und Docosahexaensäure in die Membranen von Zellen, die am visuellen Informationstransfer beteiligt sind, zur Leistungssteigerung der optischen Apparate beigetragen und das Sehvermögen der Carnivoren verbessert. Dies hätte eine Optimierung ihrer Jagdtechniken zur Folge haben können (Cunnane et al. 1993). Diese Vermutung basiert auf der Tatsache, dass Docosahexaensäure ein wichtiger Bestandteil der membranständigen Phosphoglyceride in retinalen Photorezeptoren der Säugetiere ist. Die membranähnlich aufgebauten Discs der Stäbchen und Zapfen enthalten einige tausend Moleküle visueller Pigmente (Rhodopsin). Die Strukturlipide dieser Discs bestehen bis zu 90 % aus Phospholipiden und zu einem kleinen Anteil aus Cholesterol (etwa 10 %). Dies macht sie außerordentlich „flüssig“. Etwa 60 Phospholipidmoleküle, die bis zu 60 % Docosahexaensäure enthalten, umgeben ein Rhodopsinmolekül (Fliesler & Anderson 1983). Der Docosahexaensäuregehalt der Phospholipide scheint die photochemische Aktivität des Rhodopsins zu beeinflussen, d. h. er bestimmt die Reizschwelle zur Lichtwahrnehmung und setzt biochemische Reaktionskaskaden in Gang, die letztlich zur Auslösung eines Nervenimpulses führen (Abb. 28) (Weidmann et al. 1988).

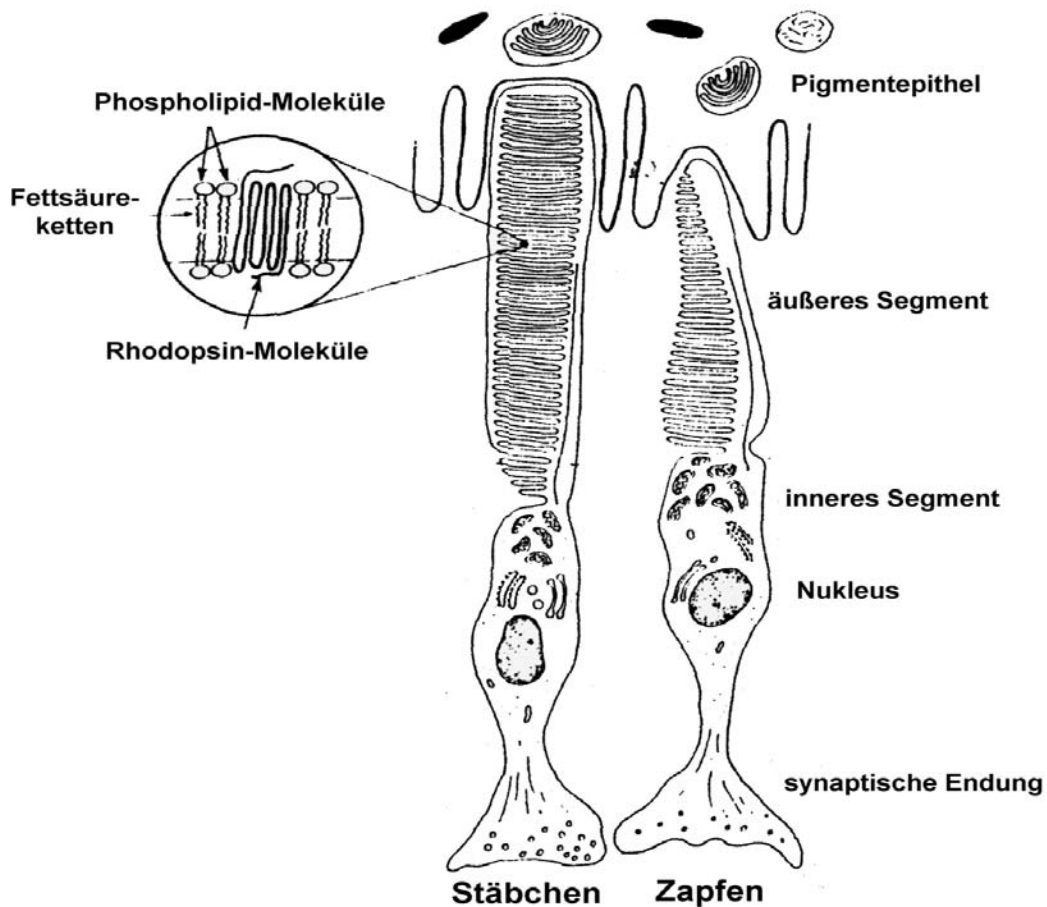


Abb. 28: Chemische Struktureigenschaften von Stäbchen und Zapfen (Neuringer 1993)

Synaptische Membranen bestehen zum Großteil aus Omega-3-Fettsäuren (Crawford 1990). Die Bedeutung der Docosahexaensäure für synaptische Membranen ist wohl im Zusammenhang mit dem Aufbau und der Zusammensetzung des „fluid lipid layers“ biologischer Membranen zu sehen. Diese enthalten Protein- und Lipidmoleküle, die in Wechselwirkung treten und damit ihre Anordnung in der Lipiddoppelschicht bestimmen. Die Docosahexaensäure-Protein-Interaktionen scheinen so hoch spezifisch zu sein, dass sie von keiner anderen langkettigen Fettsäure imitiert werden können. Phosphatidylethanolamin und Serinphosphoglyceride haben die höchsten Gehalte an Docosahexaensäure. Die Affinität anderer Fettsäuren zur Bildung dieser Esterbindungen ist weniger ausgeprägt. Möglicherweise liegt dies an der Position der Doppelbindungen im Fettsäuremolekül. Wenn zu wenig Docosahexaensäure mit der Nahrung zugeführt wird, bildet der Organismus als „Ersatz“ Docosapentaensäure und baut sie in physiologische Strukturen ein. Diese Fettsäure ist zwar in ihrer chemischen Konfiguration der Docosahexaensäure am ähnlichsten, kann jedoch das breite

Funktionsspektrum der Docosahexaensäure nicht völlig ausfüllen. Dies mag Störungen in der Funktion nervaler Gewebe und ihrer assoziierten Organe herbeiführen (Crawford et al. 1999). Arachidonsäure ist auch Teil von Inositolphosphoglyceriden in Photorezeptoren und neuronalen Synapsen. Diese sind in den Calcium-Ionen-Transport, also in die Signalaktivierung und –rezeption eingebunden (Crawford 1990).

Somit lässt sich die These formulieren, dass Carnivoren mit der Zufuhr präformierter mehrfach ungesättigter Fettsäuren die Funktionskapazitäten ihres Nervensystems und Gehirns erweiterten. Ihr evolutiver Vorteil blieb jedoch mit wachsender Körpergröße auf ihre audio-visuellen Systeme begrenzt (Crawford 1990), so dass Fleisch als einzige Nahrungsquelle nicht geeignet zu sein scheint, einen evolutiven Fortschritt einer Spezies im Sinne einer Entwicklung von Intelligenz herbeizuführen. In diesem Fall würden die Feliden (katzenartige Tiere) die Erde beherrschen (Chamberlain 1996). Die am Ende der Nahrungskette stehenden Carnivoren in der Savanne verfügen aber über eine relative Gehirnmasse von nur ungefähr 0,1 % (Crawford 1990). Eventuell ist dies mit der Tragezeit, den Mehrlingsgeburten und der postnatalen Energieversorgung der Nachkommen mit der Muttermilch zu begründen. So zählt ein Wurf bei Löwen ein bis sechs Junge, die Tragezeit beträgt nur 108 Tage. Gesäugt werden die Jungen sechs bis sieben Monate (Anonymus 2001). D. h., die Nachkommen haben im Vergleich zu Primaten nicht die Möglichkeit, die Omega-3- und Omega-6-Fettsäuremengen zu erhalten, um ein ausgeprägtes Gehirn zu entwickeln (Tab. 5). Außerdem beziehen Löwen, wie auch andere Fleischfresser, sehr wenig Glucose aus ihren Nahrungsquellen. Das Gehirn eines erwachsenen Säugetiers metabolisiert aber im Normalfall vor allem Glucose. Somit fehlen Carnivoren die Möglichkeiten ein großes Gehirn mit Glucose zu versorgen. Es besteht also kein Grund, das Wachstum eines metabolisch kostspieligen Organs zu fördern, dessen energetische Ansprüche nicht erfüllt werden können. Schon die jetzige Versorgung der Gehirne von Carnivoren mit Glucose und die Verhinderung einer dauerhaften Ketose muss über eine „Anomalie“ der Gluconeogenese sichergestellt werden (Morris & Rogers 1989), d. h. die Phosphoenolpyruvatcarboxikinase-Aktivität in der Leber verbleibt im Gegensatz zu omnivoren Spezies vor und selbst nach der Nahrungsaufnahme auf unverändertem hohem Niveau (Kettelhut et al. 1980). Eine Vergrößerung der Gehirnmasse wäre für Fleischfresser also eher von Nachteil. Nach diesen Überlegungen fehlen Fleischfressern also die Voraussetzungen, ein großes Gehirn zu entwickeln und zu unterhalten.

Spezies	Anzahl der Jungen pro Wurf	Trächtigkeitsdauer in Tagen	Relative Gehirnmasse	Körpergewicht (kg)
Mensch	1	250 - 285	1,9 – 2,2	60 – 80
Schimpanse	1	202 - 261	0,5 – 0,6	62 – 74
Gorilla	1	251 - 289	0,3 – 0,4	140 – 165
Löwe	6 - 7	108	0,1	

Tab. 5: Verhältnis der Gehirn- und Körpermassen von Säugetieren (Stephen 1993, Crawford 1990, Rothe 1990, Anonymus 2001)

Der Einfluss von Arachidonsäure und Docosahexaensäure auf die Evolution des Gehirns bestätigt sich auch durch den Vergleich der Gehirngrößen von Säugetieren in Relation zu ihrer Körpergröße mit eierlegenden Amphibien, Reptilien und Fischen. Hierbei fällt auf, dass Säugetiere ausnahmslos größere Gehirne im Verhältnis zur Körpergröße haben. Dieser Unterschied könnte sich durch die Evolution der Placenta erklären (Crawford et al. 1999).

Die Placenta sichert zu jedem Zeitpunkt der Gehirnentwicklung dessen Nährstoff- und Energieversorgung. In dieser Phase wendet die Placenta etwa 70 % der von der Mutter zugeführten Energie für das zerebrale Wachstum auf. Nach der Geburt reduziert sich der Anteil des Gehirns am gesamten Energiebedarf auf 60 % und pendelt sich im Erwachsenenalter auf etwa 20 % ein (Broadhurst et al. 1998). Der hohe Energiebedarf des Gehirns drückt sich vor allem in seiner Fähigkeit aus, verschiedene Energiequellen für sich verfügbar zu machen. Bei Nahrungsengpässen kann es aber beim erwachsenen Menschen ohne Funktionseinschränkungen anstatt Glucose auch Ketonkörper zur Energieversorgung nutzen und damit bis zu ungefähr 70 % seines Energiebedarfs decken. Das Gehirn eines Kindes kann dem Blutstrom auch bei normaler Glucosezufuhr Ketonkörper entziehen und mit diesen Energieträgern bis zu 50 % seines Energiebedarfs bestreiten (Cremer 1982). Eventuell ist dieses physiologische Merkmal des Gehirns vor allem in seinen frühen Entwicklungsphasen und während der Kindheit von Bedeutung. Es hätte in Zeiten eines kargen Nahrungsangebots oder im Hungerzustand einen ständigen Energiefluss aus den Körperfettdepots der Mutter sichern können (Cunnane et al. 1993). Daneben müsste ein übermäßiges Fettangebot in der Nahrung die Synthese von Ketonkörpern anregen. Hier stellt sich also die Frage, welcher Nahrungstyp mit hohem Fettgehalt den Speiseplan prähumaner Vorfahren ergänzte, wenn Werkzeuge unbekannt waren.

Gerade gegen Ende der saisonalen Trockenzeit konnten weder Muskelfleisch von Aas noch Pflanzen die notwendigen Fettmengen liefern, es sei denn, es war den frühen prähumanen Spezies möglich, das Knochenmark oder das Gehirn verendeter Tiere als Nahrungsquelle zu erschließen. Der Konsum der fetthaltigen inneren Organe (Niere, Verdauungstrakt, Gonaden) dürfte wohl Carnivoren vorbehalten gewesen sein, da sie am leichtesten dem Raubtieropfer zu entnehmen sind. Um die Lücke in der Fettzufuhr zu schließen, wäre es denkbar, dass Fische verzehrt wurden. Einige tropische und subtropische Fischarten sowie andere aquatische Spezies weisen Fettsäuremuster (Phospholipide) auf, die dem zerebralen Phospholipidmuster des Menschen ähnlich sind. Fische halten sich, vor allem zum Laichen, in seichten Gewässern mit schwacher Strömung auf. In Trockenzeiten sinken die Wasserspiegel in diesen Gewässern. Es bilden sich seichte, teilweise abgeschlossene Wasserstellen, in denen sich Fische zu sammeln gezwungen sind und/oder „stranden“. Somit werden sie zur leichten Beute, deren Ergreifung keine spezielle Technik erfordert (Broadhurst 1998). Dieses Verhalten zeigen auch kleine Säugetiere (Broadhurst 1997, 1998). Wenn auch Hominiden Erfahrungswerte sammelten, um Fische als Nahrungsquelle zu nutzen, wäre eine „Zwischenlösung“ zur Deckung ihres Energie- bzw. Fettbedarfs gefunden gewesen (Broadhurst 1998). Ferner ist denkbar, dass die in Flussuferzonen und in Küstennähe vorkommende Mollusken und Invertebraten das Nahrungsspektrum früher Hominiden hätten ergänzen können. Sie sind nicht nur relativ gefahrlos zu sammeln (Ellis 1993), sie enthalten auch Eicosapentaensäure, Docosahexaensäure und Arachidonsäure sowie Mineralstoffe, die für die Myelinisierung von Nervenbahnen und die Synthese von Arachidon- und Docosahexaensäure essenziell sind (Cunnane et al. 1993). Zudem finden sich die Skelettreste der Australopithecinen in Waldzonen, die ersten Hinweise auf *Homo sapiens* stammen aus Seeufergebieten im ostafrikanischen Rift Valley, im heutigen Äthiopien. Danach hätte theoretisch das Gehirnwachstum mit der Erschließung von Fischen als Omega-3-Fettsäurenreiche Nahrungsquelle eingeleitet werden können (Crawford et al. 1999). Für diese Hypothese spricht auch, dass die Wasserversorgung zur Existenzsicherung von Hominiden in einer trockenen Umgebung ein Problem darstellt. Hominiden können zwar über einen längeren Zeitraum ohne Nahrung auskommen, nicht aber ohne eine tägliche Wasserzufuhr. Dies mag eines der wesentlichen Kriterien zur Besetzung der ökologischen Nischen, Seeufergebiete und Flusslandschaften, gewesen sein (Falk 1992).

Wenn tatsächlich Fische in das Nahrungsspektrum der frühen Hominiden aufgenommen wurden, wäre eine Fettquelle erschlossen worden, die nicht nur in Phasen eines knappen Nahrungsangebots die Protein- und Energiezufuhr gesichert hätte, sondern auch einen Beitrag zur Expansion des Gehirns hätte leisten können, indem sie die notwendigen Mengen an präformierten Omega-3- und Omega-6-Fettsäuren liefert. Unterstrichen wird dies durch die Tatsache, dass die Placenta zwar als zentraler Nährstofflieferant des Fetus fungiert, mehrfach ungesättigte Fettsäuren aber nicht desaturiert und verlängert. Sie konzentriert und transportiert aber Arachidonsäure und Docosahexaensäure zum Fetus und hält den Zufluss ihrer C₁₈-Derivate Linolsäure und α -Linolensäure gering (Crawford 1992, 1993b). Daher liegt der Schluss nahe, dass eventuell kein Selektionsdruck zur Entwicklung enzymatischer Reaktionsketten für die Synthese der C₂₀-Derivate von Linolsäure und α -Linolensäure bestand, da in der Nahrungskette die Arachidonsäure- und Docosahexaensäureverfügbarkeit gesichert war.

Postnatal war die Arachidonsäure- und Docosahexaensäureverfügbarkeit über die Muttermilch gesichert. Ihr Fettsäuregehalt in Lipiden ist die einzige Komponente, die durch die Ernährung der Mutter verändert werden kann (Jensen 1999). Insbesondere in diesem Lebensabschnitt ist die Zufuhr präformierter ungesättigter C₂₀-Fettsäuren von großer Bedeutung, da nach der Geburt ein Wachstum des Gehirns im Verhältnis zur Körpergröße einsetzt, das von keinem anderen Primaten erreicht wird (Martin 1983). Dieser Wachstumsschub des Gehirns ist weitgehend von der Nährstoffversorgung abhängig. Bezüglich der Docosahexaensäure - und Arachidonsäurekonzentrationen fallen Unterschiede in der Muttermilch von Gorilla und Mensch auf. So enthält die Gorillamilch mehr Linolsäure und α -Linolensäure und im Gegenzug weniger Docosahexaensäure und Arachidonsäure als die Muttermilch des Menschen. Hinzu kommt, dass das Körpergewicht des Gorillas in etwa doppelt so groß ist wie beim Menschen. Damit sind die Möglichkeiten für die Entwicklung eines dem Menschen vergleichbar großen Gehirns nicht gegeben. Wird vorausgesetzt, dass die Muttermilch einer Spezies den Bedürfnissen des Nachwuchses optimal entspricht, ließe sich mutmaßen, dass die Ernährung eine wesentliche Rolle in der Entwicklung der beiden Spezies gespielt hat (Crawford & Marsh 1995).

Bei nutritiven Omega-3-Fettsäuren-Defiziten in den embryonalen Entwicklungsphasen rezenter Primaten und des Menschen lassen sich Änderungen in der biochemischen Zusammensetzung ihrer Retina feststellen. Dies scheint sich auf ihr optisches

Leistungsvermögen negativ auszuwirken (Connor et al. 1992). Ferner stellen sich bei Primaten vermutlich Defizite der kognitiven Kompetenzen ein. Dies ist aber schwer belegbar, da nicht entschieden werden kann, ob es sich um einen primären oder sekundären Effekt handelt (Carlson & Neuringer 1999, Neuringer et al. 1988). Die Konzentrationen an Docosahexaensäure in retinalen Phospholipiden und zerebralem Cortex sind reduziert, im Gegensatz dazu sind die Gehalte an Omega-6-Fettsäuren, vor allem an DPA, erhöht. Fehlen in der Nahrung Omega-3-Fettsäuren, versucht der Organismus Substanzen zu synthetisieren, die der Struktur der defizitären Omega-3-Fettsäuren am ähnlichsten sind, so dass die absolute Menge an ungesättigten Fettsäuren in Membranen erhalten bleibt (Connor et al. 1992). Die Funktionen der Docosahexaensäure sind jedoch so eng an ihre Struktur gebunden, dass sie lediglich ungenügend von anderen, auch noch so ähnlichen Substanzen imitiert werden können (Crawford et al. 1999). Dies lässt vermuten, dass die Vorfahren des Menschen von der nutritiven Verfügbarkeit der beiden ungesättigten Fettsäuren Arachidonsäure und Docosahexaensäure profitierten. Sie mag Einfluss auf die Leistungsfähigkeit ihrer optischen Apparate genommen haben, was zum Erwerb von Nahrungsquellen oder zur Wahrnehmung von Feinden nützlich war. Diesen Vorteil konnten auch die Feliden zum Beutefang nutzen. Sie haben jedoch den entscheidenden Nachteil, dass sie mit zunehmender Körpergröße nur die C₂₀-Derivate der essenziellen Omega-3- und Omega-6-Fettsäuren ihrer Opfer nutzen. Die Primaten hingegen entwickelten ferner ein verzögertes Körperwachstum, d. h. sie konnten eine größere Menge an essenziellen Fettsäuren in die Entwicklung und das Wachstum ihres Gehirns investieren, zumal nur selten mehr als ein Junges geboren wird. Daneben haben im Speiseplan der Primaten kohlenhydratreiche Früchte, deren Glucosegehalt unter anderem zur Unterhaltung des Gehirns notwendig ist, einen hohen Stellenwert. Eine solche Nahrungsquelle fehlt im Speiseplan der Feliden völlig.

5.3.1.3 Kohlenhydrate

Kohlenhydrate stellen einen Großteil der irdischen Biomasse dar. Daher ist nicht weiter verwunderlich, dass sie zahllosen heterotrophen Organismen als Nahrungsquelle dienen. Sie nutzen Kohlenhydrate zur Energiegewinnung und zur Synthese eines Spektrums von Verbindungen, die essenzielle physiologische Aufgaben in einem Organismus erfüllen (Czihak et al. 1984).

Jedes Kohlenhydrat hat als Grundeinheit einfache Zuckerbausteine (Monosaccharide). Tiere bilden sie aus einer ganzen Reihe von Vorläufersubstanzen, bei Pflanzen geht ihre Synthese von CO₂ und Wasser aus (Photosynthese). In der Natur treten Kohlenhydrate entweder als Monosaccharide oder in Zweier- bzw. Dreierkombinationen (Di- bzw. Trisaccharide) auf. Liegen sie in Kettenformationen von bis zu weniger als zehn Monosaccharideinheiten vor, wird von Oligosacchariden gesprochen; sind die einfachen Monosaccharidbausteine zu komplex verzweigten Molekülen mit mehreren tausend Monosaccharideinheiten kombiniert, handelt es sich um Polysaccharide (Löffler & Petrides 1998).

Die Gehalte an verschiedenen Kohlenhydraten in Nahrungsquellen haben Einfluss auf das Empfinden des süßen Geschmacks beim Konsumenten. Beim Umgang mit dem Begriff „Geschmack“ muss aber berücksichtigt werden, dass seiner Perzeption in den meisten Fällen Funktionsüberschneidungen mehrerer Sinne wie z. B. Geruch und Geschmack zugrunde liegen. Daher ist die Empfindung von Geschmacksqualitäten das Ergebnis eines Gesamteindrucks, der beim Verzehr eines Nahrungsmittels entsteht. Die Vermittlung definierter Geschmacksempfindungen beruht auf Interaktionen gustatorisch aktiver Substrate mit speziellen Chemorezeptoren auf der Zunge einer Spezies. Daher sind für die vier Grundgeschmacksqualitäten (süß, sauer, bitter, salzig) zumindest vier verschiedene Rezeptortypen (oder Bindungsstellen) zu postulieren. Bei Primaten variieren diese chemo-rezeptiven Einheiten in ihrer Zahl und Verteilung auf der Zunge, d. h. in manchen Regionen ihrer Mucosaoberfläche ist die Rezeptorendichte verschieden groß. Daher lassen sich auf der Primatenzunge vier Geschmacksfelder abgrenzen, die für die Wahrnehmung einer Geschmacksrichtung maximal empfindlich sind (Rehner & Daniel 1999, Hladik & Simmen 1997).

Die Evolution der chemischen Sinne muss zumindest z. T. im Zusammenhang mit der Nahrungsauswahl betrachtet werden. Die Vorliebe für Geschmacksrichtungen (süß, sauer, salzig) leistete einen Beitrag zur Energiebedarfsdeckung einer Spezies in ihrem natürlichen Umfeld, da damit die gezielte Zufuhr einer Reihe von Nährstoffen (Johns 1999) bzw. die Nicht-Zufuhr bestimmter Substrate verbunden ist. Es ist vorstellbar, dass die unterschiedlich ausgeprägte Kompetenz von Primaten, süßen Geschmack wahrzunehmen, graduell zu unterscheiden und den Zuckergehalt in einer Nahrungsquelle abzuschätzen, im Zusammenhang mit ihrem Stoffwechsel steht. Da zwischen der Stoffwechselrate einer Spezies und ihrem Körpergewicht Beziehungen

belegbar sind (Kleiber 1961), und mit wachsender Körpergröße die Größe der Zunge und die Anzahl der Chemorezeptoren steigt (Machida et al. 1967), nimmt auch das Empfindungsvermögen für Geschmacksrichtungen zu. Dies kann Einfluss auf die Energiezufuhr genommen haben (Simmen & Hladik 1998).

Tatsächlich nimmt bei großen Tieren mit der Größe der lingualen Mucosaoberfläche die Reizschwelle zur Geschmackswahrnehmung ab. So steigt bei Primaten mit wachsender Körpergröße die Empfindlichkeit für Saccharose. Eine ähnliche Beziehung ist zwischen der Körpermasse und der Sensibilitätsgrenze für Fructose nachweisbar. Diese Befunde deuten an, dass dadurch die Auswahl der Nahrungsquellen eines Primaten optimiert wird. D. h., große Primaten mit einem gut ausgebildeten sensorischen System können zur Deckung des Energiebedarfs das Spektrum ergiebiger Kohlenhydratquellen um kohlenhydratärmere Nahrungsquellen erweitern (Simmen et al. 1995), wenn dies notwendig wird. Ansonsten wählen sie selektiv nur die kohlenhydratreichsten zum Verzehr aus. Auch der Mensch verfügt über einen gut ausgeprägten Geschmackssinn (Johns 1999). Wenn dies auch auf frühe Vertreter der Primaten und des Menschen zuträfe, wäre denkbar, dass die Vorfahren des Menschen selbst dann genügend Kohlenhydrate aufnahmen, wenn kohlenhydratreiche Nahrungsquellen in geringem Umfang verfügbar waren. Die verbesserte Perzeption von Kohlenhydraten (Zucker) in Nahrungsquellen hätte ihre Strategien zur Nahrungsbeschaffung und zur Deckung ihres Energiebedarfs auf eine breitere Basis gestellt. Daraus folgt, dass die Wahrnehmung von Kohlenhydraten (Zucker) in Nahrungsquellen vor dem Hintergrund adaptiven Prozesse zu sehen ist.

Diese Argumentationskette lässt sich bis in die Ausgangspunkte der Evolutionslinie der Primaten projizieren. Wenn die frühesten Primaten vorrangig Insekten und Früchte verzehrt hätten, ist aus der Sicht der Evolution die Entwicklung zur Wahrnehmung von Kohlenhydraten (Zucker) primär als adaptiver Prozess zu interpretieren. Das graduelle Unterscheidungsvermögen verschiedener Zuckergehalte in Nahrungsquellen in Verbindung mit den Veränderungen des Energiebedarfs hätte eine Ausweitung der Palette genießbarer Nahrungsquellen zur Konsequenz haben können, von Fall zu Fall auch Verschiebungen im Nahrungsspektrum (Simmen & Hladik 1998).

5.3.2 Nicht-energieliefernde Nährstoffe

Nicht-energieliefernde Nährstoffe bestehen ebenfalls aus Bioelementen. Diese werden in Metalle und Nichtmetalle eingeteilt. Das Zusammenfügen von Nichtmetallen hat die

Bildung molekularer Strukturen zur Folge, deren synergistisches Zusammenwirken den Aufbau und den Stoffwechsel von Organismen bestimmt (vgl. Kap. 5.3 S 79). Metalle treten mit diesen Molekülen in Wechselwirkung, beeinflussen deren Funktion oder stabilisieren deren Architektur.

Bei der Betrachtung nicht-energieliefernder Nährstoffe aus der Sicht der Evolution ist eine Unterscheidung von anorganischen und organischen Mikronährstoffen sinnvoll. Während es sich bei anorganischen Mikronährstoffen um Metalle und Nicht-Metalle handelt, umfasst die Gruppe der organischen Mikronährstoffe Verbindungen mit komplizierter chemischer Struktur, deren physiologische Wirkung in Einzelfällen nicht im Detail bekannt sind. Nach heutigem Wissenstand ist aber so gut wie sicher, dass anorganische ebenso wie organische Nährstoffe Schrittmacher evolutiver Prozesse waren und damit auch Auswirkungen auf die Humanevolution hatte.

5.3.2.1 Anorganische Mikronährstoffe

In biologischen Systemen kann ein chemisches Element als Bioelement nur genutzt werden, wenn es auf der Erdoberfläche häufig vorkommt und in einer biologisch verfügbaren Form vorliegt. Daher ist verständlich, dass chemische Elemente mit Bedeutung für die Entstehung von Leben meist zu den häufigsten auf der Erde zählen (Abb. 29) (Kobayashi & Ponnamparuma 1985). Elemente wie Lithium, Caesium, Beryllium und Strontium sind auf der Erde in relativ geringeren Konzentrationen anzutreffen als andere mit analogen Eigenschaften, die zudem ähnliche biologische Funktionen übernehmen können. Denkbar ist, dass Alkali- und Erdalkalimetalle (Natrium, Kalium bzw. Magnesium, Calcium) sich nur gegen ihre verwandten Elemente aus der gleichen Gruppe des Periodensystems in der Evolution von biologischen Systemen durchsetzten, weil sie häufiger vorkamen und biologische Funktionen übernahmen, die im Großen und Ganzen auch andere Elemente derselben Subgruppe des Periodensystems hätten übernehmen können (Fraústo da Silva & Williams 1993).

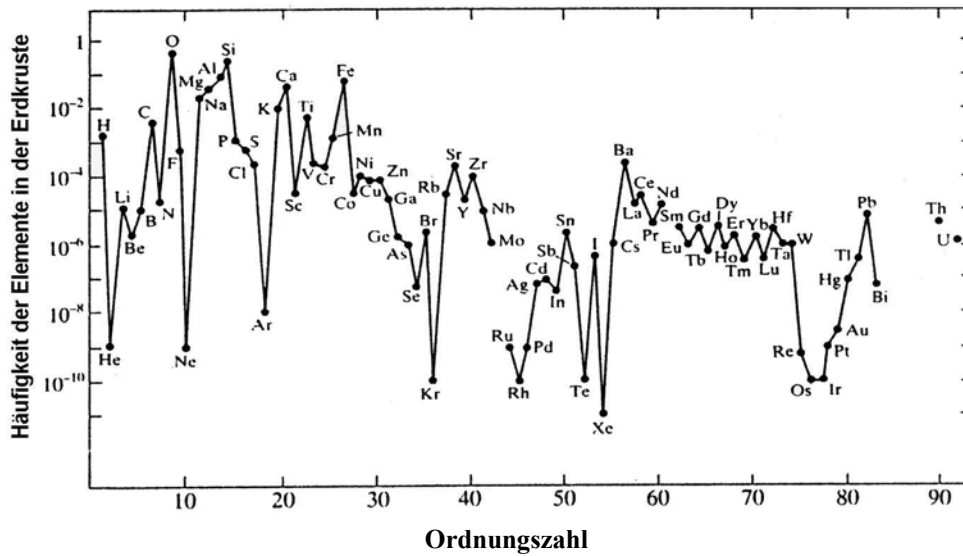


Abb. 29: Häufigkeit der Elemente in der Erdkruste (Cox 1989)

Die Verfügbarkeit der chemischen Elemente richtet sich aber nicht nur nach ihrem quantitativen Vorkommen in der Erdkruste, sondern ebenso nach ihrer Löslichkeit in verschiedenen Medien oder ihren Konzentrationen in der Atmosphäre. Natrium, Kalium, Magnesium, Calcium, Kohlenstoff, Stickstoff, Phosphor, Sauerstoff, Schwefel, (Selen), Fluor, Chlor und Bor können leicht dem Meerwasser oder der Luft entnommen werden (Williams 1997). Die meisten Elemente, deren Konzentrationen in Seewasser über 10⁻⁶ Mol/l liegen, sind auch relativ häufig im menschlichen Organismus vertreten und lebenswichtig, auch wenn die Funktionen mancher Elemente wie z. B. des Siliziums nicht genau bekannt sind (Tab. 6) (Cox 1989).

Chemisches Element	Konzentration 10 ⁻³ Mol/l	Chemisches Element	Konzentration 10 ⁻³ Mol/l	Chemisches Element	Konzentration 10 ⁻³ Mol/l
Chlor	536	Flour	0,068	Selen	0,00005
Natrium	456	Chrom	0,001	Kupfer	0,00005
Magnesium	56	Jod	0,0005	Mangan	0,00004
Calcium	10	Eisen	0,0002	Cobalt	0,00001
Kalium	9,7	Zink	0,00016		
Silizium	0,107	Molybdän	0,00011		

Tab. 6: Konzentrationen einiger chemischer Elemente im Meerwasser (Rehner & Daniel 1999)

Die Verfügbarkeit von chemischen Elementen entscheidet aber nicht unbedingt über ihre Nutzung durch Organismen. Z. B. bildet Silizium in Anwesenheit von Sauerstoff Siliziumdioxid (SiO₂), das zur Polymerisation neigt. Dies schränkt seine Verfügbarkeit ein. Dennoch scheint es im Mikrogrammbereich physiologische Wirkungen zu haben,

die jedoch noch nicht geklärt sind. Auch die Bedingungen und Gründe für die Einbindung von Eisen in die Physiologie von Mensch und Tier sind nicht genau erforscht. Die Eisenverfügbarkeit war limitiert, da mit wachsendem Sauerstoffgehalt in der Atmosphäre im Laufe der Erdgeschichte Eisenatome in unlöslichem Eisenhydroxyd eingeschlossen wurden. Ähnliches gilt auch für andere Elemente wie Kupfer, Zink und Cadmium. So umgab die frühesten Lebensformen ein sauerstoffreies, schwefelhaltiges Milieu, was sich negativ auf die Verfügbarkeit von Kupfer, Zink und Cadmium auswirkte. Diese waren in unlöslichen Metallsulfiden gebunden (Williams 1997).

Organismen entwickelten auch Strategien, die die Versorgung mit lebenswichtigen (essenziellen) chemischen Elementen sicherstellten, auch wenn die Möglichkeiten zur Deckung ihres Bedarfs mit hohen energetischen Kosten verbunden waren. Um diese Energiebeträge zu gewinnen und gerichtet einzusetzen, war die Entwicklung einer ganzen Reihe von innovativen Konstruktionen und Mechanismen wie z. B. katalytisch wirksamen Strukturen notwendig. Dies wäre ohne die Bildung organischer Moleküle (Biomoleküle) unter der Beteiligung von chemischen Elementen aus der Gruppe der Metalle und der molekularen Organisation biologischer Strukturen kaum möglich gewesen (Williams 1997).

Die chemischen Eigenschaften eines Elements (Übergangsmetalle bzw. Metalle) entschieden über ihre Eignung und Einbindung in katalytische Prozesse. Zu Anfang dürfte die einfache Metallkatalyse von Bedeutung gewesen sein. Die zunehmende Fortentwicklung und die wachsende Komplexität früher Lebensformen erforderte jedoch eine Optimierung physiologischer Prozesse, die ohne eine Effizienzsteigerung der katalytischen Leistung kaum möglich gewesen wäre (Rehner & Daniel 1999). Frühe Enzyme hatten eine breitere Spezifität und katalysierten eine größere Bandbreite an Reaktionsklassen (Egami 1975). Diese Eigenschaft der Enzyme blieb scheinbar (in Grenzen) bis heute erhalten, auch wenn sich die Kompetenzen des genetischen Materials zur Kontrolle von Enzymsynthesen im Verlauf der Evolution erweiterten (Jensen 1976, O'Brien & Herschlag 1999).

Bedingung für die Verbesserung der katalytischen Prozesse durch ein Metall ist dessen Fähigkeit, nicht nur mit „neutralen“ Molekülen wie Sauerstoff zu reagieren, sondern auch mit organischen Liganden wie Proteinen Komplexe zu bilden (Rehner & Daniel 1999). Alkalimetalle zeigen fast keine, Erdalkalimetalle eine mäßige, Übergangsmetalle eine starke Tendenz zur Komplexbildung. Diese Eigenarten von Metallen qualifizieren

sie für eine ganze Reihe biologischer Aufgaben im Organismus. Abhängig von ihrer Gruppenzugehörigkeit im Periodensystem stabilisieren Metalle die Konformation ihrer Proteinliganden (Enzyme), unterstützen die Substratbindung an ein Enzymprotein oder bilden verschiedene stabile Oxidationsstufen aus (Löffler & Petrides 1998, Ermler et al. 1998). So sind Übergangsmetalle in viele biochemische Reaktionen involviert, wobei Elektronentransferreaktionen, katalytische und genregulatorische Prozesse dominieren (Ermler et al. 1998). Beinahe 30 % aller Proteinenzyme und alle RNA-Enzyme enthalten als Teilfraktion ein Metall-Ion. Es ist entweder fester integraler Bestandteil eines Enzymproteins und hoch spezifisch an den organischen Anteil gebunden oder es steht mit einer Proteinfraction in einer relativ lockeren chemischen Bindung. Daneben besteht die Möglichkeit, dass Metallatome in Nicht-Protein-Biomoleküle wie Cobalamin eingebettet sind, die ihrerseits Bestandteile katalytisch wirksamer Proteine darstellen (Löffler & Petrides 1998).

Wenn in Betracht gezogen wird, dass Interaktionen von Metallen mit Proteinstrukturen den Ablauf von Stoffwechselprozessen tatsächlich optimierten und bei der wachsenden Komplexität der Organismen eine wesentliche Rolle gespielt haben, drängt sich der Verdacht auf, dass die Basis für die Lebensnotwendigkeit von bestimmten Metallen für höhere Organismen bereits in den frühesten Abschnitten der Evolution gelegt wurde.

Auf einer anderen Ebene schaffen verschiedene Bioelemente als gelöste anorganische Ionen (Elektrolyte) die Voraussetzungen für den störungsfreien Ablauf von z. T. eng miteinander verflochtenen biochemischen Vorgängen. In dieser Funktion wirken sie an der Synthese biologischen Materials mit, ermöglichen metabolische Prozesse und regeln Substratflüsse in intra- bzw. extrazellulären Räumen eines Organismus. In dieser Hinsicht sind Magnesium und Calcium sowie Natrium, Kalium und das Halogen Chlor Paradebeispiele (Koolmann & Röhm 1998). Ferner sind Übergangsmetalle wie z. B. Eisen, Kupfer, Zink, Kobalt und Mangan sowie die Nicht-Metalle Jod und Selen entweder Bausteine biologischer Funktionsträger (Elmadfa & Leitzmann 1998) oder an der Signalvermittlung bzw. Produktion biologisch wirksamer Mittlersubstanzen beteiligt (Williams 1997). Dies erklärt, weshalb einzelne chemische Elemente mit Hilfe energieabhängiger Prozesse in biologischen Systemen konzentriert, andere aber ausgeschieden werden. In gewisser Hinsicht könnte hier von einer natürlichen Selektion der Elemente gesprochen werden.

Dessen ungeachtet spricht die Aufnahme bestimmter chemischer Elemente durch ein biologisches System aber keinesfalls für ihre Essentialität. Dabei sind Eigenarten analytischer Verfahren und die Wahrscheinlichkeit von Interaktionen diverser Elemente zu berücksichtigen. Ebenso muss berücksichtigt werden, dass manche Elemente in biologischen Systemen zwar akkumulieren, aber dennoch nicht lebenswichtig sind. Die Analysen von Pflanzen- und Tierarten, ihrer Organe und Gewebe lassen heute jedoch relativ sichere Aussagen zur Bedeutung einzelner chemischer Elemente in der Evolution biologischer Systeme zu. In vielen Fällen kann zumindest annähernd beurteilt werden, welche chemischen Elemente für eine Pflanze oder einen tierischen Organismus essenziell sind (Fraústo da Silva & Williams 1993).

Der Nachweis der Essenzialität von chemischen Elementen für eine Pflanze oder einen tierischen Organismus ist schwer zu führen. Nach aktueller Ansicht erwirbt ein chemisches Element einen essenziellen Charakter, wenn es molekular definierte, biochemische Wirkungen erzielt, die kein anderes Element imitieren kann. Dies ist aber schwer zu belegen; vor allem, wenn ein chemisches Element ubiquitär vorkommt und bereits in geringsten Mengen biologische Effekte vermittelt (Rehner & Daniel 1999). Damit stellt die Feststellung eines essenziellen Charakters von einem chemischen Element höchste Anforderungen an die labortechnische Analytik und setzt zum Ausschluss systematischer Fehler ein breites analytisches Wissen sowie Kritikvermögen voraus (Tölg 1997). Auch Ergebnisse aus Tierversuchen werden als Argument für die Essentialität eines chemischen Elements herangezogen. Sie beziehen sich auf Variablen wie Reproduktionsfähigkeit, Wachstumsverlauf, Lebenserwartung und Parameter bestimmter Körperfunktionen, die an verschiedenen Spezies reproduzierbar sein müssen (Anke et al. 1984). Diese Kriterien machen deutlich, weshalb es beim Menschen auch in Zukunft kaum möglich sein wird, hundertprozentig gesicherte Aussagen über die Essenzialität eines jeden bekannten chemischen Elements zu treffen.

Wenn die evolutive Bedeutung chemischer Elemente untersucht werden soll, macht es Sinn, ihre heutige biologische Rolle in verschiedenen Organismen zu betrachten. Einige sind für die Funktion diverser Stoffwechselwege unerlässlich, während andere in diversen biologischen Systemen in die Physiologie von Mensch, Tier und Pflanze entweder kaum bzw. gar nicht eingebunden sind und/oder toxisch wirken. Daher muss der Einfluss anorganischer Elemente bei evolutiven Prozessen aus ihrer Fähigkeit, vitale Funktionen zu vermitteln, resultieren. Diese begründet ihre Essenzialität und trägt zum

Verständnis anorganischer Substrate für evolutive Prozesse bei. Die grosse Zahl anorganischer Substrate, die nutritiv aufgenommen werden müssen und im humanen Organismus die unterschiedlichsten Wirkungen erzielen, werden zur Gruppe der Mineralstoffe gezählt. Unter Umständen haben die verschieden grosse Häufigkeit und die chemischen Eigenschaften von Mineralstoffen zu ihrem Durchbruch in der Evolution verholfen.

5.3.2.1.1 Mineralstoffe

Die Biochemie des Menschen unterscheidet sich in wesentlichen Punkten kaum von der Biochemie der Tiere, vor allem der Säugetiere. Der Mensch benötigt zur Erhaltung physiologischer Funktionen neben einer ganzen Anzahl von verschiedenen organischen Molekülen bestehend aus Schwefel, Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Phosphat auch Metalle und Nicht-Metalle, d. h. er hat einen Mineralstoffbedarf. Da diese ein breites Spektrum unterschiedlichster biologischer Aufgaben erfüllen, ist ihre Zufuhr mit der Nahrung - gleichgültig welcher Herkunft - unbedingt notwendig. Pflanzliche und tierische Lebensmittel enthalten allerdings Mineralstoffe nur z. T. als anorganische Verbindungen (z. B. Natrium, Kalium) vor. Andere wie z. B. Zink und Eisen sind Bestandteil organischer Verbindungen (Rehner & Daniel 1999).

Für die Sicherung einer adäquaten Versorgung mit einem bestimmten Element sind zudem seine Angebotsform und Zufuhrmenge von Bedeutung. Eine unausgewogene Versorgung, d. h. eine exzessive oder mangelhafte Zufuhr eines Elements, wirkt sich negativ auf Organismen aus und führt zu Mangelercheinungen oder zu Vergiftungen. Lücken in der Versorgung von Mineralstoffen werden durch eine unzureichende Zufuhr verursacht (primäres Zufuhrdefizit) oder sie entstehen durch kompetitive Interaktionen zweier chemischer Elemente, z. B. bei resorptiven Prozessen (sekundäres Zufuhrdefizit) (Williams & Fraústo da Silva 1997). Ferner besteht die Möglichkeit, dass Intoxikationen durch eine überproportionale Aufnahme von bestimmten Mineralstoffen verursacht werden, da diese direkt chemische Modifikationen an Proteinen auslösen und die Bildung aggressiver Substrate (freier Radikale) anregen und somit indirekt Wirkungen erzielen, die die Konfiguration von Proteinstrukturen gefährden (Kahl 1997). Daher müssen sich im Zuge evolutiver Prozesse Mechanismen entwickelt haben, die eine effektive Homöostase sichern und die zielgerichtete Distribution im Organismus ermöglichen.

Mineralstoffe sind im engeren Sinne keinem Metabolismus, sondern einem Umsatz unterworfen. Je nach physiologischem Zustand des Organismus werden sie gespeichert oder aus spezifischen Depots freigesetzt, um in verschiedenen Kompartimenten des Organismus ihre Aufgaben zu erfüllen. Hierbei können auf unterschiedlichem Wege Mineralstoffverluste entstehen, denen mit der alimentären Zufuhr oder hormonell regulierten Adaptionsmechanismen begegnet wird. Infolgedessen stabilisiert sich der Körper-Pool jedes „anorganischen Nährstoffs“ auf einem charakteristischen Niveau (Rehner & Daniel 1999).

Mineralstoffe werden in Mengen- und Spurenelemente eingeteilt. Ihre Aufgliederung in zwei Gruppen wurde willkürlich getroffen und leitet sich von ihren Konzentrationen im humanen Organismus wie auch dem täglichen Bedarf ab. Übersteigt ihre Konzentration im Organismus 50 mg/kg Körpergewicht oder liegt ihr Tagesbedarf höher als 100 mg pro Tag, werden sie als Mengenelemente bezeichnet. Spurenelemente umfassen einer Gruppe von chemischen Elementen, die im Organismus des Menschen nur in geringsten Mengen (Spuren) vorkommen. Ihr Anteil am Gesamtkörpergewicht macht nur 10 g bzw. 0,01 – 0,02 % aus (Koolman & Röhm 1998). Eine Ausnahme stellt Eisen dar. Es wird aufgrund seiner Funktionen und Wirkungsweise den Spurenelementen zugeordnet, obwohl es einer Konzentration von etwa 60 mg/kg Körpertrockenmasse vorliegt (Leitzmann & Hahn 1996).

5.3.2.1.1 Mengenelemente

Für den Menschen wie für landlebende Tiere sind Mengenelemente von herausragender Bedeutung. Sie sind ausnahmslos essenziell. Einige beteiligen sich in kristalliner Form (Salze) an strukturbildenden bzw. –erhaltenden Aufgaben. So sind Elemente in höheren Oxidationsstufen sehr oft mit negativ geladenen organischen Molekülen wie Proteinen und Nukleinsäuren assoziiert (Cox 1989). Andere fungieren in wässrigen Flüssigkeiten des Organismus als Ladungsträger (Elektrolyte). Als Kationen und Anionen sorgen sie nicht nur für die Stabilisierung osmotischer Gradienten und für eine Elektroneutralität zwischen verschiedenen Flüssigkeitsräumen des Organismus, sondern sie entscheiden durch ihre Konzentration als gelöste Salze in hydrophilen Medien ebenso über die Löslichkeit eines Proteins in wässriger Lösung (Ionenstärke). Ferner sind einzelne Mengenelemente in intra- und extrazellulären Räumen ungleichmäßig verteilt, was durch die Aktivität energieabhängiger Transportsysteme erreicht wird (Leitzmann & Hahn 1996). Aufgrund der Ungleichverteilung der Ionen und ihrer Ladungen bauen sich

über physiologischen Barrieren wie Membranen elektrische Potenziale auf, die physiologisch bedeutsame Ionenflüsse anregen. Diese Konzentrationsgefälle gilt es zu stabilisieren, da sie für die Prozesse des Wachstums, des Energie- und Stoffwechsels, der aktiven Bewegung, der Reizbarkeit, der Fortpflanzung (Merkmale des Lebens) wichtig sind. Gleichzeitig bedeutet dies, daß die Ungleichverteilung unterschiedlicher Mengenelemente in den verschiedenen Verteilungsräumen des Organismus eine Bedingung für die Funktion zellulärer Regulationssysteme darstellt, also die Leistungen einer jeden Zelle beeinflußt. Demzufolge müssen auch die Mineralstoffkonzentrationen in intra- und extrazellulären Kompartimenten des Organismus präzise gesteuert und innerhalb enger physiologischer Schwankungsbreiten aufrechterhalten werden.

Die Konzentrationsgefälle der Mineralstoffe im Körper werden aus der Sicht der Evolutionsbiologie als Vorbedingung für die Entstehung des Lebens interpretiert. Unterstützung erfährt diese Sichtweise durch die Tatsache, dass von den Konzentrationsunterschieden in intra- und extrazellulären Räumen die verschiedensten Signalwirkungen auf physiologische Prozesse ausgehen.

Ein Beispiel für die essenzielle Bedeutung und den vielseitigen Einsatz eines Mengenelements stellt das Erdalkalimetall **Calcium** dar. Seine Konzentrationen in verschiedenen Kompartimenten des Organismus unterscheiden sich erheblich. Calcium ist das fünfthäufigste Element in der Erdkruste und ist in allen natürlichen Gewässern vertreten. Meist kommt es in Form von Silikaten zusammen mit Aluminium, Natrium und Magnesium vor (Cox 1997). Seine ubiquitäre Gegenwart in vielen physiologischen Systemen macht wahrscheinlich, dass es bei der Entstehung des Lebens eine wesentliche Rolle gespielt hat und den Werdegang der Vorfahren der ersten Wirbeltiere prägte (Stini 1998).

Die frühesten Lebensformen entstanden vor drei Mrd Jahren in den Ur-Ozeanen (Fujita 1986). In diesem Umfeld war und ist das Element Calcium im Überfluss vorhanden. Das Wasser in den heutigen Ozeanen enthält etwa viermal mehr Calcium als die Plasmaspiegel der meisten Wirbeltiere. Dies erklärt wahrscheinlich, weshalb Fische weder über eine Nebenschilddrüse noch über ein Parathormon zur Regulation des Calciumhaushalts verfügen (Fujita 1985). Dieses Organ bzw. die Fähigkeit zur Bildung von Parathormon sind nämlich einer der grundlegenden Faktoren zur Regulation des Calciumhaushalts. Solange sich das Leben nur auf das maritime Milieu beschränkte, dürfte der physiologische Calciumbedarf damaliger Lebensformen per Diffusion

gedeckt worden sein. Auch gegenwärtige maritime Populationen scheinen von der leichten Calciumverfügbarkeit zu profitieren. In ihren Geweben lassen sich Calciumgehalte nachweisen, die dem Meerwasser ähnlich sind (Stini 1998).

Der einzigartige Schritt der Erschließung landgebundener Lebensräume konnte sich nur über einen sehr langfristigen Prozess vollziehen und war nur Organismen vorbehalten, die die genetischen Voraussetzungen (Präadaptionen) dafür mitbrachten. Damit sich die prähistorischen Spezies an die neuen Umweltbedingungen adaptieren konnten, waren vor allem Anpassungen ihres Bewegungsapparats (Skelett) notwendig (Kämpfe et al. 1993). Die Erhaltung seiner Struktur und Integrität war unmittelbar an seinen Calciumgehalt geknüpft (Williams 1998).

Die Nutzung von Calcium als Skelettbaustein war mit selektiven Vorteilen verbunden. Daher ist sie als Ausgangspunkt für die Entwicklung anatomischer und physiologischer Strukturen anzusehen, die eine Regulation des Calciumhaushalts ermöglichten, und zwar in Anpassung an die jeweiligen ökologischen Nischen. Die Strukturen schafften die Basis zur Bildung von Knochenmaterial aus Bindegewebe und Mineralstoffen. Damit wurde ein Gewebe geschaffen, das mechanischen Belastungen wie Druck, Zug, Biegung und Torsion standhielt. Zugleich fungieren die Knochen als Depotorgan für Calcium. Dadurch ist seine Verfügbarkeit zu jedem Zeitpunkt für andere Gewebe sichergestellt (Heany 1997). Die physiologischen Calciumreserven haben eine grundlegende Bedeutung erworben. Der Fundus an Calcium-Ionen dient zum einen der Knochenbildung, zum anderen der Regulation intra- und extrazellulärer Prozesse. Daher hat die Führung des Knochenmineralstoffwechsels und die Stabilisierung normaler Calciumspiegel im Blut oberste physiologische Priorität (Stini 1995, Evenäs et al. 1998).

Calcium erfüllt seine Aufgaben im Organismus in einer Doppelrolle. In minimalen Konzentrationen (etwa 10^{-7} Mol/l) steuert es als kationischer Signalträger ein Spektrum zellulärer Prozesse und vermittelt zellphysiologische Impulse (Zellteilung, -sekretion und -differenzierung) (Berridge 1997, Williams 1998). Im extrazellulären Raum im Plasma liegen die Gehalte an Calcium-Ionen im Millimolbereich und übernehmen Funktionen bei der Zelladhäsion, der Blutgerinnung oder sie beeinflussen die Struktur von Rezeptoren. Der Calciumgehalt des humanen Skeletts beträgt etwa zwischen 1000 und 1500 g. In dieser Menge stellt es als Hydroxylapatit $[\text{Ca}_{10}(\text{OH})_2(\text{PO}_4)_6]$ den wichtigsten mineralischen Baustein des Skeletts und der Zähne dar (Ringe 1990).

Im Gegensatz zum Calciumreichtum im Wasser wurde mit der Eroberung des Festlands als Lebensraum ein extrem calciumarmes Milieu erschlossen, das lediglich eine unregelmäßige Zufuhr der erforderlichen Calciummengen mit der Nahrung zulässt. Insofern verkörpert die Calciumhomöostase die Antwort der Evolution auf die terrestrische Calciumarmut. Sie optimiert die Calciumbilanz und sorgt für die Stabilität des Knochengewebes. Diese wächst mit der zweiten Potenz des eingesetzten Materials, das Gewicht aber mit der dritten Potenz, d. h. mit wachsender Körpergröße eines Individuums steigt der prozentuale Anteil des Skelettgewichts am Körpergewicht. Aus Gewichtgründen muss daher beim Aufbau von Knochenmasse an Material, speziell an Calciumsalzen gespart werden, da die Schnelligkeit und somit ein relativ geringes Körpergewicht zur Überlebensstrategie einer jeden Spezies zählt. Demzufolge sind die Reserven im Knochengewebe begrenzt (Ringe 1990).

Vielleicht ist dies eine Begründung für die Tatsache, dass ein Organismus bei einer umweltbedingt relativen Calciumknappheit seine Calciumdepots nicht immer optimal ergänzen kann, selbst wenn die Nahrung calciumreich ist. Der Umfang der Depots wird nämlich nicht nur durch die Ernährung, sondern ebenso durch nicht-nutritive Faktoren (mechanische Belastung, Genetik) festgelegt. Ferner variieren die extrazellulären Calciumspiegel wegen der äußerst sensiblen Kontrollmechanismen nur in geringem Ausmaß. Daher resultiert selbst aus einer exzessiven Resorption von Calcium-Ionen nicht unbedingt eine Ergänzung der Calciumspeicher (Heany 1997), falls dieser Fall überhaupt eintritt.

Zusammengefasst läßt sich Calcium also als ein Mikronährstoff verstehen, dessen Konzentration im extrazellulären Raum durch die Ausscheidung über die Niere und die hormonell gesteuerte Einlagerung von Calcium in den Knochen innerhalb enger Grenzen konstant gehalten wird. Bei suboptimaler Calciumaufnahme reduziert sich die Fähigkeit zur Calciumspeicherung als Knochenmaterial. Daher hat der Mensch Anpassungsmechanismen entwickelt, die auch bei einer niedrigen Calciumzufuhr eine ausreichende Calciumversorgung und die Stabilität des Skeletts sichern. Überschüssige Mengen, die die Schwelle der optimalen Zufuhr zum Aufbau der genetisch festgelegten Knochenmasse überschreiten, werden dagegen ausgeschieden. Das heisst, es wurden im Laufe der Evolution Mechanismen entwickelt, die bei variablem Calciumangebot ein Maximum an Resorptionsleistung und die bestmögliche Stabilität des Skelettsystems sichern.

5.3.2.1.1.2 Spurenelemente

Nach aktuellem Wissen sind für den Menschen zehn Spurenelemente essenziell: Eisen, Zink, Kupfer, Jod, Mangan, Chrom, Kobalt, Selen, Molybdän und Zinn. Für andere wie Silizium, Aluminium, Nickel, Germanium, Vanadium wird die Lebensnotwendigkeit vermutet. Auch für Blei, Arsen, Cadmium und Lithium wird eine Essentialität für möglich gehalten (Rehner & Daniel 1999, Nielsen 1995).

Die Spurenelemente zählen bis auf wenige Ausnahmen (Bor, Jod) zur Gruppe der Metalle. Sie verleihen zellulären Enzymsystemen ihre katalytische Aktivität (Löffler & Petrides 1998, Schmidt 1988). Unter Umständen gingen von der Verfügbarkeit der Spurenelemente Wirkungen aus, die bei Adaptionsprozessen von Pflanzen und Tieren eine wichtige Rolle spielten und als Meilensteine in der Evolution betrachtet werden können (Pfeiffer & Braverman 1982). So ist **Eisen**, das häufigste Übergangsmetall der Erde, Bestandteil zahlreicher elektronenübertragender Proteine (Rehner & Daniel 1999), die auch in den Energiestoffwechsel eingebunden sind. Möglicherweise spielte es bei der Erschließung von Energiequellen durch Ur-Organismen eine wichtige Rolle. So ist in der Vergangenheit eine Hypothese aufgeworfen worden, die noch nicht ausreichend überprüft ist und dem **Eisen** eine zentrale Bedeutung zuordnet. Vermutet wird, dass die frühesten Lebensformen ihren Energiehaushalt auf autotrophem Wege bestritten und Kohlendioxid bzw. -monoxid assimilierten, um es nachfolgend im Rahmen von Redoxreaktionen mit Hilfe von Reduktionsäquivalenten umzusetzen. Wasserstoff (H₂) eignete sich als Elektronenquelle aber nicht, da es zur Reduktion von CO₂ bzw. CO nicht in der Lage ist, wenn keine Energie zugeführt wird (Wächtershäuser 1988a). Wie die Gleichung [1] zeigt, ist nämlich die Reduktion von CO₂ mit Wasserstoff zur Ameisensäure stark exogen.



Demnach mussten die frühesten Organismen auf andere Elektronenquellen ausweichen. Wie Gleichung [2] zeigt, hätte in diesem Zusammenhang die Bildung von Pyrit (FeS₂) einen Alternative bieten können. Als Ausgangssubstrate hätten sich Fe²⁺-Ionen und Hydrogensulfid (H₂S) geeignet. Eisen-Ionen waren in der frühen Erdgeschichte ebenso häufig wie H₂S (Wächtershäuser 1988b). Dabei hätte über die Wechselwirkung von Pyrit ausgehend von FeS (es besitzt Kristallgitterstruktur ähnlich wie NaCl und kommt

als solches in Pyrit vor) und H₂S in wässriger Lösung Wasserstoff entstehen können. Das Gleichgewicht dieser Reaktion ist zum Pyrit hin verschoben. Die thermodynamische Betrachtung dieser chemischen Reaktion zeigt (Gleichung [2]), dass bei der Bildung des freien Wasserstoffs Energie frei wird (Wich et al. 1984). Im Reaktionsprodukt ist dabei das Eisen in Oxidationstufe IV anzutreffen.



Die thermodynamische Betrachtung, d. h. die einfache Addition der ΔG^0 -Werte aus der Reaktionsgleichung [1] und [2], macht deutlich, dass die Fixierung des CO₂ die Formation von Pyrit mit einem Elektronenfluss von H₂S zu CO₂ (Gleichung [3]) verbunden ist, die spontan abläuft.



Nach diesem Modell wären die frühesten Organismen als Vermittler einer chemischen Reaktion aufzufassen, die einen Elektronenfluss von H₂S zu CO₂ ermöglichte. Dabei fällt Pyrit an und Energie wird gewonnen (Wächtershäuser 1988a). Gleichung [3] berücksichtigt auf den ersten Blick nicht die allgemeingültigen stöchiometrischen Gesetze. Hierbei handelt es sich aber um einen Sonderfall, der sich aus der Chemie des Eisens ergibt und in Einzelnen nicht genau bekannt sind.

Die Bedeutung von Eisen im Energiestoffwechsel verdeutlichen auch die Folgen einer Veränderung seiner Konzentration in prokaryotischen Zellen, den frühesten Organismen auf der Erde. Die Bedeutung des Eisens bei der Energiegewinnung wird direkt an der Aktivität von Enzymen offenkundig, bei denen Eisen-Ionen nicht fest an proteinäre Enzymstrukturen gebunden sind, d. h. Eisen kann von diesen proteinären Strukturen abdissoziieren. Dies trifft vor allem auf einige Enzyme in der Kaskade des oxidativen Metabolismus (Zitronensäurezyklus) zu, die für ihre katalytische Aktivität auf Eisen als Bestandteil angewiesen sind. Ein Absinken des Eisenspiegels im Prokaryonten hat eine Umstellung seines Stoffwechsels auf anaerobe Verhältnisse zur Folge, weshalb sich die ATP-Produktion reduziert. Damit sind alle ATP-abhängigen Ionenpumpen (H⁺, Na⁺, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺) von einem Wechsel des oxidativen Status eines Prokaryonten betroffen. Da die Ionen auch direkt mit ATPasen in Membranen interagieren, wirkt sich dies auch auf

die Kontrolle einer Vielzahl anderer Stoffwechselprozesse dieser sehr primitiv organisierten Mikroorganismen aus. Schwankungen der Eisen-Ionen-Konzentrationen lassen sich aus diesem Grunde als eine der elementaren Säulen in der Homöostase von Prokaryonten deuten (Williams 1990). Diese Auffassung wird auch durch wissenschaftliche Erkenntnisse gestützt, die Interaktionen von Eisen mit verschiedenen regulatorisch wirksamen DNA-Proteinen belegen (Trageser et al. 1990, Fu et al. 1990). Diese Genabschnitte fungieren als Informationsträger für Transportsysteme, die z. B. die Aufnahme von Nickel, Vanadium und Molybdän vermitteln bzw. Hydrogenasen und Nitrogenasen codieren (Hassan & Moody 1987). Die Tatsache, dass Eisen-Ionen auf mehreren Ebenen als Schnittstellen im Metabolismus eines Prokaryonten fungieren, liefert Argumente für die Annahme einer aktiven Rolle im Evolutionsprozess niedriger und höherer Tiere, inklusive des Menschen.

Die Bedeutung anderer chemischer Elemente aus der Reihe der Metalle wie zum Beispiel **Molybdän** oder **Zink** lässt sich vor dem Hintergrund ihrer Funktionen als essenzieller Bestandteil von frühen Enzymen oder Proenzymen beleuchten. Molybdän war ein essenzieller Bestandteil von Proenzymen oder frühen Enzymen, die unter anaeroben Bedingungen die Reduktion von molekularem Stickstoff (N_2), Nitrat (NO_3^-) und CO_2 katalysierten und in der Folgezeit in den Metabolismus dieser Moleküle einbezogen wurden.

In ähnlicher Weise wird Zink als ein essenzieller Bestandteil von frühen Enzymen oder Proenzymen diskutiert. Diese zeigen entweder hydrolytische Aktivität oder spielen bei Transferreaktionen eine Rolle. In dieser Funktion könnte Zink sich am Stoffwechsel von Makromolekülen oder am Informationstransfer beteiligt haben (Egami 1975). Daneben lässt sich seine Bedeutung schon dadurch erahnen, dass es heute Bestandteil von mehr als 100 verschiedenen Enzymen ist (Coleman 1998). Sie verfügen über ein sehr breites Spektrum diverser Merkmale, wobei ihre hydrolytischen Eigenschaften und ihre Funktionen bei den Prozessen der DNA- und RNA-Synthese im Vordergrund stehen (Williams 1990). Ihren Enzymcharakter erwerben die jeweiligen Proteine, indem das Zink entweder über koordinative Bindungen die Aminosäureketten eines Enzyms in einer räumlichen Ordnung hält oder die Einleitung von enzymatischen Reaktionen ermöglicht. Letztlich kann Zink über koordinative Bindungen mit dem Substrat assoziiert sein und die Elektronenverteilung insoweit verändern bzw. polarisieren, dass eine Reaktion angeregt wird (Coleman 1998). Daneben stellt Zink einen Bestandteil

DNA-bindender Proteine dar. Die genregulatorischen Transkriptionsfaktoren weisen Domänen auf, die für die Bindung des Proteins an die DNA verantwortlich sind. Diese Proteinabschnitte weisen eine Zinkfinger-Struktur auf, d. h. Cysteiny- und Histidinyreste sind in der Peptidkette so positioniert, dass sie durch ein Zink-Atom komplexiert werden können (Löffler & Petrides 1998). Aufgrund dieser Eigenschaften und Funktionen des Zinks liegt die Vermutung nahe, dass es bei der Entstehung von Leben eine Schlüsselrolle gespielt haben könnte.

Anhand dieser drei ausgewählten Metalle mit ihren Funktionen läßt sich folgende Hypothese für die Rolle der Spurenelemente im Evolutionskontinuum formulieren: Wenn in der Ur-Geschichte der Erde Metalle mit organischen Molekülen Komplexe gebildet haben, die einer Effizienzsteigerung von verschiedenen Stoffwechselprozessen Vorschub leisteten, bereiteten sie zugleich den Weg für die zunehmende Komplexität von Organismen. Dies läßt wenigstens in Ansätzen indirekt auf ihre Essenzialität für den Menschen schließen.

Aus der Reihe der Nicht-Metalle hat möglicherweise das Spurenelement **Jod** eine herausragende Rolle in der Evolution der Organismen gespielt. Die Jodvorkommen in maritimen Gewässern haben vielleicht einen Grundstein für die Unabhängigkeit früher Lebensformen vom Sonnenlicht gelegt (Warmblütigkeit) und ihnen den Weg zur Eroberung terrestrischen Lebensraums gebahnt - eines Lebensraums, der sich durch seine Jodarmut auszeichnet. Vermutlich schafften die Bildung eines Speicherorgans für Jod, die Schilddrüse (Thyreoidea), und die Entwicklung jodierter Mittlersubstanzen (Tyrosinabkömmlinge) die Voraussetzungen für die Etablierung der Homöothermie, eines wichtigen Kennzeichens der Wirbeltiere. Die Lösung des Transport- und Speicherproblems für dieses Spurenelement hätte ihren Aktionsradius erweitern können, was gleichzeitig ihr Vordringen auf das Festland begünstigt und die Möglichkeit zur Erschließung landgebundener, ökologischer Nischen eröffnet haben könnte. Dadurch konnten warmblütige Säugetiere tageszeitunabhängig aktiv sein und landgebundene ökologische Nischen besetzen, deren Nutzung Reptilien verwehrt blieb (Pfeiffer & Braverman 1982).

5.3.2.2 Organische Mikronährstoffe

Organische Mikronährstoffe erfüllen sehr wichtige Funktionen in der Physiologie des Menschen. Da der humane Stoffwechsel diese Stoffe nicht selbst synthetisieren kann, ist ihre Zufuhr mit der Nahrung notwendig. Dies gilt in jedem Fall für Vitamine. Im

Gegensatz dazu ist die Bedeutung der sekundären Pflanzenstoffe in der humanen Ernährung erst in der jüngeren Vergangenheit präzisiert worden. Fehlen sie in der Nahrung, stellen sich beim Menschen keine Mangelerscheinungen ein. Es ist aber davon auszugehen, dass von ihrem Verzehr gesundheitsfördernde und unter Umständen auch gesundheitsschädliche Funktionen ausgehen können (Watzl & Leitzmann 1999), auch wenn die Wirkungen einzelner sekundärer Pflanzenstoffe beim Menschen bei weitem nicht ausreichend charakterisiert sind. Sicher ist, dass die gesamte Bandbreite der verschiedenen Stoffklassen aus der Reihe der sekundären Pflanzenstoffe in der Evolution des Menschen eine Rolle gespielt haben dürfte (Nahrstedt 1990).

5.3.2.2.1 Vitamine

Unter Vitaminen sind eine Reihe sehr unterschiedlicher organischer Substanzen zu verstehen, die für den Ablauf des (humanen) Stoffwechsels unentbehrlich sind. Nach ihrer chemischen Struktur sind wasser- von fettlöslichen Vitaminen abzugrenzen. Alle wasserlöslichen Vitamine erfüllen nach ihrer Überführung in die biologisch aktive Form ihre Funktionen als Coenzyme, die chemisch funktionelle Gruppen (z. B. Acyl-, Carboxyl-, C₁-Kohlenstoffreste) übertragen. Fettlösliche Vitamine haben heterogene Funktionen. Sie sind z. B. in die Vermittlung des Sehvorgangs eingebunden (Vitamin A), schalten sich in die Prozesse der Genexpression ein (Vitamin A und D), sind an der Resorption von Calcium und der Knochenbildung beteiligt (Vitamin D) oder wirken als Coenzym (Vitamin K).

Die Fähigkeit, diese Vitamine selbst zu produzieren, hat der Mensch im Verlauf seiner Entwicklung verloren. Daher ist er gezwungen, diese Substanzen mit der Nahrung aufzunehmen. Möglicherweise war die Verfügbarkeit und die Aufnahme von Vitaminen aus der Umwelt der Grund für ihre heutige Essenzialität. Daher ist anzunehmen, dass die Abhängigkeit des Menschen von der nutritiven Vitaminzufuhr Einfluss auf seinen evolutiven Werdegang genommen hat. Deshalb ist es sinnvoll, die Lebensbedingungen auf der Erde insbesondere im Alttertiär, vor 65 - 33 Mio Jahren (vgl. Kap. 4.2.2 S 32) zu betrachten, da in diesem Zeitraum möglicherweise einer der wesentlichen Grundsteine für die Nahrungsauswahl des Menschen gelegt wurde. Merkmal für diesen Zeitabschnitt war die Schrumpfung tropischer Regionen, was die Verbreitung der genießbaren Nahrungsquellen beeinflusste.

Bis vor etwa 500 Mio Jahren lebten Pflanzen und Tiere ausschließlich im aquatischen Bereich. Zu dieser Zeit betrug der Sauerstoffgehalt (O₂-Gehalt) in der Atmosphäre nur etwa 10 % der heutigen Werte. Im Verlauf der weiteren Erdgeschichte bis zur Gegenwart war er größeren Schwankungen unterworfen und wuchs schliesslich auf das aktuelle Level von etwa 20 % an. Sauerstoff (O₂) absorbierte die ultraviolette Strahlung (UV-Strahlung) und konvertierte zu chemisch instabilen radikalischen Verbindungen, reaktive Sauerstoffverbindungen (ROS). Hierbei handelt es sich um hoch reaktive Sauerstoffformen, deren Fähigkeiten zur Auslösung von Mutationen (eine wesentliche Grundlage evolutiver Prozesse) im Vergleich zur Strahlungsenergie geringer ausgeprägt sind (Harman 1981, 1980).

Unter konventionellen Bedingungen ist O₂ eher reaktionsträge, obwohl er die Eigenarten eines Radikals bzw. Di-Radikals aufweist. Die getrennte energetische Verteilung der beiden ungepaarten Elektronen ("Triplett-Anordnung") verhindert, dass elementarer Sauerstoff über eine hohe Reaktionsbereitschaft verfügt. Erst wenn es durch Zufuhr von Energie wie UV-Licht zur Spinumkehr eines Elektrons kommt, entsteht die energetisch angeregte Form des molekularen Sauerstoffs, der Singulett-Sauerstoff (Biesalski 1990). Ferner spielt in der Familie der ROS das Superoxidradikal eine wichtige Rolle. Dieses durch Ein-Elektronen-Reduktion von molekularem Sauerstoff entstehende Radikal kann in weiteren Reaktionsschritten als Muttersubstrat zur Bildung anderer ROS wie z. B. des Hydroxylradikals oder des Wasserstoffperoxids beitragen (Abb. 30) (Bast 1991).

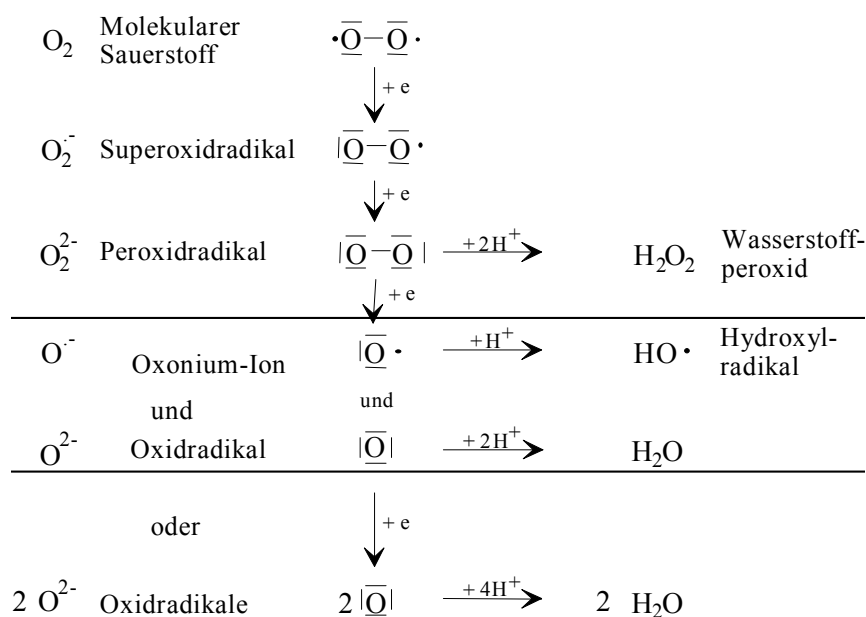


Abb. 30: Formierung ausgewählter reaktiver Sauerstoffspezies (mod. nach Bast 1991)

ROS interagieren mit ihren Reaktionspartnern in sehr unterschiedlicher Weise. In allen Fällen entstehen bei diesen Reaktionen neue radikalische Verbindungen. Da die meisten biologischen Moleküle nicht-radikalischer Natur sind, führt die Formation von Radikalen zu einer Kettenreaktion, die permanent neue aggressive Reaktionsprodukte hervorbringt (Halliwell 1995, 1991). Der kumulative Effekt dieser Radikalbildung kann in einer Vielzahl von Schädigungen an Zellbestandteilen wie der Erbsubstanz resultieren (Biesalski 1990).

Anaerobe Organismen – die frühesten Lebensformen - mussten zum Schutz vor molekularem Sauerstoff entweder in sauerstofffreie Lebensräume ausweichen oder die Fähigkeit zur Bildung antioxidativ wirksamer Substanzen bzw. Enzymsysteme erwerben (Jukes 1992). Während der Sauerstoffkontakt von anaeroben Organismen die Integrität und Funktion ihrer lebenswichtigen Strukturen gefährdete (Crawford & Marsh 1995), entwickelten andere Lebensformen Mechanismen, die sich zum Schutz vor toxischem O₂ eigneten und die schrittweise Reduktion des O₂ ermöglichten. Dies war die Voraussetzung dafür, dass die chemische Energie des O₂ für die Lebensformen nutzbar gemacht werden konnten. Rückgrat der biologischen Energiegewinnung aus O₂ sind Elektronentransportketten in Mitochondrien. Diese setzen sich aus elektronenübertragenden Wirkgruppen wie Flavinen, Chinonen, Nucleotiden, Cytochromen sowie einigen anderen Redoxsubstanzen und Enzymproteinen zusammen. Diese sind in einer Reaktionskette (Atmungskette) so hintereinander geschaltet, dass sie Elektronen entlang der thermodynamischen Stufenleiter weitergeben und deren Redoxenergie „portionsweise“ abgeben können, bevor diese auf Sauerstoff übertragen werden. Während der gesamten Vorgänge der schrittweisen Abschöpfung der Elektronenflussenergie sind die Elektronen fest an die Enzymproteine gebunden. Mit dem Einsatz von Sauerstoff in der Atmungskette als terminalem Elektronenakzeptor energieliefernder Nahrungsfaktoren war eine Grundlage geschaffen, die eine größere ATP-Ausbeute lieferte (Halliwell 1999). Allerdings ist das System „Atmungskette“ als Prinzip zur Energiegewinnung nicht nur mit Vorteilen verbunden (Halliwell 1995). Etwa 1 bis 2 % der Elektronen gehen nämlich im Verlauf des mitochondrialen Elektronentransports „verloren“. D. h., der terminale Elektronenakzeptor Sauerstoff kann nur unvollständig reduziert werden. Dann entstehen reaktive Sauerstoffmetabolite (ROS), die mit organischem Material interagieren können (Moslen 1994). Dies hat wiederum zur Folge, dass Zwischenprodukte des oxidativen Stoffwechsels an

molekularen Bausteinen der Erbsubstanz, Proteinen und anderen Zellmolekülen Strukturdefekte auslösen können (Abb. 31) (Ames 1993), wenn keine entsprechenden Schutzfaktoren existieren.

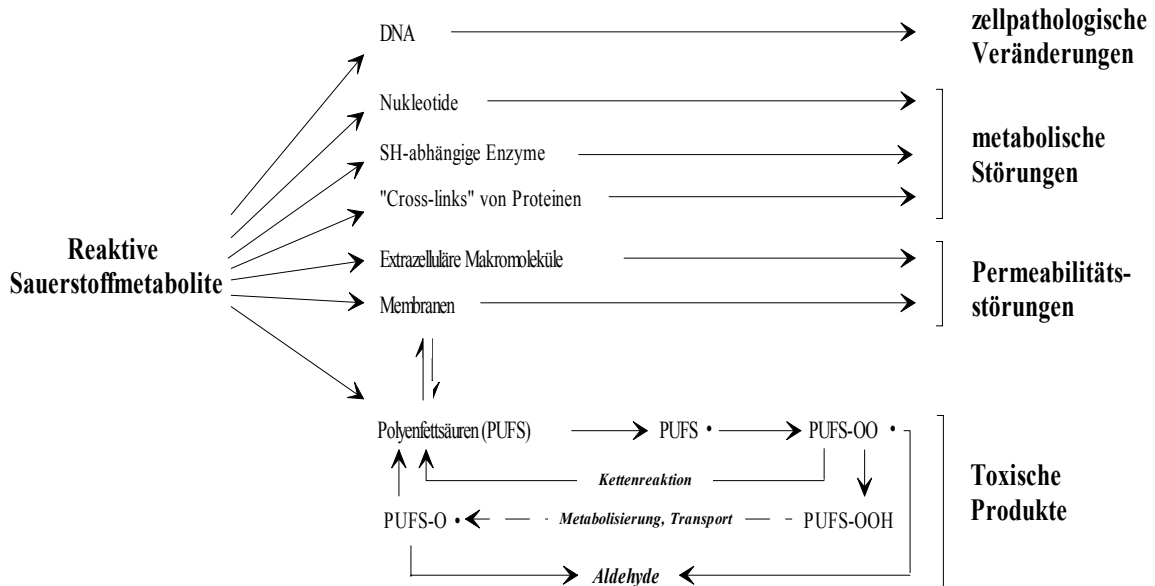


Abb. 31: Angriffspunkte von ROS an biologischem Material (Gey 1986)

Auf Grund dieser Umstände ist die Einbindung von Sauerstoff in die Prozesse der Energiegewinnung sehr eng mit der Entwicklung antioxidativer Schutzmechanismen verknüpft (Halliwell 1999). Diese sind als ein geordnetes System zu verstehen, das den destruktiven Effekten der Sauerstoffderivate entgegenwirkt. Besonders bedeutsam sind die antioxidativ wirksamen Vitamine C und E (Biesalski 1995). Aber auch andere Systeme mit unterschiedlichen Wirkmechanismen zum Schutz vor den ROS-Effekten wurden entwickelt (Tab. 7). Eventuell wäre ohne die antioxidativen Schutzsysteme die Entwicklung komplexer, vielzelliger Organismen unmöglich gewesen (Halliwell 1999).

Schutzsystem	Mechanismus	Beispiel
Verhütung der ROS-Entstehung	Proteinbindung, Inaktivierung von Metall-Ionen	Transferrin, Ferritin Caeruloplasmin, Albumin
Enzymatische Neutralisation	Konvertierung von ROS in harmlose Produkte	Superoxiddismutase, Katalase, Glutathionperoxidase
Abfangen von ROS	Interaktionen von ersetz- oder recyclebaren Substraten mit ROS	Ascorbinsäure, α -Tocopherol, Harnsäure, Bilirubin, Glutathion
Quenching	Absorption von Elektronen und/oder Energie	α -Tocopherol, Beta-Carotin

Tab. 7: Verschiedene Systeme zur Abwehr von ROS (Benzie 2000)

Die Effekte radikalischer Verbindungen aus der Sauerstofffamilie müssen sich auf die biologischen Systeme und die Physiologie früher Tetrapoden katastrophal ausgewirkt haben, zumal vor etwa 300 Mio Jahren der Sauerstoffgehalt in der Atmosphäre auf etwa 35 % anstieg (Benzie 2000). Nur die Spezies, die über effektive Mechanismen zur Abwehr von ROS verfügten, überlebten. Denkbar ist, dass zu dieser Zeit die Fähigkeit der frühen Tetrapoden zur Synthese der Ascorbinsäure über ihr künftiges Schicksal entschied (Nandi 1997). Der Anstieg des Sauerstoffgehalts in der Atmosphäre hat eventuell die notwendigen Anpassungsprozesse für den Wechsel des Atemmediums erzwungen und mit der Entwicklung antioxidativer Systeme (die Ascorbinsäuresynthese eingeschlossen) war der Weg für die Erschließung terrestrischer Lebensräume geebnet (Graham 1995). Diese Annahme spiegelt sich auch im „Stammbaum der Vitamin-C-Synthese“ im Tierreich wieder (Abb. 32).

Kapazität zur Vitamin-C-Synthese und Syntheseort

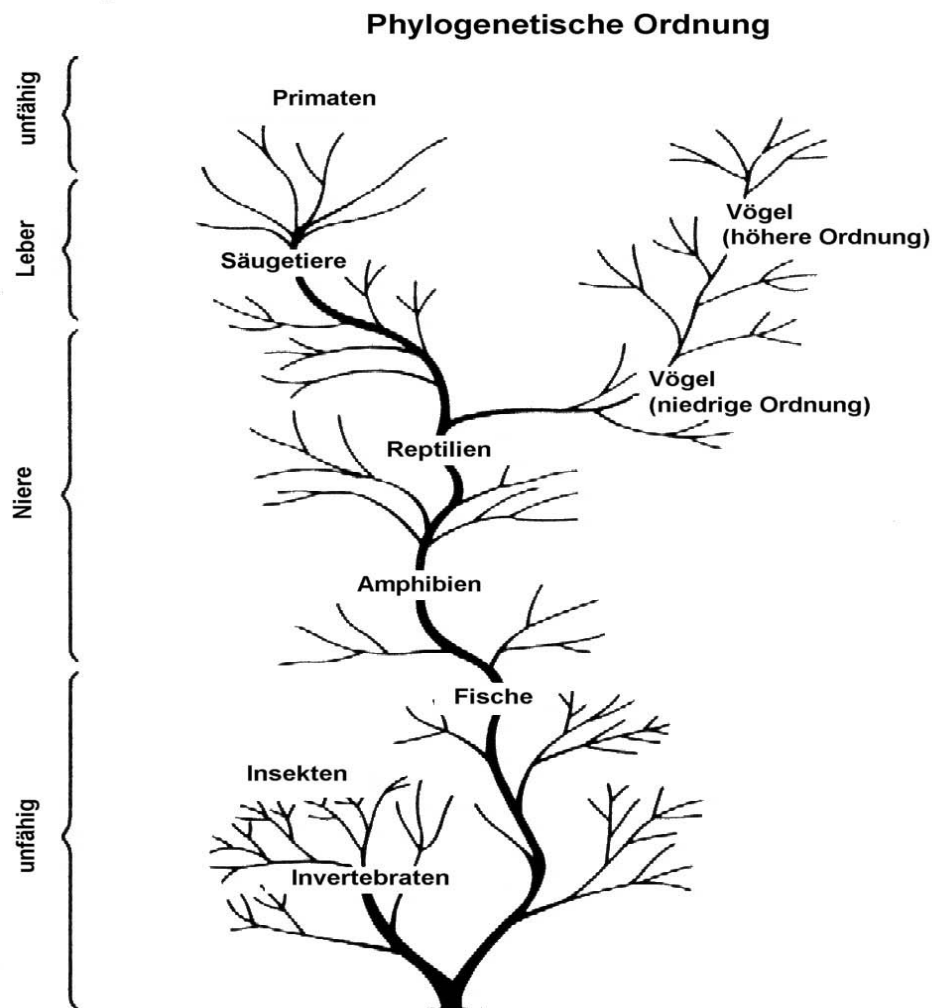


Abb. 32: Stammbaum der Vitamin-C-Synthese im Tierreich (Kretschmer 1981)

Aus der Sicht der Evolution muss die Beschreibung von Substanzen als Vitamine differenziert betrachtet werden (Jeness et al. 1980), denn nicht alle Vitamine sind für jeden Organismus gleichermaßen essenzielle Nahrungsbestandteile. Viele Tiere sind im Gegensatz zum Menschen zum Beispiel zur Ascorbinsäuresynthese fähig. Beim Menschen steuert Ascorbinsäure aber 30 % der antioxidativen Kapazität des Plasmas bei, d. h. die Ascorbinsäure hat einen Anteil am Wirkungsgrad der gesamten antioxidativ wirksamen Enzymsysteme und Substanzen von etwa 30 % (Benzie 2000). Schon alleine daraus wird die Abhängigkeit des Menschen von der Ascorbinsäurezufuhr offenkundig. Darüber hinaus erfüllt Ascorbinsäure eine Palette verschiedener Funktionen, die teilweise im Einzelnen noch nicht genau erforscht sind. Sollte also eine Substanz von einer Spezies selbst gebildet werden können oder findet diese Synthese nur unter bestimmten Bedingungen statt, ist für diese Substanz die Bezeichnung Vitamin im eigentlichen Sinne der Definition nicht mehr hundertprozentig zutreffend. Demzufolge muss die Bewertung einer Substanz als Vitamin aus der Sicht der Evolution speziesspezifisch erfolgen. Wenn eine Substanz für einen Organismus Vitamincharakter hat, muss sich dies in der Ernährungspraxis einer Spezies und somit in ihrem evolutiven Biographie ausdrücken.

Offenbar entfalten die meisten Vitamine oder ihre Vorstufen in jeder Zelle gleichartige Wirkungen; gleichgültig, ob sie von einer tierischen Zelle synthetisiert werden können oder nicht (Czihak et al. 1984). Vitamine sind im Blut und in Zellen bzw. Geweben präsent und erfüllen dort definierte Funktionen. Sie wirken meist als Coenzyme oder als Vorstufen von Coenzymen, werden im Verlauf biochemischer Prozesse in ihre Wirkform überführt und beteiligen sich oft an der enzymatischen Umsetzung diverser Substrate (Scriver 1985, Czihak et al. 1984). Die Bedeutung der Coenzyme bei evolutiven Prozessen wird in ihrer Funktion als Vermittler katalytischer Prozesse deutlich, die über Interaktionen mit geeigneten Apoenzymen (Polypeptiden in Tertiär- oder Quartärstruktur) einsetzen. Die Primärsequenz eines Polypeptids ist im Gegensatz zu Coenzym- und Substratstrukturen durch Mutationen gefährdet, da die Synthese der Polypeptidstrukturen unter der Kontrolle eines oder mehrerer Genabschnitte steht. Wenn Mutationen zu Änderungen im Phänotyp des Polypeptids führen, ist durch die entstehende Strukturveränderung zugleich die spezifische Bindung zwischen Coenzym und Apoenzym gefährdet. Entsprechend könnten Mutationen die optimale sterische Anordnung von Polypeptid, Coenzym und Substrat und damit die Aktivität des

Holoenzym beeinflusst haben, was den Eintritt selektiver Prozesse zur Folge gehabt haben kann.

Auch die Coenzym-Homöostase mag eine Rolle in der Evolution heterotropher Organismen gespielt haben. Z. B. muss ein wasserlösliches Vitamin, das als Coenzym fungiert, zunächst das Zellinnere erreichen, bevor es seine spezifischen intrazellulären Funktionen im Verbund mit den Apoenzymen erfüllen kann. Dies ist nur möglich, wenn es die Lipiddoppelschicht von Körperzellen permeiert, was über spezifische, z. T. energieverbrauchende Transportsysteme zu erzielen ist. Die Transportmoleküle bestehen aus Polypeptidketten, deren Struktur entweder ein bestimmtes Gen oder im Falle heteropolymerer Trägermoleküle mehrere Genen codieren (Scriver 1985). Da ein gerichteter Transport eine geordnete Homöostase sichert, dürften auch Mutationen in Genabschnitten für Transportmoleküle selektive Prozesse angeregt haben, die wenigstens z. T. Einfluss auf den Fortbestand einer Spezies hatten. Zusammengefasst lässt sich mutmaßen, dass sich nicht-letale Mutationen im Bereich von Genen, deren Produkte eine Rolle im Vitamin- bzw. Coenzymstoffwechsel spielen, in Änderungen des Ernährungsverhaltens oder im Wechsel von Ernährungsstrategien einer Spezies manifestierten und letztlich die Evolution voran trieben.

Wie erwähnt, hat Ascorbinsäure (Vitamin C) für den Menschen im Gegensatz zu vielen anderen Plazentatieren den Rang eines Vitamins, da der Mensch nicht über die entsprechende Enzymausstattung zur Vitamin-C-Synthese verfügt (Jenness et al. 1980). Im Gegensatz dazu kann die vollständige Synthese des Cholecalciferol (Vitamin D bzw. Calcio) im humanen Organismus stattfinden. Es kann im Zuge einer photochemischen Reaktion im subkutanen Gewebe des Menschen gebildet und in hepatisch und renal lokalisierten Reaktionsschritten in seine terminale Wirkform, das Calcitriol, überführt werden. Dieses erreicht über den Blutweg oder per Diffusion im Interstitium seine Zielzellen, um dort seine Signalwirkungen zu vermitteln. Der letzte Syntheseschritt trägt alle Merkmale einer Hormonsynthese, auch der Wirkmechanismus gleicht dem der Steroidhormone. Aus diesem Grunde erfüllt Calcio strenggenommen nicht die Anforderungen an ein Vitamin (De Luca et al. 1990). Insofern ist die eindeutige Trennung von Hormonen und Vitaminen auf der Basis ihrer physiologischen Eigenschaften und Wirkungsspektren beim Menschen schwierig. Calcio erwirbt jedoch die Merkmale eines Vitamins, wenn sich der Mensch dem Sonnenlicht, genauer der ultravioletten Strahlung, nicht aussetzt (Friedrich 1987). Als Schlussfolgerung ist also

festzustellen, dass die Vorfahren des Menschen in einem Vitamin-C-reichen Umfeld gelebt haben und mit Sonnenlicht in Kontakt gekommen sind bzw. entsprechende Nahrungsquellen verzehrt haben mussten, die ihren Bedarf an Vitamin C und D deckten.

Eventuell verfügen auch andere, bislang als Hormone definierte Substanzen, über die Eigenschaften eines Vitamins. So nähren Untersuchungen zu den Eigenschaften und Wirkspektren der Thyroidhormone bei Invertebraten und Vertebraten den Verdacht, dass sie vitaminähnliche Effekte erzielen. Da enteral lokalisierte Bakterien Thyroidhormone metabolisieren, ist wahrscheinlich, dass Wirbeltiere über tierische Nahrungsquellen (Wirbellose, Wirbeltiere) Thyroidhormone aufnehmen. Vermutlich komplementiert die Zufuhr jodhaltiger Proteine, nicht-konjugierter und konjugierter Jodthyronine oder Jodthyrosine in Grenzen die endogene Thyroidhormonsynthese. Eine unerwartet hohe nutritive Thyroidhormonzufuhr wird in peripheren Säugetiergeweben autoregulatorisch über dejodierende Enzyme ausgeglichen. Daneben interagieren Thyroidhormone mit nukleären Rezeptoren und erfüllen wichtige regulatorische Funktionen. Schließlich ist auch nicht auszuschließen, dass das nutritive Angebot exogener Thyroidhormonquellen zur Entwicklung des Thyroidhormonstoffwechsels und der Jodsparmechanismen von Wirbeltieren wie Wirbellosen beigetragen hat. Daher lassen sich Thyroidhormone ebenso wenig als klassische Hormone betrachten wie sich Vitamin D in die Reihe der Vitamine einfügt (Eales 1997).

Seit einiger Zeit steht Vitamin C im Zentrum multidisziplinärer Forschungsprogramme; diese schließen seine Rolle als Einflussfaktor auf die Humanevolution ein, um aufschlussreiche Argumente für seinen Stellenwert in der Ernährung des Menschen zu sammeln und einen Überblick über seinen Nutzen für die Gesundheit zu gewinnen.

Ascorbinsäure ist in Mikroorganismen nicht nachweisbar. Gleiches gilt für Insekten, Wirbellose und Fische (Chatterjee 1997). Im Gegensatz dazu stellt Ascorbinsäure in Säugetiergeweben eine der wichtigsten wasserlöslichen antioxidativen Substanzen dar. Viele Tiere können Vitamin C ($C_6H_8O_6$) aus seinem Ausgangssubstrat, der Glucose ($C_6H_{12}O_6$), in Eigensynthese herstellen (Chatterjee 1978). Die Synthese variiert bei Plazentatieren intraspezifisch, wird vermutlich genetisch kontrolliert und ist bei einigen Arten in ihrem Wirkungsgrad geschlechtsabhängig. Ferner scheint bei einigen Arten das Ausmaß der Ascorbinsäuresynthese saisonal zu variieren, während bei anderen die Verfügbarkeit von Vitamin C die Synthese nicht beeinflusst (Jenness et al. 1980).

Die Vitamin-C-Synthese ist bei den meisten Tieren im Cytosol und endoplasmatischen Retikulum der Leber- oder Nierenzellen lokalisiert (Bánhegyi et al. 1997). Als Ausgangssubstrat der Vitamin-C-Synthese dient die D-Glucose. Sie fließt in eine enzymatisch kontrollierte Reaktionskaskade ein, wird reduziert (L-Gulonsäure) und epimerisiert (L-Gulonolacton), um als Substrat der L-Gulono-Lacton-Oxidase (GLO) in Vitamin C überführt zu werden (Abb. 33) (Barja 1996). Den Spezies, die zur Vitamin-C-Synthese nicht fähig sind (eine relativ geringe Anzahl), fehlt nur das terminale Enzym zur katalytisch kontrollierten Vitamin-C-Eigenproduktion (Cathcart 1981). Sie verfügen aber wie Nicht-Mangelmutanten über Möglichkeiten, oxidierte Ascorbinsäure zu regenerieren. Eventuell hat dieser Recycling-Mechanismus bei Vitamin-C-Produzenten im Tierreich ökonomische Gründe (Energieersparnis), für Mangelmutanten dürfte er jedoch noch weit wichtiger sein (Bánhegyi et al. 1997).

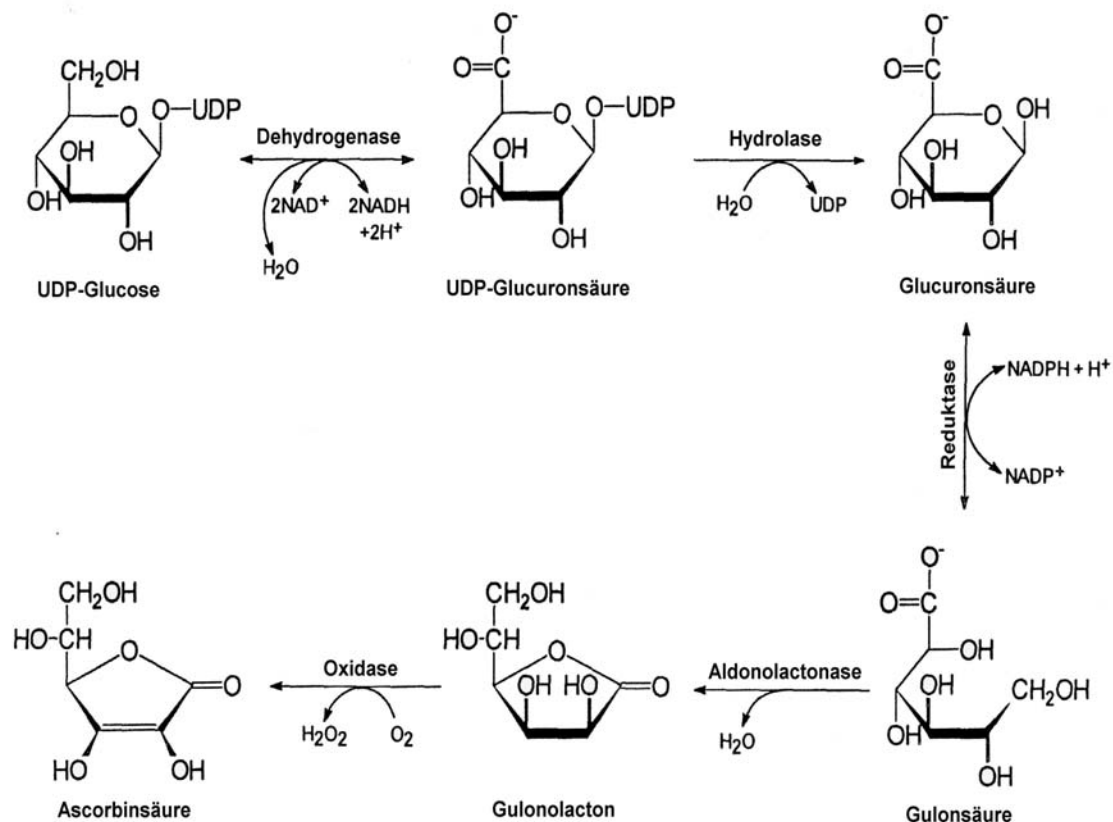


Abb. 33: Stoffwechselwege zur Ascorbinsäuresynthese bei Tieren (Bánhegyi et al. 1997)

Ascorbinsäure zählt zur Gruppe der starken Reduktionsmittel. Ihre Eignung als physiologischer Radikalfänger wird durch eine ganze Reihe von Argumenten gestützt. Sie ist leicht verfügbar, ubiquitär in allen intra- und extrazellulären Kompartimenten

nachweisbar, unterliegt einer homöostatischen Kontrolle, reagiert mit diversen ROS und kann regeneriert werden (Rose & Bode 1993). Die Oxidation der Ascorbinsäure zu Dehydroascorbinsäure verläuft über ein Zwischenprodukt, die intermediär entstehende Semidehydroascorbinsäure (Semi-DHA). Diese drei chemischen Formen des Vitamin C stellen ein reversibles Redoxsystem dar (Hanck & Weber 1998). Die Reduktion der Dehydroascorbinsäure hat zum Ziel, eine de novo Synthese der Ascorbinsäure unnötig zu machen. Sie erfolgt zum einen in einer nicht-katalytischen, zum anderen in einer enzymatischen Reaktion (Bánhegyi et al 1997). Das bekannte nicht-enzymatische Recycling auf Kosten des Glutathions ist in vielen Säugetiergeweben nachweisbar (Winkler 1994). Erst in der jüngeren Vergangenheit ließ sich Semidehydroascorbinsäure in zellulären wie auch subzellulären Strukturen nachweisen (Diliberto et al. 1982, Wells et al. 1990, Wells & Xu 1994). Eventuell besteht sogar eine enge evolutive Beziehung zwischen dem Glutathion und dem aeroben Stoffwechsel von Eukaryonten, die sich durch die Schutzfunktion von Glutathion gegenüber der Sauerstofftoxizität begründet (Fahey & Sundquist 1991);

Der Wegfall der körpereigenen Vitamin-C-Produktion beim Menschen hatte vermutlich zur Folge, dass die Effekte freier Radikale nicht ausreichend kompensiert werden konnten. Die Mutationsraten erhöhten sich daraufhin, wobei vermutlich die Art der Erbgutveränderungen den Verlauf der Humanevolution geprägt hat. Es ist nicht auszuschließen, dass sie beim Erwerb von adaptiven Eigenschaften an Veränderungen ihres natürlichen Umfelds eine Rolle spielten und gegebenenfalls einen evolutiven Nutzen boten (Challem 1997).

Das für die Synthese von L-Gulono-Lacton-Oxidase (GLO) verantwortliche Gen wurde bei sehr frühen Vertretern der Primaten- bzw. der Hominidenlinie aus ungeklärten Gründen vor ungefähr 45 Mio Jahren inaktiviert (Nishikimi & Yagi 1991, Nishikimi et al. 1994). Diese Datierung resultiert aus der Tatsache, dass Prosimiae (Halbaffen) im Gegensatz zu Alt- und Neuweltaffen (Catarrhini, Schmalnasenaffen bzw. Platyrrhini) über ein funktionsfähiges GLO-Gen verfügen. Es muß also vor der evolutiven Aufspaltung von Alt- und Neuweltaffen vor 35 - 45 Mio Jahren und nach der Abspaltung von Prosimiae und Simiae vor 50 – 65 Mio Jahren inaktiviert worden sein (Nishikimi & Yagi 1996). Nach vergleichenden Befunden aus der Molekularbiologie neueren Datums ging der GLO-Locus im humanen Genom aber nicht restlos verloren, sondern existiert als Pseudogen weiter (Nishikimi & Yagi 1996, Otha & Nishikimi

1999). Darüber hinaus zeigte die Gegenüberstellung der GLO-Nucleotidsequenzen von Ratten, Schimpansen, Orang-Utan, Makaken und dem Menschen neben Parallelen auch Unterschiede, die den Verwandtschaftsbeziehungen der untersuchten Spezies entsprechen. Je weiter die Ahnenreihe der Primatenlinie zurückverfolgt wird, desto größere Gemeinsamkeiten sind in ihren GLO-Nucleotidsequenzen festzustellen. So sind die Differenzen zwischen dem Schimpansen und dem Menschen relativ gering, die Analyse des GLO-Gens von Makaken (vgl. Abb 14) zeigte die größten Strukturabweichungen (Otha & Nishikimi 1999).

Möglicherweise wurde die Inaktivität des GLO-Gens durch zahlreiche nicht-selektive Mutationen hervorgerufen (Nishikimi & Yagi 1991). Theoretisch könnte sich dieser genetische Defekt im Rahmen der Strahlenexposition etabliert haben oder auf viralen Einflüssen beruhen (Nishikimi & Yagi 1991, Challem 1997). Diskutiert wird ein Retrovirus, der zur Mutation des GLO-Gens fähig sein soll. Tatsächlich beeinflussten Retroviren die Evolution der Altweltaffen und der Hominiden (Paselitz et al. 1995); die reverse Transkriptase agierte mehr als 3 Mrd Jahre als Vermittler von genetischen Veränderungen (Brosius & Tiedge 1995). Da viele Primatengenerationen in einem Vitamin-C-reichen Umfeld lebten, blieb der Defekt am GLO-Gen ohne Konsequenzen. Der Virus verschaffte sich aber evolutive Vorteile, indem er Nachfolgepopulationen der Primatenlinie für Infektionen anfällig machte, d. h. nachfolgenden Virusgenerationen eine Möglichkeit zur „Arterhaltung“ gab (Challem 1997).

Der Ascorbinsäurebedarf könnte ebenso als Regulativ zur Steuerung der Fertilität einer Population gedient haben. In Zeiten der Nahrungsknappheit nimmt die Aufnahme von Ascorbinsäure in allen Altersgruppen ab, was sich in einer ansteigenden Morbiditäts- und Mortalitätsrate vor allem der älteren Gruppenangehörigen ausdrückt (Millar 1992). Vom theoretischen Standpunkt aus könnten in diesem Zusammenhang neben anderen Einflussfaktoren die Wirkspektren der ROS wesentlich zum Tragen kommen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Effizienz antioxidativer Schutzsysteme mit dem Alter abnimmt (ein Zustand, der durch den Nahrungsmangel verschärft wird) und dadurch ROS-Schäden an biologischem Material verursachen werden, die mit zunehmendem Alter akkumulieren (Ames 1993). Dies könnte die Ausgangsbasis radikal-assoziiierter Erkrankungen, wie z. B. Arteriosklerose, sein, die nachweislich nicht nur beim Menschen, sondern auch bei anderen Primaten vorkommt. Allerdings kann momentan nicht entschieden werden, ob es sich bei ROS-assoziierten Erkrankungen tatsächlich um

primäre oder eher sekundäre Phänomene der Wirkungen von ROS handelt (Muggli 1993). Hier ließe sich die Gültigkeit der „free radical theory of aging“ annehmen, die besagt, dass die Lebensspanne eines Individuums über das lebenslange quantitative Aufkommen von ROS begrenzt wird. Allerdings berücksichtigt diese Theorie nicht, dass eine Zufuhr von Antioxidanzien die Lebenserwartung von Säugetieren *nicht* unbedingt verlängert (Blumberg & Halpner 1999).

Auf der Basis heutiger Erkenntnisse ließe sich ein Szenario entwerfen, das Metaboliten des oxidativen Stoffwechsels eine Rolle als Einflussfaktor auf die Mortalität zuordnet: Nach dem Verbrauch der natürlichen Antioxidanzien wie Vitamin C in Mitochondrien reduziert sich die mitochondriale biologische Leistung. In der Folge nimmt das energieabhängige biologische Ordnungsgefüge Schaden, wodurch die fein abgestimmte Kontrolle über die Funktion verschiedener Enzymapparate verloren geht und in der Regel destruktive Stoffwechselwege eingeleitet werden. Es setzen also Prozesse der sich gegenseitig bedingenden Unordnung ein, die u. a. die ROS-Bildung anregen. Der Ablauf dieser dynamischen Reaktionskaskaden ist mit „Leben“ nicht mehr vereinbar (Nohl & Staniek 1997).

Es wurden Theorien formuliert, wonach der vorzeitige Tod älterer Gruppenmitglieder in einer Population aus evolutionsbiologischer Sicht Vorteile hätte bieten können, die zunächst nicht augenfällig sind. Wenn eine geringe Ascorbinsäurezufuhr auf Grund einer Nahrungsknappheit selektiv die Morbiditäts- und Mortalitätsrate älterer Gruppenmitglieder ansteigen ließ, wurden die verbliebenen Nahrungsressourcen eher jüngeren Altersklassen zugänglich. Dies sicherte nicht nur deren Überleben, sondern schaffte im Anschluss an die Rekonstitution von Vitamin-C-reichen Nahrungsquellen die Voraussetzungen für eine rasche Erholung der Populationsstärke mit niedrigerem Durchschnittsalter (Millar 1992). Dies widerspricht der Tatsache, dass höhere Antioxidanzienzufuhren *nicht* lebensverlängernd wirken (Blumberg & Halpner 1999). Das heisst, ein kurzfristiger Mangel an Ascorbinsäure kann zwar eine Reduktion einer Population herbeigeführt - vielleicht sogar die Anfälligkeit für Krankheiten (nahe liegend sind Mangelkrankheiten) vermittelt haben -, über grosse Evolutionszeiträume betrachtet ist dieser Effekt aber zu vernachlässigen. Die Funktion der Ascorbinsäure beschränkt sich nämlich nicht nur auf ihre Eigenschaft als Antioxidanz. Daher haben jüngere Populationen unter einem Ascorbinsäuremangel, der zum Tod führen konnte, ebenso zu leiden. Jüngere Populationen waren gegenüber Ascorbinsäuremangel weder

widerstandsfähiger (genetische Prädisposition) noch konsumierten sie andere Nahrungsquellen, da diese ja nicht genügend zur Verfügung standen oder ganz fehlten. Selbst wenn dies der Fall wäre, ist nicht schlüssig nachzuvollziehen, weshalb ältere Gruppenmitglieder zugunsten jüngerer auf den Konsum alternativer Nahrungsquellen verzichten sollten. Ältere Gruppenmitglieder hatten innerhalb der Gruppe ja auch ihre soziale Funktion (Großmutter) (vgl. Kap. 5.2.5.1.1 S 70). Ein Ascorbinsäuremangel auf Grund einer Nahrungsknappheit alleine kann also nicht die Evolutionsrichtung der humanen Ahnen entscheidend bestimmt haben.

Weitere mögliche Schlussfolgerungen zum Stellenwert von Vitamin C in der Evolution des Menschen lassen sich im Zusammenhang mit dem Vitamin-C-Metabolismus bei Säugetieren ziehen. Manche Säugetiere können bei Bedarf zur Abwehr von ROS ihre Ascorbinsäureproduktion erhöhen, ein Syntheseschritt, der reduziertes Glutathion erfordert (Bánhegyi et al. 1996). So ließ sich an Mäusen zeigen, dass sich die Synthese der beiden antioxidativ wirksamen Substrate anscheinend gegenseitig bedingt. Ein niedriger Ascorbinsäurespiegel scheint Signalwirkungen für eine erhöhte Glutathionsynthese zu haben, umgekehrt führt ein Glutathiondefizit zur Intensivierung der Ascorbinsäuresynthese (Meister 1992). Wenn die Aufnahme von Ascorbinsäure nicht reduziert war, muss sich der Aktivitätsverlust des GLO-Gens und damit der Ausfall der Ascorbinsäuresynthese nicht auf die Verfügbarkeit von reduziertem Glutathion ausgewirkt haben (Bánhegyi et al. 1997). Wenn in Betracht gezogen wird, dass die Synthese von Ascorbinsäure und reduziertem Glutathion metabolische Kosten verursacht und die exogene Zufuhr von Vitamin C Energie für andere biochemische Leistungen freisetzt und zugleich endogene Antioxidanzien wie Glutathion konserviert, lässt sich unter energetischen Aspekten die Erhaltung dieses Gendefekts im Verlauf der Evolution erklären.

Zur Kontrolle der ROS-Wirkungen beschreiten Primaten alternative Wege. Sie nutzen das antioxidative Potenzial verschiedener Substrate, die diversen Stoffwechselwegen entstammen (Bánhegyi et al. 1997). Unter den Säugetieren fehlt nur dem Menschen und großen Affenarten die Fähigkeit, Harnsäure (terminales Stoffwechselprodukt des Purinmetabolismus) in Allantoin umzuwandeln (Becker & Roessler 1995). Im Laufe der Humanevolution ist als Folge einer ganzen Reihe von Mutationen der Harnsäurespiegel im Plasma deutlich angestiegen; ganz im Gegensatz zu Prosimiae oder anderen Spezies aus der Reihe der Säugetiere. Diese Zunahme der Harnsäurekonzentration bis an die

Grenze ihrer maximalen Löslichkeit steht eventuell in direktem Zusammenhang mit dem Verlust der Vitamin-C-Synthesekapazität. Dafür sprechen ihre im Vergleich zum Vitamin-C-Spiegel hohe Plasmakonzentration (etwa 300 $\mu\text{mol/l}$) und ihre ausgeprägten antioxidativen Eigenschaften, die durch die chemische Struktur (Hydroxylgruppen) der Harnsäure vermittelt werden. Sie stellt somit einen wichtigen Faktor im antioxidativen Schutzsystem des Menschen dar, kann aber nicht das antioxidative Wirkspektrum des Vitamin C imitieren (Ames et al. 1981).

Ein weiteres antioxidativ wirksames Stoffwechselprodukt des humanen Organismus ist Bilirubin. Der Mensch und die heutigen Vertreter der Primatenlinie scheiden im Gegensatz zu den meisten Säugetieren nicht etwa Biliverdin als Endprodukt des Porphyrinstoffwechsels aus, sondern Bilirubin (Chowdhury et al. 1995). Der erwachsene Mensch produziert pro Tag etwa 300 mg Bilirubin. Aufgrund seiner molekularen Struktur ist es in hydrophilen Medien kaum löslich, weshalb sein Transport im Blutstrom durch die Bindung an Albumin vermittelt wird. Unter physiologischen Bedingungen bewegt sich seine Konzentration im Plasma zwischen 5 und 20 $\mu\text{mol/l}$ (Stocker et al. 1990). Die NADPH-abhängige metabolische Umsetzung des Biliverdins zu Bilirubin scheint paradox, zumal das reduzierte Folgeprodukt potenziell toxisch wirkt. Daher ist der Sinn der Biliverdin-Reduktion zunächst nicht nachvollziehbar, zumal es im Gegensatz zu Biliverdin auch noch in energieintensiven Schritten konjugiert werden muss, bevor es in die Gallenflüssigkeit entlassen werden kann. Eventuell liegt der biologische Sinn ebenfalls in seiner antioxidativen Kapazität, die insbesondere bei niedrigen (physiologischen) Sauerstoffpartialdrücken ($< 2\%$) ausgeprägt ist. Bilirubin übertrifft unter diesen Bedingungen die antioxidative Potenz des α -Tocopherols (Stocker et al. 1987). Es ist denkbar, dass es in Kooperation mit Vitamin E peroxidative Prozesse unterbricht, die in lipophilen Medien (z. B. biologische Membranen) ihren Ausgang nehmen (Stocker et al. 1990).

Um die durch den Verlust der GLO-Aktivität entstandene Lücke im Spektrum der antioxidativen Abwehrmechanismen zu kompensieren, bietet sich eine Intensivierung enzymatischer Wirksysteme an; tatsächlich weisen Spezies ohne GLO-Aktivität wie die Primaten und Meerschweinchen eine mehr als doppelt so hohe Aktivität der Superoxiddismutase (SOD) auf als Säugetiere wie Rinder und Schafe bzw. Reptilien (Frösche) oder Amphibien (Kröten) mit GLO-Aktivität. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um eine Antwort der Natur (Chatterjee 1997). Die SOD kann das Wirkspektrum

von Ascorbinsäure allerdings nur in Grenzen ersetzen (Nandi et al. 1997). Im Gegensatz zur SOD schränkt die Ascorbinsäure nicht nur die Wirkungen von Superoxidanionen und Singulett-Sauerstoff-Radikalen ein, sie verhindert ebenso P_{450} -vermittelte peroxidative Prozesse an mikrosomalen Membranlipiden und bewahrt Proteine vor oxidativen Schäden (Chatterjee 1997).

5.3.2.2.2 Sekundäre Pflanzenstoffe

Sekundäre Pflanzenstoffe sind Substanzgruppen, die nicht dem Primärstoffwechsel einer Pflanze entstammen, wie es z. B. bei Kohlenhydraten der Fall ist. Diese Substanzgruppen werden nur in bestimmten Geweben bzw. Organen in den unterschiedlichen Entwicklungsstadien einer Pflanze gebildet. In dieser Funktion dienen sie der Pflanze z. B. als Farbgeber und informieren den Konsumenten über den Reifezeitpunkt einer Frucht und damit über den möglichen Nährstoffgehalt. Daneben können sie aber auch das Gegenteil bewirken, also vor dem Abfressen durch potenzielle Konsumenten oder vor Pflanzenschädlingen schützen. Sekundäre Pflanzenstoffe sind demzufolge als Faktoren zu interpretieren, die die Nahrungsauswahl beeinflusst haben. Verstärkt wird dieser Eindruck dadurch, dass einige Begleitsubstanzen aus der Gruppe der sekundären Pflanzenstoffe auch als Toxine oder Inhibitoren von Verdauungsprozessen gewirkt und damit Interaktionen von Pflanzen und Herbivoren geprägt haben könnten (Rosenthal & Berenbaum 1991). Dies gilt sehr wahrscheinlich auch für die Vorfahren des Menschen und der Primaten. Die Vorläuferspezies des Menschen bzw. der Primaten schwächten die Wirkungen der sekundären Pflanzenstoffe ab, indem sie entweder sensorischen Fähigkeiten und Abwehrmechanismen entwickelten oder Techniken (u. a. Verhaltensstrukturen) einsetzten, um die Konzentrationen an sekundären Pflanzenstoffen im Nahrungsmittel zu reduzieren (Watzl & Leitzmann 1999, Lambert 1998). Aus der Sicht der Evolution ist der Verzehr dieser „Nahrungsbegleitstoffe“ also ein zweiseitiges Schwert. Erst seit wenigen Jahren wird zunehmend erkannt, dass vom Konsum sekundärer Pflanzenstoffe für den Menschen gesundheitsfördernde Effekte ausgehen (Tab. 8).

gesundheitliche Wirkungen Sekundärer Pflanzenstoffe	Carotinoide	Phytosterine	Saponine	Glucosinolate	Polyphenole	Proteaseinhibitoren	Monoterpene	Phytoöstrogene	Sulfide	Phytinsäure
antikanzerogen	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
antimikrobiell			×	×	×				×	
antioxidativ	×				×	×		×	×	×
antithrombotisch					×				×	
immunmodulierend	×		×		×				×	×
entzündungshemmend					×				×	
blutdruckregulierend					×				×	
cholesterinsenkend		×	×	×				×	×	×
blutzuckersenkend					×	×				×

Tab. 8: Gesundheitliche Wirkungen sekundärer Pflanzenstoffe (Watzl 1996)

Die Daten zu den gesundheitsbezogenen Wirkspektren von sekundären Pflanzenstoffen reichen heute allerdings für eine abschließende Bewertung nicht aus. Sie stammen aus Studien an Nutztieren oder aus In-vitro-Untersuchungen, die sich nicht direkt auf den Menschen übertragen lassen, zumal auch ihre Stoffwechselwege im Einzelnen nicht bekannt sind (Ausnahme: Fremdstoffmetabolismus). Auch bezüglich der Gehalte an sekundären Pflanzenstoffen in Nahrungsmitteln klaffen grosse Wissenslücken. Bekannt ist, dass diese in Abhängigkeit von Wachstums- und Lagerbedingungen schwanken und ihre Wirkungen (positiv oder negativ) sich nach der Zufuhrmenge richten.

Die Herkunft der mehr als 20.000 verschiedenen Substanzen aus der Reihe der sekundären Pflanzenstoffe reicht vermutlich bis weit in die Anfänge evolutiver Prozesse zurück (Waterman 1992). Ihre Bezeichnung geht auf ihre Synthesewege zurück, die oft von Acetyl-CoA oder Aminosäuren ausgehen und von Enzymen bzw. -systemen katalysiert werden, die sich von Enzymkomplexen primärer Stoffwechselwege ableiten. (Hunter 1992, Cavalier-Smith 1992). Es ist denkbar, dass der Sinn ihrer Synthese darin besteht, den Verzehr ihrer Produzenten zu vermeiden, indem sie mit spezifischen Rezeptoren dieser Organismen interagieren (Stone & Williams 1992). Dies würde

erklären, weshalb Organismen, die sich dem Konsum durch andere Individuen durch eigene Mobilität nicht entziehen können (Cavalier-Smith 1992), oder Lebewesen, die über ein schwach ausgebildetes oder gar kein Immunsystem verfügen, diese Substrate in verschiedenen hohen Konzentrationen herstellen (Maplestone et al. 1992).

Es ist schwierig zu beurteilen, welchen Einfluss die chemisch sehr uneinheitlichen sekundären Pflanzenstoffe auf die Ernährung verschiedener Spezies und des Menschen im Verlauf der Evolution hatten. Insbesondere die Frage nach ihrer Rolle als Einflussfaktoren auf die Nahrungsauswahl ausgestorbener Individuen ist äußerst schwer zu beantworten. Diese Probleme erwachsen schon aus der Tatsache, dass sie keineswegs bei jeder Spezies identische Funktionen haben oder Wirkungen erzielen, also nicht in jedem Fall Steuerungselement der Nahrungsauswahl sind (Glander 1982, Janzen 1979). Dies liegt daran, dass Säugetiere direkte oder indirekte Strategien entwickelten, um die Effekte sekundärer Pflanzenstoffe abzumildern oder zu egalisieren. Die verschieden ausgeprägte Toleranz der Primaten gegenüber sekundären Pflanzenstoffen hatte Einfluss auf deren saisonale Geniessbarkeit der Nahrung und war damit richtungsweisend für die Struktur des Nahrungsangebots (Lambert 1997). Ein Beispiel könnten Blätter und unreife oder „grüne“ Früchte darstellen (McKey 1979, Waterman 1984), deren Gehalte an sekundären Pflanzenstoffen abhängig von den Vegetationszeitpunkten variierten und nur denjenigen Spezies einen energetischen Nutzen brachten, die zur Detoxifizierung sekundärer Pflanzenstoffe fähig waren.

Sekundäre Pflanzenstoffe lassen sich nach verschiedenen Gesichtspunkten gruppieren. Im Folgenden werden von den vielfältigen Substanzklassen sekundärer Pflanzenstoffe zwei Kategorien vorgestellt, die insbesondere für Herbivoren von Bedeutung sind: Substanzen, die sich negativ auf die Physiologie des Organismus auswirken (Alkaloide) und Substrate, die Assimilationsprozesse behindern (Polyphenole).

Alkaloide sind in Pflanzen nur in minimalen Konzentrationen enthalten. Wenn sie aber vom Gastrointestinaltrakt resorbiert werden, reichen diese Mengen aus, um den Stoffwechsel ihrer Konsumenten negativ zu beeinflussen (Richard 1985). Daher haben Säugetiere Strategien entwickelt, um die Effekte von Toxinen zu kompensieren. Entweder sie nutzen die Stoffwechselaktivität der Darmflora, die die körperfremden Substrate fermentieren, bevor bzw. wenn diese überhaupt resorbiert werden, oder sie

verfügen über Enzymsysteme, die sich zum Abbau der Toxine eignen (Freeland & Janzen 1974, Kay & Davies 1994).

Die meisten Primaten haben nur einen einkämmrigen Magen (Milton 2000a, 1993). Dort kann aber eine mikrobielle Fermentation von Alkaloiden nicht einsetzen. Die Nährstoffe und möglichen Toxine erreichen über die Portalvene die Leber. Die mikrosomalen Enzymsysteme der Leber werden über ihren Kontakt mit den Toxinen induziert und überführen diese in eine chemische Form, die sie für die Ausscheidung vorbereitet. Der kritische Punkt in diesem Prozess ist die Kontaktzeit der Toxine mit den mikrosomalen Enzymsystemen in der Leber. Je länger der Chymus im Jejunum und Ileum verbleibt, desto größer sind die Resorptionsraten von Toxinen. Auch die Interaktionszeiten mit detoxifizierenden hepatischen Enzymsystemen wächst. Demzufolge nimmt auch die Biotransformationsrate der Toxine zu. Bei einem schnelleren Durchsatz des Nahrungsbreis würden Pflanzeninhaltsstoffe den Dickdarm erreichen, bevor eine Detoxifizierung eingetreten ist, was mit negativen Folgen für den Konsumenten verbunden wäre (Lambert 1997). Demzufolge muss die Nahrung von Primaten mit einkämmrigen Magen relativ niedrige Konzentrationen an Alkaloiden enthalten.

Ein Paradebeispiel für ein detoxifizierendes mikrosomales Enzymsystem stellt das Enzymsystem P_{450} dar, das in den Leberzellen lokalisiert ist. Nach ihrer Resorption erreichen die Nahrungsinhaltsstoffe und Toxine wie z. B. die einiger sekundärer Pflanzenstoffe die Leber. Dort interagieren die körperfremden organischen Substanzen mit mikrosomalen Enzymsystemen vom Typ P_{450} (mischfunktionelle Oxygenase) und werden in einer Phase-I-Reaktion oxidativ, reduktiv oder hydrolytisch verändert (Hodgson & Levi 1994, Lambert 1997). Dabei werden bei den Ausgangssubstanzen funktionelle Gruppen eingeführt oder freigelegt. Oft werden die Substanzen mit Hydroxylgruppen angereichert, wodurch polare Verbindungen entstehen (Abb. 34) (Watzl & Leitzmann 1995); eine Voraussetzung für die weitere Biotransformation der Substrate.

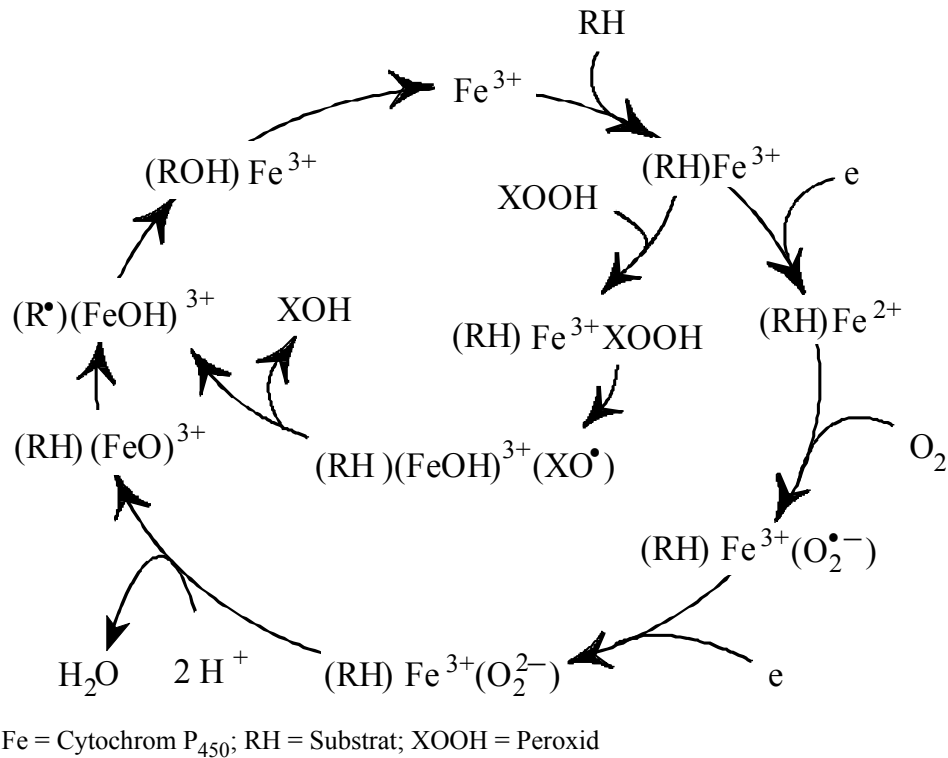


Abb. 34: Das Enzymsystem P₄₅₀ als Beispiel für eine Phase-I-Reaktion (mod. nach Siems 1998)

Die Produkte dieser Reaktion werden in einem nachfolgenden Reaktionsschritt (Phase-II-Reaktion) in wasserlösliche, exkretionsfähige Substrate wie Konjugate mit Glucuronsäure oder mit anderen physiologischen Substanzen überführt (Dauterman 1994). Phase-II-Reaktionen sind damit meist an der Entgiftung elektrophiler Substanzen beteiligt. Dabei kann ihre Aktivität wiederum durch sekundäre Pflanzenstoffe wie Polyphenole, Carotinoide und andere Substanzklassen aus der Reihe der sekundären Pflanzenstoffe gesteigert werden (Watzl & Leitzmann 1999).

Diese Reaktionskaskade der nachgeschalteten Phase-I- und Phase-II-Reaktionen hat aus der Sicht der Evolutionsbiologie eine besondere Bedeutung. Es wird sogar vermutet, dass die Enzymsysteme vom Typ P₄₅₀ evolutive Prozesse förderten. Phase I- und Phase-II-Reaktionen sorgten nämlich für die Ausscheidung unzähliger Fremdstoffe, die sich sonst im Körper angesammelt und ein Leben unmöglich gemacht hätten. Phase-I-Reaktionen sind aber nicht in jedem Fall mit positiven Effekten verbunden, da aus Phase-I-Reaktionen auch Produkte hervorgehen können, die toxisch sind. So besteht die Möglichkeit, dass Produkte aus der Phase-I-Reaktion an nukleophile Zentren der DNA binden, was sich auf einen Organismus im Sinne einer Zellentartung negativ auswirken könnte. Es wird aber vermutet, dass im Laufe der Evolution die positiven Effekte der beiden komplizierten Enzymsysteme weit überwogen (Nebert & Gonzales

1987). Sekundäre Pflanzenstoffe sind in der Lage, die Aktivität von Phase-I-Enzymen zu hemmen und gleichzeitig Phase-II-Enzyme sowohl zu hemmen als auch zu induzieren. Phase-I-Enzyme reagieren auf eine grössere Zahl verschiedener sekundärer Pflanzenstoffe als das nachgeschaltete Enzymsystem. Teilweise schränken einige Vertreter der sekundären Pflanzenstoffe (Thiozyanate, Isothiozyanate, Monoterpene, Indole, Sulfide) die Phase-I-Enzymaktivität ein und stimulieren zugleich die Metabolisierung der Produkte aus der Phase-I-Reaktion (Watzl & Leitzmann 1999).

Polyphenole umfassen eine Klasse sekundärer Pflanzenstoffe, die im Pflanzenreich weit verbreitet ist. Dazu gehören unterschiedliche Verbindungen, die auf der Grundstruktur des Phenols basieren (Leitzmann & Hahn 1996). Ihre Konzentrationen in Pflanzen sind von vielen Faktoren abhängig wie z. B. dem Alter der Pflanze oder dem Standort in ihrem natürlichen Umfeld. Polyphenole reduzieren die Effizienz der Verdauungsprozesse, d. h. sie setzen die Aktivität digestiver Enzyme herab (Hättenschwiler & Vitousek 1996), indem sie an Proteine binden, unlösliche Komplexe bilden und deren Verfügbarkeit für den Konsumenten reduzieren (Marks et al. 1988). Damit lässt sich die Dosisabhängigkeit ihrer Wirkungen erklären (Richard 1985), die bei parallelen Innovationen (spezifische Abwehrmechanismen) möglicher Konsumenten aber nicht in jedem Fall auftreten müssen. Dies erklärt, warum manche Primaten ihren Speiseplan nach dem Polyphenolgehalt im Nahrungsgut ausrichten (Stahl 1984), während andere Primaten und der Mensch das „Polyphenol-Problem“ gelöst haben. Bei letzteren wurden im Speichel prolinreiche Proteine identifiziert, die Polyphenole binden und daher deren Wirkungen abmildern (Lambert 1998). Dann müssen aber Gründe vorgelegen haben, weshalb auf den Verzehr von manchen Nahrungsquellen nicht verzichtet wurde, obwohl sie einen hohen Polyphenolgehalt aufwiesen und anscheinend die Entwicklung von Abwehrmechanismen notwendig machte. Dies lässt sich möglicherweise mit dem Nährstoffprofil polyphenolreicher Nahrungsquellen begründen. Ein Beispiel stellt das Blattwerk von tropischen Bäumen dar, das neben phenolischen Substanzen zugleich hohe Konzentrationen an Vitamin C enthält (Milton 1987).

Vor allem junge Blätter stellen einen wichtigen Bestandteil in der Ernährung von Primaten dar. Diese enthalten manchmal niedrigere Konzentrationen an Polyphenolen als ältere Blätter. Eine mögliche Erklärung besteht darin, dass junge Blätter für die

Pflanze weniger wertvoll sind als ältere, da die älteren Blätter für die Assimilation von Kohlenhydraten für reproduktive Pflanzenorgane (Wurzeln) sorgen. Deren Inhaltsstoffe können wiederum der Neubildung von Blättern dienen. Somit sorgen ältere Blätter für ein geregeltes Wurzelwachstum, was für die Nährstoff- und Wasserversorgung wichtig ist (Matsuki 1996). Sollten frühe Primaten keine Mechanismen entwickelt haben, die zur Neutralisierung oder Abschwächung der Wirkungen von Polyphenolen geeignet waren, blieb ihnen keine andere Wahl, als sich beim Blätterverzehr auf polyphenolarme Arten zu verlegen.

Wenn Alkaloide und Polyphenole stellvertretend für andere sekundären Pflanzenstoffe mit ähnlich negativem bzw. tolerablem Wirkungsspektrum stehen, könnte aus diesen Beobachtungen geschlossen werden, dass frühe Vertreter der Primaten- und der Hominidenspezies ihre Nahrungsauswahl in einer Weise gestalteten, die nur eine minimale Zufuhr an sekundären Pflanzenstoffen zuließ. Dies hätte erreicht werden können, indem

- zu jeder Zeit eine Vielfalt von Pflanzen aufgenommen wurde, um die Exposition gegenüber einem bestimmten Typus sekundärer Pflanzenstoffe so gering wie möglich zu halten,
- Pflanzen mit hohen Konzentrationen an sekundären Pflanzenstoffen nicht verzehrt wurden,
- qualitativ hochwertige Nahrungsquellen mit Inhaltsstoffen ausgewählt wurden, die durch ihren gemeinsamen Verzehr die Wirkungen von sekundären Pflanzenstoffen reduzierten (Stahl 1984).

Diese Beispiele stehen natürlich im krassen Gegensatz zu der heutigen Auffassung, dass im Allgemeinen von sekundären Pflanzenstoffen positive Wirkungen ausgehen. Hierfür könnte folgender Erklärungsansatz formuliert werden: Da die Nahrungsaufnahme mit der Zufuhr von sekundären Pflanzenstoffen untrennbar verbunden ist, ist denkbar, dass Mechanismen entwickelt wurden, die durch ihren Wirkungsgrad die Ausbildung negativer Konsequenzen durch den Konsum von Polyphenolen nicht zuließen, oder es wurden Verhaltensmuster entwickelt, die die Effekte von Polyphenolen entscheidend eingrenzten wie z. B. durch die Praxis einer abwechslungsreichen Kost. Dies entspricht einem generellen Prinzip der Evolution. Wenn eine Substanz einer Pflanze einen schädlichen Effekt auf einen Organismus ausübt, wird dieser innovative Strategien zur

Abwehr entwickeln. Da aber selbst die besten Abwehrmechanismen nicht fehlerlos arbeiten, ist wahrscheinlich, dass manche Primaten und der Mensch im Laufe der Evolution durch die Entwicklung spezieller physiologischer Mechanismen und/oder Verhaltensweisen gegenüber manchen sekundären Pflanzenstoffen eine gewisse Toleranz ausgebildet haben. Einige dieser sekundären Pflanzenstoffe hätten nicht nur toleriert, sondern eventuell auch Funktionen in der Physiologie des Menschen übernehmen können. Insofern wäre es vielleicht sinnvoll, sekundäre Pflanzenstoffe danach zu unterscheiden, wie sie in die Physiologie des Menschen eingreifen, d. h. ob von ihrem Verzehr negative oder positive Effekte ausgehen, und vor allem, in welcher Konzentration diese Effekte eintreten. Ein Beispiel wären Polyphenole, die die antioxidative Kapazität eines Individuums unterstützen. Ein zweites Beispiel wären Phytoöstrogene, die an humane Östrogenrezeptoren binden und die Knochenbildung unterstützen. Diese Befunde deuten einen positiven Effekt ihrer Zufuhr an, wenn die Substanzen in nutritiver Dosis, d. h. in sehr geringen Mengen mit der Nahrung aufgenommen werden. Eventuell hat sich im Verlauf der Evolution des Menschen eine „strategische Allianz“ zwischen Mensch und Natur (Nahrungsquelle) im Sinne einer Coevolution (wechselseitige, sich beeinflussende, korrelierende Evolutionstendenzen und Anpassungen) bilden können. Dementsprechend könnten die genannten beiden Beispiele und diejenigen Stoffe, die die Verdauungsvorgänge nicht stören und sich anscheinend positiv auf die Gesundheit auswirken, als nicht-nutritive Substanzen klassifiziert werden. Sollten vom Verzehr sekundärer Pflanzenstoffe Wirkungen ausgehen, die sich – aus welchen Gründen auch immer - negativ auf den humanen Organismus auswirken, z. B. die Prozesse der Verdauung stören oder im schlimmsten Fall sogar giftig sein können (Solanin), bietet sich an, diese chemischen Stoffklassen als anti-nutritiv zu bezeichnen. Diese hypothetische und grobe Einteilung der sekundären Pflanzenstoffe kann aber nur ein vorläufiger Schritt und ein Notbehelf zur Erfassung der Wirkungen sekundärer Pflanzenstoffe auf den humanen Organismus sein.

6 Die Rekonstruktion der Humanevolution im Spannungsfeld der Ernährung

Die Deckung der Nahrungsbedürfnisse bestimmt jegliches Handeln einer Lebensform und bildet seine Existenzgrundlage. Deswegen liegt nahe, dass der Nahrungserwerb eine der wesentlichen, zentralen Einflussgrößen in der Evolution der humanen Ahnenreihe gewesen sein muss. Vor diesem Hintergrund sind die Funktionen der Ernährung und der Stellenwert einzelner Nahrungsbestandteile in der Evolution des Menschen und der Primaten zu analysieren. Ferner steht die Frage im Raum, ob und inwiefern sich die Zufuhr von Nahrungsinhaltsstoffen in der Anatomie und Physiologie von Vorfahren des Menschen und seiner nahen Verwandten (Menschenaffen und andere Affenarten) widerspiegelt. Schließlich ist zu klären, ob zur Sicherung ihres Überlebens eine carnivore, herbivore oder omnivore Ernährungsweise im Vordergrund stand. Aus heutiger Sicht lässt sich nur feststellen, dass der Mensch bis heute in der Auswahl seiner Nahrungsquellen extrem flexibel geblieben ist.

Die Auseinandersetzung mit diesen Fragen wirft eine Reihe von Problemen auf. Dies trifft vor allem auf die Ermittlung der Ernährungsformen humaner Vorfahren zu. Die Modelle zur Rekonstruktion ihrer Ernährung basieren zum großen Teil auf einem Informations-Mix, das an nicht-humanen Primaten und archäologischen Dokumenten zur Lebensmittelauswahl erhoben wurde. Ferner beruhen sie auf Spuren an Zähnen, die Hinweise für die Nutzung bestimmter Nahrungsmittel(typen) liefern. Letztlich fließen Schlussfolgerungen ein, die in Analogie zu zeitgenössischen Jägern und Sammlern (rezente Naturvölker) gezogen wurden sowie Ergebnisse aus chemischen Analysen fossiler Knochen (Schoeninger 1989). Obwohl alle Methoden mit Problemen behaftet sind und Momentaufnahmen einer bestimmten Ernährungsweise wiedergeben, lassen sich wenigstens näherungsweise Hinweise auf eine Ernährungsform gewinnen. So sind z. B. mit Hilfe von Knochenanalysen Trends in der Ernährung früher Vorfahren nachvollziehbar. Sie beruhen auf dem Nachweis von chemischen Elementen, die vorzugsweise in pflanzlichen oder tierischen Nahrungsmitteln vorkommen. Eine vorwiegend pflanzen- bzw. fleischbetonte Kost müsste daher mit Hilfe von Knochenanalysen zu ermitteln sein. Einschränkungen erfährt dieses Verfahren aber durch die Tatsache, dass sich nicht alle chemischen Elemente in Knochen ablagern, sondern in Weichteilen, die nicht fossilieren. Ferner sind manche chemische Elemente nicht nur in pflanzlichem bzw. tierischem Material enthalten oder interagieren im

Verlauf resorptiver Prozesse, was die Aussagekraft von Knochenanalysen weiter einschränkt (Gilbert 1985).

Mithin ist also eine *exakte* Rekonstruktion der Ernährung humaner Vorfahren sehr schwierig und lässt die wichtigste Frage unbeantwortet: An welche Ernährungsform von welchem humanen Vorfahren ist der Mensch *de facto* angepasst? – Der Ernährungsweise des frühen *Homo sapiens*, des *Homo erectus*, des *Homo habilis*, der Australopithecinen oder derjenigen früherer Primaten (Hamilton 1987, Garn & Leonard 1989)? Die Bedeutung der Ernährungsthematik im Evolutionskontinuum des Menschen erhält also zusätzlich Gewicht durch die Tatsache, dass der direkte Vorfahre des Menschen bis heute nicht eindeutig definiert ist. Um festzustellen, ob und inwiefern der Mensch an eine spezifische Ernährungsform angepasst ist und wie diese aussieht, reicht die alleinige Erhebung von Befunden zur Rekonstruktion der Nahrung nicht aus. Sie muss durch die Erschließung anderer Datenquellen ergänzt werden (Stinson 1992).

Nachfolgend wird die Humanevolution auf der Basis des aktuellen Wissens um die Ernährung der humanen Vorfahren und die Tragweite alimentärer Einflüsse als Selektionsfaktoren diskutiert bzw. ihre mögliche Bedeutung für den phylogenetischen Werdegang des Menschen erörtert. In dieser Beziehung werden die richtungsweisenden Funktionen der Ernährung betrachtet, indem die potenzielle Rolle von Nahrungsangebot und –auswahl auf den Hominisationsprozess anhand von rezenten nicht-humanen und humanen Spezies dargestellt wird. Darüber hinaus wird die Bedeutung ausgewählter Nahrungsinhaltsstoffe für die evolutive Biographie des Menschen als indirekte und direkte Einflussfaktoren auf die Humanevolution erörtert. Letztlich werden anatomische und physiologische Eigenschaften des Menschen denen der genetisch engsten Verwandten (Primaten) gegenübergestellt, um deutlich zu machen, dass sich die Ernährungsweise einer Spezies in wesenseigenen Strukturen widerspiegeln kann. In diesem Fall wirkt sich nämlich die Ernährung *per se* nicht mehr nur als Selektionsfaktor aus, sondern auch als Einflussgröße auf einen gegebenen Selektionsdruck, der durch andere nicht-nutritive Variablen bestimmt wird. Damit wird deutlich, dass die Ernährung und die individuellen Merkmale der Primatenfamilie ein komplexes Faktorengeflecht bilden, dessen dynamischer Charakter deren evolutiven Werdegang prägte.

6.1 Die Ernährung als Mosaikbaustein der Humanevolution

Die Ernährung humaner Vorläuferspezies nahm direkt und indirekt Einfluss auf die Adaptionenprozesse des Menschen. Sie wirkte entweder als unabhängiger Stressor, der eine Anpassung erforderlich machte, oder die Ernährung verstärkte bzw. schwächte die Ausprägung anderer Stressfaktoren (z. B. die Schwere von Symptomen einer Krankheit) ab (Haas & Pelletier 1989). Insofern sind biologische Merkmale und Verhaltensmuster früher Hominiden als nutritive Adaptionen zu werten. Sie haben zur Bestandssicherung beigetragen, sofern von ihrem Erwerb ein Nutzen ausging (Mazess 1975).

6.1.1 Die Ernährung als Grundlage der biologischen Energiegewinnung

Der Evolutionsprozess des Menschen ist von ständigen Veränderungen seiner Umwelt begleitet und geprägt. Da diese direkt und indirekt auf das verfügbare Nahrungsangebot Einfluss nahmen, ist der Nahrungserwerb humaner Vorfahren eine Bestimmungsgröße seines Verhaltens. Alle Aktivitäten zur Nahrungsbeschaffung können als Bestandteile eines komplexen Faktorengflechts interpretiert werden, das insgesamt maßgeblich am evolutiven Erfolg der menschlichen Ahnenreihe beteiligt sind.

Die Verteilung von Ressourcen in der Natur ist eine der primären Determinanten bei Anpassungsprozessen über große Evolutionszeiträume (Kaplan & Hill 1992). Zu ihrer Erschließung als Nahrungsquelle standen vermutlich verschiedene Ernährungsstrategien zur Auswahl. Jede Anpassung an eine ökologische Nische führt zur Ausprägung von charakteristischen Körper- und Verhaltensmerkmalen. Diese stehen im Zusammenhang mit dem energetischen Aufwand zur Selbsterhaltung und Aktivität. So hat jeder Organismus das Bestreben, einen maximalen Nutzen aus der Nahrungszufuhr zu ziehen. Deshalb muss der (Energie)aufwand zur Sicherung der Ernährung möglichst niedrig gehalten werden. Hierbei spielt die Körpergestalt und -form eine wichtige Rolle. Eine Spezies wird nur dann eine Nahrungsquelle in ihren Speiseplan aufnehmen, wenn ihrem Erwerb pro Zeiteinheit ein genügend hoher Energiegewinn gegenübersteht (Gaulin & Kurland 1976).

Eine der wichtigsten Einflussfaktoren auf die Ernährung bzw. das Spektrum potenzieller Nahrungsquellen einer Spezies ist das Körpergewicht. Es korreliert bei Säugetieren eng mit dem Energieumsatz unter Ruhebedingungen (Grundumsatz). Diese Beziehung lässt sich mit Hilfe folgender Gleichung beschreiben (Kleiber 1961):

$$\text{Grundumsatz} = k \cdot (\text{Körpergewicht})^n$$

Bei Stoffwechselfmessungen an Tierarten verschiedener Größe schwankt der allometrische Koeffizient „k“ zwischen 3,3 und 4,1; bei Säugetieren und Primaten liegt er ziemlich genau bei 3,36 (Blaxter 1989). Der Wert des Exponenten „n“ bleibt aber fast konstant bei etwa 0,75. D. h., dass sich der relative Energieumsatz eines Säugetiers mit zunehmender Körpermasse reduziert. Bei einer Proportionalität zwischen Energieumsatz und Körpermasse würde die Gerade mit der Steigung 1 gelten, bei einer Proportionalität zwischen Energieumsatz und der Oberfläche einer Spezies die mit der Steigung 0,67 (Abb. 35) (Kleiber 1961).

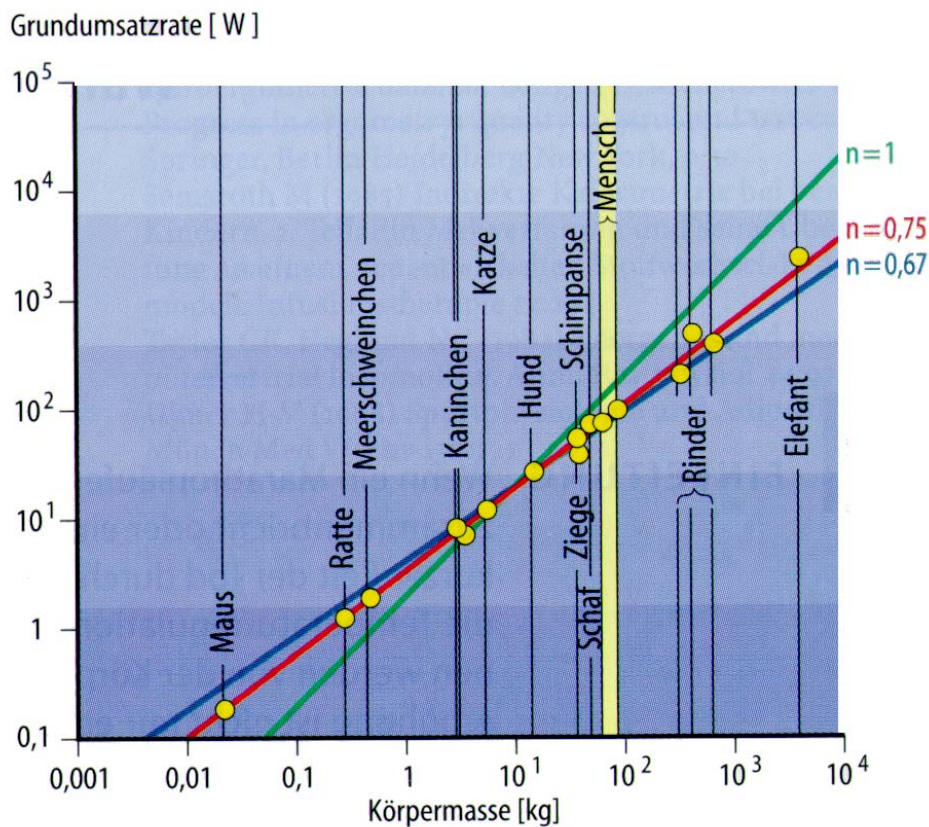


Abb. 35: Der relative Energieumsatz von Säugetieren (Kleiber 1961)

Dementsprechend nimmt mit zunehmender Körpergröße auch der Energiebedarf pro Gewichtseinheit ab. Dies liegt daran, dass sich bei Säugetieren mit zunehmender Masse auch die Zellgröße geringfügig verändert (Calder 1996), d. h. die Zellen großer Säugetiere konsumieren weniger Energie als diejenigen kleinerer Säugetiere, was unter

anderem mit der Mitochondriendichte im Verhältnis zur Körpermasse zusammenhängen könnte (McNab 1999). Dieses Phänomen lässt sich mit Hilfe einer mathematischen Funktion beschreiben, die die massenspezifische metabolische Stoffwechselrate (MSR) wiedergibt. Die Beträge variieren je nach Spezies.

$$\text{MSR} = \text{Grundumsatz pro Kg Körpergewicht} = k \cdot \text{Körpergewicht}^{-0,25}$$

Diese biologischen Gesetzmäßigkeiten drücken sich im Energiebedarf bzw. in der Energiezufuhr und der Nahrungsauswahl aus. Mit zunehmender Körpergröße wächst die Körperoberfläche quadratisch an, während das Körpervolumen mit der dritten Potenz zunimmt. Daher haben kleinere Tiere eine größere Oberfläche, die zum Wärmeverlust pro Zeiteinheit beiträgt, als große Tiere. Dies erklärt, weshalb sie mehr Energie zur Aufrechterhaltung ihrer konstanten Körpertemperatur verbrauchen (Kleiber 1961, Parra 1978, Martin 1990). Für die Nahrungsauswahl kleinerer Primaten bedeutet dies, dass sie Nahrungsquellen höherer Energiedichte verzehren müssen, während größere Primaten mit ihrem geringeren Energiebedarf pro Gewichtseinheit Nahrungsquellen konsumieren können, die entweder energieärmer sind oder eine höhere Verdauungsleistung erfordern (Leonard & Robertson 1994, Lambert 1997). Tatsächlich besteht unter Primaten eine Beziehung zwischen der Nahrungsqualität und der Körpergröße, d. h. mit wachsender Körpergröße nimmt die Qualität ihrer Nahrungsquellen ab (Sailer et al. 1985). Besonders Invertebraten zählen zum typischen Nahrungsspektrum kleiner Primaten (60 g – 1,5 kg). Größere Primaten (> 6 kg) fressen regelmäßig Blätter, während mittelgroße Primaten (1,5 – 6 kg) sich in erster Linie von Früchten ernähren, ihren Speiseplan aber mit Blättern ergänzen und auch kleinere Tiere verzehren (Kay & Covert 1984). Ab einem Gewicht von 1 kg wächst in der Ernährung von Primaten der Anteil energiereicher Früchte auf Kosten der Invertebraten an (Abb. 36) (Hladik 1981). Vermutlich haben diese Ernährungsstrukturen ihre Hintergründe in der Befriedigung des Energie- und Proteinbedarfs.

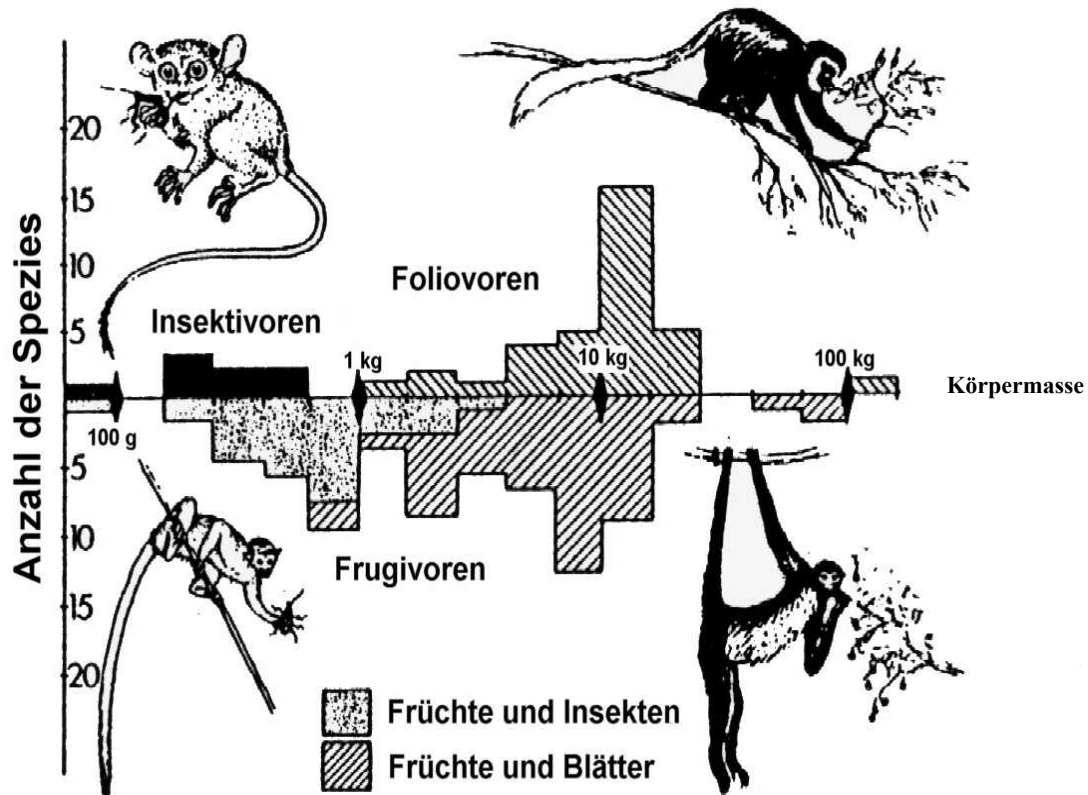


Abb. 36: Körpergewicht verschiedener Primaten und ihre Nahrungsquellen (Kay 1984)

Die Ernährungsstrategie der Primaten (vgl. Abb. 14) lässt sich in Form eines Dreiecks darstellen, wobei jeder Eckpunkt die völlige Abhängigkeit von einem „Grundnahrungsmittel“ symbolisiert. Grundnahrungsmittel sind tierisches Nahrungsgut wie Insekten und Gliedertiere, gelegentlich auch kleine Säugetiere (Faunivorie), Früchte (Frugivorie) oder Blätter (Foliovorie) (Abb. 37). Kein einziger Primate ernährt sich nur insektivor, frugivor oder foliovor. Diese Flexibilität in der Nahrungswahl ist bei Säugetieren einmalig und tritt bei Primaten nicht nur innerhalb einer Spezies auf, sondern variiert auch zwischen den Spezies. Unter Umständen hängt dies mit dem Nährstoffprofil der Nahrungsquellen zusammen. Eventuell ist diese flexible Nahrungsauswahl das Erfolgsrezept der frühen menschlichen Vorläuferspezies und auch einer der Gründe für die weite Verbreitung der Primaten. Sie konnte sich nur manifestieren, da die Radiation der angiospermen Vegetation Blüten, genießbare Blätter und Früchte hervorbrachte, die zur Grundlage der Ernährung von Primaten wurden (Chivers 1998). D. h. im Umkehrschluss, dass der wachsende Verbreitungsgrad der Angiospermen vor allem mit ihren kohlenhydratreichen Früchten lange vor der Wende der Kreidezeit zum Tertiär vor 65 Mio Jahren erst den Aufstieg der Primaten

ermöglichte (vgl. Kap. 4.2.2 S 33). Sie bildeten ihre Ernährungsgrundlage und schafften damit in letzter Konsequenz die Basis zur Evolution der Primaten und der Menschen.

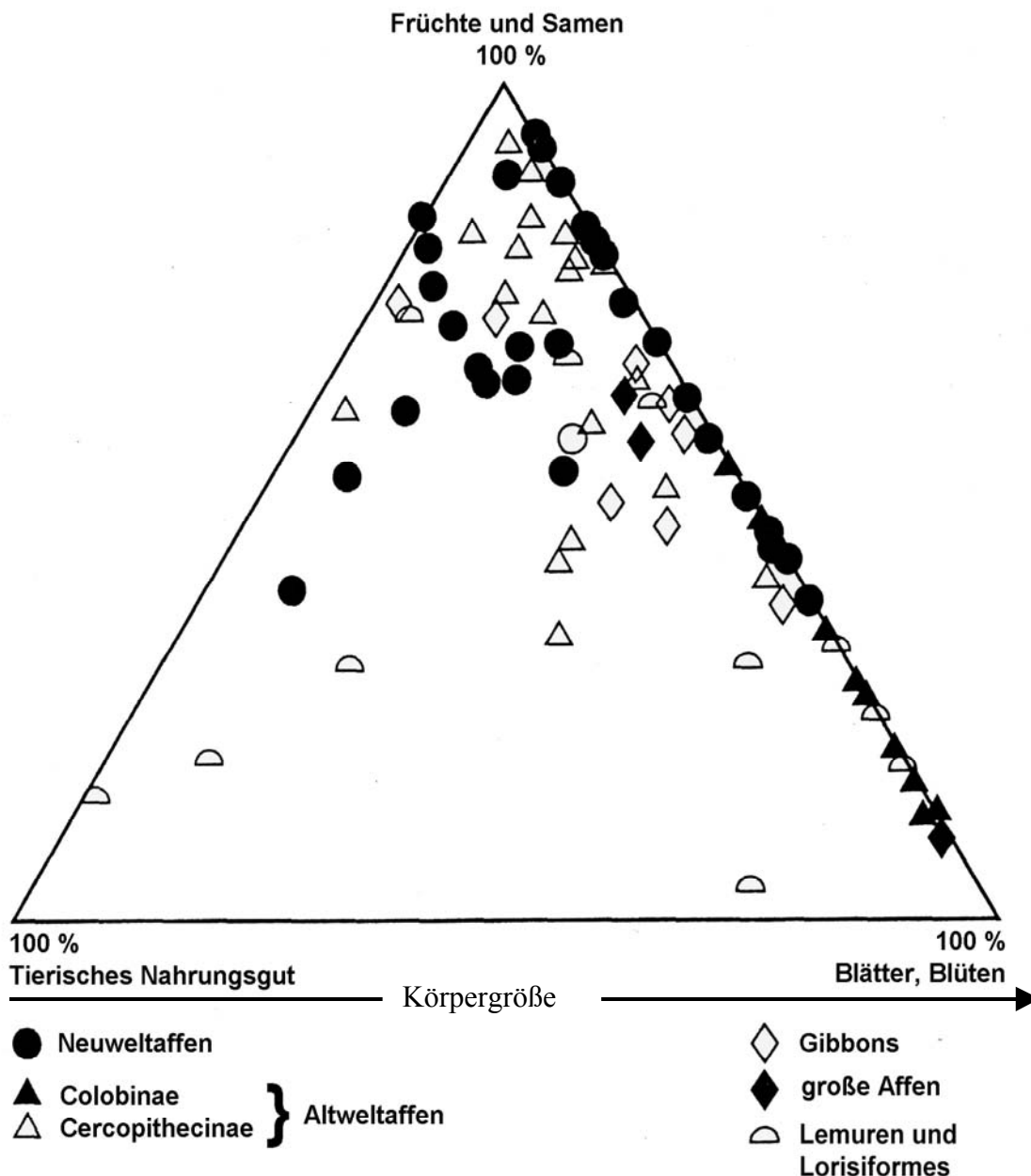


Abb. 37: Ernährungsstrategien von Primaten (mod. nach Chivers 1998)

Bei Primaten bestehen, von wenigen Ausnahmen abgesehen, Beziehungen zwischen der Körpergröße und der Auswahl der „Grundnahrungsmittel“ (Kay 1984, Kay & Covert 1984); je mehr das Körpergewicht ansteigt, desto mehr wächst der Fruchtanteil im speziestypischen Nahrungsspektrum. Nach aktuellem Wissen wiegen vorwiegend insektivore Spezies nie über 600 g (Abb. 36) (Kay 1984). Für größere Spezies von 2 kg bis 3 kg würde eine Ernährung, die nur aus Insekten und Früchten besteht, keine ausreichende Proteinversorgung gewährleisten, weshalb zusätzlich junge Blätter

aufgenommen werden, bis diese mit steigender Körpergröße die Insekten als Proteinlieferanten ablösen. Größere Primaten über 10 kg Körpergewicht könnten kaum von kleinen Tieren als Proteinlieferanten profitieren, da die Energieinvestition zur Nahrungssuche weder im Verhältnis zum Zeitaufwand noch zu der zu erwartenden Proteinzufuhr steht. Daher muss der Anteil an Blättern als Nahrungsressource anwachsen und zwar soweit wie die anatomischen und physiologischen Eigenschaften des digestiven Apparats dies zulassen (Abb. 36, Abb. 37). Müsste der Proteinbedarf über den Verzehr von Früchten gedeckt werden, was weit schwieriger ist, da sie im Vergleich zu Blättern weniger verfügbar sind, könnte das einen begrenzenden Faktor des Körperwachstums darstellen (vgl. Tab. 10) (Hladik 1981). Der Begriff „Omnivorie“ in seiner ursprünglichen Definition ist also als Bezeichnung für die Ernährung von Primaten ungünstig gewählt und sollte, um die Schwerpunkte in der Nahrungsauswahl zu betonen, durch den Terminus „spezialisierte Omnivorie“ ersetzt werden, wobei zwischen faunivor-frugivoren bzw. foliovor-frugivoren und frugivoren Spezies zu unterscheiden ist.

Zumindest theoretisch könnte sich nach diesen Erkenntnissen der generelle Trend der Größenzunahme von Primaten im Verlauf ihrer Evolution in ihrem Nahrungsspektrum in fließenden Übergängen manifestiert haben: Ausgehend von einer primär insektivoren Ernährungsform, über eine Mischkost bestehend aus Insekten und Früchten als Basis, hätte die weitere Zunahme der Körpergröße die Praxis einer fruchtebetonten Kost zur Folge. Diese würde nachfolgend immer mehr durch Blätter ergänzt bis schließlich Blätter den Schwerpunkt der Ernährung großer Primaten bildeten (Richard 1985). Dies lässt sich auch über den Nährstoffgehalt der Nahrungsmittel erklären. Mit wachsender Körpergröße nimmt der relative Energieumsatz eines Säugetiers ab. Tiere sind die energiedichtesten Nahrungsquellen (Protein, Fett). Danach folgen kohlenhydratreiche, fettarme Früchte und energiearme, aber proteinreiche Blätter. Über eine Kombination dieser Nahrungsquellen könnte der Energiebedarf einer Spezies entsprechend ihrer Größe gedeckt werden. Es ist schwer vorstellbar, dass sich die Vorfahren großer Primaten und des Menschen generell nur auf Früchte oder Blätter als Nahrungsquellen verlegten. Vielmehr ist denkbar, dass sich der Schwerpunkt ihrer Ernährung nach den Vorkommen genießbarer Früchte und Blätter richtet. Diese Ansicht bestätigt sich beim Gorilla. Er ernährt sich im Normalfall insbesondere von Blättern: Bei einem üppigen Nahrungsangebot (Früchte) erweist er sich aber als ausgesprochener Opportunist und

konsumiert vermehrt Früchte (Tutin et al. 1992). D. h., die Nahrungsauswahl hängt nicht nur mit dem Nährstoffprofil der Nahrungsquellen zusammen, sondern auch mit der Energieinvestition zu ihrem Erwerb und dem energetischen Nutzen.

Zugleich wird dadurch deutlich, dass in der Evolution von Primaten und des Menschen der Integration von Früchten in ihren Speiseplan eine zentrale Bedeutung zugeordnet werden muss. Diese Nahrungsquelle hätte getreu der Beziehung von Körpergröße und Grundumsatz von Säugetieren durch Blätter *oder* tierische Nahrung (Invertebraten wie Gliedertiere, Mollusken) ergänzt werden können. Es ist *nicht* davon auszugehen, dass eine Kombination von Blättern *und* tierischer Nahrung jemals einen Schwerpunkt in ihrer Ernährung bildete, da hierbei eine wichtige Kohlenhydratquelle weggefallen wäre. Da die frühesten Vertreter der Primaten wie etwa das Spitzhörnchen relativ klein waren und, nach der Struktur ihres Zahnapparats zu schließen, neben anderen Nahrungsquellen, die sich nicht einer bestimmten Kategorie zuordnen lassen (zum Beispiel Blüten oder Samen), wahrscheinlich vor allem Insekten und Früchte verzehrten (vgl. Kap. 5.2.1), können sie in Grenzen als Allesfresser (Omnivore) betrachtet werden. Mit zunehmender Körpergröße der Primaten hätte sich das Profil des Nahrungsspektrums entsprechend des sich verändernden Energiebedarfs nur verschoben. Dies setzt aber voraus, dass die ökologischen Rahmenbedingungen gegeben waren, damit sich ein Nahrungsnetz zur Existenzsicherung der Vorläufer von Primaten und des Menschen ausbilden konnte.

Der Opportunismus in der Nahrungsauswahl drückt sich ebenso im Aktivitätsmuster der Individuen (Home range) aus, vor allem im Zusammenhang mit der Nahrungssuche. Das Aktivitätsmuster ist eng an den Nährstoffbedarf bzw. die Ernährungsstruktur gekoppelt. Dabei hängt der Zeit- und Energieaufwand zur Nahrungssuche von der Körpergröße und vom jeweiligen Lebensraum ab (Gaulin 1979, Temerin et al. 1984). In vielen Lebensräumen sind energiereiche Nahrungsquellen im Gegensatz zu energiearmen weder häufig noch überall zu finden (Gaulin 1979). D. h., Individuen mit einem hochwertigen Nahrungsspektrum müssen größere Tagesstrecken in ihrem Streifgebiet zurücklegen (Milton & May 1976, Clutton-Brock & Harvey 1977, Leonard & Robertson 1997), was mit hohen energetischen Kosten verbunden ist. Werden Primaten ihrer bevorzugten Ernährungsweise zugeordnet und Vergleiche bezüglich der Größe ihrer Streifgebiete gezogen, lässt sich feststellen, dass Blattfresser den kleinsten Aktionsradius haben, und Fruchtfresser den größten (Clutton-Brock & Harvey 1977).

Dieses Phänomen steht wahrscheinlich im Zusammenhang mit dem Verteilungsmuster von Blättern und Früchten in einem Areal. Während Blätter als Nahrungsquelle relativ häufig und weit verbreitet sind (Isbell 1991), kommen Früchte, die sich für den Verzehr von Primaten eignen, im wesentlichen lokal konzentriert vor. Dies liegt daran, dass die meisten tropischen Baumarten entweder zu unterschiedlichen Zeitpunkten im Jahr (Saison) Früchte tragen und deren Fruchteproduktion relativ gering ist oder die Bäume mit ausreichendem Früchteangebot stehen vereinzelt und weit verstreut. Demzufolge sind Primaten, bei denen Früchte den Großteil der Ernährung ausmachen, auf die Nutzung eines größeren Streifgebiets (Home range) angewiesen (Lambert 1997), was sich auch durch Beobachtungen in freier Wildbahn bestätigen lässt (Leonard & Robertson 1992). So ernährt sich der Schimpanse hauptsächlich von Früchten. Dafür legt er Wegstrecken von mehreren Kilometern zurück (Rodman 1984). Im Gegensatz dazu konzentrieren sich Orang-Utans auf den Konsum unreifer Früchte und Blätter und haben einen Aktionsradius von nur etwa 300 Metern pro Tag (Rodman 1977). Insofern könnte die Bilanz aus dem Erwerb und dem energetischen Nutzen einer Nahrungsquelle mit ihren Folgen für die Home range (vgl. Kap. 5.1.2) in der Evolution der Primaten und des Menschen eine Rolle gespielt haben; gerade unter dem Aspekt, dass sich im Zuge des klimatischen Abkühlungstrends im mittleren Miozän und Pliozän (15 bis 1,8 Mio Jahre) die Savanne ausdehnte und daher qualitativ hochwertige Nahrungsquellen nur vereinzelt verfügbar waren. Vielleicht war dies sogar der Ansatzpunkt für die Entstehung des ökonomisch günstigen aufrechten Gangs von Hominiden. Die Hominiden hingegen bevorzugten die verbliebenen Tropenwälder als Lebensraum und passten sich der qualitativ geringwertigen Kost an. Sie hatten somit keinen Grund, einen aufrechten Gang zu entwickeln, obwohl sie möglicherweise die Anlagen dazu haben.

Eine direkte Übertragung der Beziehungen „Nahrungsqualität und Körpergewicht bzw. -größe der Primaten“ und Home range auf den heutigen Menschen ist allerdings nicht möglich. So gelten diese Beziehungen *nicht* für heutige Naturvölker. Bei dieser Aussage muss betont werden, dass die Nahrungsqualität in der Ernährungswissenschaft und Anthropologie verschieden definiert wird. Während die Ernährungswissenschaft zur Bewertung eines Ernährungstyps alle Eigenschaften einer Nahrungsquelle heranzieht, beschränkt sich die Anthropologie auf die Energiedichte und das Nährstoffprofil. Unter anthropologischen Gesichtspunkten lässt sich für die energetische Qualität eines Nahrungsspektrums ein Index (Nahrungsqualität = DQ) definieren, der seine

prozentualen Anteile an Fleisch, Insekten, Larven, also tierischem Nahrungsgut (a), reproduktiven Pflanzenteilen wie Wurzeln, Knollen, Früchten (r) und strukturkohlenhydratreichem Nahrungsgut wie Blättern (s) berücksichtigt. Dabei errechnet sich der Betrag für die Nahrungsqualität im Wertebereich von 100 (nur Blätter) bis 350 (nur tierisches Nahrungsgut) nach folgender Formel (Sailer 1985):

$$\text{Nahrungsqualität} = \text{DQ} = s + 2(r) + 3,5(a)$$

Nach diesem Modell decken die heute existierenden Naturvölker (sie praktizieren eine den Steinzeitmenschen sehr ähnliche Lebensweise) aus verschiedenen Erdteilen bis zu 96 % ihres Energiebedarfs durch tierisches Nahrungsgut. Dies zeigt eindeutig, dass sie mehr tierische Nahrungsquellen verzehren als jeder andere Primate vergleichbarer Körpergröße bzw. vergleichbaren Körpergewichts (Abb. 38) (Leonard & Robertson 1994).

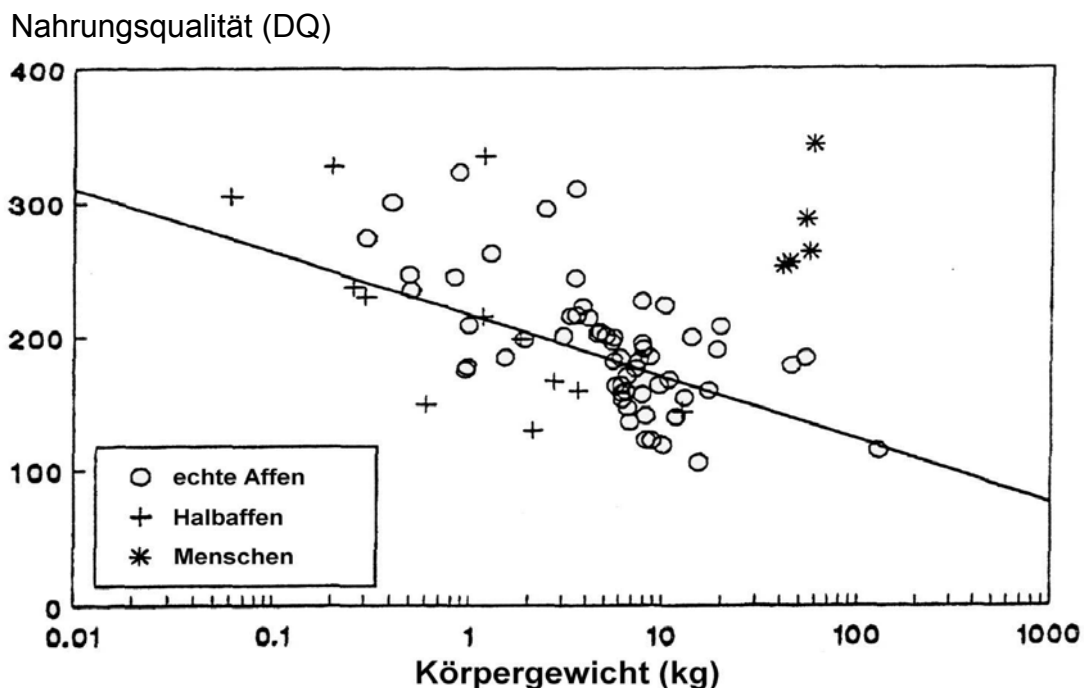


Abb. 38: Nahrungsqualität und Körpergewicht von verschiedenen Primaten und dem Menschen (mod. nach Leonard & Robertson 1994)

Dennoch besteht kein Grund, den Menschen als typischen Carnivoren zu betrachten, da es auch Naturvölker gibt, deren Nahrungsqualität auch bei deutlich niedrigerem Fleischverzehr höher einzuschätzen und kalorienreicher ist als die großer Primaten (Tab. 9). Sollte es Überschneidungen in der Ernährungsform der letzten gemeinsamen Vorfahren von Affe und Mensch und der modernen Affen geben und sollten die frühesten Vertreter von *Homo sapiens sapiens* eine den Naturvölkern ähnliche

Ernährungsform praktiziert haben, dürfte die Nahrungsqualität, genauer die Energiedichte der Nahrungsquellen in der Humanevolution mehr als nur eine wichtige Rolle gespielt haben (Leonard & Robertson 1994).

<i>Naturvolk</i>	<i>Geschlecht</i>	<i>Körpergewicht (kg)</i>	<i>Anteil tierischer Nahrungsquellen an der täglichen Energiezufuhr</i>	<i>Nahrungsqualität (DQ)</i>
Kung!	M	46,0	33	235,5
	F	41,0		
Ache	M	59,6	68	263,0
	F	51,0		
Inuit	M	61,0	96	343,4
	F	55,0		
Pygmäen	M	42,5	44	252,5
	F	38,8		

Tab. 9: Körpergewicht und Nahrungsqualität (DQ) (Leonard & Robertson 1994)

Die Unterschiede in der Ernährung der Primaten im Vergleich zum Menschen finden eventuell ihre Erklärung in der Ruhestoffwechselaktivität von Säugetieren. Säugetiere, die vorzugsweise energiedichte Nahrungsquellen konsumieren, haben tendenziell eine höhere basale Stoffwechselaktivität, während für diejenigen mit energieärmerem Nahrungsspektrum das Gegenteil zutrifft (McNab 1978, 1986; Nagy 1987). D. h. für den Menschen und seine genetisch nahen Verwandten zunächst, dass sich ihr Grundumsatz nach der Körpergröße richtet, was auch der Fall ist. Die Energiedichte der Nahrung des Menschen ist aber weit höher als es nach seiner Körpergröße im Vergleich zu anderen Primaten zu erwarten wäre. Wahrscheinlich spielt dabei das Gehirn eine wichtige Rolle. Bei anderen Primaten hat das Gehirn nämlich nur einen Anteil ungefähr 8 bis 9 % am Ruhestoffwechsel, beim Menschen aber 20 bis 25 %. In diesem Sinne ist der Mensch als „hypermetabolische Spezies“ anzusehen. Die hohen metabolischen Kosten des Gehirns könnten durch die Wahl energiereicher Nahrungsquellen gedeckt worden sein (Martin 1989, Leonard & Robertson 1992, 1994). Daher wäre die Evolution des Menschen untrennbar mit der Vergrößerung der Gehirnmasse und einem Wechsel der Ernährungsstrategie verbunden. Hierfür war die Integration von Nahrungsquellen mit hohem Energiewert in den Speiseplan unbedingt notwendig (vgl. Kap. 5.1.1). Ihre Nutzung war nur mit parallelen ökologischen Veränderungen der Umweltverhältnisse möglich, da diese die Verbreitung hochwertiger Pflanzenkost und tierischer Nahrungsquellen entscheidend beeinflusste (vgl. Kap. 5.3.1.2.2). Hochwertige Nahrungsquellen schafften also die Basis für die Befriedigung eines, absolut gesehen,

höheren Energiebedarfs, der mit einer Zunahme der Körpergröße verknüpft war. Zugleich brachte die Ausbeutung hochwertiger Nahrungsquellen die Ausweitung ihrer Streifgebiete mit sich (Leonard & Robertson 1997).

6.1.2 Determinanten der Nahrungswahl fossiler und rezenter Primaten

Vor allem die Ernährungsweise steht unter starkem Selektionsdruck. So ist möglich, eher wahrscheinlich, dass Ernährungszwänge der frühen Anthropoiden wesentlich ihre Entwicklungsrichtung reglementierten. An dieser Stelle stellt sich die Frage nach der Nahrungsauswahl und der Nahrungsquellen, deren Verzehr die zum Überleben erforderlichen Substrate in ausreichender Menge und geeignetem Verhältnis enthalten müssen. Sie lässt sich selbstverständlich nur modellhaft reproduzieren, wobei – wie schon dargestellt - Anleihen am Ernährungsverhalten von rezenten humanen und nicht-humanen Primaten als mögliche Ansatzpunkte genommen werden. Dies bietet sich auch an, da manche Spezies im Verlauf ihres evolutiven Werdegangs bedeutende anatomische und physiologische Merkmale erworben haben, die denjenigen des Menschen und seiner Vorfahren stark ähneln (vgl. Kap. 5.1). Mit diesem Vorgehen eröffnen sich zwar Perspektiven zur Abbildung der Ernährung menschlicher Ahnen; es legt aber zugleich seine Grenzen fest, da die damaligen ökologischen Bedingungen nicht in allen Einzelheiten bekannt sind und demzufolge nur begrenzt berücksichtigt werden können.

Die Zeitabschnitte zum Ursprung der ersten Hominiden sind von globalen klimatischen Abkühlungen geprägt, die in Afrika eine Zunahme trockener Lebensräume bewirkten. Die niedrigeren Temperaturen resultieren aus einer geringeren Sonneneinstrahlung und somit einer niedrigeren Energiezufuhr aus der Atmosphäre, weshalb weniger feuchte Luftmassen zirkulierten und die Niederschlagsmengen abnahmen. Dies hatte für den Osten Afrikas zur Folge, dass der Bestand üppiger Regenwälder zurückwich und durch lichte Waldlandschaften oder sogar baumloses Grasland ersetzt wurde. Dieser Wandel vollzog sich schrittweise und in unregelmäßigen Intervallen, so dass Landstriche entstehen konnten, die sich lokal in ihren ökologischen Eigenschaften unterscheiden (Foley 1987).

Eine Spezies, die sich in zwei angrenzenden Biomen (ökologische Nischen) durchsetzen kann, ist zweifellos in der vorteilhaften Situation, Ressourcen beider ökologischer Lebensräume zu nutzen. Erreicht das Nahrungsangebot in Waldgebieten saisonbedingt ein Minimum, bietet sich an, alternative Nahrungsquellen benachbarter ökologischer

Nischen zu erschließen und auszuschöpfen. Die Integration dieser Vegetation hat wenigstens teilweise bei adaptiven Prozessen früher Hominiden eine Rolle gespielt. Hierbei wird eine Spezies aber mit Problemen konfrontiert, die sich aus der Evolution der Pflanzen in dieser ökologischen Nische ergeben. Pflanzen schützen sich nämlich auf vielfältige Weise vor dem Verzehr durch andere Individuen wie z. B. durch die Ausbildung von Dornen. Wenn ihr Verzehr mit Vorteilen für die Pflanze verbunden ist, so „wehrt“ sich die Pflanze nicht gegen ihren Verzehr, wenn z. B. dadurch ihr Verbreitungsgrad gefördert wird. Dies wird dadurch erreicht, dass Früchte zusammen mit den Samen verzehrt werden, die Darmassage unbeschadet überstehen und mit dem Faeces weit ab von der Mutterpflanze ausgeschieden werden. Damit besteht die Möglichkeit, einen neuen Wachstumsstandort zu erschliessen (Campbell 1995).

6.1.2.1 Pflanzliche Nahrungsquellen

Abhängig von der Jahreszeit variieren in unterschiedlichen geographischen Breiten nicht nur das Vorkommen pflanzlicher Nahrungsquellen und ihr morphologischer Aufbau, sondern auch der Gehalt an Inhaltsstoffen und somit ihr ernährungsphysiologischer Wert. Diese Variablen stecken den Rahmen für die Nahrungsauswahl ab. Im Folgenden werden pflanzliche Nahrungsquellen vorgestellt, die vermutlich einen Schwerpunkt in der Ernährung humaner Vorfahren bildeten.

Pflanzenzellen sind von festen, vereinzelt relativ dicken Zellwänden umgeben, die unterschiedliche Anteile an Cellulose, Hemicellulosen, Pektin und z. T. auch Lignin enthalten. Säugetieren ist die direkte Nutzung dieser Zellwandbestandteile als Energiequelle nicht möglich. Im Gegenteil, ihr Verzehr kann sogar die Assimilation anderer wertvoller Energieträger beeinträchtigen. Da der Einsatz von Pflanzen als Nahrungsquelle für einen tierischen Organismus nicht unbedingt automatisch mit einer qualitativ optimalen Zufuhr an Makro- und Mikronährstoffen verbunden ist, muss der Pflanzenfresser mehrere pflanzliche Nahrungsquellen nutzen. So sind zum einen in manchen Pflanzen bestimmte Aminosäuren nur in Spuren enthalten, zum anderen schwanken die Monosaccharidgehalte in Abhängigkeit vom Vegetationszeitpunkt. Dieser bestimmt auch die Konzentrationen der Pflanzeninhaltsstoffe wie etwa der sekundären Pflanzenstoffe, die die Genießbarkeit von potenziellen pflanzlichen Nahrungsquellen einschränken (Milton 1993). Im Speiseplan humaner Vorfahren nahmen aus der Reihe der pflanzlichen Nahrungsquellen eventuell Früchte und Blätter einen breiten Raum ein (Hatley & Kappelmann 1980, Peters & O'Brien 1981).

Im Tropenwald sind ernährungsphysiologisch hochwertige Nahrungsquellen generell rar; zudem deckt eine Sorte nicht alle Ansprüche, die an eine adäquate Ernährung gestellt werden, oder ist schwer verdaulich oder enthält Substanzen, die ihre Genießbarkeit einschränken (Tab. 10) (Milton 1993).

	<i>Leicht verdauliche Kohlenhydrate</i>	<i>Proteine</i>	<i>Vorkommen an einer Baumart</i>	<i>Ballaststoffe</i>	<i>Abwehrstoffe (Sekundäre Pflanzenstoffe)</i>
Blüten	mäßig	mäßig bis viel	weniger als drei Monate	wenig bis mäßig	verschieden
Früchte	viel	wenig	weniger als drei Monate	mäßig	wenig
junge Blätter	wenig	viel	sechs Monate	mäßig	mäßig
alte Blätter	wenig	mäßig	fast immer	viel	mäßig

Tab. 10: Variationen von Inhaltsstoffen pflanzlicher Nahrungsquellen im Verlauf unterschiedlicher Vegetationsphasen (mod. nach Milton 1993)

Früchte sind in der tropischen Savanne nur über einen begrenzten Zeitraum verfügbar. Da sie von Fall zu Fall schwer zu transportieren und zu sammeln sind, ist ihr Verzehr an Ort und Stelle zweckmäßig (Southgate 1991). Dies ist auch insofern sinnvoll, da Bäume im tropischen Regenwald Früchte nur in kleinen Mengen tragen und weit auseinander stehen können (Charles-Dominique 1975).

Früchte enthalten relativ große Wassermengen und nur wenig Protein (Milton 1999a, 1993). Der Proteingehalt der Früchte liegt durchschnittlich bei etwa 6 % des Trockengewichts, wobei hiervon im ungünstigen Fall nur ungefähr die Hälfte genutzt werden kann (Milton 1999b). Dies hängt mit den physikalischen Eigenschaften der Nahrung bzw. des Speisebreis zusammen. Ferner spielen hierbei die Partikelgröße der verzehrten Nahrungsquellen und ihre Darmpassagezeit eine Rolle. Sie bestimmen die Effizienz der Verdauungsprozesse. Zudem tragen pflanzliche Proteine wenig zur Methioninzufuhr bei (Liebermann 1987). Pflanzliche Proteine sind vor allem im Samen konzentriert und entziehen sich Verdauungsprozessen entweder durch die physikalisch stabile Samenschale oder die Ummantelung der Samen enthält polyphenolische Substanzen, die sie vor Pilz- und Insektenbefall schützen und für den Verzehr unattraktiv machen (Southgate 1991, Richard 1985).

Die Kohlenhydratgehalte in Früchten variieren saisonal erheblich. Die Konzentrationen an Glucose, Fructose und Saccharose im Fruchtfleisch der Früchte verleihen den Früchten aber nicht nur ihren süßen Geschmack. Vor dem Hintergrund evolutiver

Prozesse betrachtet trägt ihr Kohlenhydratgehalt zur Existenzsicherung fruchttragender Pflanzen bei, indem er die Früchte für den Verzehr attraktiv macht. Ihre Samen werden mitverzehrt. Damit nutzen süße Früchte die Mobilität der Konsumenten zu ihrer Verbreitung aus. Dies könnte erklären, weshalb Früchte mit hohem Kohlenhydratgehalt weiträumig verbreitet sind (Hladik & Simmen 1997), aber zwar lokal konzentriert vorkommen und entsprechend ihrer Süße einen hohen Stellenwert in der Ernährung der Primaten besitzen. Folglich könnte die Beziehung zwischen der Verbreitung fruchttragender Pflanzen und den Nahrungsbedürfnissen großer Primaten als Coevolution interpretiert werden.

Gewöhnlich ist Stärke in reifen Früchten entweder nur in geringen Mengen oder gar nicht vertreten. Pektin dagegen ist auch ein Polysaccharid (struktureller Bestandteil von Zellwänden), kann wegen der chemischen Vernetzung seiner Monosaccharideinheiten (Glucuronsäure) aber nicht hydrolysiert werden. Die hochmolekulare Zuckermoleküle werden enteral durch die Darmflora metabolisiert, wobei die entstehenden Produkte - kurzkettige Fettsäuren - dem Organismus indirekt als Energiequelle zur Verfügung stehen (Southgate 1991). Ferner stellen Früchte eine wertvolle Quelle für andere Mikronährstoffe wie Vitamin C und Carotinoide dar (Southgate 1991, Milton & Jenness 1987). Als Mineralstoffträger sind sie bis auf Kalium weniger geeignet (Bogert et al. 1973).

In tropischen Wäldern tragen die Bäume ihre **Blätter** ganzjährig. Im Gegensatz zu jungen Blättern und Trieben, die von Primaten als Nahrungsquelle besonders geschätzt werden, aber lediglich jahreszeitabhängig verfügbar sind, stehen „reife“ Blätter zu jeder Jahreszeit zur Verfügung. Diese haben aber den entscheidenden Nachteil, daß sie sich durch besondere anatomische Merkmale vor Witterungseinflüssen (Kälte, Trockenheit) schützen, was ihre Genussfähigkeit beeinträchtigt (Richard 1985). Zudem stehen bei der pflanzlichen Vielfalt in tropischen Wäldern mit Hunderten von Baumarten gleiche Exemplare mit genießbaren Blättern oft weit voneinander entfernt. Daher ist es für Primaten sehr vorteilhaft, den Zyklus der Blattentwicklung von bestimmten Bäumen zu erkennen oder mehrfach ein definiertes Streifgebiet zu erkunden (Milton 1993).

Die chemische Komposition von Blättern variiert abhängig von ihren Wachstumsphasen erheblich, was z. B. an Veränderungen ihres Aminosäureprofils erkennbar ist (Wardlaw 1996). Besonders junge Blätter dienen als hochwertige Proteinquelle und enthalten als Stütz- und Gerüstsubstanzen polymere Kohlenhydrate. Demgegenüber verfügen sie nur

über niedrigere Mengen an leicht utilisierbaren Kohlenhydraten und Fett (Southgate 1991, Richard 1985). Das als Strukturelement in Zellwänden lokalisierte Pektin kann bei foliovoren Spezies auch als Energiequelle dienen, sofern es in nennenswerten Mengen vorhanden ist. In dieser Hinsicht fällt insbesondere das Blattwerk verschiedener Ficus-Arten positiv auf. Ihr Pektingehalt übersteigt z. T. denjenigen von Früchten. Vermutlich favorisieren deshalb so viele Tiere, vor allem Primaten, die Blätter dieser Pflanze als Nahrungsquelle (Milton 1991). Allerdings sind die Blätter von einer wachsartigen Schicht überzogen (Cuticula), die den Wirkungsgrad der intestinalen Aufspaltungsprozesse drosselt und die Verwertung der Polysaccharide einschränkt. Entsprechend müssen die Konsumenten zur optimalen Nutzung von Blättern als Proteinquelle geeignete anatomische Voraussetzungen des Gastrointestinaltrakts „mitbringen“ (Southgate 1991). Dies gilt hauptsächlich für den Konsum reiferer Blätter, deren prozentualer Anteil an Struktur- und Gerüstsubstanzen wie Cellulose und Hemicellulosen (komplexen Kohlenhydraten) gegenüber jungen Blättern wesentlich höher ist (Stahl 1984).

Nüsse spielen wegen ihres hohen Energiegehalts und als Träger von Mikronährstoffen, die abhängig von der Art und ihrer ökologischen „Heimat“ erheblich variieren, eine mögliche Rolle in der Ernährung humaner Vorfahren. Sie können zur Anlage von Fettreserven dienen, dürften aber das Nahrungsspektrum der frühen hominiden Ahnenreihe nur ergänzt haben. Eine Spezialisierung früher Hominiden auf Nüsse als Nahrungsquelle ist wahrscheinlich auszuschließen (Peters 1987).

Der Konsum von **Samen von Cerealien** hatte in der frühen Evolution der Hominiden, wenn überhaupt, nur eine untergeordnete Bedeutung (Eaton & Nelson 1991). Sie könnten nur ein Bestandteil der Ernährung früher Hominiden gewesen sein (Eaton & Konner 1985), wenn sie entsprechende Strategien entwickelten, um ihre Verdauung zu ermöglichen (Stahl 1984). Ihre tragende Rolle in der Humanernährung zeichnete sich aber erst mit der Einführung des Ackerbaus vor etwa 9.000 Jahren ab (Eaton & Konner 1985). Dies gilt auch für die **Samen von Leguminosen**, deren Nährwert erst durch eine thermische Behandlung erschlossen werden konnte (Stahl 1984).

Die unterirdischen Pflanzenteile wie **Wurzeln** und **Knollen**, die als Speicherorgane von Pflanzen dienen, variieren saisonal in ihrer Zusammensetzung an Nährstoffen und in ihrem Wassergehalt (Hatley & Kappelman 1980). Nur sehr wenige Vertreter aus der Primatenreihe nutzen heute diese Nahrungsquelle (Richard 1985). Dies könnte so

gedeutet werden, dass deren Verfügbarkeit auf die Evolution des Menschen wenig Einfluss genommen hat, zumal die Kosten-Nutzen-Relation zum Erwerb dieser Nahrungsquellen ungünstig ist. Sie erfordert nämlich kognitive Fähigkeiten. Wurzeln und Knollen enthalten Speicherkohlenhydrate (Stärke). Theoretisch ist denkbar, dass Wurzeln und Knollen im rohen Zustand zwar ungenießbar waren, nicht jedoch, wenn sie starker Hitze infolge der thermischen Strahlung ausgesetzt waren oder durch Buschfeuer „gegart“ wurden und so einen Beitrag zur Ernährung menschlicher Vorfahren leisteten (Peters & O'Brien 1984).

6.1.2.2 Nahrungsressourcen tierischer Herkunft

Das Wissen um die Rolle tierischer Nahrungsressourcen im Evolutionskontinuum der Primaten und des Menschen ist bisher nur lückenhaft und gibt immer wieder Anlass zu Diskussionen. Auch wenn viele Fragen noch offen sind und möglicherweise auch zukünftig nicht oder nicht vollständig beantwortet werden können, zeichnet sich ab, dass tierische Nahrungsquellen in verschiedenem Ausmaß schon von jeher ihren Platz im Nahrungsspektrum früher Primaten hatten.

Insekten mit einem stabilen Exoskelett bilden eine ergiebige Kohlenhydratquelle für Spezies (inklusive Primaten), die zur Verdauung von Chitin fähig sind. Chitin macht nicht nur den Hauptanteil des Gewichts eines Invertebraten aus, sondern auch etwa die Hälfte seines Energiegehalts. Überhaupt verzichtet kaum ein Primate auf Insekten als Nahrungsquelle (Richard 1985). Sie sind relativ gute Lieferanten für Calcium, das in erster Linie im Chitinpanzer lokalisiert ist (Tab. 11). Die meisten höheren rezenten Primaten (Prosimiae) sind zur Verdauung von Chitin imstande, weshalb anzunehmen ist, dass ihre Vorfahren ebenfalls diese Fähigkeiten besaßen. Auch Larven dienen als Calciumlieferanten. Das in ihnen enthaltene Calcium scheint sogar besser verfügbar zu sein. Daher wäre denkbar, Insekten als eine der wesentlichen Nahrungsquellen früher Vorfahren der Hominidenlinie zu betrachten. Sie sind nicht nur calciumreicher als Pflanzen (Eaton & Nelson 1991), sondern wären, nach ihrer chemischen Zusammensetzung zu urteilen, ebenso als Proteinquelle und zumindest z. T. als Fettlieferanten geeignet gewesen.

<i>Insekt</i>	<i>Protein (g)</i>	<i>Fett (g)</i>	<i>Kohlenhydrate (g)</i>	<i>Calcium (mg)</i>
rote Ameise	13,9	3,5	2,9	47,8
Grille	12,9	5,5	5,1	75,8
grosser Grashüpfer	14,3	3,3	2,2	27,5
kleine Grashüpfer	20,6	6,1	3,9	35,2
Junikäfer	13,4	1,4	2,9	22,6

Tab. 11: Ausgewählte Nahrungsinhaltsstoffe in verschiedenen Insekten pro 100 g (VanDyk 2000)

Diesen kleinen und oft sehr beweglichen Insekten „nachzustellen“ erfordert Geschick, da sie am Boden ebenso wie in Baumkronen zu finden und mit einigen Ausnahmen (Termiten, Larven in verrottenden Baumstämmen) oft nur sehr vereinzelt als Individuum zu „erjagen“ sind. Daher werden Primaten die Insekten eher zufällig verzehrt haben (Southgate 1991). So enthalten Früchte kleine Insekten und Larven, die - mitverzehrt - zur Proteinversorgung zwar nur einen geringen Beitrag leisten, aber als wichtiger Lieferant von Vitamin B₁₂ (Cobalamin) gelten können (Milton 2000a, 1999a). Dies ist insofern von Bedeutung, da Cobalamin von höheren Pflanzen nicht synthetisiert wird, sondern nur tierischen Nahrungsquellen entnommen werden kann (Herbert & Das 1994). In anderen Fällen entwickelten Primaten für den „Fang“ von Termiten und ähnlich großen Insekten bzw. Larven spezielle Strategien, um sie in ergiebigen Mengen zu „ernten“ (Richard 1985). Diese Techniken konnten sich aber nur im Verbund mit der Evolution der typischen Primatenmerkmale entwickeln. In dieser Hinsicht wäre z. B. die Leistungsfähigkeit des optischen Apparats oder der präzise Einsatz der Greifhand zu nennen.

Aufgrund der in freier Wildbahn beobachteten Verhaltensmuster unserer genetisch nächsten Verwandten lässt sich in Erwägung ziehen, dass die humanen Vorfahren Insekten und ihre larvalen Vorstadien bzw. Mollusken und andere Invertebraten zur Deckung ihrer Energie- und Nährstoffversorgung nutzten. Dies lässt sich von ihrem ernährungsphysiologischen Wert im Verhältnis zum relativen Energieaufwand ihrer „Jagd“ ableiten, auch wenn sie bei rezenten großen Primaten nur einen geringen Anteil am gesamten Nahrungsspektrum einnehmen. Das eher zufällige Auffinden eines Insekts oder von Larven ist kaum energieintensiv, z. B. wenn es zufällig beim Verzehr von Früchten geschieht. Im Gegensatz dazu könnte das gezielte „Fischen“ mithilfe eines geeigneten Werkzeugs schon mit mehr metabolischen Kosten verbunden sein, gerade wenn die Standorte von Termitenbauten oder Ameisenstämmen nicht bekannt sind. Dies

erscheint in den meisten Fällen aber relativ unwahrscheinlich, zumal alleine der Einsatz eines Werkzeugs eine gewisse kognitive Kapazität und/oder Erfahrungswerte erfordert, die der Fähigkeit zur Lokalisation von Insektenvölkern wohl nachgeordnet sein dürfte. Ansonsten würden nicht nur Schimpansen mit Werkzeugen nach Insekten „fischen“; eine Tätigkeit, die erst ältere Jungtiere vom Muttertier erlernen. Möglicherweise ist die Nutzung von Insektenvölkern als Futterquelle auch nur ein dem Früchtesuchen analoges Verhalten.

Es ist nicht ausgeschlossen, dass die Vorfahren der Primaten und des Menschen – abgesehen von der Ernährungsstrategie - verschiedene Gewebe von Wirbeltieren zur Deckung der Nährstoffbedürfnisse nutzten, sofern sich die Möglichkeit bot. Es ist denkbar, dass sich ihr Konsum vor dem Hintergrund der vorherrschenden ökologischen Struktur des Lebensraums erklären lässt.

Wie schon mehrfach betont, vollzogen sich die wahrscheinlich entscheidenden Schritte in der Evolution des Menschen in einem zunehmend ariden und saisonal geprägten Lebensraum, in dem sich die Distanzen zwischen isolierten Waldinseln vergrößerten und die Hauptnahrungsquellen (Früchte und Blätter) nicht ganzjährig zur Verfügung standen. Es stiegen in dieser Lage also die energetischen Kosten zum Nahrungserwerb, so dass die Ahnen des Menschen und der Primaten zur Erhaltung ihres Status quo und ihrer Nahrungsqualität gezwungen waren, entweder pro Zeiteinheit eine größere Menge ihrer gewohnten Kost zu sich zu nehmen oder die Kost effizienter zu nutzen. Da eine erhöhte Zufuhr von Nahrungsmitteln unter den zu dieser Zeit gegebenen ökologischen Umständen eher unwahrscheinlich scheint, könnte alternativ ein Wechsel der Ernährungsweise eingetreten sein (Milton 1999b).

Ein nahtloser Wechsel zur Carnivorie ist allerdings wenig plausibel, da auch nach einem Wechsel in der Auswahl der Nahrungsquellen (die chemische Zusammensetzung und das Nährstoffprofil pflanzlicher und tierischer Nahrungsquellen unterscheidet sich erheblich) einer Spezies ihr spezifischer Nährstoffbedarf in seiner gesamten Bandbreite abgedeckt werden muss. Dies gilt für Vorfahren der hominoiden Spezies inklusive des Menschen ebenso wie für andere Säugetiere. Ferner müsste der Gastrointestinaltrakt der Primaten in vielerlei Hinsicht anatomische und physiologische Merkmale einer klassischen carnivoren Spezies haben. Der Gastrointestinaltrakt der Wirbeltiere liefert oft Hinweise auf die Ernährungsnische einer Spezies, d. h. er informiert nicht nur über den Energiebedarf und die Nährstoffbedürfnisse einer Spezies, sondern gibt auch

Auskunft über ihre jeweilige Ernährungsweise. Seine strukturellen und funktionellen Eigenschaften sind u. a. die Folge von Adaptionen an die Ernährungsform (Steven & Hume 1995).

Ein Übergang zur Carnivorie hätte Spuren in der anatomischen Konstruktion bzw. in den physiologischen Funktionen des Gastrointestinaltrakts von rezenten Primaten und des Menschen hinterlassen. Dies ist allerdings nur indirekt über Analogieschlüsse überprüfbar. Die pflanzenbetonte Kost von Pongiden (Orang-Utan) macht einen großen und metabolisch hoch aktiven Magen-Darm-Trakt erforderlich. Im Gegensatz dazu ist das digestive System des Menschen viel kleiner und weniger metabolisch aktiv, was als Adaption humaner Vorfahren an eine energiedichte, d. h. fleischbetonte Ernährung interpretiert werden könnte (Leonard & Robertson 1994), aber nicht unbedingt als klassische Carnivorie (Steven & Hume 1995), wie Studien zum Nahrungsspektrum von Naturvölkern nahe legen (vgl. Kap. 6.1.1).

In funktioneller Hinsicht spiegelt sich eine Ernährungsform in biochemischen Markern wie Enzymen wieder. Als Anpassung auf evolutive Rahmenbedingungen verringerte oder erhöhte sich deren Syntheserate bzw. ging im Verlauf evolutiver Prozesse verloren (Brand-Miller & Colagiuri 1999). Verbreitet sind hypothetische Argumentationslinien, die als Vergleichsspezies einschlägige Fleischfresser heranziehen, wie z. B. die Katzen. Sie können Vitamin A nicht aus Beta-Carotin herstellen und decken ihren Bedarf über Raubtierrisse. Im Analogieschluss würde das bedeuten – so die These - dass die Vorfahren des Menschen eine carnivore Ernährungsweise bevorzugten oder Fleisch als festen Bestandteil in ihrem Speiseplan aufnahmen, da der moderne Mensch nur begrenzt Beta-Carotin (Provitamin A) aus pflanzlichen Nahrungsquellen enzymatisch in Vitamin A umwandeln könnte (de Pee et al. 1995) und Vitamin A in erster Linie in tierischen Nahrungsmitteln vorkommt (Leitzmann & Hahn 1996). Mit der identischen Argumentation lässt sich auch der Wegfall der enzymatischen Vitamin-C-Synthese bei anthropoiden Spezies (Alt- und Neuweltaffen) begründen. Vitamin C ist in tierischen Lebensmitteln in vergleichsweise geringen Mengen enthalten (Leitzmann & Hahn 1996), so dass die frühesten Vertreter der Primatenlinie ihren Vitamin-C-Bedarf überwiegend durch die Zufuhr pflanzlicher Vitamin-C-Träger decken mussten. Es kann kein Zufall sein, dass sich Tiere, die nicht zur enzymatischen Synthese von Vitamin C fähig sind, streng herbivor ernähren (Milton & Jenness 1987). Sicherlich klingt diese Argumentation für Vitamin C einleuchtend, da die theoretische Annahme nachweislich

von einem gemeinsamen Vorfahren ausgeht, der in einem Vitamin-C-reichen Umfeld (Wald) lebte; ob sie für Vitamin A zutrifft, ist fraglich, zumal der Vitamin-A-Bedarf von Primaten durch den Konsum von Früchten hätte gedeckt werden können. Früchte enthalten nämlich farbgebende Carotinoide (Beta-Carotin, Lutein, Zeaxanthin und andere), die im Magen-Darm-Trakt zu Vitamin-A-Vorläufersubstanzen und letztlich zu Vitamin A umgesetzt werden. Carotinoide werden ausserdem für das gute Sehvermögen verantwortlich gemacht. Lutein und Zeaxanthin sind übrigens die einzigen Carotinoide, die im gelben Fleck der Primaten in hoher Konzentration vorkommen (Schalch 1999).

Vermutlich ist die gängige Hominiden-Ernährung eher durch Fleisch ergänzt worden. Tierische Nahrungsquellen, vor allem fettreiche, hätten wesentlich zur Energie- und Proteinzufuhr beitragen können (Hayden 1981, Milton 1999b). Tierisches Protein liefert nicht nur ein ausgewogenes Spektrum an Aminosäuren, dass das Aminosäureprofil von Pflanzen komplementiert, es ist auch leichter verdaulich als pflanzliches Protein. Ein Hominoide (Menschenaffe) würde im Vergleich zu hochwertiger Pflanzennahrung nur wenige Gramm Fleisch benötigen, um seinen Proteinbedarf zu decken (Milton 2000b, 1999b). Ferner kann Fleisch als Träger essenzieller Mineralstoffe (Ausnahme: Magnesium) fungieren und als wichtige Vitaminquelle dienen, vor allem als Lieferant eines breiten Spektrums an B-Vitaminen wie Vitamin B₁₂, Vitamin A sowie anderen fettlöslichen Vitaminen. Letztlich enthalten innere Organe wie Leber oder Niere ebenfalls eine Anzahl von Vitaminen, wobei Vitamin C aus dem Rahmen fällt und praktisch nicht vorhanden ist (Richard 1985, Southgate 1991). Überhaupt scheint der Verzehr verschiedener Organe wie Gehirn oder Eingeweide bezüglich ihrer Gehalte an diversen Mikronährstoffen in seiner Summe in Grenzen dem Verzehr pflanzlicher Nahrungsmittel analog zu sein. Ein Herbivore nimmt ebenfalls ein ganzes Spektrum von Pflanzen auf und wertet so qualitativ seine Nährstoffzufuhr auf. Wie erwähnt besteht ein weiterer Vorteil des Fleischverzehrns darin, dass neben dem Proteinbedarf wenigstens z. T. der essenzielle Mineralstoff- und Vitaminbedarf abgedeckt wird (Richards 2000) und gleichzeitig Raum im Magen-Darm-Trakt für die Ingestion energiereicher Nahrungsmittel geschaffen wird. Mit dieser Mischkost aus zwei unterschiedlichen trophischen Ebenen in Verbindung mit dem „technischen Fortschritt“ und sozialen Innovationen bei Primaten erhöhte sich der qualitative Netto-Ertrag der Nahrungssuche. Dies bedeutete zugleich die Überwindung metabolischer Zwänge, die sich aus dem Körpergewicht ergaben. Ferner besteht Grund zu der Annahme, dass über

die Integration von Fleisch mit seinem Methioninreichtum eine Basis zur Erweiterung des Nahrungsmittelspektrums um zyanogene Pflanzen (Erbsen, Bohnen, bittere Mandeln) geschaffen wurde, also Pflanzen, die in relevanter Menge gebundene Blausäure (zyanogene Glucoside) enthalten (Milton 1999b). Zu ihrer Detoxifizierung sind schwefelhaltige Aminosäuren wie Methionin notwendig (Jones 1998).

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass vermutlich im Verlauf der Evolution von der Nahrung richtungsweisende Effekte ausgingen. Dies gilt für Primaten ebenso wie für andere Spezies. Dabei spielt die Energieverfügbarkeit aus den Nahrungsquellen eine erhebliche Rolle, was unmittelbar mit der Nahrungsqualität einer Spezies verknüpft ist. So legte möglicherweise das Ernährungsmuster, im engeren Sinne die Auswahl der Nahrungsquellen mit ihren unterschiedlichen Gehalten an energetisch verwertbaren Inhaltsstoffen, den Rahmen für ihr Körpergrößenwachstum fest. Wenn Verschiebungen im Nahrungsspektrum eintraten, gleichgültig welcher Ursache (metabolisch und/oder ökologisch), nahmen sie Einfluss auf die Merkmale bzw. Merkmalskombinationen der Ahnen der Primatenreihe und des Menschen. In diesem Zusammenhang ist etwa ihr Aktionsradius zu nennen (Ausdehnung des Wirkungsbereichs). Dieser hätte ohne die Entwicklung der ökonomisch günstigen Bipedie kaum ausgeweitet werden können. Den Anstoß dazu hätte die Abhängigkeit eines jeden Primaten von einer protein- und kohlenhydratreichen Nahrungsquelle geben können. Denkbar ist zumindest eine Katalysatorwirkung. Wenn die frühen Vorläuferspezies des Menschen und der Primaten tatsächlich auch dieser „Ernährungsrichtlinie“ folgten, ist denkbar, dass der Anteil der Proteinquellen im Nahrungsspektrum früher menschlicher Vorfahren saisonal variierte. Während in niederschlagsreichen Monaten als Proteinlieferanten Insekten und junge Blätter hätten dienen können, hätte sich in Trockenmonaten neben älteren Blättern mit ihrem geringeren Gehalt an Proteinen - aber mehr Strukturkohlenhydraten - zusätzlich eine tierische Nahrungsquelle als Ergänzung zur Proteinversorgung angeboten. Mit seiner Nutzung als Nahrungsquelle wäre gleichzeitig ein Energieträger in den Speiseplan eingeflossen, dessen Erschließung nicht einmal Werkzeuge erfordert hätte, wenn es sich z. B. um Raubtieropfer gehandelt hätte. In Phasen der saisonalen Trockenheit hätten sie in Grenzen und zumindest kurzfristig sogar die Basis zur Selbsterhaltung bilden können, vorausgesetzt der gesamte Kadaver wurde genutzt. In regenreichen Monaten dürfte die Nutzung von Kadavern zwar möglich, aber verhältnismäßig selten gewesen sein. Mithin wäre mit Fleisch eine Nahrungsquelle

erschlossen worden, deren Qualität und Energiegehalt eine mögliche pflanzliche Basiskost früherer Vorläuferspezies der Menschen aufwertete. Es enthält alle wichtigen Aminosäuren und liefert ein Konzentrat an Energieträgern, deren Verwertung die Kosten der Entwicklung und Unterhaltung eines expandierenden Gehirns mittragen. Dies macht aber eine Effizienzsteigerung des Gastrointestinaltrakts im Sinne einer vermehrten resorptiven Kapazität für Makronährstoffe (Proteine, Fette, Kohlenhydrate) bei gleichzeitiger Reduktion seiner metabolischen Kosten notwendig. Daher ist anzunehmen, dass die Funktion des Magen-Darm-Trakts früherer humaner Vorfahren optimiert wurde, indem sich sein Ausmaß verringerte und dennoch Raum für die Ingestion pflanzlicher Nahrungsquellen blieb, die z. T. Träger von Nährstoffen sind, die tierische Nahrungsquellen nur in geringeren Mengen liefern.

7 Das digestive System der Primaten als Ausdruck ihrer evolutiven Biographie

Die Hauptaufgabe des digestiven Systems einer jeden Spezies besteht in der Aufnahme von Nahrungsinhaltsstoffen. Diese liefern die notwendigen Energiemengen, um den Organismus am Leben zu erhalten bzw. sein Wachstum und seine Reproduktion zu ermöglichen. Die Aufnahme der Nahrungsinhaltsstoffe setzt eine Reihe von chemischen und physikalischen Prozessen voraus. So wird die Nahrung während ihres Transports durch den Darmkanal in kleine Partikel zerlegt und mit Verdauungssäften sowie -enzymen durchmischt. Dies schafft erst die Bedingungen, um die energieliefernden und nicht-energieliefernden Nahrungsbestandteile in eine resorbierbare Form zu bringen. Protein, Fett, Kohlenhydrate und viele Inhaltsstoffe pflanzlicher Zellen können durch die vom Verdauungstrakt produzierten Enzyme lysiert und als Spaltprodukte resorbiert werden (autoenzymatische Verdauung). Wenn die Nahrungsbestandteile nicht in resorptionsfähige Spaltprodukte umgewandelt werden können wie z. B. die Strukturpolysaccharide, werden diese unter den Einfluss mikrobieller Enzyme aufgeschlossen (alloenzymatische Verdauung). Damit wird erreicht, dass Energieträger, die in Pflanzenzellen eingeschlossen waren und sich zunächst den Verdauungsprozessen entziehen konnten, verfügbar werden. Wenn die Fermentationsprozesse im Magen ablaufen, wird von Vormagenfermentierern gesprochen, bei einer bakteriellen Fermentation in Caecum-Colon-Abschnitten von Enddarmfermentierern. Die Fermentation der Nahrungsinhaltsstoffe ist nicht nur mit biochemisch-physiologischen Differenzierungen verbunden, sondern auch mit einer Reihe vielfältiger anatomischer Unterschiede (Langer 1987).

Trotz dieser verschiedenartig angelegten Art der Nährstoffverwertung haben die digestiven Systeme einer jeden Spezies eines gemeinsam: die Fähigkeit, das Individuum mit genügend Energie zu versorgen. Dabei richtet sich die erforderliche Energiezufuhr nach der metabolischen Umsatzrate einer jeden Spezies, denn sie variiert abhängig von der Körpergröße und vom physiologischen Zustand (z. B. Wachstum) sowie einer ganzen Anzahl anderer Einflussfaktoren. Daher ist der evolutive Erfolg einer Spezies eng an das Leistungsvermögen des Verdauungstrakts geknüpft. Je effizienter der Verdauungstrakt die Nahrungsinhaltsstoffe bzw. Nahrungsenergieträger assimilieren kann, desto größer sind die Chancen einer Spezies, ihre Art unter gegebenen Lebensbedingungen zu erhalten (Steven & Hume 1995).

Die Unterschiede im Bau und in der Funktion digestiver Systeme von Wirbeltieren stehen in Beziehung zu ihrer Nahrungsnische. Diese lässt sich zum einen über den Energie- und Nährstoffbedarf, zum anderen über die Beschaffung der Nahrungsquellen definieren. Dies bildete den Rahmen für die Ausbildung prägender Merkmale des Verdauungstrakts in Anpassung an das Nahrungsangebot (Johns 1996, 1999). So stellt die Verdauung von tierischen Nahrungsquellen auf Grund ihrer chemischen Zusammensetzung und Textur ganz andere Anforderungen an den Verdauungstrakt als dies bei pflanzlichem Material der Fall ist. Hierbei sind die Verdauungsorgane bei der Assimilation der verschiedensten Nahrungsinhalts- bzw. Nahrungsbegleitstoffe mit völlig verschiedenen Problemen konfrontiert, die durch eine Reihe von Anpassungen gelöst wurden.

Es ist anzunehmen, dass die Ur-Wirbeltiere wie die meisten zeitgenössischen Fische, Amphibien und Reptilien Carnivoren waren. Es gibt auch heute nur sehr wenige Reptilien, die sich von pflanzlichen Nahrungsquellen ernähren. Zur Verdauung von Pflanzenmaterial musste der Verdauungstrakt der Wirbeltiere anatomische und physiologische Merkmale erwerben, die zur Nutzung der Pflanzeninhaltsstoffe geeignet waren. Dazu gehört z. B. die funktionsgerechte Aktivität der resorptiven Zellen, die das Lumen des Verdauungskanal auskleiden. Die resorptive Zellschicht grenzt an weitere funktionelle Gewebeschichten, die Muskel- und Nervenzellen enthalten. Diese steuern die Motorik des Darmsystems (Karasov & Diamond 1988).

Alle Wirbeltiere haben bestimmte strukturelle und funktionelle Merkmale des Verdauungssystems gemeinsam. Manche resultieren aus der Adaption an die jeweiligen Ernährungsweisen bzw. an die dominierenden Umweltbedingungen eines gemeinsamen Vorfahren oder sie sind das Ergebnis konvergenter Evolutionsprozesse. So sind der anatomische Bau und das Leistungsspektrum des Verdauungssystems zweier Spezies analog, nicht weil sie genetisch verwandt sind (Steven & Hume 1995), sondern weil sie vergleichbare ökologische Nische besetzen. Daher kann davon ausgegangen werden, dass der Gastrointestinaltrakt einer Spezies zumindest in Grenzen ihre Ernährung widerspiegelt. In dieser Hinsicht ist zu klären, ob und inwiefern sich temporäre Veränderungen der Umwelt in der Organisation des Verdauungstrakts niedergeschlagen haben bzw. bis zu welchem Ausmaß seine Form und Funktion den bevorzugten Nahrungsquellen oder der Körpergröße Rechnung getragen haben. Zugleich stellt sich die Frage, ob und wie sich Einschränkungen der Nahrungsverfügbarkeit auf die

Ausformung einzelner Verdauungsorgane auswirkte. Diese Problemstellungen müssen vor dem Hintergrund evolutiver Prozesse während der vergangenen 50 Mio Jahre betrachtet werden. In dieser Zeit wechselte der ökologische Charakter der Landmassen in unterschiedlichem Ausmaß, was zu einer dramatischen Radiation von Angiospermen (Blütenpflanzen) führte. Sie bildeten für Säugetiere und Primaten die Ernährungsgrundlage (Chivers & Langer 1994).

7.1 Der Verdauungstrakt der Säugetiere

Die Verdauung der Nahrung setzt mit der mechanischen Zerkleinerung und Durchmischung der Nahrung ein und hält während ihres gesamten Transports durch den Verdauungskanal an. Während des gerichteten Transports des Nahrungsbreis durch den Verdauungskanal werden von den Mucosazellen des Magen-Darm-Trakts und seiner assoziierten Drüsen Verdauungsenzyme produziert und dem Chymus zugesetzt. Dadurch werden die Spaltprodukte der Proteine, Fette und Kohlenhydrate in eine resorbierbare Form überführt. Im Anschluss daran werden die Spaltprodukte ebenso wie Vitamine, Mineralstoffe und andere Bestandteile der Nahrung entweder über spezielle Transportmechanismen aktiv und/oder passiv aufgenommen. Es kann aber auch der Fall eintreten, dass Bestandteile der Nahrung im Verdauungstrakt ohne Vermittlermoleküle resorbiert werden. Strukturkohlenhydrate (Cellulose, Hemicellulosen, Pektine) entziehen sich ganz oder teilweise digestiven Prozessen. Diese können erst metabolisiert werden, wenn die Zellwandbestandteile (Ausnahme: Lignin) von Enzymen der darmständigen Mikroorganismen aufgebrochen wurden. Dabei entstehen Produkte (kurzkettige Fettsäuren), die die Proliferationsrate der Darmflora erhöhen und dem Wirt als Energiequelle dienen.

Die Kombination der unterschiedlichen Strategien zur Nährstoffassimilation aus dem Nahrungsgut stellt verschiedene Anforderungen an den Verdauungstrakt und drückt sich in verschiedenen Volumina bestimmter Abschnitte im Verdauungstrakt der Säugetiere aus. Er weist verschieden große Ausbuchtungen (Magen, Dickdarm) auf, ist in Form einer Schleife (Dünndarm) im abdominalen Raum fixiert und lässt im Bereich seines Endabschnitts eine blindsackartig abgesetzte Ausstülpung (Caecum) erkennen (Fleagle 1999). Ferner fallen bei allen Darmsegmenten anatomisch festliegende und/oder funktionell variable Einengungen und Falten auf (Langer 1987). Schließlich münden die Verbindungsgänge zweier Organe Drüsen (Leber, Pankreas), in den Verdauungskanal.

Sie bilden Sekrete, die über diese Verbindungskanäle dem Chymus zugeleitet werden (Abb. 39) (Fleagle 1999).

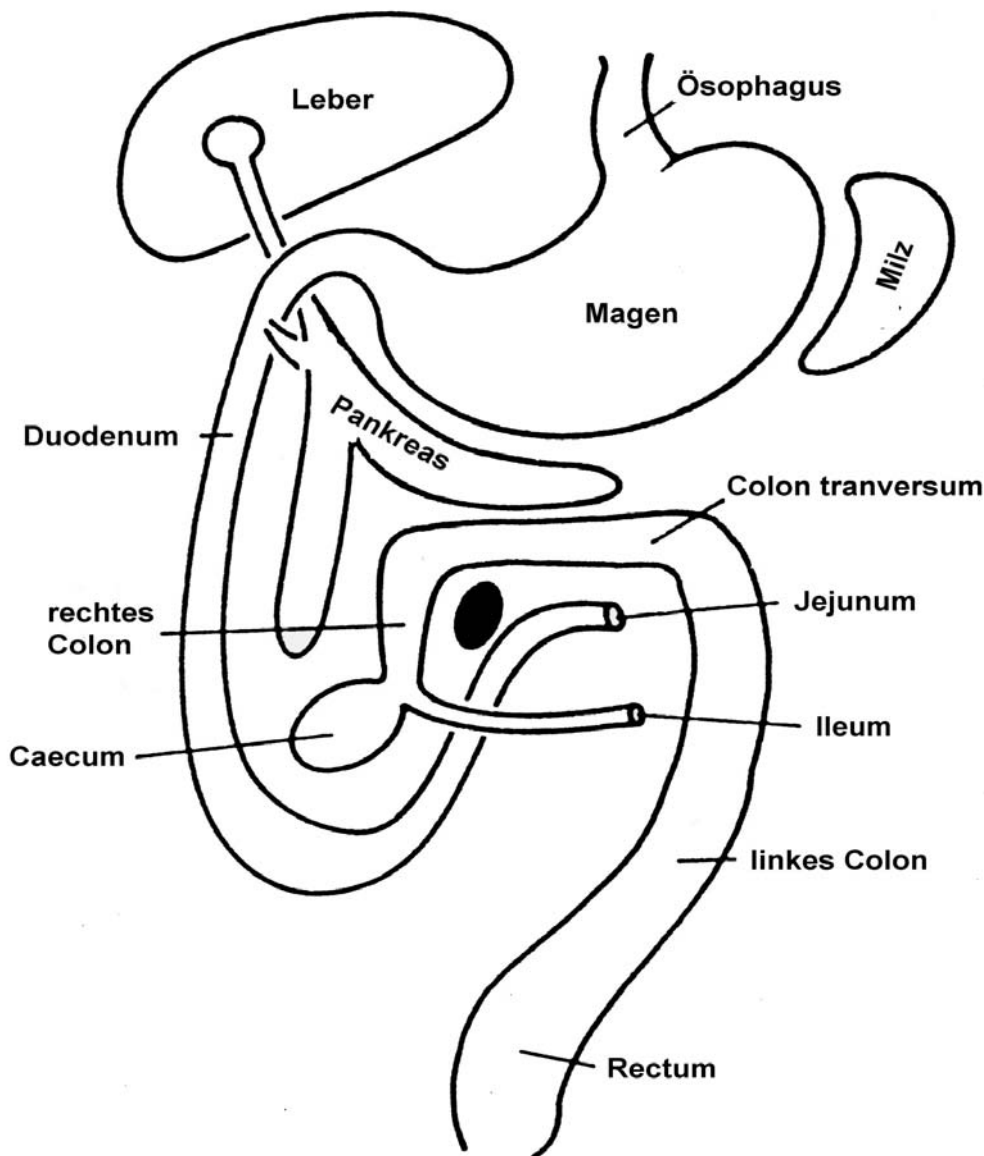


Abb. 39: Grundstruktur des Verdauungstrakts von Säugetieren (Chivers & Langer 1994)

Nur das Zusammenwirken aller gastrointestinalen Organe in einer geordneten Abfolge stellt den Ablauf der Verdauung sicher. Aus diesen Gründen sind die Verdauungsorgane bei Menschen, Primaten und anderen Säugetieren nicht nur in einer festgelegten Sequenz angeordnet, sondern es bestehen zwischen den Darmsegmenten und assoziierten Drüsen zahlreiche Beziehungen, die auf mehreren Ebenen mit unterschiedlichen Mechanismen gesteuert und kontrolliert werden. Jeder Abschnitt weist Spezialisierungen auf, die sich vermutlich im Laufe der Evolution ergaben und den verschiedenen Ernährungsweisen bzw. der Beschaffenheit der Nahrungsquellen mit ihrem Nährstoffprofil Rechnung getragen haben.

Die funktionellen Interaktionen verschiedener Darmabschnitte werden deutlich, wenn die Abfolge digestiver Prozesse betrachtet wird. Die erste mechanische Bearbeitung der Nahrung in der Mundhöhle (Kauen) dient hauptsächlich ihrer Zerkleinerung. Dabei wird der Speisebrei in der Mundhöhle mit Enzymen angereichert und unterliegt einer ersten chemischen Bearbeitung. Das Kauen der Nahrung hat eine größere Oberfläche des Speisebreis in nachgeordneten Darmabschnitten zur Folge, was den Wirkungsgrad der Verdauungsenzyme in unteren Darmabschnitten erhöht. Ohne das Kauen wäre eine langsamere Darmpassage oder ein großer Verdauungstrakt zur effizienten Resorption der Nährstoffe notwendig. Nach dem Schlucken erreicht die Nahrung durch peristaltische Wellenbewegungen der Oesophagusmuskulatur den Magen. Dort unterliegt der Speisebrei einer weiteren, wenn auch in ihrem Umfang quantitativ nicht bedeutsamen chemischen Bearbeitung. Der Magen übernimmt die Funktion eines Reservoirs für das Nahrungsgut. Dieses wird kontrolliert an den Dünndarm abgegeben, eine wichtige Bedingung für alle sich anschließenden Verdauungsprozesse in den nachfolgenden Abschnitten des Darmsystems. Wenn der Magen in mehrere Abschnitte gegliedert ist, dienen diese als Fermentationskammern für Pflanzenmaterial, das im Dünndarm nicht verdaut wurde. Die Fermentationsprodukte werden resorbiert. Durch den vergrößerten Magen ist es also möglich, die Darmpassagezeit so zu regulieren, dass die Effizienz der Verdauung gesteigert werden kann. Danach wird die Nahrung zusammen mit anderen Nahrungsinhaltsstoffen in den proximalen Anteil des Dünndarms überführt. Hier werden dem Chymus Gallenflüssigkeit und Pankreasenzyme zugegeben. Die Verdauungsenzyme hydrolysieren die Proteine, Lipide und Kohlenhydrate, was die Resorption ihrer Spaltprodukte im Dünndarm ermöglicht. Nach Abschluss der Resorptionsprozesse im Dünndarm erreichen die residuellen Nahrungsbestandteile den Dickdarm. Dem Übergang von Dün- und Dickdarm benachbart ist das Caecum lokalisiert. Dickdarm und Caecum sind bei Säugetieren in ihrer Ausdehnung und ihrem Volumen sehr variabel. Beide Darmsegmente bieten Raum zur bakteriellen Umsetzung nicht verdauter Nahrung. Daneben werden dem Faeces im Rahmen des colonischen Transports Wasser und Elektrolyte entzogen, so dass nur eine geringe Wassermenge das Rectum erreicht. Dieses dient der Speicherung des Faeces. Letztlich wird das gastrointestinale System durch das Rectum und den Anus abgeschlossen.

Im Verlauf der Evolution entwickelten die Säugetiere verschiedene Strategien sich zu ernähren, was vermutlich mit der Ausnutzung der verfügbaren Nahrungsquellen und der

Zunahme der Körpergröße zusammenhängt. Vermutlich ernährten sie sich entweder insektivor und gingen dann zur Carnivorie über oder verlegten sie sich auf Blattkost (Foliovorie). Dies mag daran liegen, dass die Beschaffenheit und das Nährstoffprofil der Nahrung in einer ökologischen Nische Einfluss auf die Evolution von einzelnen Organabschnitte nahm. Nahrungsquellen, die reichlich Makronährstoffe und wenig anti-nutritive Substrate enthalten, müssen nicht fermentiert werden. Daher wäre die Anlage großvolumiger Fermentationskammern (Ausbuchtungen im Verdauungskanal) und damit eines großen Magen-Darm-Trakts unsinnig. Sinkt dagegen der Nährstoffreichtum der verfügbaren Nahrungsquellen, muss mehr Zeit zur Verdauung investiert werden, um die Nährstoffe per Fermentation aus den Nahrungsquellen herauszulösen. Daher wächst die Ausdehnung des Verdauungstrakts. Da Faunivoren (Insektivoren oder Carnivoren) die nährstoffreichsten und am besten verdaubaren Nahrungsquellen konsumieren, haben sie einen relativ kleinen und einfachen Verdauungstrakt, wobei der Dünndarm den größten Raum einnimmt (Chivers 1998, Mann 2000). Der Magen ist vergrößert, das Colon relativ kurz, ein Caecum ist rudimentär ausgebildet oder gar nicht vorhanden. Die Fermentationskammern sind also nur geringgradig ausgebildet (Abb. 40).

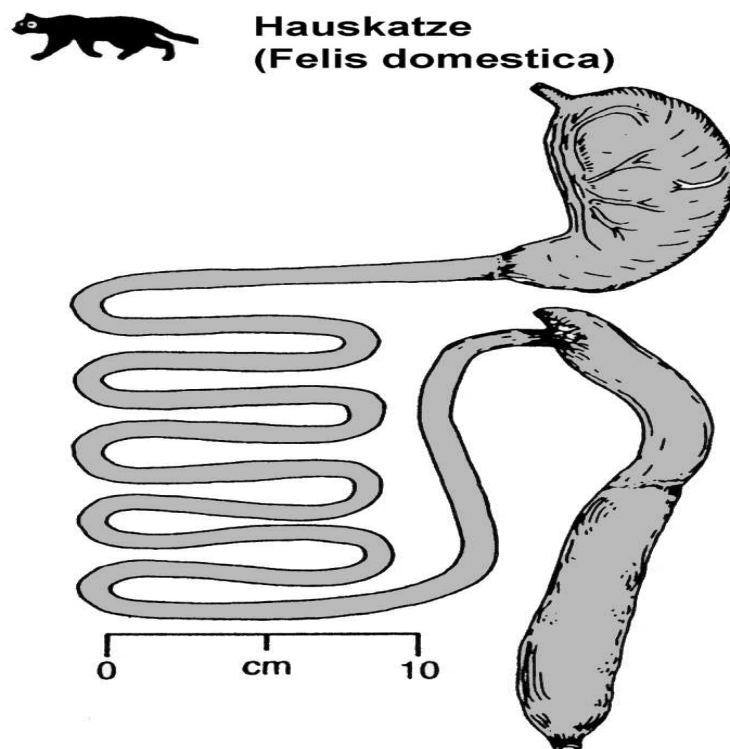


Abb. 40: Das Verdauungssystem der Hauskatze als typischen Carnivoren (Steven & Hume 1995)

Foliovoren hingegen nahmen an Körpergröße zu und entwickelten zur maximalen Ausnutzung der Energie aus den Blättern voluminöse Verdauungssysteme, die im Bereich des Magens (Vormagen) und/oder des Colons bzw. Caecums Erweiterungen zeigen (Abb. 41) (Mann 2000).

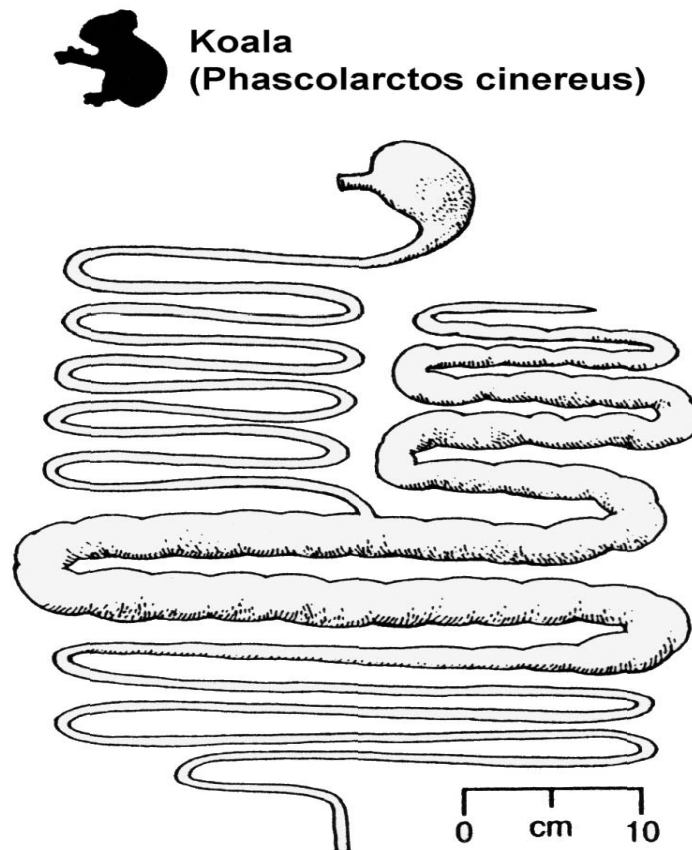


Abb. 41: Das Verdauungssystem des Koala als typischen Foliovoren (Steven & Hume 1995)

Der Verdauungstrakt der Fruchtfresser (Frugivoren) ist in seiner Größe als auch in der Ausprägung seiner Proportionen zwischen Fauni- und Foliovoren angesiedelt. Er nimmt quasi eine Zwischenstellung ein, was Frugivoren die Möglichkeit einer breiten Nahrungsauswahl bietet. Der Magen sowie Dünn- und Dickdarm ist größer als bei Faunivoren, was der Verdauung von Früchten Rechnung trägt und bei größeren Spezies Raum für die ergänzende Zufuhr von Blättern zulässt. Diese Variationen in den Merkmalen des Gastrointestinaltrakts können, müssen sich aber nicht im Speiseplan ausdrücken (Mann 2000, Chivers 1998, Chivers & Hladik 1980). Daher ist ein gut entwickelter Caecum-Colon-Abschnitt ein deutlicher Hinweis auf eine Pflanzenkost, bedeutet aber nicht, dass es sich um eine streng herbivore Spezies handeln *muss*.

Umgekehrt stellt eine geringe Ausprägung von Caecum und Colon *keinen* Beweis für eine strenge Carnivorie dar (Milton 1987). Für jede Spezies gilt, dass sich die Volumina des Magens und Dickdarms bzw. die resorbierende Oberfläche des Dünndarms als Funktion der Körpergröße beschreiben lassen. Defizite in der Nährstoffassimilation werden von manchen Spezies durch Koprophagie (Kotkonsum) ausgeglichen, so dass im Rahmen der wiederholten Passage durch den Verdauungstrakt die im Faeces verbliebenen Nahrungsinhaltsstoffe und die bakteriell gebildeten Stoffwechselprodukte verfügbar werden (Chivers 1992).

7.2 Der Verdauungstrakt der Primaten

Da die Eigenschaften essenzieller Nährstoffe wenigstens in Grenzen den Rahmen für das Ernährungsmuster der Vorfahren des Menschen und der Primaten festgelegt haben dürften, liegt nahe, dass sich - unter ernährungsphysiologischen Gesichtspunkten betrachtet – Menschen und Primaten im Großen und Ganzen ähnlich sind.

Die Menschen haben sich wie die Primaten im Zuge eines Evolutionskontinuums entwickelt. Demzufolge müssten sich die Anatomie des Verdauungstrakts und der Nährstoffbedarf von der Linie seiner Vorfahren ableitbar sein, die in einer oder mehreren ökologischen Nischen überlebten und verschiedene Nahrungsquellen zur Sicherung ihrer Existenz nutzten. Da ein Verdauungstrakt aber weder fossilierbar ist, noch der direkte Vorfahre des Menschen definitiv bekannt ist, werden anschließend anatomische und physiologische Merkmale der digestiven Systeme der genetisch engsten Verwandten (Pongidae) und des Menschen verglichen. Hierbei könnten in einem gewissen Rahmen Analogieschlüsse gezogen und Erkenntnisse gewonnen werden, die zum Verständnis der Ernährung prähumaner Spezies und ihres Spektrums an Nahrungsquellen herangezogen werden könnten.

7.2.1 Makromorphologische Kennzeichen des Verdauungstrakt der Primaten

Rezente Primaten lassen jede Spezialisierung auf eine definierte Ernährungsform vermissen, was die unspezialisierte Anatomie ihres Verdauungstrakts unterstreicht (Mann 2000, Chivers 1992). Unter Umständen sind diese fehlenden Spezialisierungen grundlegende Voraussetzung zur Adaption an verschiedene Umweltbedingungen und für den evolutiven Erfolg der Primaten verantwortlich (Chivers 1998).

Primaten sind die einzigen Säugetiere, die hauptsächlich Früchte mit einem hohen Anteil niedermolekularer Kohlenhydrate verzehren. Der Früchteanteil macht ungefähr

55 bis 80 % des Speiseplans aus (Chivers 1992). Sie müssen ihre Kost durch tierisches Protein oder – je nach Spezies - durch verschieden große Mengen an Blättern ergänzen, da das Aminosäurenmuster in Früchten sich zur Deckung ihres Proteinbedarfs nicht eignet. Kleinere Primaten werten ihren Speiseplan mit tierischem Protein auf; größere Primaten ziehen dagegen den Konsum von Blättern vor. Kein einziger Primate ist im eigentlichen Sinne omnivor, da ihr Verdauungssystem weder große Mengen an Blattwerk noch an tierischem Nahrungsgut verwerten kann. Meist sind „omnivore“ Primaten Frugivoren oder fauni-frugivor bzw. folio-frugivor (vgl. Kap. 6.1.1) (Chivers 1998).

Die Nahrungsauswahl und die „Nahrungsergänzung“ schlagen sich in der Anatomie des Verdauungstrakts nieder (Chivers & Hladik 1980). So verfügen faunivore Primaten (vor allem Insektivoren) über ein relativ kleines und einfach gebautes Verdauungssystem. Es weist einen kleinen Magen und gewöhnlich ein bescheidenes Caecum auf. Zugleich ist das Colon im Verhältnis zum Dünndarm relativ schwach entwickelt. Im allgemeinen scheint der Verdauungstrakt faunivorer Primaten auf die direkte Nährstoffresorption abgestellt zu sein. Foliovore Primaten entwickelten aber Strukturen im Verdauungstrakt, die sich zum Abbau bzw. der Verdauung großer Mengen an strukturellen Kohlenhydrate eignen (Fleagle 1999), da Primaten ebenso wie viele andere Vertebraten nicht zur Synthese von cellulolytischen Enzymen fähig sind (Milton 1986). Diese anatomischen Strukturen mussten zur Verdauung von Strukturkohlenhydraten die Bedingungen zur mikrobiellen Besiedlung bieten (Fleagle 1999). In diesem Fall könnte sogar von einer Art Symbiose gesprochen werden. Denn im Rahmen des mikrobiellen Celluloseabbaus (Fermentation) entstehen Fettsäuren wie Essig-, Propion- und Buttersäure, die auch dem Wirt als Energiequelle dienen können (Milton 1993). Bei Vormagenfermentierern dient das mikrobielle Protein nach seinem Aufschluss dem Wirt als Proteinquelle, bei Enddarmfermentierern geht es zum Großteil mit dem Faeces verloren, sofern der bakterien- und proteinreiche Faeces nicht erneut gefressen wird (Langer 1987). Der Magen-Darm-Trakt von Frugivoren ist im Bereich des Magens und des Dickdarms besonders stark ausgebildet. Beide Organe sind größer als bei faunivoren, was auf den Konsum von Früchten und Blättern hindeutet (Abb. 42) (Fleagle 1999).

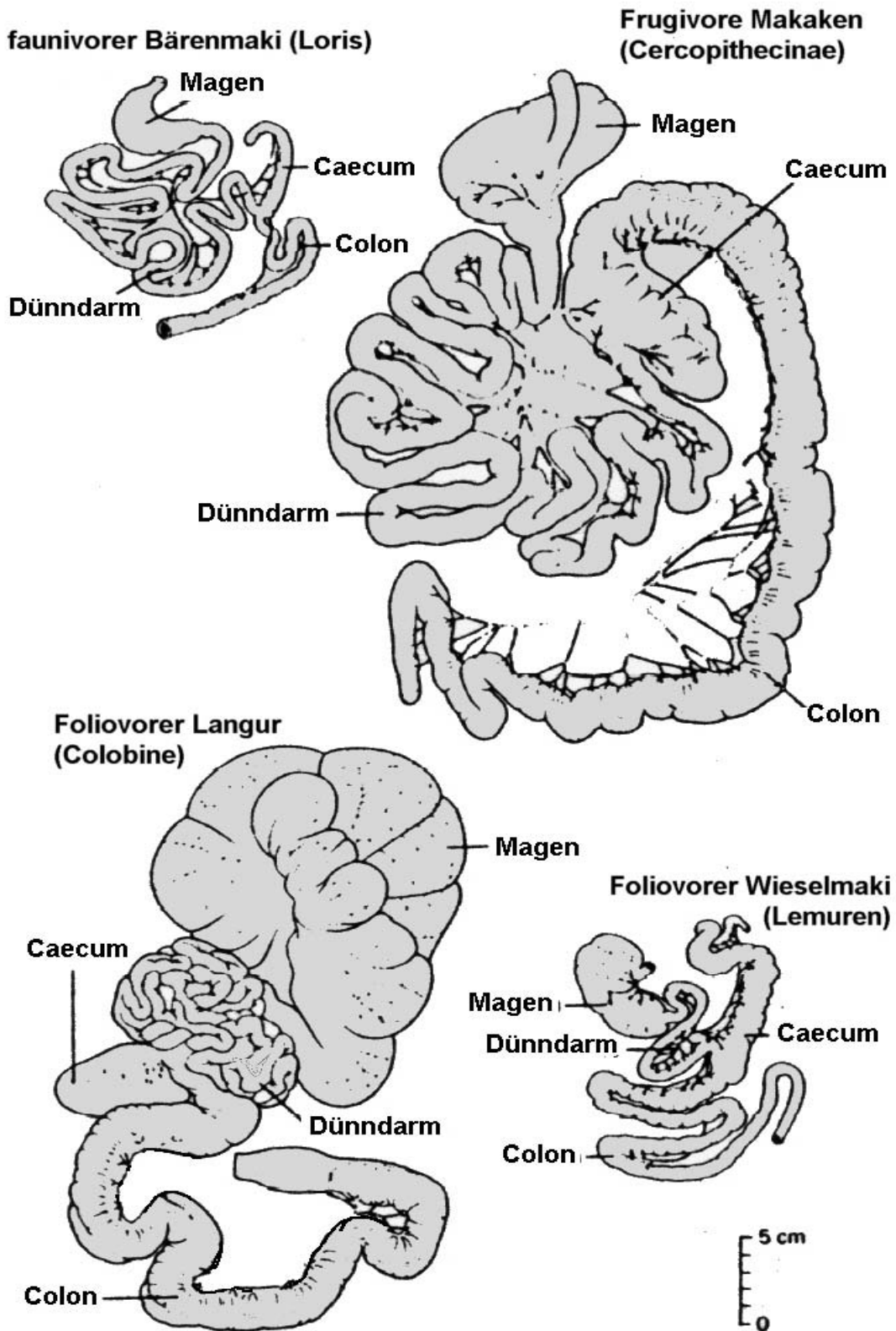


Abb. 42: Der Verdauungstrakt von Primatenspezies, die sich vorwiegend faunivor, frugivor oder foliovor ernähren (mod. nach Fleagle 1999)

Vormagen- und Enddarmfermentierer beherbergen in ihren Fermentationskammern eine in etwa vergleichbare Mikroorganismendichte und -struktur (Steven & Hume 1995, Parra 1978). Wenn die Nahrung im Magen fermentiert wird, wird ein Teil der potenziell verfügbaren Energieträger an den Stoffwechsel der Mikroben abgegeben und „geht verloren“. Im allgemeinen beträgt der Energieverlust etwa 10 bis 20 %, d. h. dieser Energiebetrag könnte ebenso vom Wirt genutzt werden. Dies ist also ein Nachteil der Vormagenfermentation. Darüber hinaus entstehen Stickstoffverluste. Dieser Fall tritt bei Enddarmfermentierern, die die Nahrung erst im Colon und Caecum einer bakteriellen Umsetzung unterziehen, nicht ein. Hier ist die Assimilation der Energieträger abgeschlossen, noch bevor die bakteriellen Fermentationsprozesse einsetzen (Björnhag 1994). Denkbar ist, dass sich die caeco-colische Fermentation vor allem für kleine Säugetiere mit leicht verdaulichem Nahrungsspektrum eignet, da sie zur Aufrechterhaltung ihrer Körpertemperatur einen hohen Energiebedarf pro Gewichtseinheit haben und relativ schnell Nutzen aus der Nahrungszufuhr ziehen müssen. Eine lange, energieintensive Verdauungsarbeit, die das Verhältnis aus der Energiezufuhr und dem Energiegewinn schmälert, wäre ungeeignet. Demgegenüber profitieren von der Vormagenfermentation Säugetiere, die strukturkohlenhydratreiche Nahrungsquellen vorziehen (Alexander 1993). Bei ihnen fällt der Energieverlust weniger ins Gewicht, da sie quantitativ mehr Nahrung aufnehmen, durch Retention des Nahrungsbreis seinen Nutzungsgrad erhöhen (Vermehrung der mikrobiellen Population) und darüber hinaus das mikrobielle Protein nutzen können. Dieser Denkansatz müsste sich in den Größenverhältnissen einzelner Verdauungsorgane bei Primaten niederschlagen.

Eine Gegenüberstellung der Anatomie des Verdauungstrakts von Primaten, d. h. ein Vergleich der Größe und der Volumina einzelner Organe des Verdauungstrakts von Primaten sollte über ihre Ernährung orientieren bzw. ungefähr über die Schwerpunkte ihrer Nahrungswahl informieren (Abb. 43). Hierbei fallen beim Vergleich der Verdauungsorgane vom Menschen mit anderen Hominoiden erhebliche Unterschiede in der Ausdehnung verschiedener Darmabschnitte auf. Der humane Verdauungstrakt verfügt über einen einfachen Magen, ein verkümmertes Caecum und ein für Primaten sehr kurzes Colon, dafür aber über einen Dünndarm, der etwa zwei Drittel des gesamten Verdauungstrakts ausmacht (Milton 1987). Nach dem Größenverhältnis zwischen Magen, Caecum, Colon zum Dünndarm von Gorilla und Schimpanse zu urteilen,

praktizieren sie eine foliovore bzw. frugivor-foliovore Ernährung (Chivers & Hladik 1980). Im Gegensatz dazu lässt sich der Verdauungstrakt des Menschen weder in die Kategorie eines „Fleischfressers“ noch einer anderen Kategorie zuordnen. Er verfügt über einen Verdauungstrakt, der zwar eine dem von Primaten analoge Grundstruktur besitzt, aber im Vergleich relativ klein ist (Milton & Demment 1988).

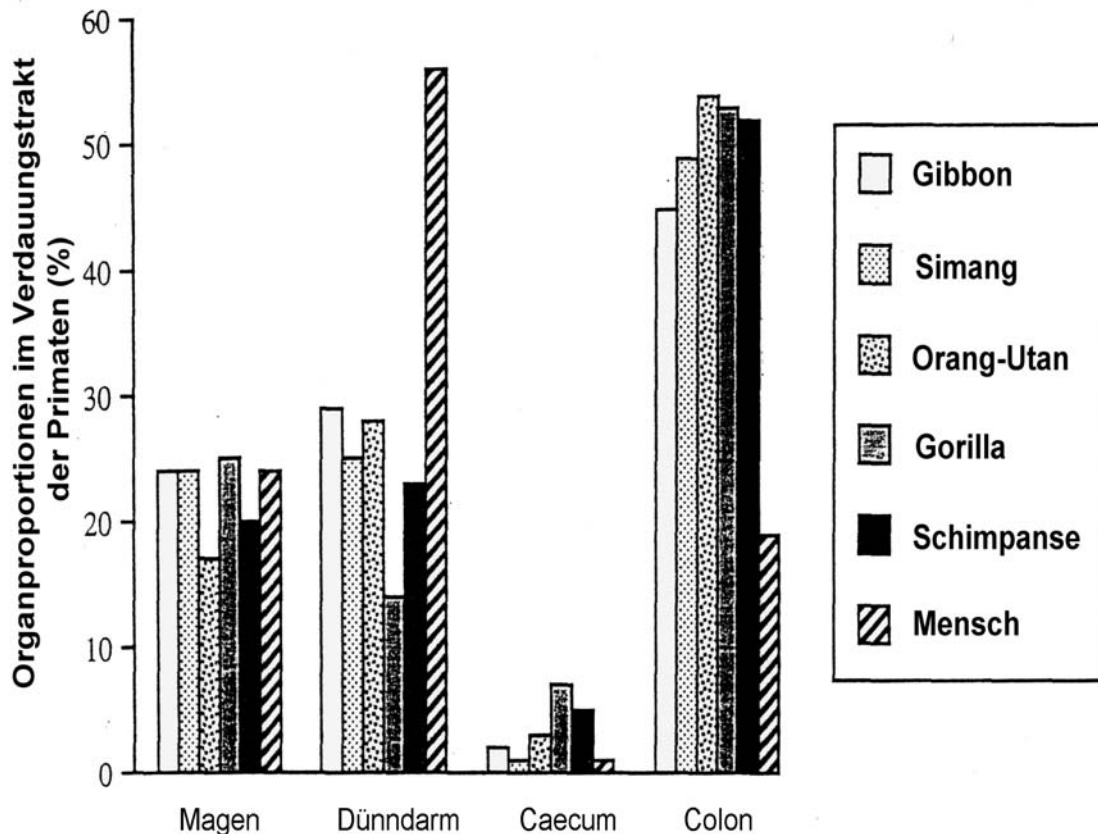


Abb. 43: Relative Volumina einzelner Organabschnitte von Primaten (Milton 1999a)

Eine genauere Bestimmung der bevorzugten Ernährungsform ergab die allometrische Darstellung der resorptiven Mucosaoberflächen gegen die Körpergröße bei mehr als 100 verschiedenen Primaten und Säugetieren. Hierbei zeichneten sich in Bezug auf die Ernährung der Primaten und Säugetiere drei unterschiedliche Beziehungen ab: faunivor (insektivor und carnivor), foliovor, frugivor. Die geringste Ausdehnung resorptiver Oberflächen besitzen Faunivoren, Foliovoren verfügen über die größte (Abb. 44).

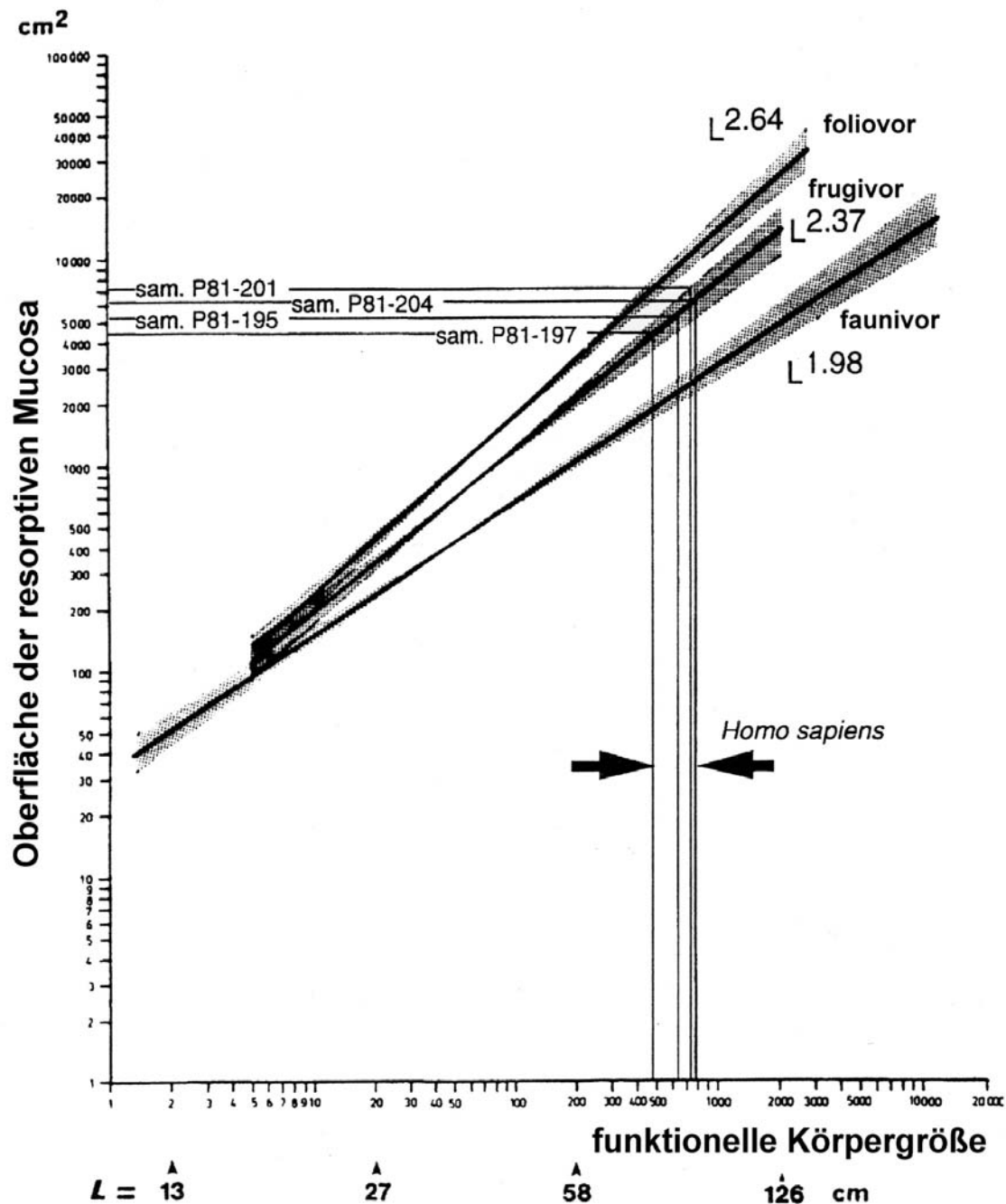


Abb. 44: Allometrische Beziehung der resorptiven Oberfläche zwischen dem Gastrointestinaltrakt und Körpergröße verschiedener Primaten (Chivers & Hladik 1980)

Belege für den Zeitpunkt der Entwicklung der Unterschiede in der Makromorphologie des Verdauungstrakts gibt es zwar nicht (Milton 1999a), allerdings ließen sich über ihre Gründe genauere Erkenntnisse gewinnen. Aus Tierversuchen ist nämlich bekannt, dass eine Erhöhung des Energiebedarfs zu einer Expansion des Dünndarms auf Kosten des Dickdarms führt (Gross et al. 1986).

Die Dominanz des Dünndarms in Verbindung mit dem einkämmrigen Magen beim Menschen legt Anpassungsprozesse an eine qualitativ hochwertige und energiedichte Nahrung nahe (Milton 1986, 1987). Sie lässt vermuten, dass humane Vorfahren den Schwerpunkt ihres Nahrungsspektrums auf Früchte und tierische Nahrungsquellen legten (Mann 2000). In diese Richtung gehen Beobachtungen an Kapuzineraffen, die ähnliche Proportionen der Verdauungsorgane haben wie der Mensch, aber sicherlich mit dem Menschen keinen gemeinsamen Vorfahren haben. Sie verzehren ebenfalls eine energiedichte Nahrung (Früchte, Insekten, kleine Wirbeltiere), so dass es sich bei den Analogien ihres Verdauungstrakts mit dem menschlichen um das Ergebnis ähnlicher adaptiver Trends handeln könnte (Milton 1987).

Letztlich lassen sie aber die Frage unbeantwortet, ob und inwiefern die eine oder andere Ernährungsform das Überleben prähumaner Vorfahren geprägt hat. Werden die Proportionen des Gastrointestinaltrakts der Primaten im Hinblick auf die Bedeutung in der Evolution betrachtet, muss sich das Interesse auf Abschnitte konzentrieren, die in Zeiten schwankender Umweltverhältnisse bzw. Nahrungsverfügbarkeit ein Überleben sicherten. In diesem Zusammenhang fällt den Fermentationskammern eine tragende Rolle zu, da mit der Zunahme ihrer Größe auch ihre resorbierende Oberfläche zunimmt und die Syntheserate der kurzkettigen Fettsäuren sowie der Wirkungsgrad der Nährstoffausnutzung sich erhöht (Bourton & Perrin 1991). Es stellt sich hier die Frage, inwiefern die Fermentationsräume dem wechselnden Nahrungsangebot Rechnung getragen haben.

Der Energiegewinn aus der gastroenteralen Fermentationsleistung ist für eine Spezies eine nicht zu vernachlässigende Größe für die gesamte Energieversorgung. Ihr Betrag lässt sich als eine Funktion der Retentionszeit des Speisebreis im Gastrointestinaltrakt beschreiben (Kay & Davies 1994). Je länger die mikrobiellen Degradationsprozesse der Strukturkohlenhydrate in den Fermentationsräumen anhalten, desto größer ist der energetische Nutzen (Lambert 1997). Da der Zeitraum der Nahrungspassage mit der Körpergröße ansteigt, unterliegt die Ingesta bei größeren Tieren länger der mikrobiellen Fermentation als bei kleineren Spezies, so dass auch der energetische Gewinn höher ausfällt (Langer 1987). Diese Regel gilt im Grundsatz auch für Primaten (Parra 1978, Kay & Davies 1994), auch wenn eine Reihe anderer Einflussgrößen wie Alter, Gravität und die Häufigkeit der Nahrungsaufnahme eine Rolle spielen (Warner 1981, Karasov & Diamond 1985). Damit wäre immerhin zu erklären, weshalb kleinere

Primaten weniger energetischen Nutzen aus den Fermentationsprozessen ziehen als größere (Parra 1978, Kay & Davies 1994). Es ist auch sinnvoll, dass kleinere Primaten energiedichte Nahrungsquellen mit leicht resorbierbaren Nährstoffen verzehren. Ihre Nahrungswahl lässt sich mit ihrem Energiebedarf pro Gewichtseinheit Körpermasse begründen. Kleine Primaten benötigen zur Unterhaltung ihrer Homöothermie relativ mehr Energie als größere, da sie eine relativ größere Körperoberfläche haben, die zum Wärmeverlust beiträgt (Kleiber 1961). Dies bedeutet zugleich, dass zur Unterhaltung der metabolischen Stoffwechsellistung von kleineren Primaten zeitlich ausgedehnte Verdauungsprozesse wenig geeignet sind. Allerdings trifft die Regel auf Primaten nur eingeschränkt zu. So verstehen es Vertreter der kleinen foliovoren Primaten mit einem Körpergewicht von durchschnittlich 840 Gramm (Lepimuren) ihren Nährstoffbedarf über Fermentationsprozesse in ihrem relativ großen Caecum und über Koprophagie zu decken, so dass sie auch minderwertigem Futter ausreichend Energie entziehen können (Ganzhorn 1993). Kleine Schlank- und Stummelaffen (Colobinae) verfügen über einen großen mehrkammrigen Magen, der nicht nur große Mengen von Blättern aufnehmen kann, sondern cellulolytische Bakterien beherbergt, die zur Energieversorgung beitragen (Milton 1993, Oates & Davies 1994). Die anatomischen Besonderheiten von einzelnen Verdauungsorganen relativieren also den Einfluss der Körpergröße auf die Transitzeit der Nahrung durch den Verdauungstrakt.

Die Nahrungspassagezeit hängt also auch von anderen Faktoren ab. Möglicherweise sind die digestiven Prozesse, der Bau der Verdauungsorgane *und* die Nahrungsquellen für den Verlauf der Nahrungspassage verantwortlich. Deswegen wurden in einem Ernährungsexperiment zwei verwandte Affenarten verglichen, die sich den identischen Lebensraum teilten, sich ausschließlich von Pflanzenkost ernährten und einen relativ vergleichbaren Verdauungstrakt, d. h. einen einkammrigen Magen hatten.

Brüllaffen (*Alouatta palliata*) fressen Früchte und Blätter. Sollten saisonal keine Früchte verfügbar sein, nutzen sie alternativ Blätter als Energiequelle. Sie fermentieren die Blätterkost und decken damit fast 31 % ihres Energiebedarfs. Demgegenüber halten sich Klammeraffen (*Ateles geoffroyi*) soweit wie möglich an energiereiche und leicht verdauliche Nahrung und weichen nicht auf energieärmere Nahrungsquellen aus (Milton 1993, Milton & McBee 1983). Die Auswahl der Nahrung drückte sich in den verschiedenen langen Retentionszeiten der Ingesta im Darm aus, wenn die Tiere mit Früchten oder mit Blättern gefüttert wurden. Während bei Brüllaffen die Blätterkost

eine Passagezeit durch den Magen-Darm-Trakt von 20 Stunden benötigte, zog sie sich bei Klammeraffen nur 4 Stunden hin. Klammeraffen reagieren also auf eine geringwertige Kost mit einem schnelleren Nahrungsdurchsatz, d. h. die Fermentation im Enddarm ermöglicht die reine Foliovorie auf Kosten des Fruchteverzehr. Da sich bei Klammeraffen der Dickdarm weniger als Fermentationsraum eignet, müssen zur Energiebedarfsdeckung durch Früchte kürzere Transitzeiten vorliegen (Milton 1993). Deshalb lässt sich folgern, dass die Passagezeit der Nahrung mit dem Wirkungsgrad digestiver Prozesse in Zusammenhang steht und bei Enddarmfermentierern eine vermehrte Aufnahme strukturkohlenhydrathaltiger Kost mit kurzer Verdauungszeit kompensiert werden.

Unter evolutiven Aspekten ist interessant, wie der Verdauungstrakt prähumaner Spezies auf eine langfristige Nahrungsknappheit oder eine unzureichende Nahrungsqualität reagiert haben könnte bzw. wie sich ein saisonbedingter Wechsel im Nahrungsspektrum einer Spezies auf die Physiologie des Verdauungstrakts ausgewirkt haben könnte.

Der Ort der Fermentationsprozesse scheint für Nahrungszufuhr und Energieversorgung einer Spezies eine Rolle zu spielen, die speziell bei Nahrungsmangel zum Tragen kommt. So haben Spezies, deren Fermentationskammern im Bereich des Enddarms lokalisiert sind, einen schnelleren Nahrungsdurchsatz. Sie benötigen größere Nahrungsmengen und/oder leicht verdauliche Nährstoffe. D. h., dass diese Säugetierspezies in Phasen der Nahrungsknappheit bei ausreichender Nahrungsqualität bzw. in Phasen ausreichenden Nahrungsangebots aber ungenügender Qualität überleben können (Langer 1987). Um den Stellenwert dieses Ansatzes für den Menschen zu untersuchen, schien ein Modellversuch an Schimpansen (*Pan tryglodytes*) am Besten geeignet, da sie dem Menschen genetisch eng verwandt sind, in ihrem Sozialverhalten und der Ernährung den frühen humanen Vorfahren am nächsten stehen sowie andere „humane“ Merkmale wie z. B. die Körpergröße im Erwachsenenalter aufweisen. Wenn Schimpansen mit einer Kost gefüttert wurden, die verschieden große Mengen an Strukturkohlenhydraten enthielt, verkürzt sich die Nahrungspassagezeit, je höher der Anteil an nicht hydrolysierbaren Kohlenhydraten war (Milton & Demment 1988). D. h., Schimpansen können in einer Umgebung leben, die Nahrungsquellen in unterschiedlicher Qualität bietet oder deren Qualität wechseln kann. Auch die humanen Vorfahren hätten Energie aus der Fermentation gewinnen können. Nach den

Ergebnissen aus Humanstudien werden bis zu 10 % der benötigten Energie durch die Fermentationsleistung im Colon geliefert (McNeil 1984).

Diese Strategie der Enddarmfermentierung verfolgen die engsten Verwandten des Menschen und *Homo sapiens* selbst. Sie geht nicht mehr auf, wenn neben dem Nahrungsangebot auch dessen Qualität abnimmt. Dieser Fall ist in der Primatenlinie wahrscheinlich mehrfach eingetreten. Möglicherweise ist dies sogar der Grund für die vielen Äste des Hominidenbuschs, wenn sich auf Grund von Nahrungsmangel sozial organisierter Gruppen getrennt haben und im Zuge ihrer Mobilität (Nahrungssuche?) per Zufall wieder zusammengeführt wurden. Dies kann nicht ohne Folgen für den Gen-Pool geblieben sein. Unter dieser Annahme wären auch die Bedingungen für die Erschließung von Lebensräumen erfüllt gewesen, die saisonal in ihrer Qualität und Menge ein variables, aber ausreichendes Nahrungsangebot lieferten.

7.2.2 Physiologische Kennzeichen des Verdauungstrakts der Primaten

Eventuell macht das Bestehen einer Spezies in einer ökologischen Nische keine prinzipiellen Veränderungen des Verdauungstrakts notwendig. Es scheint auszureichen, wenn sich einzelne Darmsegmente an Ansprüche, die aus den Umweltveränderungen erwachsen, subtil anpassen. Anatomische Spezialisierungen einzelner gastrointestinaler Organe schränken unter Umständen auch die Flexibilität einer Spezies bei der Neubesetzung eines neuen ökologischen Lebensraums ein. Dies erschwert eine Nahrungsumstellung, wenn die Hauptnahrungsquelle versiegen sollte (Milton 1993). Die minimale Anpassung einzelner Organabschnitte an veränderte ökologische Bedingungen wird z. B. in der Expression aktiver Transportmechanismen für verschiedene Nährstoffe entlang der resorbierenden Oberfläche des Dünndarms offenbar. So scheint die Anzahl von intestinalen Glucosetransportern im Dünndarm bei einer Reihe von Wirbeltieren nicht nur intraspezifisch und altersabhängig zu variieren, sondern auch vom nutritiven Kohlenhydratangebot in der Nahrung abhängig zu sein. Dies findet seine Erklärung eventuell darin, dass die frühzeitlichen Spezies bei der Erschließung von Pflanzen als Nahrungsquelle die Fähigkeit zur Regulation des Glucosetransports erwerben mussten. Diese Kompetenzen sind bei Omnivoren und Herbivoren belegbar, bei strikt carnivoren Spezies jedoch nicht. Im Gegensatz dazu ist die Anzahl der Aminosäuretransporter im Dünndarm von der Ernährungsform unabhängig. Dies ist vermutlich mit den unterschiedlichen physiologischen Aufgaben der Aminosäuren und Kohlenhydrate in einem tierischen Organismus zu begründen.

Während Aminosäuren in den Bau- und Betriebsstoffwechsel involviert sind, ist die Zufuhr einschlägiger Kohlenhydratquellen vom ernährungsphysiologischen Standpunkt aus nicht unter allen Umständen zwingend notwendig (Karasov & Diamond 1988).

Scheinbar gibt es auch Unterschiede im Resorptionsmodus verschiedener Nährstoffe. So lassen vorliegende Analysen zur Nährstoffresorption vermuten, dass bei großen Spezies die transzelluläre Resorptionskapazität weniger ausgeprägt ist als bei kleinen Spezies. Kleine Spezies zeichnen sich dagegen durch eine größere parazelluläre Resorptionsrate aus. Die parazelluläre Resorption herrscht bei großen Faunivoren mit relativ kleiner Mucosaoberfläche vor. Bei großen foliovoren Spezies werden niedrige transzelluläre Resorptionsleistungen durch eine Vergrößerung der Mucosaoberfläche ausgeglichen. Bei Frugivoren sind beide Arten der Resorption weniger deutlich ausgeprägt (Pappenheimer 1998).

8 Diskussion und Schlussfolgerungen

Der Mensch hat sich im Verlauf der Evolution über die Natur erhoben und sich in vielerlei Hinsicht von ihr unabhängig gemacht. Dies gilt für fast alle Lebensbereiche, insbesondere für die Ernährung. Diese kann der Mensch heute innerhalb großer Grenzen nach Belieben ändern, da er zur Deckung seiner Nahrungsbedürfnisse erheblich in die Natur eingegriffen hat und daher nicht mehr ausschließlich auf das natürliche Nahrungsangebot angewiesen ist. Dies hatte sogar zur Folge, dass Menschen Nahrungsmittel verzehren, die es in der Natur überhaupt nicht gibt (Nahrungsmittel wie Schokoriegel, Wurst, Käse und andere). Eventuell erwachsen dadurch Probleme, die sich in einer zunehmenden Zahl von Erkrankungen weiter Bevölkerungskreise in zivilisierten Ländern ausdrücken. Diese Ansicht lässt sich aus den Ergebnissen internationaler epidemiologischer Studien ableiten. Auch die Ergebnisse einer Reihe von Interventionsprogrammen zur Wirkung verschiedener Nahrungsinhaltsstoffe, wie Vitaminen, oder Erhebungen zum Konsum diverser Nahrungsmittelgruppen bestätigen diesen Verdacht. So unterscheiden sich z. B. die Häufigkeiten verschiedener Krankheiten (Krebs, Arteriosklerose u. a.) in Japan und westlichen Industrieländern erheblich. Mit der Lebensweise oder dem Genprofil dieser Bevölkerungsgruppen alleine lassen sich diese Tatbestände kaum erklären.

Die Zusammenhänge zwischen der Ernährung und den Fallzahlen an verschiedenen ernährungsabhängigen Erkrankungen in den Industriestaaten beschäftigen eine ganze Anzahl von Forschergruppen aus unterschiedlichen Disziplinen. Vor allem ist für sie die Beantwortung der Frage interessant, inwiefern die quantitative Zufuhr der einen oder anderen Lebensmittelgruppe zur Gesundheit bzw. Krankheit des Menschen beitragen könnte. Daher sind auf der Basis des heutigen Wissens verschiedene Modelle einer gesunden Ernährung entworfen worden, die die Ernährungspraxis und Kultur in verschiedenen Ländern berücksichtigt (Ernährungspyramiden). Allerdings bleibt die Frage offen, ob diese Modelle begründete Konzepte für eine gesunde Ernährung des Menschen sind und inwiefern sie einer art- oder gengerechten Humanernährung des Menschen entsprechen (vgl. Kap. 3.2.2). So gibt es Meinungsunterschiede darüber, in wie weit der quantitative Konsum einer Lebensmittelgruppe der Gesundheit besonders zuträglich ist und welche nicht bzw. wie ein für den Menschen gesundes Nährstoffprofil aussehen und in welcher Form dieses aufgenommen werden sollte.

Eine art- oder gengerechte Ernährung des Menschen zu definieren, ist eine äußerst schwierige Aufgabe, da der Mensch hinsichtlich seiner Nahrungsquellen extrem flexibel ist. Dies unterstreicht die Ernährungspraxis der Naturvölker, deren Speiseplan sich abhängig von der ökologischen Struktur ihres Lebensraums erheblich unterscheidet. Ihr Speiseplan wird von lokal verfügbaren, tierischen oder pflanzlichen Nahrungsquellen dominiert. Dabei kann der Anteil tierischer Nahrungsmittelgruppen in der Kost weit überwiegen (Tab. 9) (Leonard & Robertson 1994, Cordain et al. 2000). Daraus ließe sich folgern, dass – insgesamt gesehen - die Anforderungen eines Menschen an die Zufuhr energieliefernder und nicht-energieliefernder Substrate zwar prinzipiell gleich sind, aber zur Deckung der Nährstoffbedürfnisse verschiedene Wege (unterschiedliche Auswahl der Nahrungsquellen) beschritten werden können. Unter Umständen ist diese Flexibilität in der Auswahl der Nahrungsquellen eines der wesentlichen Kennzeichen der Evolution des Menschen, vermutlich auch einer der wichtigsten Gründe für den evolutiven Erfolg der Hominiden. Die Flexibilität in der Auswahl der Nahrungsquellen hätte theoretisch biologische, ökologische und geographische Grenzen aufweichen können. Je variabler die Nahrungszufuhr, desto mehr unterschiedlich strukturierte ökologische Nischen hätten besetzt werden können. Dies unterscheidet die Primaten und Hominiden von Säugetieren, die ihre Ernährungsstrategie konservativ gestalten.

Die flexible Ernährungsweise prähumaner Vorfahren und/oder ihrer engsten Verwandten muss an die Nutzung von Präadaptionen (vgl Kap. 5.2.4) geknüpft gewesen sein. D. h., die Vorfahren des Menschen mussten über genetische Voraussetzungen verfügen, die den Rahmen für ihre Anpassungsfähigkeit an verschiedene Umweltfaktoren festlegten (Generalist). Die genetisch determinierte Anpassungsfähigkeit der Primaten erlaubte ihnen, zugleich gezielt und graduell die Nischendimensionen mehrerer Ökosysteme zu nutzen, was bei Klimaumbrüchen die Möglichkeiten zur Nischenexpansion *und/oder* zur Abfederung evolutiver Zwänge bot. So ließe sich die Nutzung von Nahrungsquellen verschiedener Trophieebenen (Produzenten, Konsumenten) erklären. Pflanzen und Tiere ändern ebenfalls abhängig von den jeweiligen Standortfaktoren ihre Merkmale und hätten so den Speiseplan verschiedener Hominidenpopulationen beeinflussen und/oder bereichern können. In dieser Hinsicht erweist sich ein universeller Charakter in der Wahl verschiedener Nahrungsquellen als Vorteil, da eine freie Auswahl verschiedener Nahrungsquellen, die saisonal oder unter dem Einfluss diverser Standortfaktoren gedeihen, unabhängig

macht. Hinzu kommt, dass bei einer variablen Nahrungsauswahl die Wahrscheinlichkeit gering ist, dass bei Klimaumschwüngen alle Nahrungsquellen gleichzeitig versiegen. Dadurch, dass See- und Flussuferwälder oder isolierte Waldinseln an trockene regionale Räume angrenzen, bleibt die Ernährungsgrundlage bei einer variablen Nahrungswahl selbst dann erhalten, wenn in einer ökologischen Nische die Nahrung knapp wird. Bedingung ist, dass der intra- bzw. interspezifische Konkurrenzdruck beim Erwerb von Nahrungsquellen und die verfügbaren Ressourcen eine Existenz der Hominiden in beiden ökologischen Nischen zulassen. Eventuell war es die Nicht-Spezialisierung von menschlichen Ahnen auf eine bestimmte ökologische Nische und die graduelle Nutzung von Nischendimensionen in jahreszeitlich wechselnden Lebensräumen das Lösungskonzept für ein Durchsetzung gegenüber anderen Säugetierarten und/oder artverwandten Primaten (vgl. Kap. 5.2.5.1.2). Diese Annahme würden die Fundorte der Australopithecinen im heutigen Afrika begründen. Danach hätten die Hominiden auf Grund des intra- und/oder interspezifischen Konkurrenzdrucks (Vorläufer rezenter Gorillas und/oder Schimpansen) ihre genetischen Voraussetzungen nutzen können und wichen in trockenere Gebiete aus bzw. erschlossen neue ökologische Nischen. Damit wären Hominiden nur an Trockenheit adaptierte Primaten (vgl. Kap. 5.2.4, Foley 1993).

Im Gegensatz zu anderen Säugetieren, die sich in anatomischer und physiologischer Hinsicht an eine spezifische Ernährung adaptierten, verfolgten die Vorfahren des Menschen die Lebensweise eines Generalisten, was mit der Praxis einer flexiblen Ernährungsweise verbunden gewesen sein muss. Denn Nahrungsquellen sind nicht überall in derselben Qualität vorhanden, d. h. sie enthalten nicht dasselbe Profil an Nahrungsinhaltsstoffen. Hier wäre die Variation des Speiseplans von erheblichem Vorteil gewesen. Sie hätte die Basis für die Besetzung einer Anzahl potenziell besetzbarer ökologischer Nischen bieten können. Dadurch war die Zufuhr an Energie und einer ausreichend großen Palette von Nahrungsinhaltsstoffen selbst dann gesichert, wenn sich das Spektrum verschiedener Nahrungsquellen verringerte und/oder ihre Qualität abnahm. Somit verringerten sich auch die Möglichkeiten eines Aussterbens aller Hominidenvertreter. Zudem hätte die Neubesetzung vakanter ökologischer Nischen die Chance für eine weitere adaptive Radiation (Artaufspaltung in Abstimmung mit den Nischendimensionen) bieten können, sofern die Ernährungsgrundlage zur Erhaltung aller Körperfunktionen ausreicht. Auf diese Weise lässt sich begründen, weshalb zugleich mehrere Hominidentaxa existierten und eine Nachzeichnung eines

detaillierten Stammbaums des Menschen so schwierig ist. Dies bedeutet aber zugleich, dass die Vorfahren des Menschen und seiner genetisch engsten Verwandten keine Sonderstellung in der Natur einnehmen. Im Gegenteil, sie mussten sich im Verlauf der Evolution ebenso wie andere Spezies in einem bzw. mehreren höchst unterschiedlich strukturierten Ökosystemen gegen andere Spezies durchsetzen. Sie waren mit Problemen konfrontiert, die nur in Verbindung mit der Ernährung gelöst werden konnten. Von existentieller Bedeutung war dabei die Deckung ihres Energiebedarfs. Sie prägte die Entwicklung anatomischer und physiologischer Merkmale, die die verschiedenen Spezies der Primatenreihe und des Menschen im Verlauf ihrer evolutiven Geschichte erwarben. Die begründet sich durch die Tatsache, dass der Erwerb von Nahrungsquellen die notwendigen Energiemengen zur Reproduktion lieferten und demzufolge die Aktivitäten der Vorläuferspezies von Primaten und des Menschen bestimmte (vgl. Kap. 5.1).

Aus den Skelettfunden der wahrscheinlich frühesten Vertreter der Primatenreihe (Spitzhörnchen) lässt sich schließen, dass sie vermutlich Insekten als Nahrungsquellen nutzten. Dies lässt sich durch ihre relativ geringe Größe und die Überreste ihrer Zahnreihe erklären. Insekten repräsentieren eine energiedichte Nahrungsquelle, die vermutlich zur Erhaltung ihrer homoithermen Körpertemperatur beigetragen hat. Ihre zeitlich nachfolgenden Verwandten in der Linie der Primaten (Halbaffen, echten Affen, Hominoide und Hominide) nahmen an Körpergröße zu. Die Körpergrößenzunahme steht sicherlich mit Änderungen des Nahrungsspektrums im Zusammenhang. Eine Zunahme der Körpergröße ist nämlich nicht zwingend an den Verzehr energiedichter Nahrung gebunden. So könnten Primaten, ausgehend vom Spitzhörnchen, im Laufe der Evolution neben Insekten zunehmend kohlenhydratreiche Früchte verzehrt haben - eine Nahrungsquelle, die in tropischen Regenwäldern im Energiegehalt pro Gewichtseinheit den Insekten am nächsten steht. Erst ab einer bestimmten Größe wurden vermehrt Blätter in die speziesspezifische Kost aufgenommen. Diese Verschiebungen im Nahrungsspektrum folgen einem Grundsatz, der für jedes Säugetier gültig ist. Mit wachsender Körpergröße sinken die Ansprüche an den Energiegehalt der Nahrung (Kleiber 1961). Diese Tatsache begründet das Ernährungsmuster der heutigen Primaten, die ihre Energieansprüche in der Hauptsache durch die verschieden hohe Zufuhr von Insekten, Früchten und Blättern befriedigen (Chivers 1998). Das dreidimensionale

Kostspektrum hat auch andere Gründe, die die Entwicklung von Primatenmerkmalen beeinflusst haben oder sich aus der Ernährungsphysiologie erklären.

Zum Erwerb von Früchten als Nahrungsquelle entwickelten die Primaten einen leistungsfähigen optischen Apparat, der trichromatisches und räumliches Sehen ermöglichte. Intensiv farbige Früchte sind meist reif. Ihre Farbgebung wird durch sekundäre Pflanzenstoffe wie Carotinoide vermittelt. Diese Carotinoide kommen auch im gelben Fleck in der Retina von Primaten in hohen Konzentrationen vor und tragen zur Verbesserung des Sehvermögens bei (Schalch 1999). Daneben lässt sich vermuten, dass die Attraktivität der Früchte für die Primaten mit steigendem Kohlenhydratgehalt wächst. Sie stellen nämlich eine leicht verfügbare Energiequelle dar, die einen erheblichen Beitrag zur Deckung des Energiebedarfs leisten kann. Die Vorliebe von Primaten für süßen Geschmack mag auch ihre Wahrnehmungsfähigkeit für süßen Geschmack, d. h. für Saccharose und Fructose erklären. Diese nimmt mit wachsender Körpergröße zu, vermutlich weil die Anzahl der Chemorezeptoren mit der Körpergröße zunimmt. So ist denkbar, dass von der Wahrnehmung von süßem Geschmack ein Lerneffekt ausging, der die Assoziation von Kohlenhydratgehalt und der Farbe von Früchten erlaubte. Damit wäre eine selektive Auswahl von Früchten zur Ernährung der prähistorischen Vorfahren und Primaten und Menschen zu begründen.

Die verschieden hohe Wahrnehmungsfähigkeit der Primaten für Kohlenhydrate hätte auch in Zeiten der saisonalen Nahrungsknappheit von Wichtigkeit sein können. Die Empfindlichkeit für Süße hätte den Vorteil, dass Früchte als Nahrungsquellen in den Speiseplan auch dann aufgenommen werden und zur Deckung des Energiebedarfs beitragen können, wenn sie weniger große Kohlenhydratmengen liefern. Da unreife Früchte aber meist höhere Konzentrationen an sekundären Pflanzenstoffen enthalten, setzt ihr Verzehr durch den jeweiligen Konsumenten voraus, dass dieser entweder über Mechanismen zum Ausgleich der Effekte sekundärer Pflanzenstoffe verfügt oder diese so weit abschwächen kann, dass vom Fruchtekonsum keine nachteiligen Wirkungen ausgehen. Als Beispiel könnte die im Verhältnis zu afrikanischen Affen erfolgreiche Radiation der Cercopithecinen (Abb. 14) erklären, die unreife Früchte mit ihren relativ hohen Gehalten an Tanninen, Alkaloiden und anderen sekundären Pflanzenstoffen als Nahrungsquelle nutzen können, bevor sie für Hominoide genussfähig wurden (Andrews 1981, Waterman 1984, Lambert 1997). Diese Gegebenheiten lassen den Wert des Früchteanteils in der Primatenernährung (55 bis 80 %) vermuten (Chivers 1992).

Der wahrscheinlich hohe Anteil von Früchten im Speiseplan der Hominiden spiegelte sich vermutlich in ihren Aktionsradien wieder. Im Unterschied zu Blättern sind im tropischen Regenwald reife, kohlenhydratreiche Früchte mit einem niedrigen Gehalt an schädlichen Pflanzenbegleitstoffen weder ubiquitär vorhanden, noch tragen die Bäume in den mosaikartig angelegten Waldinseln in der Savanne zugleich genug genießbare Früchte. Daher ist möglich, dass Gehalte an Kohlenhydraten, Nahrungsbegleitstoffen und die Verfügbarkeit der Früchte die Nahrungsauswahl beeinflusst haben. So sind in reifen Früchten, die zum Nahrungsspektrum frugivorer Primaten zählen, keine bzw. selten Substanzen enthalten, die Verdauungsprozesse stören oder giftig sind. Inwiefern sekundäre Pflanzenstoffe in das Nahrungsverhalten eingegriffen haben ist nur zu vermuten, da ihre additiven, synergistischen oder antagonistischen Wirkungen bei Primaten und Menschen nicht exakt quantifizierbar sind. Sie haben aber z. T. Einfluss auf den Geschmack einer Nahrungsquelle. Der Geschmack, die Energieverfügbarkeit und das unterschiedliche Vorkommen von Früchten dürfte die humanen Vorläuferspezies bewogen haben, ihren Wirkungskreis ausdehnen, d. h. sind die lokalen Vorkommen genießbarer Früchte verzehrt, ist das gezielte Aufsuchen ähnlicher ökologischer Nischen zur Selbsterhaltung die logische Konsequenz. Damit wäre der Fruchteverzehr einer der wesentlichen Ausgangspunkte für die evolutive Aufsplitterung der Vorfahren von Menschen und Primaten sowie der Hominiden.

Früchte sind auch wertvolle Vitaminlieferanten. Hierbei fällt vor allem Ascorbinsäure (Vitamin C) ins Gewicht. Letztlich hätte der Verzehr wilder Früchte, die gewöhnlich Larven und Insekten enthalten, auch einen Beitrag zur Cobalaminversorgung leisten können (Milton 1999a). Dieses Vitamin kommt nur in tierischen Nahrungsquellen vor. Die Abhängigkeit des Menschen von der Cobalaminzufuhr deutet zwar an, dass tierische Nahrungsquellen in der Evolution der Primaten und Menschen eine Rolle gespielt haben, bedeutet aber nicht die Abhängigkeit des Menschen oder der Primaten vom Fleischverzehr. Denn nur Bakterien und Pilze bilden dieses Vitamin, eventuell sogar in genügender Menge. Sonst wäre es schwer erklärbar, dass bei streng vegan lebenden Glaubensgemeinschaften im Iran keine Anzeichen eines Cobalaminmangels auftreten (Leitzmann & Hahn 1996). Daher lässt sich auch mutmaßen, dass bakterielle Verunreinigungen von pflanzlichen Nahrungsquellen die Cobalaminzufuhr sicherten und diese durch Invertebraten ergänzt wurden.

Ein leistungsfähiges visuelles System optimiert auch den Konsum von Blättern und jungen Trieben. Einige von diesen wie z. B. Ficus-Arten enthalten ebenso wie Früchte relevante Mengen an Ascorbinsäure, ein wesentlicher Aspekt in der Evolution des Menschen. Der Wegfall der Vitamin-C-Eigensynthese dürfte einer der wesentlichen Einflussfaktoren auf die Evolution des Menschen und der Primaten gewesen sein. Für diese Annahme spricht, dass die zum Menschen führende Ahnenreihe der Primaten die Fähigkeit zur Synthese von Vitamin C vor etwa 35 Mio Jahren verlor. Dies bleibt jedoch nur folgenlos, wenn über die nutritive Zufuhr der Vitamin-C-Bedarf gedeckt wird. Die essenzielle Aufnahme von Vitamin C begründet sich schon alleine dadurch, dass es einer der wesentlichen Eckpfeiler der antioxidativen Kapazität des Plasmas darstellt und in eine Reihe biochemischer Synthesen (z. B. Hormone) eingebunden ist. Die Ansicht, dass es sich bei Vitamin C um einen Fertilitätsfaktor handelt, der bei Nahrungsknappheit ein Überleben jüngerer Primatengenerationen auf Kosten älterer Gruppenmitglieder ermöglicht hätte (Millar 1992), scheint nicht haltbar (vgl. Kap. 5.2.5.1.1) Von einer Gesundschumpfung einer Primatenpopulation kann also, wenn überhaupt, nur begrenzt die Rede sein. Dennoch scheint die Abhängigkeit von der Vitamin-C-Zufuhr wenigstens die Auswahl der ökologischen Nische beeinflusst zu haben. Damit wäre erklärbar, weshalb z. B. die Dryopithecinen wie ihre Nachfolgepopulationen bewaldete Gebiete als Lebensraum wählten (vgl. Kap. 5.2.4).

Der Nährstoffgehalt von Blättern und jungen Trieben richtet sich nach ihrem Alter. Je älter ein Blatt wird, desto mehr Strukturkohlenhydrate enthält es. Junge Blätter und Triebe sind eine wertvolle Proteinquelle (Milton 1993). Daher ist es möglich, dass Blätter das Kostspektrum der Primaten mit zunehmender Körpergröße mehr und mehr ergänzten und schließlich Invertebraten als Proteinlieferanten fast völlig ersetzten. Eine Kombination von Blättern und tierischen Nahrungsquellen in gleich großen Mengen wäre mit Anpassungsproblemen im Verdauungstrakt verbunden. Daher zeigen die Verdauungssysteme nach bevorzugter Ernährungskategorie graduelle Anpassungen. Faunivoren (Insekten- und Fleischfresser) haben einen relativ einfachen und eher kleinen Verdauungstrakt, der auf die Resorption von Nährstoffen abgestellt ist. Er weist einen nur einfachen, kleinen Magen auf und verfügt über ein verkümmertes Caecum sowie ein im Verhältnis zum Dünndarm kurzes Colon. Eine Verdauung tierischer Nahrungsquellen erfordert also eine effiziente Resorption im Dünndarm, was sich in seiner Ausdehnung ausdrückt. Foliovores verfügen über ein Verdauungssystem, das der

Blattkost Rechnung trägt. Damit die Strukturkohlenhydrate der Blätter fermentiert, ihre Nährstoffe extrahiert und/oder die Effekte sekundärer Pflanzenstoffe (s. u.) kompensiert werden können, müssen die Darmabschnitte (Magen, Colon und/oder Caecum) entsprechend groß sein (vgl. Kap. 7.2.1). Das bedeutet hohe metabolische Kosten für die Unterhaltung des Magen-Darm-Trakts und einen hohen Energieaufwand für die Verdauungsleistung. Der Netto-Energiegewinn fällt entsprechend gering aus, so dass die Verdauung beider Proteinträger (Blätter und Invertebraten) völlig andere Anforderungen an den Verdauungstrakt stellt und ihr kombinierter Konsum aus stoffwechselphysiologischen Gründen (basale metabolische Umsatzrate) auf Dauer wenig sinnvoll ist. Daneben ist der Netto-Energiegewinn aus der Nahrungszufuhr für die Unterhaltung der metabolischen Kosten des Gehirns bedeutsam. Wenn hohe Kosten für die Verdauungsleistung anfallen wie es bei einer überwiegenden Blätterkost bei großen Affen der Fall ist (Strukturkohlenhydrate), fehlen die Möglichkeiten den Bedarf an Energieträgern für ein großes Gehirn zur Verfügung zu stellen (vgl. Kap. 5.1.1). Aus diesem Grundsatz ließe sich auch ableiten, dass ein Rückblick auf die Rolle der Ernährung in der Evolution des Menschen als Vergleichsobjekte nur Primaten zulässig sind.

Wird der Verdauungstrakt von Frugivoren betrachtet, fällt auf, dass die Größe der einzelnen Organe eine Art Kompromisslösung zwischen Foliovorie und Faunivorie darstellt (vgl. Kap. 7.2.1 und 6.1.1). Im Dünndarm herrschen Resorptionsprozesse vor. Demgegenüber könnte das Colon vorrangig als Ort der Detoxifizierung sekundärer Pflanzenstoffe dienen. Hierbei handelt es sich einerseits um anti-nutritive Substanzen wie z. B. Alkaloide und andere Substanzen, die natürlicherweise in Pflanzen enthalten sind und für sessile Pflanzen eine der wenigen Möglichkeiten bieten, sich vor dem Abfraß zu schützen (Richard 1985); andererseits zählen zur Stoffgruppe sekundärer Pflanzenstoffe nicht-nutritive Substanzen, die nach heutiger Ansicht in verschiedener Art und Weise zur Gesundheit des Menschen beitragen (Watzl 1996). Einschränkend muss aber erwähnt werden, dass Belege für die Wirkungen nicht-nutritiver Substrate als Einzelsubstanzen geführt wurden und aus In-vitro-Studien stammen. In der Praxis ist aber immer ein komplexes Gemisch verschiedenster Stoffgruppen in Nahrungsmitteln enthalten. Eventuell entscheiden die Gehalte verschiedener anti- und nicht-nutritiver Substanzen in ihrer Mischung und Gesamtwirkung über einen positiven oder negativen Beitrag zur Physiologie eines Primatenorganismus. Nur so ist erklärbar, dass manche

Primaten Abwehrmechanismen entwickelten, die z. B. die postulierten positiven Wirkungen von Polyphenolen gar nicht vollständig zur Entfaltung kommen lassen. Aufgrund dieser teilweise recht diffusen Datenlage mag es vor dem Hintergrund der Primaten- und Humanevolution sinnvoll sein, die Rolle sekundärer Pflanzenstoffe in der Ernährung des Menschen nicht nach ihren anti- bzw. nicht-nutritiven Eigenschaften zu betrachten (vgl. Kap. 5.3.2.2.2), sondern nach ihrer Gesamtwirkung. Damit wäre denkbar, dass in der Primatenevolution anti-nutritive Substanzen bei der Ausgestaltung von Dünndarm- und Dickdarm eine wesentliche Rolle gespielt haben könnten. Im Gegensatz dazu wären nicht-nutritive Substanzen lediglich Begleitsubstrate in der Nahrung, deren Wirkungspotenzial im Organismus geringer ist und vom Konsumenten toleriert werden konnte. Im günstigsten Fall konnten sie wie bei den Primaten physiologische Funktionen übernehmen (Carotinoide in Früchten ↔ Sehvermögen der Primaten) (vgl. Kap. 5.1.2.4). Dies lässt mit folgenden Argumenten begründen:

- Säugetiere metabolisieren pflanzenassoziierte Begleitstoffe über zwei verschiedene Mechanismen: Durch die mikrobielle Aktivität der Darmflora und/oder über mikrosomale Systeme in der Leber (Freeland & Janzen 1974). Der anatomische Bau der oberen Darmsegmente von Cercopithecinen, Hominoiden und dem Menschen (Abb. 42, Abb. 45) sind auf die Resorption von Energieträgern ausgerichtet, die sich ohne aufwendige Verdauungsarbeit vollziehen muss. Zudem muss das Nahrungsgut Energieträger in einer hohen Konzentration enthalten, damit diese entlang dem Dünndarm auch vollständig resorbiert werden. Hier erklärt sich die Vergrößerung des Magens. Er nimmt Reservoirfunktionen wahr und garantiert durch die portionsweise Abgabe des Speisebreis in den Dünndarm eine möglichst große Verwertung der energetisch bedeutsamen Nahrungsinhaltsstoffe (vgl. Kap. 5.3.2.2.2 und Kap. 6.1.1).
- Die Anatomie und Physiologie des Magens hätte eventuell wesentlichen Einfluss auf die Proportionen nachgeordneter Darmabschnitte und die Nahrungsauswahl nehmen können. Sehr wahrscheinlich ist, dass Früchte von Primaten nicht immer zum Zeitpunkt ihrer Reife verzehrt wurden und die Kost schon aus Gründen der Stoffwechselphysiologie (basale metabolische Umsatzrate) und Proteinversorgung Blätter und junge Triebe enthalten musste. Damit ist eine Zufuhr von anti-nutritiven und nicht-nutritiven Nahrungsinhaltsstoffen gar nicht zu verhindern. Diese enthalten nämlich Tannine, Alkaloide und andere sekundäre Pflanzenstoffe (McKey 1979,

Waterman 1984), die sie *nicht* in jedem Fall für ihrem Konsum attraktiv, teilweise sogar genussunfähig machen. Damit haben sie Einfluss auf die Nahrungswahl. Eventuell ist dies auch einer der Gründe für die evolutive Trennung der Colobinae und Cercopithecinae (Altweltaffen) (Abb.14). Colobinae metabolisieren sekundäre Pflanzenstoffe mit Hilfe von Mikroorganismen und Protozoen, die im alkalischen Milieu ihres mehrkammrigen Magens lokalisiert sind. Dies ist Voraussetzung für die Resorption energiereicher Fermentationsprodukte (Freeland & Janzen 1974; Kay & Davies 1994). Damit hätten sie *unreife* Früchte oder Blätter als Nahrungsquelle nutzen können, die sich *zeitverschoben* auch zum Verzehr von Cercopithecinae eignen. Cercopithecinae verfügen nur über einen einfachen Magen, in dem ein saures Milieu dominiert und eine Fermentation nicht einsetzen kann. D. h., die Colobinae hätten sich gegen Cercopithecinae durchsetzen können, da sie Nahrungsquellen nutzen, deren Verdauung für Cercopithecinae sehr wahrscheinlich problematisch wäre. Cercopithecinae können nämlich die Wirkungen sekundärer Pflanzenstoffe erst in ihrem Colon neutralisieren oder abschwächen. Der störungsfreie Ablauf ihrer Resorptionsprozesse im Dünndarm setzt daher geringe Gehalte an anti-nutritiven Nahrungsbestandteilen in der Nahrung voraus. Dies kann nur erreicht werden, wenn gezielt auf Nahrungsquellen mit hohen Konzentrationen an anti-nutritiven Nahrungsbestandteilen verzichtet und/oder eine breite Palette von Nahrungsquellen in unterschiedlicher Menge verzehrt wird, die insgesamt gesehen nur die Zufuhr einer geringen Menge von anti-nutritiven Nahrungsbestandteilen zulässt (selektive Omnivorie). Ferner werden anti-nutritive Nahrungsbestandteile in der Kost zusätzlich im Colon mit seiner hohen bakteriellen Besiedlung und/oder durch seinen Kontakt zur Leber über den Blutweg (Portalvene) metabolisiert. Das Colon würde also die Funktion einer unmittelbaren bzw. mittelbaren Entgiftungskammer erfüllen. Damit kann der Organismus der Cercopithecinae mit anti-nutritiven Pflanzenstoffen nicht überflutet und negativ beeinflusst werden. D. h. aber nicht, dass die Zufuhr nicht-nutritiver Substanzen ebenfalls abnehmen muss. Nahrungsquellen mit hohen Gehalten an nicht-nutritiven Substanzen müssen nämlich nicht gleichzeitig anti-nutritive Substanzen enthalten. Hier sind reife Früchte ebenso wie junge Blätter ein exzellentes Beispiel (Tab 10). Nicht-nutritive Substrate nehmen wenig Einfluss auf die Resorption. Sie werden aufgenommen und übernehmen Funktionen, die dem Konsumenten nutzen (Coevolution).

Werden diese Überlegungen auf die Hominoiden und den Menschen übertragen, ließen sich ihre einfachen Mägen und ihre verschieden großen Colonabschnitte erklären. Je größer der Anteil an reifen Früchten und jungen Blättern – also je gezielter das Nahrungsverhalten und geringer der Gehalt an anti-nutritiven Substanzen in der Kost -, desto weniger ausgeprägt sind Colon und Caecum. Im Gegenzug wächst das Volumen des Dünndarms (Abb. 43). Diese Annahme steht auch im Bezug zur metabolisch kostspieligen Gehirngröße. Nach allometrischen Aspekten betrachtet, wachsen die Gehirnmassen des Gorilla über den Schimpansen zum Menschen (Abb 9). Dies ist zwar nicht mit wachsenden kognitiven Kapazitäten gleich zu setzen, stellt aber einen wesentlichen Faktor in der Entwicklung von Verhaltenstrukturen und damit Ernährungsverhalten dar (Abb. 10). Insofern könnte die Ausbildung des gastrointestinalen Systems der Hominiden einer der Grundsteine für die Menschwerdung sein.

- Als Nebeneffekt fallen im Zuge der Fermentation von Strukturkohlenhydraten auch noch energetisch verwertbare Produkte an, auch wenn diese in ihrer quantitativen Bedeutung für die benötigte Energie einer frugivoren Spezies eher gering wäre. Darüber hinaus ließe sich mit diesem Ansatz die Größe der Leber erklären. Je mehr die Nahrungsqualität abnimmt und der Gehalt anti-nutritiver Nahrungsbestandteile in der Nahrung steigt, desto mehr wächst der Umfang des Lebergewebes. Da bei Primaten aber so gut wie nichts über die detoxifizierenden Kapazitäten bekannt ist, bleibt dieser Denkansatz nur Vermutung.

Drastische Veränderungen in der Gebissmorphologie sind in der Primatenlinie kaum eingetreten. Zwar zeichnen sich bei verschiedenen Primaten Trends entsprechend ihres Speiseplans ab, sie dürften aber kaum absolut sichere Entscheidungen für die eine oder die andere Ernährungsform zulassen. Als Anhaltspunkte dienen die Kronenform und die Muster der Abrasionsspuren der Einzelzähne, wobei insbesondere die Prämolaren und Molaren als Hilfsmittel zur Typisierung der Ernährung herangezogen werden. Eine größere Kaufläche deutet auf eine mahlende Funktion hin, die Ausbildung von Höckern auf die Konsistenz der Nahrung. Darüber hinaus lassen sich über die Zahnschmelzdicke (sie schützt vor punktuellen Krafteinwirkungen) Rückschlüsse auf den Härtegrad der Nahrung ziehen. Ein Manko bei der Beurteilung der Ernährungsweise ist, dass über die Verschleißspurenmuster das Alter der Spezies kaum richtig ermittelt werden kann. Zusätzlich spielen hier saisonale Einflüsse und genetische Faktoren eine Rolle. Zudem

übernehmen Zähne Funktionen, die mit der Nahrungsaufnahme direkt nicht im Zusammenhang stehen. Nach aktuellem Wissen lässt sich definitiv aus der Bezahnung der rezenten Primaten nur ableiten, dass Pflanzenkost eine wichtige Rolle in der Ernährung in der Primatenevolution und Ahnenreihe des Menschen gespielt hat (vgl. Kap. 5.1.5), zumal die Zahnreihe bei der Vorläufern rezenter Primatenspezies und des Menschen wichtige Funktionen bei der Vorbereitung der Digestion von Nahrungsquellen übernahmen.

Werden die Hinweise aus anatomischen Zahnstrukturen und dem Verdauungstrakt von heutigen Primaten kombiniert (Abb. 14), lassen sich wenigstens Trends nach dem bevorzugten Nahrungsspektrum nachzeichnen, die die vorgeschlagene Interpretation der Verdauungssysteme stützen. So haben Insektenfresser (Lemuriformes) scharfkantige Prämolare, die sich zum Aufbrechen des Chitinpanzers ihrer Opfer eignen. Diese gelangen nachfolgend als energiedichter Nahrungsbrei zur Verdauung. Im Gegensatz dazu besitzen Foliovores (z. B. Colobinae) kleine Schneidezähne und scharfkantige Molaren, die zum Zerreißen von Blattwerk in kleine Stücke eingesetzt werden. Damit schaffen sie über Vergrößerung der Oberfläche des Blattwerks die Bedingungen für Fermentierungsprozesse, deren Produkte zur Energieversorgung der Spezies beitragen. Fruchtekonsumenten (z. B. Atelinae) nehmen auch bei der Betrachtung dentaler Strukturen eine Zwischenstellung zwischen Insektivoren und Foliovores ein. Ihre Zahnreihe kennzeichnen breite Schneidezähne, die durch niedrig höckerige Molaren ergänzt werden. Hierbei geht vom Kauen ein Mahleffekt aus, der einen möglichst großen Aufschluss der Fruchtkörper und demzufolge eine möglichst effektive Resorption von Mono- und Disacchariden im Dünndarm sichert. Diese Struktur des Verdauungssystems von Frugivoren ist dem humanen Magen-Darm-Trakt sehr ähnlich, weshalb davon ausgegangen werden kann, dass Früchte in der Evolution der Primaten und vor allem der Hominiden eine große Rolle gespielt haben müssen (Fleagle 1999).

Die gleichzeitige Besetzung mehrerer ökologischer Nischen oder auch der temporäre Wechsel zwischen zwei ökologischen Nischen ist vor allem an zwei wesentliche Bedingungen geknüpft, die Mobilität und kognitive Fähigkeiten. Die Ernährung bzw. die Nahrungssuche humaner Vorfahren unterlag maßgeblich lokalen Standortfaktoren. Sie verursachte Kosten, die in einer möglichst günstigen Relation zu ihrem Nutzen stehen musste. D. h., dass zur Nutzung geeigneter Nahrungsquellen zwischen den fleckenartig angelegten Waldinseln eine ökonomische Fortbewegungsart entwickelt

werden musste, die das Zurücklegen längerer Wegstrecken erlaubte. Da die Bipedie im Vergleich zur Quadrupedie energetisch günstiger ist, mag sie die Bilanz aus der Energieinvestition und dem energetischen Gewinn des Nahrungserwerbs verbessert haben (vgl. Kap. 5.1.3). Ferner scheint die aufrechte Haltung von Hominiden bei intensiver Sonneneinstrahlung weniger Wasserverluste zu verursachen – ein Aspekt, der Einfluss auf den Aktionsradius einer Spezies nimmt und für das Erreichen isolierter Waldflecken sowie die Nutzung ihrer Vegetation als Nahrungsressource in trockenen Gebieten essenziell ist. Dabei scheint sich die Bipedie entwickelt zu haben, obwohl sie keine schnelle Fortbewegung erlaubte. So werden nie Geschwindigkeiten erreicht, die mit der Vierfüßigkeit erreicht werden könnten. So erreichen die kleinen quadrupeden Makaken Geschwindigkeiten von etwa 40 Kilometern pro Stunde (Seer 2001). Dies macht deutlich, dass die Vorläuferspezies des Menschen sich nicht länger ungefährdet in offenen Landschaften aufhalten konnten.

Eine gezielte und gewinnbringende Nahrungssuche der frühen Hominiden erfordert ein kognitives Leistungsvermögen, so dass vermutlich zwischen der Leistungsfähigkeit des Gehirns, dem Energiegehalt der Nahrung und dem Aktionsradius humaner Vorfahren ein Zusammenhang besteht (Martin 1995). Ein großer Wirkungskreis erhöht die Chancen, selektiv energetisch hochwertige Nahrung aus der Umwelt zu entnehmen, um eine Gruppe von Primaten ausreichend zu ernähren. Zugleich werden die hohen metabolischen Kosten des Gehirns, das einen Großteil der Ruhestoffwechsels ausmacht, gedeckt. Dies heißt, dass mit großer Wahrscheinlichkeit die Energiedichte der Nahrung den evolutiven Werdegang des Menschen prägte. Sie mag aus zwei wesentlichen Gründen eine wesentliche Rolle gespielt haben.

- Über die Energiedichte wurde eventuell einer der wesentlichen Grundsteine für das Wachstum und die Größe des Gehirns heutiger Menschen gelegt. Es konnte nur dann einsetzen, wenn dem Nachwuchs in seinen pränatalen Entwicklungsphasen über den maternalen Kreislauf ausreichend Energieträger angeboten werden. Ferner mussten sie zur Anlage von Fettreserven des Säuglings genügen, so dass dieser post partum bis zum Einschuss der Muttermilch die hohen metabolischen Kosten des Gehirns decken konnte. Dies ist nur möglich, wenn die Mutter energiedichte Nahrung aufnimmt und deren Nährstoffe im Verdauungstrakt adäquat resorbiert werden. Damit würden sich auch die Proportionen einzelner Abschnitte des Gastrointestinaltrakts mit der Dominanz des Dünndarms beim Menschen, vor allem

in seinen pränatalen Entwicklungsstadien, oder des Dickdarms bei Affen über die Gehirnmasse erklären lassen (Abb. 45) (Steven & Hume 1995). Mit dieser Argumentationskette lässt sich die Ernährungsstrategie als direkter und/oder indirekter Selektionsfaktor in der Evolution des Gehirns interpretieren. Die Ernährung könnte also auch in dieser Hinsicht die Basis zum Erwerb weiterer Eigenschaften darstellen, die eine Eigendynamik entwickelten und den Weg des humanevolutiven Fortschritts vorzeichneten.

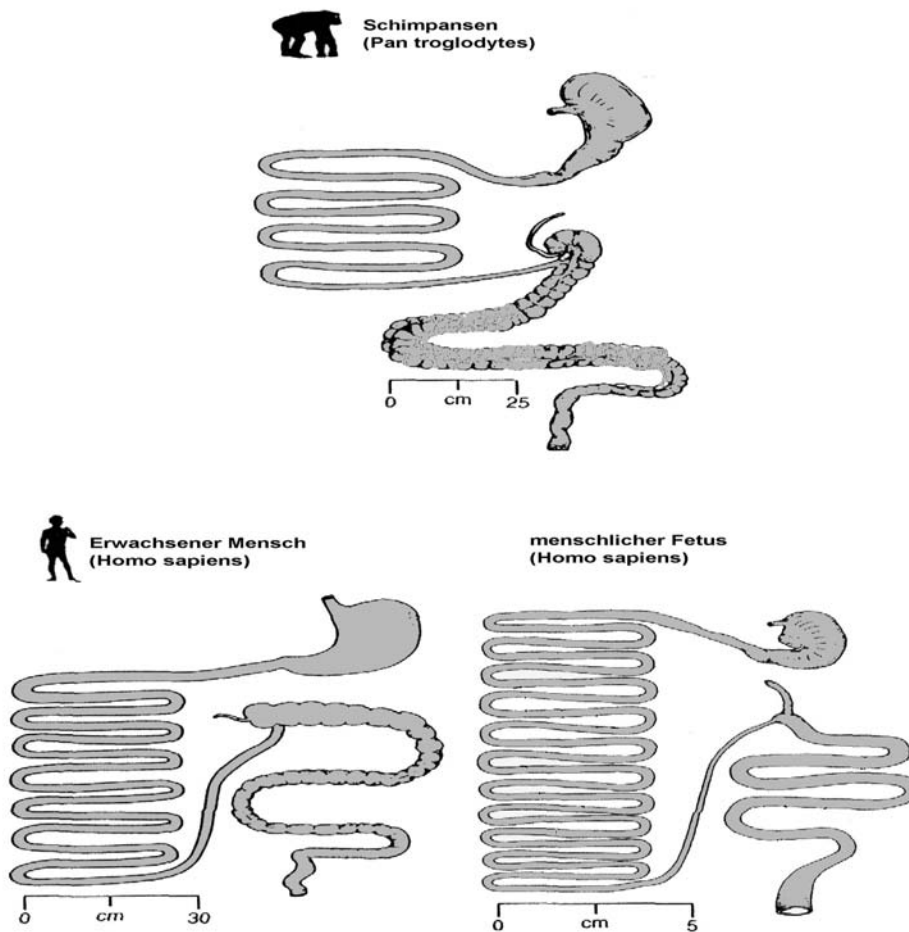


Abb. 45: Die Darmschnitte von erwachsenen Schimpansen und vom fötalen bzw adulten Menschen (mod. nach Steven & Hume 1995)

- Wenn die Vorkommen energiereicher pflanzlicher Nahrungsquellen in saisonalen Trockenperioden abnahmen und die Kosten des Nahrungserwerbs anstiegen, stand den Hominiden zur Erhaltung ihrer Existenz die Möglichkeit offen, ihre Ernährungsweise zu ändern, was aber *nicht* unbedingt mit einer Carnivorie oder fleischbetonten Kost gleichbedeutend sein muss. So wäre es auch möglich, dass zwar weniger energiereiche, aber dafür mehr Nahrung aufgenommen wurde. Damit

wäre nur die Durchsatzrate durch das Verdauungssystem angestiegen. Solange die Energiezufuhr wenigstens annähernd dem Energiebedarf der Hominidenspezies entsprach, dürften zunächst noch kompensierbare Probleme aufgetreten sein. Dies liegt nahe, wenn Nahrungsquellen tolerierbare Mengen anti-nutritiver Substanzen oder marginale Mengen nicht-energieliefernder Nahrungsinhaltsstoffe enthielten und der Verdauungstrakt zur Degradation des Nahrungsangebots fähig war (vgl. Kap. 7.2.1, Kap. 7.2.2). Eine andere Möglichkeit zur ausreichenden Energiebedarfsdeckung der Vorläuferspezies des Menschen bestünde darin, die Effizienz der Nahrungssuche zu erhöhen. Hier bietet sich die Integration von Fleisch in das Nahrungsspektrum der Frühhominiden geradezu an. Die Einbindung tierischer Nahrung in den Speiseplan wäre mit dem Bau und der Physiologie des Verdauungstrakts des Menschen vereinbar gewesen, da er sich zur Resorption energiereicher Nahrung eignet. Das Fleischangebot dürfte zum Höhepunkt der saisonalen Trockenheit am größten gewesen sein. Dann fallen vermehrt Tierkadaver an, die entweder verendeten (Durst/Hunger) oder Opfer von Raubtierrissen wurden. So wäre ein Fleischverzehr ohne Werkzeugkultur denkbar. Er hätte eine Ergänzung zur Deckung des Protein- und Energiebedarfs dargestellt, gerade wenn die Produktivität der Vegetation am geringsten ist. Folglich wirkt sich ein saisonaler Wechsel nicht in jedem Fall auf die Qualität des Nahrungsangebots aus, sondern macht zur Existenzerhaltung zwingend eine variable Nahrungsauswahl erforderlich.

Als Bedingung für das Auffinden von Aas als Nahrungsquelle muss aber angenommen werden, dass entsprechende kognitive Kapazitäten vorhanden sein mussten. Ein zielloses Umherstreifen in der offenen Savanne wäre für die frühen Hominiden unter dem ökonomischen Gesichtspunkten wenig sinnvoll und aufgrund ihrer Schutzlosigkeit vor Fressfeinden (Feliden) eher unwahrscheinlich. Vielleicht konnten die Hominiden den Liegeplatz eines Kadavers ausmachen, indem sie mit ihrem ausgebildeten visuellen System Geier in der Savanne beobachteten und Distanzen abschätzen konnten und/oder sie beobachteten das Verhalten von Raubtieren (Blumenschine & Cavallo 1992). Daher liegt die Vermutung nahe, Hominiden als klassische Aasfresser zu betrachten. Sollten zusätzlich Kenntnisse in der Steinbearbeitung als Werkzeug vorgelegen haben, die das Aufbrechen von Schädeln und Knochen erlaubte, wäre durch den Konsum von Gehirnmasse der Tierkadaver (Docosahexaensäure und Arachidonsäure) eine Basis für eine substrat- und energiegeleitete Zunahme des humanen Gehirns geschaffen gewesen.

Dies konnte aber nur eintreten, wenn ein Verhalten zum Tragen kam, das sich bereits bei der Entwicklung des räumlichen und trichromatischen Sehens bewährte und die Integration von Früchten (Erkennung der Farbe von Früchten und ihre Standorte) in den Speiseplan der frühen Primaten ermöglichte. Dies wurde nur auf andere Sachverhalte übertragen. Dabei ist auch eine entsprechende Leistung des Gehirns und der optischen Apparate notwendig.

Allerdings ist die Nutzung von Tierkadavern mit ihrem hohen Proteingehalt als alleinige Energiequelle aus Gründen der Stoffwechselfysiologie wenig wahrscheinlich (Proteintoxizität) (Mann 2000). Daher muss der Energiebedarf durch andere Quellen gedeckt worden sein. Eventuell handelt es sich bei einer alternativen Nahrungsquelle um fetthaltige Fische, die in der Trockenzeit laichen, sich in Wasserstellen sammeln müssen oder und aufgrund der niedrigen Wasserspiegel in seichten Gewässern leicht zu fangen sind. Dieses Verhalten zeigen Carnivoren und nicht-humane Primaten (Stewart 1994, Broadhurst et al. 1998), so dass frühe Hominiden deren Fangtechniken nur hätten kopieren müssen. Somit wären Fische in der Trockenzeit eine zugängliche Nahrungsquelle, die saisonale Lücken im Nahrungsangebot hätte schließen können.

Dieses Verhalten könnte die Unterschiede des humanen Gehirns im Vergleich zu anderen Säugetiergehirnen begründen. Sie bestehen nicht in der Chemie, sondern in seiner Größe. Sie könnten auf der nutritiven Aufnahme von Docosahexaensäure und Arachidonsäure basieren und ihre sehr hohen Konzentrationen im Gehirn begründen. Die körpereigene Biosynthese beider Fettsäuretypen ist nämlich eventuell zu gering, um einen wesentlichen Beitrag zur Entwicklung der humanen Gehirngröße zu leisten (Eaton 1998). Mit dem Fischkonsum mit seinem Docosahexaensäure-Reichtum wäre eine Möglichkeit zur Expansion der Gehirngröße gegeben gewesen. Allerdings nur dann, wenn eine gerichtete oder adaptive Mutation den Einbau der Docosahexaensäure und Arachidonsäure in das Gehirn erlaubt. Eventuell handelt es sich bei diesem Enzym um die Ethanolaminphosphotransferase (Chamberlain 1996). Außerdem muss in dieser Hinsicht betont werden, dass die Placenta als wesentlicher Energieversorger für den Nachwuchs wegen der Bedeutung von Docosahexaensäure und Arachidonsäure für neuronale Gewebe sicherlich die enzymatischen Kompetenzen zur Synthese von Arachidonsäure und Docosahexaensäure erworben hätte. Sie hat aber *nicht* die Fähigkeit, PUFA zu desaturieren oder zu verlängern, sondern sie konzentriert und stellt diese Fettsäuren nach einem aktiven Mechanismus dem Fetus zur Verfügung. Die

Synthese beider Fettsäuretypen aus der Omega-3 und Omega-6-Fettsäurenfamilie erschien auch nicht notwendig, zumal genügend über die Nahrungskette zur Verfügung gestellt werden konnte (vgl. Kap. 5.3.1.2.2). Die vollkommene Abhängigkeit des Fetus von der Zufuhr der Docosahexaensäure lässt sich durch die Entstehung eines relativen Mangels der Mutter während der Schwangerschaft und des Stillens dokumentieren. Der Nachwuchs nutzt nämlich die Docosahexaensäuredepots der Mutter, deren Gewebe daraufhin an dieser Fettsäure verarmen (Newton 1998). Dies tritt aber nur ein, wenn Docosahexaensäure nicht ausreichend in der Ernährung der Mutter vorkommt – der Normalfall in modernen Industrieländern.

Trotz der überragenden Bedeutung von Docosahexaensäure und Arachidonsäure in der Entwicklung des Gehirns, ist es nicht sinnvoll, diese ungesättigten Fettsäuren als, im engeren Sinne, gehirn-spezifische Nahrungsinhaltsstoffe einzustufen. Sie stellen zwar einen wesentlichen Faktor für das zerebrale Wachstum dar, sie erfüllen aber ebenso grundlegende Funktionen in den Photorezeptoren der Retina und beeinflussen das Sehvermögen, oder sie sind essenzielle chemische Bestandteile von Nervenfasern. Außerdem reagiert der PUFA-Stoffwechsel im Gehirn sensibel auf die unzureichende Zufuhr von Jod. Dieser Mineralstoff ist Teil einer ganzen Reihe von Enzymen, die in die Regulation der verschiedensten Stoffwechselprozesse eingreifen. Da der Bedarf von Jod eher durch Fische als durch Fleisch terrestrischer Tiere gedeckt werden kann, erhärtet sich der Verdacht, dass Fische als Nahrungsquelle in der Evolution des Menschen eine Rolle gespielt haben könnten (vgl. Kap. 5.3.1.2.2). Einschränkend muss aber angemerkt werden, dass diese Zusammenhänge sicherlich nur dann zum Tragen kamen, wenn die Umweltfaktoren zumindest lokal über einen evolutiv bedeutsamen Zeitraum relativ stabil blieben. Im anderen Fall hätten Änderungen im genetischen Material mit der Folge eines wachsenden Gehirnmasse früher Hominiden nicht einsetzen können. Eine Mutation kann sich nämlich nur durchsetzen, wenn Zeit und Gelegenheit gegeben ist, damit sie phänotypisch in Erscheinung treten kann.

Es kann festgestellt werden, dass zu jedem Zeitpunkt der Evolution des Menschen und der Primaten die Ernährung eine wesentliche Rolle spielte. Über ihr Angebot an verschiedenen Nährstoffen prägte sie die Entwicklung seiner anatomischen Strukturen und seine physiologischen Merkmale. Änderungen von Nischendimensionen und des Nährstoffangebots bzw. -profils hatten entweder Adaptionsprozesse angeregt oder die Hominidenvorläufer bzw. die humanen Vorfahren starben aus. Somit ist die Evolution

der rezenten Primaten bzw. des Menschen aus der Sicht der Ernährungswissenschaft als mehrdimensionales System einer variablen Nährstoffzufuhr zu verstehen, dessen Einflussfaktoren stetig einer Dynamik unterlagen und je nach den vorherrschenden Umweltfaktoren variierten.

Die Vorfahren des Menschen haben es gerade wegen ihrer flexiblen Ernährungsstrategie verstanden, Umweltzwängen aus dem Wege zu gehen und/oder zu kompensieren, nicht zuletzt durch ihre ökonomische Fortbewegungsweise bzw. hohe Mobilität. Vermutlich war es für die Entstehung des Menschen ein Glücksfall, dass die Vorläufer des *Homo sapiens* ökologische Nischen erschlossen, die im saisonalen Wechsel ein Spektrum von Nahrungsquellen boten, dessen Verwertung ihr Überleben sicherte und die Expansion des Gehirns erlaubte. Mit der zunehmenden Differenzierung des Gehirns humaner Vorfahren wurde der Boden zum Erwerb der Kulturfähigkeit und des Bewusstseins humaner Vorläuferspezies bereitet. Damit war die Abkehr vom instinktgeleiteten Nahrungserwerb vorprogrammiert. Mit der Erweiterung der kognitiven Kapazitäten wurde die Ernährungsgrundlage auch auf eine breitere Basis gestellt. So wurden z. B. durch den gezielten Umgang mit dem Feuer die Nutzung von Nahrungsquellen ermöglicht, die vorher wegen ihrer hohen Gehalte an anti-nutritiven und/oder nicht-nutritiven Pflanzenstoffen kaum oder nicht genießbar waren. Ein Paradebeispiel stellen hier Hülsenfrüchte mit hohen Gehalten an Proteinaseninhibitoren oder solaninhaltige Nahrungsmittel dar. Zugleich war die Basis für eine produzierende Wirtschaftsform geschaffen und der erste Schritt zum Eingriff und zur Veränderung der natürlichen Ökologie getan.

Die Nahrungsquellen bildeten in der Evolution der Spezies der Primatenlinie und des Menschen über Jahrmillionen die Basis zum Überleben und blieben weitgehend erhalten. Es änderten sich nur die Proportionen, die Vorlieben, Zubereitungen und die Erreichbarkeit (Haenel 1989). Diese Entwicklungen sind *nicht* unbedingt mit einem folgenschweren Eingriff in die Gesundheit des Menschen gleichzusetzen, was heutige Naturvölker beweisen. Sie praktizieren eine Ernährung, die als Modell für eine artgerechte Ernährung geeignet zu sein scheint (Cordain et al. 2000), obwohl der Anteil der Makronährstoffe erheblich variiert. Z. T. konsumieren Naturvölker große Protein- oder Fettmengen, die keine Ernährungsorganisation in den modernen Industriestaaten für eine gesunde Ernährung empfehlen würde. Ihr Konsum an pflanzlichen Nahrungsquellen differiert zwar entsprechend ihres natürlichen Umfelds erheblich, sie

hatten - sofern verfügbar- vermutlich immer ihren Platz im Speiseplan. Dennoch sind Zivilisationskrankheiten bei diesen Menschen unbekannt. Für diese Personenkreise ist bedeutungslos, ob pflanzliches oder tierisches Nahrungsgut bzw. kohlenhydratreiche Nahrungsquellen mit pflanzlichem oder tierischem Anteilen ihre Ernährung dominiert. D. h., der Mensch wäre von Natur aus prinzipiell so frei in seiner Nahrungswahl, dass er theoretisch ohne negative Folgen energie-liefernde und nicht-energieliefernde Substrate in jeglicher Form aufnehmen könnte, sofern sie in ausreichender Menge im Nahrungsgut enthalten sind, d. h. zur Deckung des Energiebedarfs ausreichen. Diese Auffassung ist jedoch angesichts der Anzahl der ernährungsabhängigen Krankheiten in Industrieländern so kaum haltbar; es sei denn, westliche Bevölkerungsgruppen würden im selben Ausmaß körperlich aktiv sein wie Naturvölker. Ferner müsste die körperliche Aktivität im Zusammenhang mit der Nahrungsbeschaffung stehen (sie bestimmt das Ausmaß der körperlichen Aktivität); schließlich müssten die Nahrungsquellen nicht nur dieselben Nährstoffprofile (inklusive nicht-nutritiver Faktoren) wie bei Naturvölkern aufweisen, sondern auch Substanzen wie Zucker und/oder Salz nicht enthalten, die bei der Nahrungsmittelverarbeitung aus Gründen der Geschmacksverbesserung zugegeben werden. Dies macht eine Akzeptanz natürlicher Nahrungsmittel beim Verbraucher in Industrieländern schwierig, da er solche Nahrungsmittel nicht kennt. Bei diesem „Zurück-zur-Natur“ stünde die Energieinvestition zur Nahrungsbeschaffung wieder in einem günstigen Verhältnis zum erwarteten Ertrag der Nahrungssuche. Dieser Ansatz wäre unter diesen Bedingungen richtig. Allerdings lässt er sich schon wegen der unterschiedlich hohen Bevölkerungsdichten auf Industrieländer nicht übertragen und ist als Argumentation für Ernährungsrichtlinien für eine gesunde Ernährung unbrauchbar.

Seit der Einführung der organisierten Landwirtschaft, die wahrscheinlich die Antwort auf das zunehmende Bevölkerungswachstum war, schränkte sich aus verschiedenen Gründen das Nahrungsspektrum ein, einige Nahrungsquellen verschwanden ganz vom Speiseplan. Im Gegensatz dazu gewann Getreide als Nahrungsquelle an Bedeutung. Somit geriet die Struktur der Speisepläne damaliger Sammler-und-Jäger-Populationen mit ihrem standortabhängigen Angebot an tierischen und pflanzlichen Nahrungsmitteln aus den Fugen. Allerdings muss gleichzeitig erwähnt werden, dass ohne die Agrarrevolution die heutigen Weltbevölkerung von über 6 Mrd Menschen kaum zu ernähren wäre. Es änderte sich die Struktur des pflanzlichen Nahrungsangebots, insbesondere die Qualität der Kohlenhydratträger erheblich. So wurden Früchte als

Hauptlieferanten für Kohlenhydrate fortan von Getreide und Getreideprodukte abgelöst. Daraufhin sank der Protein- und Fettanteil der Kost ab (Abb. 2) (Hirsch 1995). Dies ist in seinen Auswirkungen - von den Folgen einer reinen Getreideernährung, die niemand empfiehlt, abgesehen - nicht dramatisch. Diese Folgen basieren auf dem Nährstoffprofil des Getreides, das weder Vitamin A oder seine Vorläufersubstanzen, die Carotinoide (Ausnahme: Mais), Cobalamin oder Vitamin C enthält. Es ist nicht davon auszugehen, dass die damaligen Bevölkerungen sich ausschließlich von Getreide ernährten. Wenn gleichzeitig Milch bzw. Milchprodukte und Früchte und Gemüse verzehrt wurden – auch in geringeren Mengen – birgt diese Ernährung keine Gefahren für die Gesundheit. Schon gar nicht im Mittelalter, da Hungersituationen z. T. mit dem Import fremder Nährstoffträger (z. B. Kartoffeln) abgefedert wurden. Somit traten zwar Verschiebungen im Nahrungsspektrum ein, die sich insgesamt in erster Linie auf die Kohlenhydratträger konzentrieren. Der teilweise Austausch von Früchten gegen Getreide dürfte wenig problematisch gewesen sein. Sie entsprechen dem Nahrungsspektrum von Primaten, die zum überwiegenden Teil vorzugsweise methioninarme Kohlenhydratträger (Früchte) verzehren. Ferner sei erwähnt, dass Getreide einen Beitrag zur Proteinversorgung leisten kann, auch wenn sein Gehalt an den Aminosäuren Lysin und Threonin für den Menschen vielleicht nicht optimal ist. Beide pflanzliche Lebensmittelgruppen verfügen also über Eigenschaften, die im Großen und Ganzen einen wertvollen Beitrag zur Gesunderhaltung des Menschen leisten. Wenn geringe Mengen einer tierischen Nahrungsquelle das gesamte Ernährungsspektrum ergänzen, wie es bei den Primaten mit ihren „Insekten-Dips“ oder ihren seltenen „Jagdausflügen“ auch der Fall ist, werden darüber hinaus Methionin und Taurin zugeführt. Mithin kann von einer Ernährung gesprochen werden, die sich in entscheidenden Punkten eng an die Ernährung der großen Primaten anlehnt. Der gesundheitliche Nutzen dieser Kost musste sich auch in den Erkrankungszahlen widerspiegeln. Es gibt zwar keine verlässlichen Daten über die Häufigkeit ernährungsabhängiger Erkrankungen seit der Einführung des Ackerbaus. Aus dem Schrifttum des Mittelalters ist aber bekannt, dass einige Erkrankungen wie zum Beispiel die Gicht bei Reichen häufiger vorkamen. Diese verzehrten auch wesentlich mehr tierische Lebensmittel und Alkohol. Zudem wären die Daten zu ernährungsabhängigen Erkrankungen im Mittelalter nur begrenzt verwertbar, da zu dieser Zeit Infektionskrankheiten die Liste der Todesursachen anführten.

Mit dem Einsetzen der industriellen Lebensmittelproduktion vor etwa 200 Jahren stellten sich nicht nur Änderungen des Nahrungsangebots ein, sondern es wurde auch die Qualität der Lebensmittel entscheidend verändert, d. h. die großindustriell produzierten Nahrungsmittel weisen ein anderes Nährstoffprofil auf wie wild gewachsene (Milton 1999a). Die Folge davon ist, dass nicht nur die Energiedichte der Kost wuchs, sondern sich auch das Nahrungsangebot zunehmend von der Saison löste. Ferner wurden Bestandteile, von denen heute bekannt ist, dass sie einen gesundheitlichen Nutzen erfüllen können, aus produktionstechnischen Gründen (z. B. Haltbarkeit) entfernt oder herausgezüchtet bzw. ganz oder teilweise ersetzt. Wie schon eingangs erwähnt, wird das Nahrungsangebot durch künstliche Nahrungsmittel (Snacks, Tiefkühlprodukte u. a.) ergänzt, die aufgrund von Marketing-Ideen oder Modetrends mit Hilfe moderner Herstellungsverfahren produziert werden. Letztlich sind die heutigen lebensmittel-technologischen Produktionsverfahren so weit optimiert, dass in hoch entwickelten Industrieländern eine Palette an Nahrungsmitteln verfügbar ist, das in der Menschheitsgeschichte einzigartig ist. So ist nachvollziehbar, weshalb der Mensch in den Industrieländern den Bezug zu seinen Nahrungsquellen verloren hat. Dies hatte Verschiebungen im Nahrungsangebot und Veränderungen in der Struktur der Nährstoffzufuhr (Vitamine, essenzielle Fettsäuren u. a.) zur Folge (Abb. 46).

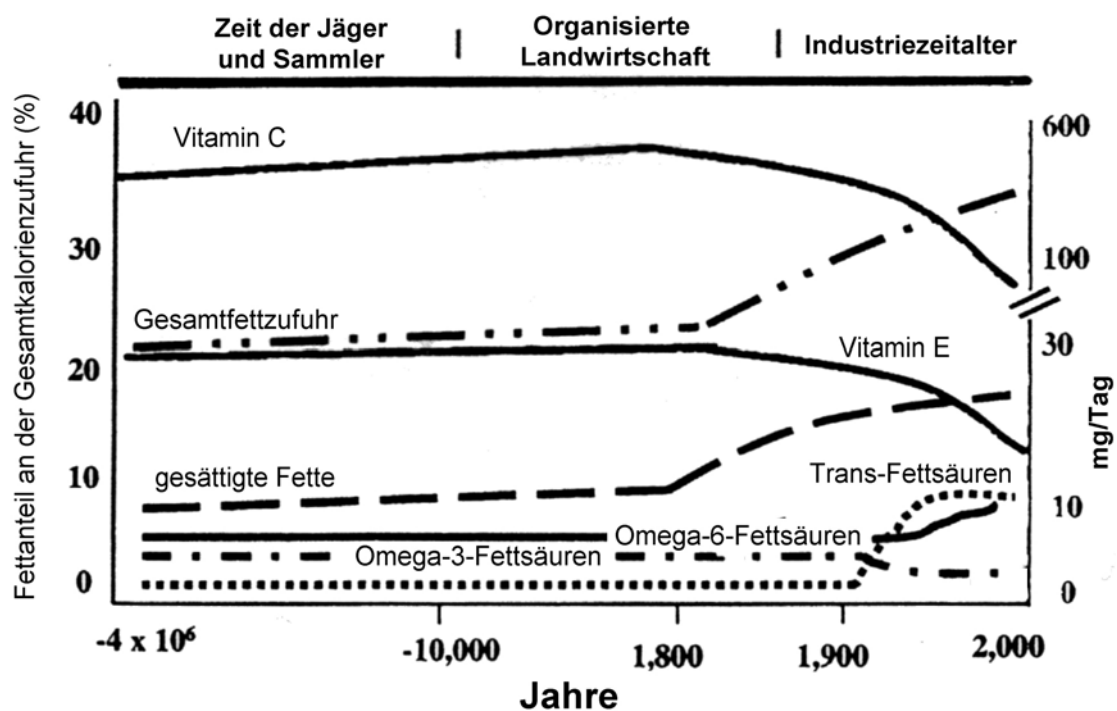


Abb. 46: Veränderungen im Konsum essenzieller Nährstoffe im Spiegel der Zeit (Simopoulos 1999)

Damit traten innerhalb weniger Jahrhunderte Veränderungen in der Ernährungsstruktur des Menschen ein, die seine Evolution wesentlich prägten und im Einklang mit seiner genetischen Ausstattung sowie seiner Umwelt stand. Ob das heutige Angebot an Nahrungsmitteln den Anforderungen an eine Kost, die sich eng an der genetischen Ausstattung des Menschen orientiert, erfüllen kann, ist schwer zu beurteilen. So nehmen manche Bevölkerungsgruppen nicht genug Nährstoffe zur Erhaltung ihrer Gesundheit auf, obwohl die Chance dazu bestünde. Damit ließen sich die steigenden Krankheitszahlen in den Industriestaaten mit der Qualität der Nahrungsquellen in Verbindung bringen bzw. mit dem Bearbeitungsgrad der Nahrung. Dies begründet sich durch die Tatsache, dass erst mit der Einführung der Agrikultur ernährungsabhängige Krankheiten, insbesondere im Mittelalter, auftraten.

Somit könnte sich der Nutzen der organisierten bzw. industrialisierten Produktion von Nahrungsmitteln, die dem Menschen in der Vergangenheit ein Überleben auch in Hungerperioden erleichterte, ins Gegenteil verkehrt haben. Die Nahrungsmittel sind nun zwar in scheinbar grenzenloser Menge verfügbar, sie entsprechen aber zumindest nicht mehr völlig der Qualität wie sie zur Zeit der Sammler und Jäger oder vor dem Industriezeitalter üblich war. D. h., sie weisen ein Nährstoffprofil auf, das anscheinend unter gewissen Umständen (z. B. Dauerernährung) nicht in jedem Fall die Nährstoffversorgung sichert. Dies gilt vor allem für den Durchschnittsmenschen in den Industrieländern, der seine Nahrungsauswahl **nicht** breit anlegt. Dies hat nach dem heutigen Wissensstand scheinbar geringe Folgen. Der Mensch kann zwar aufgrund seiner heutigen flexiblen Ernährungsweise aus medizinischer Sicht gesund sein, nach dem derzeitigen Kenntnisstand wächst aber dabei sehr wahrscheinlich sein Risiko für ernährungsabhängige Erkrankungen. Der Verdacht ist also begründet, dass seine Ernährung nicht im Einklang mit seinem genetischen Rahmen steht.

Damit ist fraglich, ob sich die dominierenden Ernährungsformen in Industrieländern zur Befriedigung der genetisch festgelegten physiologischen Erfordernisse eines Menschen eignen, d. h. es wird dem Menschen in den Industrieländern erschwert, sich in jeder Hinsicht nach natürlichen Gegebenheiten gesund zu ernähren, da er sich die gesamte Bandbreite an energieliefernden und nicht-energieliefernden Substraten wie es den Sammlern und Jägern möglich war, nicht zuführen kann. Sammler und Jäger müssen mit der Ernährung Substrate aufgenommen haben, die möglicherweise einen positiven Effekt auf die Gesundheit ausübten. Wahrscheinlich waren dies Früchte. Nur so ist zu

erklären, dass Japaner mit ihrem relativ hohen Fruchtekonsum niedrigere Fallzahlen für chronische Erkrankungen haben als in westlichen Industrieländern. Genau hier liegen die Aufgabenschwerpunkte der Ernährungswissenschaft. Sie hat zu identifizieren, welche Stoffe in Lebensmitteln der Gesundheit zuträglich sind. Sinnvoll wäre dann dieses Wissen in die Praxis umzusetzen, eventuell die Substrate mit Gesundheitsnutzen in die Nahrungskette einzubringen. Die Wege dorthin sollten sich aber in einem vernünftigen Rahmen bewegen. Sie sollten nicht dazu führen, dass der Konsument nur noch ernährungsphysiologisch aufgewertete Nahrungsmittel wie Functional Food als „gengerechte“ für sich besonders geeignet und gesund erkennt.

Sicher ist, dass diese Merkmale der Primatenernährung in Grenzen Modell für eine artgerechte Ernährung des Menschen stehen können. Zur Praxis einer artgerechten Ernährung, die nach ihrem Nährstoffprofil dem eines Primaten nahe kommt müssten entsprechend Nahrungsmittel verzehrt werden, die auch auf dem Speiseplan der nächsten Verwandten des Menschen stehen. So müssten in erster Linie Früchte und Blätter sowie kleinere Mengen tierische Produkte, aber nicht unbedingt Fleisch, gegessen werden. So liefern z. B. Früchte ein großes Spektrum an Vitaminen, Mineralstoffen und sekundären Pflanzenstoffen, die nach ihrer Ingestion positive synergistische Effekte erzielen könnten. Mit einer fruchtebetonten Kost würde z. B. eine hohe Vitamin-C-Zufuhr erreicht. Gleichzeitig ist mit einem hohen Fruchteverzehr eine relativ hohe Zufuhr an nicht-nutritiven Substanzen verbunden, die entweder eine definierte Funktion im Organismus haben (Carotinoide) oder auf verschiedenen Ebenen positiv in die Physiologie des Menschen eingreifen (Flavonoide, Phenolsäuren). Von manchen wird sogar vermutet, dass ihr Konsum das Risiko für die Entstehung von Krankheiten verringert. Die Mineralstoffzufuhr und der Bedarf an essenziellen Fettsäuren sowie Proteinen mag vor allem über tierisches Nahrungsgut (vor allem Fische) zu decken sein und durch Blattgemüse ergänzt werden können.

Diese skizzierten Merkmale einer möglicherweise art- oder gengerechten Ernährung des Menschen machen deutlich, dass sie der Ernährung der Naturvölker nur z. T. entgegen kommt (vgl. Kap. 6.1.1). Trotzdem sind bei diesen Bevölkerungsgruppen typische ernährungsabhängige Erkrankungen wie in Industrieländern unbekannt. Vielleicht ist dies ein Hinweis darauf, dass es wenig sinnvoll ist, den Menschen als typischen Fleisch- oder Pflanzenfresser zu bezeichnen, auch wenn die eine oder andere Ernährungsform kurzfristig praktikabel ist. In modernen Industriegesellschaften ist eine Ernährung wie

bei Naturvölkern kaum denkbar. Für die Bevölkerung in Industrieländern könnte sich als Kompromisslösung die Praxis einer Ernährung nach den Richtlinien einer Ernährungspyramide anbieten (vgl. Kap. 3.2.2), die den Einfluss der Ernährung auf die Evolution der Primaten und des Menschen stärker berücksichtigt. Hierbei müssten aber einige Veränderungen in der Struktur der Ernährungspyramide eingeführt werden. Allen voran sind beim Entwurf einer hypothetischen Ernährungspyramide, die die Rolle der Ernährung bei der Humanevolution vermehrt betont, die Empfehlungen für die Zufuhrhäufigkeiten der einen oder anderen Lebensmittelgruppe nicht als allgemeingültig zu betrachten; unbedingte Voraussetzung ist allerdings, dass der Konsument regelmäßig körperlich aktiv ist. Im anderen Fall sind Empfehlungen zur Verzehrshäufigkeit der Lebensmittelgruppen sinnvoll, da sie begrenzt einer möglichen überschüssigen Energiezufuhr vorbeugen können.

Es scheint angebracht, Früchte im Speiseplan des Menschen vermehrt zu betonen. Früchte sind Lieferanten von Kohlenhydraten, die anscheinend von jeher eine Rolle in der Evolution des Primaten gespielt haben. Sie gelten als Quelle von dickdarmlöslichem Pektin, das nach heutiger Ansicht über ihre bakteriellen Fermentationsprodukte die Gesundheit des Colons fördert. Der Fruchtekonsument kann auch in Grenzen auf Kosten der Anteile an Vollkorngetreideprodukten gehen. Allerdings empfiehlt sich dann vermehrt Gemüse zu essen; denn Gemüse kann wenigstens z. T. die nicht-nutritiven Substanzen, die Vollkorngetreideprodukte liefern, ersetzen. Gleichwohl lassen sich bei einem reduzierten Konsum von Vollkorngetreideprodukten die Zufuhren an Ballaststoffen durch Früchte und Gemüse nicht ersetzen, was jedoch vermutlich ohne Folgen ist. Dies könnte dadurch begründbar sein, dass die Produkte aus der Fermentation von z. B. Pektin und Cellulose identisch sind (niedermolekulare Fettsäuren). Zudem sind die meisten Gemüsesorten bis auf wenige Ausnahmen relativ energiearm und liefern ein breites Spektrum an Vitaminen. Daneben kann mit einer fruchtebetonten Kost in Kombination mit Gemüse ein erheblicher Beitrag zur Versorgung mit Vitamin C und einer Reihe von B-Vitaminen geleistet werden. Cobalamin stellt allerdings eine Ausnahme dar. Mit dem verstärkten Konsum dieser Kohlenhydratquellen wird gleichzeitig eine Vielzahl von nicht-nutritiven Stoffen zugeführt, deren Wirkungen im Einzelnen zwar nicht bekannt sind, aber sich anscheinend in ihrer Gesamtwirkung positiv auf die Gesundheit des Menschen auswirken.

Leguminosen haben in der Primatenevolution kaum eine Rolle gespielt, weshalb sie aufgrund ihrer Energiedichte nicht zum täglichen Verzehr in jedem Fall unbedingt geeignet sind (Voraussetzung: kein Vegetarier). Ihre Verwendung könnte aufgrund ihres Proteinreichtums aber als teilweiser Ersatz für tierische Lebensmittel dienen. Tierische Lebensmittel spielten in der Primatenevolution kaum eine Rolle, ganz im Gegensatz zur Evolution des Menschen. Allerdings rechtfertigt dies nicht den täglichen Fleischkonsum (Nutztiere), da mit pflanzlichen Nahrungsmitteln ebenso eine qualitativ hochwertige Kost zusammengestellt werden kann. Den Beweis liefern Naturvölker. Daher gibt es keinen Grund, täglich Fleisch zu verzehren. Wenn Fleisch in den Speiseplan integriert werden soll, sollte auf Grund der günstigen Fettsäurezusammensetzung (PUFA) vor allem auf Wildfleisch und Fisch zurückgegriffen werden. Beide Nahrungsquellen spielten in der Evolution des Menschen eine entscheidende Rolle. Ihr Verzehr empfiehlt sich vor allem für Schwangere (Gehirnentwicklung des Embryos).

Aus diesen Schlussfolgerungen lässt sich für eine hypothetische Ernährungspyramide für eine gesunde Humanernährung formulieren, die sich an der Ernährung der Primaten orientiert und eine relativ geringe körperliche Aktivität in den Industriestaaten berücksichtigt (Abb. 47). Diese Bedingungen vorausgesetzt, lassen sich die Grenzen zwischen einer empfohlenen Obst-, Gemüse- und Getreidezufuhr auflösen. Optimal wäre die Zufuhr aller drei Nahrungsmittelkategorien, wobei ihre Anteile fast beliebig variieren können. Der prozentuale Anteil tierischer Nahrungsquellen sollte geringer ausfallen, wobei vor allem der Fischverzehr dominieren sollte. Andere tierischen Lebensmittel (Ausnahme: Milch und Milchprodukte) sollten in ihrer Bedeutung auf dem Speiseplan zurücktreten, insbesondere die Fleischportionen, die von Nutztieren stammen. Am besten wäre, auf Streichfett vollständig zu verzichten, was aber nur in den wenigsten Fällen durchführbar ist. Deshalb bleibt die Regel bestehen, sparsam Fett zu konsumieren. Dies gilt auch für Süßigkeiten. Den Vorfahren des Menschen blieb der Zugang zu solchen Nahrungsquellen verwehrt. Zur Deckung des Calciumbedarfs sind Milch und Milchprodukte geeignet. Sie könnten die Zufuhr des essenziellen Cobalamins sichern und einen wichtigen Beitrag zur Deckung des Calciumbedarfs leisten.

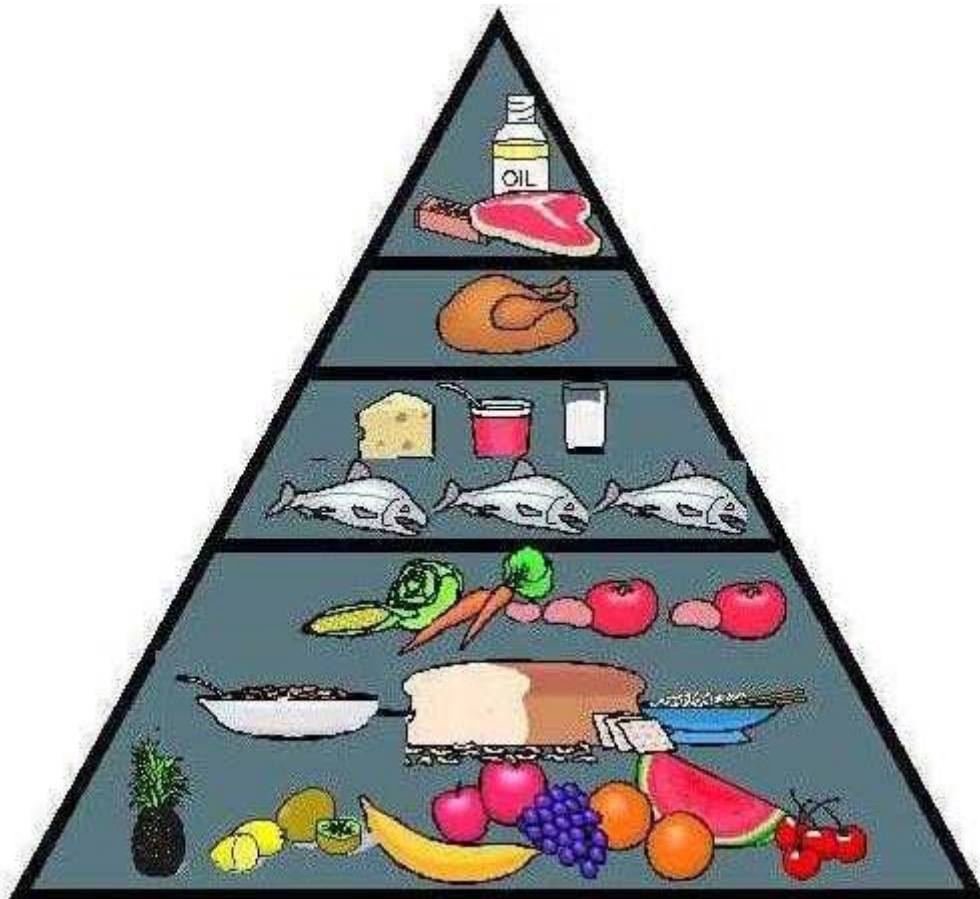


Abb. 47: Aufbau einer hypothetischen Ernährungspyramide adaptiert an die Primatenernährung (eigene Darstellung)

9 Zusammenfassung

Die Menschheit des Atomzeitalters ernährt sich nach keinem bestimmten Muster. Sie praktiziert eine omnivore Ernährung, die abhängig vom jeweiligen Kulturkreis und seiner Wirtschaftskraft erheblich variiert und zudem von Modetrends und anderen Einflussfaktoren überlagert wird. Dies macht es schwierig, zu beurteilen, ob und inwiefern die heute praktizierten Ernährungsweisen dem genetisch vorgegebenen Bedarf an Nährstoffen bzw. Nahrungsinhaltsstoffen entsprechen. Diese Frage ergibt sich u. a. aus der Tatsache, dass sich in Industrieländern ernährungsabhängige Krankheiten epidemieartig ausbreiten. Vermutet wird, dass dies eine Folge einer nicht artgerechten Ernährung ist. Allerdings weiß niemand, wie diese aussehen soll. Ein möglicher Weg, diese Fragestellung zu lösen, besteht in der interdisziplinären Klärung der Rolle der Ernährung in der Evolution der Primaten und des Menschen.

Das primäre Ziel einer jeden Spezies besteht in der Erhaltung seiner strukturellen und funktionellen Einheiten, was nur über die Deckung seines Bedarfs an energieliefernden und nicht-energieliefernden Substraten erreicht werden kann. Demzufolge gehört der Nahrungserwerb zu den wesentlichen, wenn nicht gar zu den bestimmenden Größen aller Handlungen einer Spezies. Für die Primaten und den Menschen und dessen Vorfahren gilt dieses Prinzip ebenso. Über Jahrmillionen war es den gemeinsamen Vorfahren des Menschen und der Primaten nur möglich, so viele Nahrungsquellen zu entnehmen, wie es ihre Umwelt zuließ. Zudem schwankte das Angebot an Nahrungsquellen standortabhängig und nach lokalen Klimabedingungen. D. h., die Eigenschaften der besetzten (direkt benachbarten) ökologischen Nischen legten die Grenzen der rein aneignenden Nahrungsbeschaffung früher menschlicher Vorfahren fest. Das Besondere an prähumanen Ahnen ist, dass sie Nischendimensionen mehrerer ökologischer Nischen gleichzeitig nutzten. Dies machte eine generalisierte Ausbildung anatomischer und physiologischer Merkmale notwendig, die alle direkt bzw. indirekt mit der Strategie des Nahrungserwerbs zusammenhängen bzw. die Nutzung des Nahrungsangebots einbinden. Daher berücksichtigen alle Theorien zur Menschwerdung die Ernährung.

Bei der Bewertung des Stellenwerts der Ernährung prähumaner Vorfahren steht außer Frage, dass Zusammenhänge zwischen Energiehaushalt und Körpergröße bestehen. Bei Säugetieren wie bei Vorfahren der Primaten und des Menschen sinken mit wachsender

Körpergröße die Ansprüche an den Energiegehalt der Nahrung. Daher erweiterte sich mit zunehmender Körpergröße die Palette potenzieller Nahrungsquellen. Dieses Nahrungsspektrum war eine der Voraussetzungen für die Entwicklung einschlägiger Primatenmerkmale, die letztlich den Weg zur Entstehung des Menschen bahnten. Sie begründen aber keinesfalls eine Sonderstellung des Menschen in der Natur.

Die Vertreter der prähistorischen und rezenten Primaten nutz(t)en als Nahrungsquelle vor allem reife Früchte. Dabei handelt es sich um eine Kohlenhydratquelle, die tendenziell lokal vorkommt, Mobilität erfordert und sich gleichzeitig zur Befriedigung eines hohen Energiebedarfs eignet. Eventuell war diese Abhängigkeit der Hominiden von Früchten *ein* Grund für die Besiedlung fleckenartig angelegter Flussuferwälder in einer trockenen Umgebung, deren Nahrungsangebot je nach den saisonalen Witterungsbedingungen schwankte. Der Konsum reifer Früchte erfordert eine geringe Verdauungsleistung und liefert relativ schnell notwendige Energiemengen. Gleichzeitig enthalten Früchte wenig Strukturkohlenhydrate und sekundäre Pflanzenstoffe, die sie für ihren Verzehr ungeeignet machen könnten. Damit ist auch der im Verhältnis zur Körpergröße kleine Verdauungstrakt des Menschen sowie der einkämmrige Magen und der relativ lange Dünndarm des Menschen erklärbar. Darüber hinaus lässt sich über den großen Fruchtekonsument Vitamin-C-Bedarf decken. Möglicherweise ist dies der Grund dafür, dass seit der evolutiven Aufsplitterung die Fähigkeit zur Eigensynthese von Vitamin C bei den Simiae (echte Affen) im Gegensatz zu den Prosimiae (Halbaffen) verloren gegangen ist. Daher begründet sich auch die Abhängigkeit der Hominiden und Hominiden vom Konsum reifer Früchte. Dies mag auch zusätzlichen Einfluss auf die weitergehende Strukturentwicklung des Verdauungstrakts genommen haben. Er prädestiniert für den Konsum von tierischen Nahrungsquellen. Ihre Verfügbarkeit stieg gerade in Trockenzeiten an und erforderte eine kognitive Kapazität, die eventuell schon beim Erwerb von Früchten zum Tragen kam. Ferner war die Integration von tierischen Nahrungsquellen in den humanen Speiseplan sehr wahrscheinlich ein Ausgangspunkt für die Weiterentwicklung der kognitiven Leistungsfähigkeit, d. h. sie ermöglichte wahrscheinlich die Zunahme der Gehirnmasse. Dies war möglich, weil die tierischen Nahrungsquellen qualitativ hochwertig sind und ihre Verdauung kaum Probleme bereitet, da sie in der Regel arm an anti-nutritiven Substanzen sind. Aus dem gleichen Grund waren die Bedingungen zur Integration von Fischen in den Speiseplan der Hominiden geschaffen, die zusätzlich als Jodlieferanten

dienten. Deren Verfügbarkeit kann sich ebenfalls saisonal in Trockenzeiten erhöht haben. Ihr Verzehr war vermutlich ein entscheidender Faktor für die Vergrößerung der Gehirnmasse, da dadurch die notwendigen Mengen an Docosahexaensäure, ein wesentlicher Grundbaustein des Gehirngewebes, aufgenommen werden konnten. Für den vermehrten Einbau dieser Fettsäure in das Gehirn müssen aber genetische Voraussetzungen gegeben gewesen sein, die über Mutationen vermittelt worden sein müssen. Zugleich müssen langfristig stabile ökologische Bedingungen vergeherrscht haben, damit sich die Mutationen auch phänotypisch durchsetzen konnten. Die Unterhaltung der metabolisch kostspieligen Gehirnmasse war aber nur möglich, da Kohlenhydrate die notwendigen Energiemengen lieferten. Fische dienen aber ebenso wie Invertebraten oder Blätter/junge Triebe als Proteinquelle. Pflanzliche Proteinträger fordern aber Raum für ihre Fermentation und Verdauung, so dass die Verwertung von Blätterkost durch das relativ kurze Colon des Menschen begrenzt ist. Ein kurzes Colon erschwert auch die Kompensation der Effekte einer Reihe anti-nutritiver Pflanzenstoffe.

Wahrscheinlich gingen von Nahrungsinhaltsstoffen Effekte aus, die den evolutiven Werdegang des Menschen maßgeblich beeinflussten, d. h. sie wirkten sich auf die Ausbildung und Ausprägung seiner Merkmale aus, die der Mensch mit Primaten teilt. Insofern eignen sich heute lebende und ausgestorbene Primaten oder Homin(o)iden zumindest in Grenzen als Vergleichsobjekte, um auf eine art- oder gengerechte Ernährung des Menschen zu schließen. Vielleicht lässt sich diese Ernährung mit dem Begriff „selektive Omnivorie“ am besten beschreiben, wobei die Anteile pflanzlicher oder tierischer Nahrungsmittel nach den jeweiligen Lebensbedingungen variieren können. Dominiert eine körperliche Aktivität den Alltag, können problemlos tierische oder pflanzliche Nahrungsmittel im Speiseplan vorherrschen. Sollte eine relative Bewegungsarmut (die Norm in modernen Industrieländern) die Lebensweise prägen, sollten Kohlenhydratträger den Schwerpunkt in der Kost bilden. Dabei scheint es unerheblich, ob es sich vorwiegend um Vollkorngetreide und -getreideprodukte oder Früchte handelt. Wichtig ist, dass beide Nahrungsmittelgruppen ihren festen Platz in der Kost haben. Ferner können tierische Nahrungsmittel die Kost ergänzen, was *nicht* unbedingt mit dem Verzehr von Fleisch gleichzusetzen ist. Vielmehr bietet sich ein vermehrter Fischkonsum an. Eventuell bilden diese Grundsätze die Regeln für eine hypothetische art- oder gengerechte Ernährung des Menschen.

Schlagwörter: Humanevolution, Ernährung, Ernährungspyramide

10 Summary

Today's nutrition of mankind is omnivorous. The diet eaten in any culture area is largely dependent on its economic structure. In addition it changes with fashion trends and other influencing factors. Therefore it is difficult to judge whether and in which respect the eating patterns practiced today correspond to the genetically determined requirements for nutrients or food substrates. This question results among other things from the fact that in industrialized countries a number of diseases which are thought to be triggered by nutrition spread epidemic-like. It is assumed that this is a consequence of an insuitable nutrition. However nobody knows how a diet should look like to be genetically adapted to humans. A possible way to solve this question could be an interdisciplinary clarifying of the role of the nutrition in the evolution of primates and humans.

The primary target of any species is to conserve its structural and functional units. This can only be achieved by covering its requirements of substrates which supply energy and have fundamental functions for an organism. Therefore food acquisition belongs to one of the substantial, if not even to the determining factors of all actions of a species. To humans, primates and their ancestors this principle applies likewise. Over millions of years it was only possible for the common ancestor of humans and primates to consume those food sources which were available in the environment. Besides food acquisition was dependent on the location where they lived. Further more it varied depending on local climate conditions. In this regard in former times the character of (directly neighbouring) ecological niches determined boundaries of food procurement of human ancestors. The special aspect on prehuman ancestors is that they used niche dimensions of several ecological niches at the same time. This demands generalized anatomical and physiological features, which are directly or indirectly connected with the strategy for food acquisition or food supply. Therefore all hominisation theories are considering nutrition.

For the evaluation of the meaning of diet of prehuman ancestors it is out of question that there are dependencies between energy balance and body size. For mammals as well as ancestors of primates and humans the energy requirements sink with increasing body size and therefore their need for energy dense food. Therefore the base of potential sources of food extended with increasing body size. This was one of the prerequisites

for the development of relevant primate features, which in the long run determined the way humans emerged. But primate features do not justify a privileged position of humans in nature.

The representatives of the prehistoric and recent primates use(d) above all ripe fruits as a food. They are a carbohydrate rich food source, which is tendentious locally available, require mobility and are suitable to satisfy high energy requirements. This dependency of hominids on fruits is eventually a reason for their settlement in isolated river bank forests in a dry environment whose food supply varied with seasonal climate conditions. For consumption of ripe fruits a small digesting performance is needed. The energy quantities of fruits are relatively easy available, because they contain only few structure carbohydrates and secondary metabolites which would make them unsuitable for consumption. This explains the small digestive tract of humans in relation to their body size as well as their simple stomach and relatively long small intestine. Beyond that the ascorbic acid requirements can be covered with a large fruit consumption. Potentially this is the reason for losing the capacity of vitamin C synthesis of Simiae since the evolutive split of Prosimiae. Therefore the dependency of hominoids and hominids was established by consumption of ripe fruits. This may have influenced also the further structure development of the digestive system. It predestines for the consumption of animal food sources. Their availability rose even in drying seasons and required a cognitive capacity, which was possibly already used for the acquisition of fruits. Furthermore it is probable that consuming animal food sources was one starting point for the advancement of the cognitive efficiency, i.e. it probably enabled the increasing brain mass. This was possible because animal food sources are valueable in qualitative respects and easy to digest since they are usually poor on anti-nutritive substances. For the same reason the conditions for consuming fish by hominids were given. Likewise seasonally fish availability could have been increased in drying times. Its consumption was probably, if not even a crucial factor of the brain mass enlargement because fish are rich of docosahexaenoic acid. As a prerequisite for the increased integration of this fatty acid in brain a set of mutations had to happen. At the same time long-term stable ecological conditions had to dominate so that the mutations could express phenotypically. The maintenance of the metabolically expensive brain mass was only possible since carbohydrates supplied the necessary energy. Fish however served just like invertebrates or foliage/shots as protein source. But vegetable protein sources

require space for fermentation and digesting, so that the utilization of foliage is limited by the relatively short human colon. A short colon makes it also more difficult to compensate the effects of a number of anti-nutritive secondary metabolites.

Probably nutrients influenced the evolutionary biography of humans considerably, i.e. they effected the formation and development of features which humans and primates have in common. In order to evaluate the type or to identify - at least within limits - the genetically determined nutrition of humans it seems therefore to be appropriate to compare the nutrition of different today living and extinct primates or homin(o)ids. Perhaps this nutrition is described at best with the term „selective omnivory“. Thereby the proportions of vegetable or animal food can vary depending on living conditions. If the physical activity dominates day life, animal or vegetable food sources can prevail diet without any consequences. If physical inactivity (standard in modern industrialized countries) determines the way of life, diet should be dominated by food which contain carbohydrates. In this respect it seems to be insignificant whether it whole grain and whole grain products or fruits predominante diet. It is important that both food groups have their fixed place in the diet. Furthermore animal food can complete diet, but this means *not* necessarily meat consumption. Futhermore an increased fish consumption should be preferred. This type of nutrition eventually characterizes the principles of a hypothetical genetically determined type of nutrition of human beings.

Key words: human evolution, nutrition, diet pyramid

11 Literaturverzeichnis

- 1) Aiello LC & Wheeler P
The expensive tissue hypotheses
Curr Anthropol 36, 199 – 221 (1995)
- 2) Aiello LC
Brains and guts in human evolution: the expensive tissue hypothesis
Brazilian J Gen 20, 141 – 148 (1997)
- 3) Alexander RD
Univ. Michigan Mus Zool Spec Publ 1, 1 – 38 (1990)
- 4) Alexander RM
The relative merits of foregut and hindgut fermentation
J Zool 231, 391 – 401 (1993)
- 5) Alt KW, Henke W, Türp JC
Zähne und Kiefer – Schlüsselstrukturen zum Verständnis der Evolution
Quintessenz 47, 1711 – 24 (1996)
- 6) Alvarez W & Asaro F
Die Kreide-Tertiär-Wende: ein Meteoriteneinschlag
Spektrum der Wissenschaft, 52 – 59 (1990)
- 7) Alvarez W, Kauffman EG, Surlyk F, Alvarez LW, Asaro F, Mitchel HV
Impact theory of mass extinctions and invertebrate fossil record
Science 223, 1135 – 41 (1984)
- 8) Ames BN, Cathcart R, Schwiers E, Hochstein P
Uric acid provides an antioxidant defense in humans against oxidant- and radical-caused aging
and cancer: a hypothesis
Proc Natl Acad Sci USA 78 (11), 6858 – 6862 (1981)
- 9) Ames BN, Shigenaga MK, Hagen TM
Oxidants, antioxidants and the degenerative diseases of aging
Proc Natl Acad Sci USA 90, 7915 – 7922 (1993)
- 10) Andrews P
Species diversity and diet in monkeys and apes during miocene
In: Stringer CB (eds) Aspects of human evolution
Taylor & Francis, London 1981
- 11) Andrews P & Cronin JE
The relationships of Sivapithecus and Ramapithecus and the evolution of the orang-utan
Nature 297, 541 – 546 (1982)
- 12) Andrews P
Improved timing of hominid evolution with a DNA clock
Nature 314, 498 - 499 (1985)
- 13) Andrews P
Evolution and environment in the hominoidea
Nature 360, 641 - 646 (1992)

- 14) Anke M, Groppe B, Kronemann H
Significance of new essential trace elements like Si, Ni, As, Li, V for the nutrition of man and animal
In: Brätter P & Schramel P (eds) Trace element analytical chemistry in medicine and biology. (Vol 3): Proceedings of the third International Workshop Neuherberg, Germany, April 1984
Walter de Gruyter Verlag, Berlin 1984
- 15) Anonymus
Ernährung im Wandel der Zeit
Kochpraxis und Gemeinschaftsverpflegung 43, 34 –36 (1995)
- 16) Anonymus
Lions
<http://www.britannica.com/bcom/eb/article/3/0,5716,49573+1,00.html> 2.2.2001
- 17) Anonymus
Beispiel für ein Flussuferwald in der Savanne
(<http://mcb.harvard.edu/BioLinks/Evolution/paleoecology.html>) 22.4.1999
- 18) Arbuthnott E
Brown adipose tissue: structure and function
Proc Nutr Soc 48, 177-182 (1989)
- 19) Armstrong E
Relative brain size and metabolism in mammals
Science 220, 1302 – 1304 (1983)
- 20) Aronson J & Taieb M
Geology and paleogeography of the Hadar hominid site, Ethiopia
In: Rapp G & Vondra CF (eds) Hominid sites: their geologic settings
Boulder Colorado, Westview Press 1981
- 21) Ax P
Das phylogenetische System: Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese
Stuttgart Fischer Verlag 1984
- 22) Bailey WJ, Hayasaka K, Skinner CG, Kehoe S, Sieu LC, Slightom JL, Goodman M
Reexamination of the African hominoid trichotomy with additional sequences from the primate beta-globin gene cluster
Mol Phylog Evol 1, 97 – 135 (1992)
- 23) Bánhegyi G, Braun L, Csala M, Puskás F, Mandi J
Ascorbate metabolism and its regulation in animals
Free Rad Biol Med 3, 793 – 803 (1997)
- 24) Bánhegyi G, Csala M, Braun L, Garzó T, Mandl J
Ascorbate synthesis dependent glutathione consumption in mouse liver
FEBS Letters 381, 39 – 41 (1996)
- 25) Barja G
Ascorbic acid and aging
Subcell Chem 25, 157 - 188 (1996)
- 26) Bast A et al.:
Oxidants and antioxidants: state of the art
Am J Med 91, 3C - 2S (1991)

- 27) Bateson PPG
The active role of behaviour in evolution
In: Howard MW & Fox SW (eds) *Evolutionary Processes and Metaphors*
Chichester Wiley 1988
- 28) Beauchamp G
Canine tooth size variability in primates
Folia Primatol 52, 148 – 155 (1989)
- 29) Becker MA & Roessler BJ
Hyperuricemia and gout, p 1655 - 1677
In: Scriver CR, Beaudet AL, Sly WS, Valle D (eds) *The metabolic and molecular bases of inherited disease, Vol II*
New York, McGraw-Hill 1995
- 30) Benton MJ
Diversification and extinction in the history of life
Science 268, 52 - 58 (1995)
- 31) Benzie IFF
Evolution of antioxidant defence mechanisms
Eur J Nutr 39, 53 – 61 (2000)
- 32) Berger LR & Tobias PV
A chimpanzee-like tibia from Sterkfontein, South Africa and its implications for the interpretation of bipedalism in *Australopithecus africanus*
J Hum Evol 30, 343 – 48 (1996)
- 33) Berridge MJ
Elementary and global aspects of calcium signalling
J Physiol 499, 290 - 306 (1997)
- 34) Biesalski H.K:
Antioxidative Vitamine in der Prävention
Dt Ärztebl 92, A-1316 - 1317 (1995)
- 35) Biesalski H.K:
Wirksamkeit von β -Carotin in der Prävention von Krebs. Wunsch oder Wirklichkeit?
VitaMinSpur 5 (Suppl I), 3-32 (1990)
- 36) Björnhag G
Adaptions in the large intestine allowing small animals to eat fibrous food
In: Chivers DJ & Langer P (eds) *The digestive system in mammals: food, form and function*
Cambridge, Cambridge University Press 1994
- 37) Blaxter K
Energy metabolism in animals and man
Cambridge, Cambridge University Press 1989
- 38) Blumberg JB & Halpner AD
Antioxidants status and function: relationships to aging and exercise
In: Papas AM (eds) *Antioxidants status, diet, nutrition and health*
Boca Raton, CRC Press 1999
- 39) Blumenshine RJ & Cavallo JA
Frühe Hominiden – Aasfresser
Spektrum der Wissenschaft, 88 – 95 (1992)

- 40) Blumenschine RJ
What lions leave behind – scavenging versus hunting in the human past
Tagung der Anthropological Society of Washington 18. Januar 1986
- 41) Bogert LJG, Briggs GM, Cooloway DH
Nutrition and physical fitness
Philadelphia, Saunders 1973
- 42) Bogin B
Pattern of human growth
Cambridge, Cambridge University Press 1988b
- 43) Bogin B
Rural-to-migration
In: Lasker GW & Mascie-Taylor CG (eds) Biologic aspects of human migration
Cambridge, Cambridge University Press 1988a
- 44) Bogin B
The evolution of human nutrition
In: Romanucci-Ross L, Moerman DE, Tancredi LR (eds) The anthropology of medicine: from culture to method
Westport, Bergin & Garvey 1997
- 45) Bollinger T
Die fossile Überlieferung: erdgeschichtlicher Rahmen und Entwicklung der Säugetiere
In: Alt KW & Türp JC (Hrsg) Evolution der Zähne
Quintessenz Verlags-GmbH Berlin, Chicago, London, São Paulo, Tokio 1997
- 46) Bowmaker JK
Evolution of colour vision in vertebrates
Eye 12, 541 – 546 (1998)
- 47) Brain C. K.
The evolution of man in Africa
In: The Geological Society of South Africa.
Annexure to Volume LXXXV. 1981
- 48) Brand-Miller JC & Colagiuri S
Evolutionary aspects of diet and insulin resistance
World Rev Nutr Diet 84, 74 – 105 (1999)
- 49) Brenchley P & Harper D
Palaeoecology: Ecosystems, environments and evolution
Chapman & Hall, London 1998
- 50) Briggs JC
A cretaceous-tertiary mass extinction?
Bioscience 41, 619 – 24 (1991)
- 51) Broadhurst CL
Balanced intakes of natural triglycerides for optimum nutrition. An evolutionary and phytochemical perspective
Medical Hypotheses 49, 247 – 261 (1997)
- 52) Broadhurst CL, Cunnane SC, Crawford MA
Rift valley lake fish and shell fish provided brain-specific nutrition for early homo
British J Nutr 79, 3 – 21 (1998)

- 53) Brosius J & Tiedge H
Reverse-transcriptase mediator of genomic plasticity
Virus Genes 11, 163 – 179 (1995)
- 54) Broun MR & Perrin MR
Comparative gut morphometrics of Vervet (*Cercopithecus aethiops*) and Samango
(*C. mitis erytharcus*) monkeys
Z Säugetierkunde 56, 65 – 71 (1991)
- 55) Burkitt DP & Eaton SB
Putting the wrong fuel in the tank
Nutrition 5, 189 – 191 (1989)
- 56) Burkitt DP
Relationships between diseases and their etiological significance
Am J Clin Nutr 30, 262 – 267 (1977)
- 57) Calder PC, Harvey DJ, Pond CM, Newsholme EA
Site-specific differences in the fatty acid composition of human adipose tissue
Lipids 27, 716 – 720 (1992)
- 58) Calder WA
Size, function and life history
Mineola NY, Dover Publications 1996
- 59) Campbell BG
Human ecology: the story of our place in nature from prehistory
Hawthorne New York, Aldine de Gryter 2nd ed 1995
- 60) Campbell BG
Human evolution: an introduction in man's adaptations
NY, New York: Aldine Publishing Company 3rd ed 1985
- 61) Campell BG
Entwicklung zum Menschen. Seine physischen wie seine Verhaltensanpassungen
Fischer Verlag, Stuttgart 1979
- 62) Carlson SE & Neuringer M
Polyunsaturated fatty acids status and neurodevelopment: a summary and critical analysis of the
literature
Lipids 34, 171 – 178 (1999)
- 63) Carpenter KJ
Early ideas on the nutritional significance of lipids
J Nutr 128, 423S – 426S (1998)
- 64) Carrier DR
The energetic paradox of human running and hominid evolution
Current Anthropology 25, 483 – 489 (1984)
- 65) Cassidy CM
Nutrition and health in agriculturalists an hunter-gatherers
In: Jerome NW, Kandell RF, Peltó GH (eds) Nutritional Anthropology
Peasantville Redgrave Publishing 1980
- 66) Cathcart RF
Vitamin C, titrating to bowel tolerance, anascorbemia, and acute induced scurvy
Med Hypotheses 7, 1359 – 1376 (1981)

- 67) Cavalier-Smith T
Origin of secondary metabolism
Ciba Foundation Symposium 171, 64 – 87 (1992)
- 68) Challem JJ
Did the loss of endogenous ascorbate propel the evolution Anthroidea and Homo sapiens?
Med Hypotheses 48, 387 – 392 (1997)
- 69) Chamberlain JG
The possible role of long-chain, omega-3-fatty acids in human brain phylogeny
Perspect Biol Med 39, 436 – 445 (1996)
- 70) Charles-Dominique P
Nocturnality and diurnality: an ecological interpretation of these two modes of life by an analysis to the higher vertebrate fauna in tropical forest faunas
In: Lockett WP & Szalay FS (eds) Phylogeny of the primates
New York, Plenum Press 1975
- 71) Chatterjee IB
Ascorbic acid metabolism
World Rev Nutr Diet 30, 69 – 80 (1978)
- 72) Chatterjee IB
Vitamin C: Biosynthesis, evolutionary significance and biological function
PINS 64, 213 234 (1997)
- 73) Chivers D
Species differences in tolerance to environmental change
In: Box HO (eds) Primate responses to environmental change
London, Chapman Hall 1991
- 74) Chivers DJ
Measuring food intake in wild animals: primates
Proc Nutr Soc 57, 321 – 332 (1998)
- 75) Chivers JC & Hladik CM
Morphology of the gastrointestinal tract in primates: comparisons with other mammals in relation to diet
J Morphol 116, 337 – 386 (1980)
- 76) Chivers JC & Langer P
Gut form and function: variations and terminology
In: The digestive systems in mammals: food, form and function
Cambridge, Cambridge University Press 1994
- 77) Chivers JC
Diets and guts
In: Jones S, Martin R, Pilbeam D (eds) The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution
Cambridge, Cambridge University Press 1992
- 78) Chowdhury JR, Wolkoff AW, Chowdhury NR, Arias IM
Hereditary jaundice and disorders of bilirubin metabolism, p 2161 - 2208
In: Scriver CR, Beaudet AL, Sly WS, Valle D (eds) The metabolic and molecular bases of inherited disease
New York, McGraw-Hill 1995
- 79) Clark DL
Origin, nature and world climate effect of arctic ocean ice-cover
Nature 300, 321 – 5 (1982)

- 80) Clark RJ & Tobias PV
Sterkofontein member foot bones of the oldest South African hominid
Science 269, 521 – 524 (1995)
- 81) Clemens WA
Evolution of the terrestrial vertebrate fauna during the Cretaceous-tertiary transition
In: Elliott DK (eds) Dynamics of extinction
John Wiley, New York 1986
- 82) Clutton-Brock TH & Harvey PH
Species differences in feeding and ranging behaviour in primates
In: Clutton-Brock TH (eds) Primate ecology: studies of feeding and ranging behaviour in lemurs,
monkeys and apes
New York, Academic Press 1977
- 83) Coleman JE
Zinc enzymes
Curr Opin Chem Biol 2, 222 – 234 (1998)
- 84) Connor WE, Neuringer M, Reisbick S
Essential fatty acids: the importance of n-3 fatty acids in the retina and brain
Nutr Rev 50, 21 – 29 (1992)
- 85) Coppens Y
Die Wurzeln des Menschen : das neue Bild unserer Herkunft
Deutsche Verlags-Anstalt, Stuttgart 1985
- 86) Coppens Y
Geotektonik, Klima und der Ursprung des Menschen
Spektrum der Wissenschaft, S. 64 – 71 (1994)
- 87) Cordain L
Cereal grains: the humanity's double-edged sword
World Rev Nutr Diet 84, 19 – 73 (1999)
- 88) Cordain L, Brand-Miller J, Eaton SB, Mann N, Holt S, Speth JD
Plant animal subsistence ratios and macronutrient energy estimations in worldwide
hunter-gatherer diets
Am J Clin Nutr 71, 682 – 692 (2000)
- 89) Courtillot VE
Das Sterben der Saurier – erdgeschichtliche Katastrophen
Enke Verlag, Stuttgart 1999
- 90) Cox CB & Moore PD
Biogeography: an ecological and evolutionary approach
Oxford, Blackwell Scientific Publications 5th ed 1993
- 91) Cox PA
The elements – their origin, abundance, and distribution
Oxford, Oxford University Press 1989
- 92) Cox PA
The elements on earth – inorganic chemistry in the environment
Oxford University Press 1997
- 93) Crawford M & Marsh D
Nutrition and evolution
New Canaan Connecticut, Keats Publishing 1995

- 94) Crawford M & Marsh D
The driving force: food, evolution and the future
London, Heinemann 1989
- 95) Crawford MA
The early development and evolution of the human brain
Upsala J Med Sci 48 (Suppl), 43 – 78 (1990)
- 96) Crawford MA
The role of dietary fatty acids in biology: their place in evolution of the human brain
Nutr Rev 50, 3 – 11 (1992)
- 97) Crawford MA
The role of essential fatty acids in neural development: implications for perinatal nutrition
Am J Clin Nutr 57, 703S – 710S (1993b)
- 98) Crawford MA, Bloom M, Broardhurst CL, Schmidt WF, Cunnane SC, Galli C, Gehbremeskel K, Linseisen F, Lloyd-Smith J, Parkington J
Evidence for the unique function of docosahexaenoic acid during the evolution of modern homonid brain
Lipids 34, S39 – S47 (1999)
- 99) Crawford MA, Cunnane SC, Harbidge LS
A new theory of evolution: quantum theory
In: Sinclair AJ Gibson R (eds) 3rd International congress on essential fatty acids and eicosanoids
Adelaide, AOCS Press 1993
- 100) Cremer J
Substrate utilization and brain development
J Cereb Blood Flow Metab 2, 394 – 407 (1982)
- 101) Cunnane SC, Harbidge LS, Crawford MA
The importance of energy and nutrient supply in human brain evolution
Nutr Health 9, 219 – 235 (1993)
- 102) Czihak G, Langer H, Ziegler H
Biologie
Springer Verlag, Berlin 1984
- 103) Dauterman WC
Metabolism of toxicants: phase II reactions
In: Hodgson E & Levi PE (eds) Introduction in biochemical toxicology
Norwalk, Appleton & Lange 1994
- 104) Davies AG
What are colobines?
In: Davies AG & Oates JF (eds) Colobine monkeys: their ecology, behavior and evolution
Cambridge, Cambridge University Press 1994
- 105) Davies RA
Evolution of processes and regulators of lipoprotein synthesis: from birds to mammals
J Nutr 127, 795S – 800S (1997)
- 106) De Luca HF, Krisinger J, Darwish H
The vitamin D system 1990
Kidney Int 38 (Suppl 29), 2 -8 (1990)

- 107) De Pee S, West CE, Muhilal KD, Haustvast JG
Lack of improvement in vitamin A status with increased consumption of dark green leafy vegetables
Lancet 346, 75 – 81 (1995)
- 108) Deacon TW
What makes the human brain different?
Ann Rev Anthropol 26, 337 – 357 (1997)
- 109) Dean C
Jaws and teeth
In: Jones S, Martin R, Pilbeam D (eds) *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution*
Cambridge, Cambridge University Press 1992
- 110) Debyser I
Catarrhine juvenile mortality in captivity, under seminatural conditions, and in the wild
Int J Primatol 16, 935 – 969 (1995)
- 111) Diliberto Ej jr, Dean G, Carter C, Allen PL
Tissue, subcellular, and submitochondrial distributions of semidehydroascorbate reductase: possible role of semidehydroascorbate reductase in cofactor regeneration
J Neurochem 39, 563 – 568 (1982)
- 112) Drewnowski A & Popkin BM
The nutrition transition: new trends in the global diet
Nutrition Reviews 55, 31 – 43 (1997)
- 113) Dwyer J
Vegetarian eating patterns: science, values, and food choices – where do we go from here?
Am J Clin Nutr 59, 1255S- 1262S (1994)
- 114) Eales JG
Iodine metabolism and thyroid-related functions in organisms lacking thyroid follicles: are thyroid hormones also vitamins?
Proc Soc Exp Biol Med 214, 302 – 317 (1997)
- 115) Eaton SB & Cordain L
Evolutionary aspects of diet: old genes, new fuels
World Rev Nutr Diet 81, 26 – 37 (1997)
- 116) Eaton SB & Eaton SB
Evolution, diet, and health
14th International Congress of Anthropological and Ethnological Sciences
26. Juli – 1. August 1998 in Williamsburg, Virginia (USA)
- 117) Eaton SB & Eaton SB
The evolutionary context of chronic degenerative diseases
In: *Evolution in health and disease*
Oxford, Oxford University Press 1998a
- 118) Eaton SB & Nelson DA
Calcium in evolutionary perspective
Am J Clin Nutr 54, 281S – 287S (1991)
- 119) Eaton SB
Fibre intake in prehistoric times
In: Leeds AR (eds) *Dietary fibre perspectives: reviews and bibliography*
London, Libbey 1990

- 120) Eaton SB, Eaton SB III, Sinclair AJ, Cordain L, Mann NJ
Dietary intake of long-chain polyunsaturated fatty acids during paleolithic
World Rev Nutr Diet 83, 12 – 23 (1998)
- 121) Eaton SB, Eaton SB, Konner MJ
Paleolithic nutrition revisited: a twelve year retrospective on its nature and implications
Eur J Clin Nutr 51, 207 – 216 (1997)
- 122) Eaton SB, Konner M
Paleolithic nutrition: a consideration of its nature and current implications
N Engl J Med 312, 283 – 289 (1985)
- 123) Eaton SB, Konner M, Shotak M
Stone agers in the fast lane: chronic degenerative diseases in evolutionary perspective
Am J Med 84, 739 – 749 (1988)
- 124) Egami F
Origin and early evolution of transition element enzymes
J Biochem 77, 1165 – 1169 (1975)
- 125) Ehleringer JR, Sage RF, Flanagan LB, Pearcy RW
Climate change and the evolution of C₄ photosynthesis
TREE 6, 95 – 99 (1991)
- 126) Eldredge N & Tattersall I
The myths of human evolution
New York Columbia Univ. Pr. (1982)
- 127) Ellis DV
Wetland or aquatic ape? Availability of food resources
Nutr Health 9, 205 – 217 (1993)
- 128) Elmadfa I & Leitzmann C
Ernährung des Menschen
Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart 1998
- 129) Ermiler U, Grabarse W, Shima S, Goubeaud M, Thauer RK
Active sites of transition-metal enzymes with a focus on nickel
Current Opinion in Structural Biology 8, 749 – 758 (1998)
- 130) Ernährungspyramiden geordnet nach Kulturkreis und Ernährungsform
<http://www.oldwayspt.org> 1.2. 2001
- 131) Erwin TL
An evolutionary basis for conservation strategies
Science 253, 750 – 52 (1991)
- 132) Evenäs J, Malmendal A, Forsén S
Calcium
Curr Opinion Struc Biol 2, 293 – 302 (1998)
- 133) Fahey RC & Sundquist AR
Gluthathione system in evolution
Adv Enzymol Relat Areas Mol Biol 64, 1 – 53 (1991)
- 134) Falk D
Brain evolution in homo: the radiator theory
Behav Brain Sci 13, 331 – 81 (1990)

- 135) Falk D
Braindance: New discoveries about human brain evolution
New York, Holt 1992
- 136) Falk D
Comment on: the expensive tissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution
Curr Anthropol 36, 212 – 213 (1995)
- 137) Faupl P
Historische Geologie: eine Einführung
WUV Universitätsverlag Wien 1997
- 138) Fernald RD
Evolution of the eyes
Curr Opinion Neurobiol 10, 444 – 450 (2000)
- 139) Fleagle JG
Primate adaption and evolution
San Diego London, Academic Press 1999
- 140) Fliesler SJ, Anderson RE
Chemistry and metabolism of lipids in the vertebrate retina
Prog Lipid Res 22, 79 – 131 (1983)
- 141) Foley R
Another unique species : patterns in human evolutionary ecology
Harlow Essex, Longman Scientific & Technical 1987
- 142) Foley R
The influence of seasonality on hominoid evolution
In: Ulijaszek SJ & Strickland SS (eds) Seasonality and human ecology
Cambridge, Cambridge University Press 1993
- 143) Franzen J & v Koenigswald W
Unsere nächsten Verwandten – die Primaten
In: Schaal S & Ziegler W (Hrsg) Messel – Ein Schaufenster in der Geschichte der Erde und des Lebens
Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt/Main 1988
- 144) Franzen JL
Eine begründete Rekonstruktion der Evolution des Menschen
Natur und Museum 127, 245 – 263 (1997)
- 145) Fraústo da Silva JJR & Williams RJP
The biological chemistry of the elements, S 3 ff
Clarendon Press Oxford 1993
- 146) Freeland WJ & Janzen DH
Strategies in herbivory in mammals: the role of secondary compounds
Am Nat 108, 269 – 289 (1974)
- 147) Fremlin J
How stereoscopic vision evolved
New Scientist 26 – 28 (1972)
- 148) Friedrich W
Handbuch der Vitamine, S 94
Urban & Schwarzenberg, München 1987

- 149) Fu YH & Marzluf GA
Nit-2, the major nitrogen regulatory gene of *Neurospora crassa*, encodes a protein with a putative zinc finger DNA-binding domain.
Mol Cell Biol 3, 1056 – 65 (1990)
- 150) Fujita T
Aging and calcium
Mineral Elektrolyte Metabolism 12, 149 - 156 (1986)
- 151) Fujita T
Aging and calcium as an environmental factor
J Nutr Sci Vitaminol 31 (Suppl), 15 - 19 (1985)
- 152) Ganzhorn JU
Lemuren Madagaskars – Tests zur Evolution von Primatengemeinschaften
Naturwissenschaften 80, 195 – 208 (1993)
- 153) Garn SM & Leonard WR
What did our ancestors eat?
Nutr Rev 47, 337 – 345 (1989)
- 154) Gaulin SJC & Kurland JA
Primate predation and bioenergetics
Science 191, 314 – 317 (1976)
- 155) Gaulin SJC
A Jarman/Bell model of primate feeding niches
Hum Ecol 7, 1 – 20 (1979)
- 156) Gey KF
On the antioxidant hypothesis with regard to arteriosclerosis
Bibl Nutr Dieta 1986; (37): 53-91
- 157) Gilbert RI
Stress, paleonutrition, and trace elements
In: Gilbert RI & Mielke JH (eds) *The analysis of prehistoric diets*
Orlando, Academic Press 1985
- 158) Glander K
The impact of secondary compounds on primate feeding behaviour
Yearb Phys Anthropol 25, 1 – 18 (1982)
- 159) Glen W
What the impact/volcanism/mass-extinction debates are about
In: Glen W (eds) *The mass-extinction debates: how science works in a crisis*
Stanford California, Stanford University Press 1994
- 160) Gordon KD
A study of microwear on chimpanzee molars: implications for dental microwear analysis
Am J Phys Anthropol 59 195 – 215 (1982)
- 161) Gordon KD
Evolutionary perspectives on human diet
Nutri Anthropol, 3 –39 (1987)
- 162) Gordon N
Nutrition and cognitive function
Brain & Development 19, 165 – 170 (1997)

- 163) Gowlett JA, Harris JWK, Walton D, Wood BA
Early archaeological sites, hominid remains and traces of fire from Chesowanja, Kenya
Nature 294, 125 – 129 (1981)
- 164) Graham JB, Dudley R, Agular NM, Gans C
Implications of the late palaeozoic oxygen pulse for physiology and evolution
Nature 375, 117 – 120 (1995)
- 165) Gross J, Wang Z, Wunder BA
Adaptions to food quality and energy needs: changes in gut morphology and capacity of *Microtus orchrogaster*
J Mammal 66, 661 – 669 (1986)
- 166) Grupe G
Das Management von Energieflüssen in menschlichen Nahrungsketten
Saeculum 42, 239 – 244 (1991)
- 167) Grupe G
Umweltgeschichte als anthropologische Fragestellung
Anthrop Anz 48, 113 – 124 (1990)
- 168) Guthrie RD
Frozen fauna of the mammoth steppe
Chicago, Chicago University Press 1990
- 169) Gutschick VP
Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure
New Phytologist 143 (1) 3 – 18 (1999)
- 170) Haas JD & Pelletier DL
Nutrition and human population biology, pp 152 -67
In: Little MA, Haas JD (eds) *Human population biology: a transdisciplinary science*
New York Oxford, Oxford University Press 1989
- 171) Haenel H
Phylogenesis and nutrition
Die Nahrung 33, 867 – 887 (1989)
- 172) Hahn A, Marohn S, Wolters M
Vegane Kostformen – eine ernährungsphysiologische Bewertung
Prisma 7, 26 – 37 (2000)
- 173) Halliwell B
Antioxidant defence mechanisms: from the beginning to the end (of the beginning)
Free Radical Res 13, 261 – 272 (1999)
- 174) Halliwell B
Reactive oxygen species in living systems: Source, biochemistry, and role in human disease
Am J Med 91, 3C - 14S (1991)
- 175) Halliwell B, Murcia MA, Chirico S, Aruoma OI
Free radicals and antioxidants in food and in vivo: What they do and how they work?
Crit Rev Food Sci Nutr 35, 7-16 (1995)
- 176) Hamilton WJ
Omnivorous primate diets and overconsumption of meat
In: Harris M & Ross EB (eds) *Food and evolution. Toward a theory of human food habits*
Philadelphia, Temple University Press 1987

- 177) Hanck A & Weber P
Vitamin C, S 132
In: Biesalski HK, Schrezenmeir J, Weber P, Weiß H (Hrsgs): Vitamine
Georg Thieme Verlag, Stuttgart 1998
- 178) Hansen TF
Early tertiary radiation of marine molluscs and long-term effects of the cretaceous-tertiary extinction
Paleobiology 14, 37 - 51 (1988)
- 179) Harman D
Free radical theory of aging: origin of life, evolution and aging
Age 3, 100 – 102 (1980)
- 180) Harman D
The aging process
Proc Natl Acad Sci 78, 7124 – 7128 (1981)
- 181) Harris M & Ross EB
Food and evolution: toward a theory of human food habits
Philadelphia, Temple University Press 1987
- 182) Hartwig-Scherer S & Martin RD
Was „Lucy“ more human than her „child“?: observations on early hominid postcranial skeletons
J Hum Evol 21, 439 – 449 (1991)
- 183) Harvey PH & Krebs JR
Comparing brains
Science 249, 140 – 146 (1990)
- 184) Hassan HM & Moody CS
Regulation of manganese-containing superoxide dismutase in Escherichia coli. Anaerobic induction by nitrate.
J Biol Chem 262, 17173 – 17177 (1987)
- 185) Hatley T & Kappelman J
Bears, pigs, and Plio-Pleistocene hominids: a case for the exploitation of belowground food resources
Hum Ecol 8, 371 – 387 (1980)
- 186) Hättenschwiler S & Vitousek PM
The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling
TREE 15, 238 – 243 (1996)
- 187) Hawkes K, O'Connell JF, Jones NJB
Hadza women's time allocation, offspring provisioning, and the evolution of long postmenopausal life spans
Curr Anthropol 38, 551 – 577 (1997)
- 188) Hay WW
Tectonics and climate
Geol Rundsch 85, 409 - 37 (1996)
- 189) Hayden B
Subsistence and ecological adaptations of modern hunter gatherers
In Harding RSO & Teleki G (eds) Omnivorous primates gathering and hunting in human evolution
New York, Columbia University Press 1981

- 190) Heany RP
The roles of calcium and vitamin D in skeletal health: an evolutionary perspective
Food, Nutrition and Agriculture 20, 4 – 10 (1997)
- 191) Henke W & Rothe H
Paläoanthropologie
Springer Verlag, Berlin 1994
- 192) Henke W & Rothe H
Paläoanthropologie: eine Einführung in die Stammesgeschichte des Menschen
Springer Verlag, Berlin 1994
- 193) Henke W & Rothe H
Stammesgeschichte des Menschen: Eine Einführung
Springer Verlag Berlin Heidelberg New York 1998
- 194) Henke W & Rothe H
Streifzug durch die Stammesgeschichte des Menschen
In: Viola König (Hrg) Bausteine der Evolution
Edition Archaea 1997
- 195) Henneberg M
Evolution of the human brain: is bigger better?
Clin Exp Pharmacol Physiol 25. 745 - 749 (1998)
- 196) Herbert V & Das K
Folic acid and vitamin B₁₂
In: Shields ME, Olson JA, Shike M (eds) Modern nutrition in health and disease
Philadelphia, Lea & Febiger 1994
- 197) Hill A & Ward S
Origin of the hominidae: the record of African large hominoid evolution between 14 my and 4 my
Yearbook Phys Anthropol 31, 49 – 83 (1988)
- 198) Hill A
Causes of perceived faunal change in the later Neogene of East Africa
J Hum Evol 16, 583 – 96 (1987)
- 199) Hill K
Hunting and human evolution
J Hum Evol 11, 521 – 44 (1982)
- 200) Himms-Hagen J
Brown adipose tissue thermogenesis in obese animals
Nutr Rev 41, 261 – 272 (1983)
- 201) Hirsch J
Role and benefits of carbohydrate in the diet: key issues for future guidelines
Am J Clin Nutr 61, 996S – 1000S (1995)
- 202) Hladik CM & Simmen B
Taste perception and feeding behaviour in nonhuman primates and human populations
Evol Anthropol 5, 58 – 71 (1997)
- 203) Hladik CM
Diet and the evolution of feeding strategies among forest primates
In: Harding RSO & Teleki G (eds) Omnivorous primates
New York, Columbia University Press 1981

- 204) Hodgson E & Levi PE
Metabolism of toxicants phase I reactions
In: Hodgson E & Levi PE (eds) Introduction in biochemical toxicology
Norwalk, Appleton & Lange 1994
- 205) Hoffmann AA & Parsons PA
Extreme environmental change and evolution, p 2 ff
Cambridge, Cambridge University Press 1997
- 206) Hoffmann KP
Evolution of the human brain: design without a designer
In: Elsner N & Schnitzler HU (eds) Brain and evolution
Thieme Verlag, Stuttgart 1996
- 207) Horrobin DF
Abnormal membrane concentrations of 20- and 22-carbon essential fatty acids: a common link
between risk factors and coronary and peripheral vascular disease?
Prostaglandins Leukot and Essent Fatty Acids 53, 385 – 396 (1995)
- 208) Horrobin DF
Lipid metabolism, human evolution and schizophrenia
Prostaglandins Leukot and Essent Fatty Acids 60, 431 – 437 (1999)
- 209) Hunt KD
The postural feeding hypothesis: an ecological model for the evolution of bipedalism
S Afr J Sci 92, 77 – 90 (1996)
- 210) Hunter IS
Function and evolution of secondary metabolites – no easy answers
TIBTECH 10, 144 – 146 (1992)
- 211) Hut P, Alvarez W, Elder WP, Hansen T, Kauuffman EG, Keller G, Shoemaker EM, Weiman PR
Comet showers as a cause of mass extinctions
Nature 329, 118 – 26 (1987)
- 212) IGCP 335: biotic recoveries from mass extinction: initial meetings
Plymouth, UK, 4 – 11 September 1994
Episodes 17, 70 – 73, 1994
- 213) Isbell LA
Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behaviour among
primates
Behav Ecol 2, 143 – 155 (1991)
- 214) Isaac G
Aspects of human evolution
In: Bendall DS (eds) Evolution from molecules to men
Cambridge, Cambridge University Press 1983
- 215) Jablonski D
Causes and consequences of mass extinctions: a comparative approach
In: Elliott DK (eds) Dynamics of extinction
Wiley, New York 1986
- 216) Jablonski D
Mass extinctions: new answers, new questions
In: Kaufman L & Mallory K (eds) The last extinction
Cambridge, MIT Press, 2nd ed (1993)

- 217) Jablonski D
Extinctions: a paleontological perspective
Science 253, 754 – 57 (1991)
- 218) Janzen DH
New horizons in biology of plant defences
In: Rosenthal GA & Janzen DH (eds) *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*
New York, Academic Press 1979
- 219) Jenness R, Birney EC, Ayaz KL
Variation of L-gulonolactone oxidase activity in placental mammals
Comp Biochem Physiol 67B, 195 – 204 (1980)
- 220) Jensen RA
Enzyme recruitment in evolution of new function
Ann Rev Microbiol 30, 409 – 425 (1976)
- 221) Jensen RG
Lipids in human milk
Lipids 34, 1243 – 1271 (1999)
- 222) Jerison HJ
Brain size and the evolution of mind
New York, American Museum of Natural History 1991
- 223) Jerison HJ
Evolution of brain and intelligence
New York, Academic Press 1973
- 224) Johanson DC
A partial homo habilis skeleton from Oldovai Gorge, Tanzania: a summary of preliminary results
In: Giacobini G (eds) *Hominidae*
Milano, Jaca Book 1989
- 225) Johns T
Phytochemicals as evolutionary mediators of human nutritional physiology
Int J Pharmacognosy 34, 327 – 334 (1996)
- 226) Johns T
The chemical ecology of human ingestive behaviour
Ann Rev Anthropol 28, 27 – 50 (1999)
- 227) Johnson KR, Nicols DJ, Attrep M, Orth CJ
High-resolution leaf-fossil record spanning the cretaceous/tertiary boundary
Nature 340, 708 - 11 (1989)
- 228) Johnston PK
Second International Congress on Vegetarian Nutrition. Proceedings of a Symposium held in Arlington, VA, June 28 – July 1, 1992
Am J Clin Nutr 59, 1099S – 1262S (1994)
- 229) Jones DA
Why are so many plant foods cyanogenic?
Phytochemistry 47, 155 – 162 (1998)
- 230) Jones S, Martin R, Pilbeam D
The Cambridge Encyclopedia of human evolution
Cambridge, Cambridge University Press (1992)

- 231) Jukes TH
Historical perspective: Antioxidants, nutrition and evolution
Prev Med 21, 270 – 276 (1992)
- 232) Jungers WL
Lucy's limbs: skeletal allometry and locomotion in *Australopithecus afarensis*
Nature 297, 676 – 678 (1982)
- 233) Jurman R, Nelson H, Turnbaugh W
Understanding physical anthropology and archeology
St Paul, West Publishing Company 1987
- 234) Kahl R
Toxikologie der Spurenelemente
In: Lombeck I (Hrsg.) Spurenelemente – Bedarf, Vergiftungen, Wechselwirkungen und neue Meßmethoden
Wiss Verlagsgesellschaft, Stuttgart 1997
- 235) Kämpfe L, Kittel R, Klapperstück J
Leitfaden der Anatomie der Wirbeltiere, S 322
Gustav Fischer Verlag, Jena 1993
- 236) Kaplan H & Hill K
The evolutionary ecology of food acquisition
In: Smith EA & Winterhalter B (eds) Evolutionary ecology and human behaviour
New York, Aldine de Gryter 1992
- 237) Karasov WH & Diamond JM
Digestive adaptations for fueling the cost of endothermy
Science 228, 202 – 204 (1985)
- 238) Karasov WH & Diamond JM
Interplay between physiology and ecology in digestion: intestinal nutrient transporters vary within and between species according to diet
Bioscience 38, 602 – 611 (1988)
- 239) Kauffman EG & Harries PJ
The importance for crisis progenitors in recovery from mass extinction
In: Hart MB (eds) Biotic recovery from mass extinction events
The Geological Society Special Publication 102, 15 – 39 (1996)
- 240) Kay RF & Covert HH
Anatomy and behavior of extinct primates
In: Chivers DJ, Wood BA, Bilsborough A (eds) Food acquisition and processing in primates
New York, Plenum Press 1984
- 241) Kay RF, Callum Ross, Williams BA
Anthropoid origins
Science 275, 797 – 804 (1997)
- 242) Kay RF & Grine FE
Tooth morphology, wear and diet in *Australopithecus* and *Panathropus* from southern Africa
In: Grine FE (eds) Evolutionary history of the „Robust“ *Australopithecines*
New York, Aldine de Gryter 1988
- 243) Kay RF & Hylander WL
The dental structure of mammalian foliovores with special reference to primates and Phalangerioidea (Marsupalia)
In: Montgomery GG (eds) The ecology of arboreal foliovores
Washington, Smithsonian Institution 1978

- 244) Kay RF
On the use of anatomical features to infer foraging behaviour in extinct primates
In: Rodman PS & John GH (eds) Adaptions for foraging in non-human primates: contributions to an organismal biology of prosimians, monkeys and apes
New York, Columbia University Press 1984
- 245) Kay RNB & Davies AG
Digestive physiology
In: Davies AG & Oates JF (eds) Colobine monkeys: their ecology, behaviour and evolution
Cambridge, Cambridge University Press 1994
- 246) Kelly J & Xu Q
Extreme sexual dimorphism in a miocene hominid
Nature 352, 151 – 153 (1991)
- 247) Kennett JP
Cenozoic evolution of antartic glaciation, the circumantartic ocean, and their implications on global paleoceanography
J Geophys Res 82, 3843 – 60 (1977)
- 248) Kennett JP
Neocene paleoceanography and plancton evolution
S Afr J Sci 81, 251-3 (1985)
- 249) Kerr RA
The greatest extinction gets greater
Science 262, 1370 - 71 (1993)
- 250) Kettelhut JC, Foss MC, Migliorini RH
Glucose homeostasis in a carnivorous animal (cat) and in rats fed a high-protein diet
Am J Physiol 239, R437 - R444 (1980)
- 251) Kleiber M
The fire of life: an introduction to animal energetics
New York, Wiley & Sons 1961
- 252) Klein RG
The human career: Human biological and cultural origins
Chicago, University of Chicago Press (1989)
- 253) Knoll AH
Pattern of change in the plant communities through geological time
In: Diamond JM & Case TJ (eds) Community ecology
London, Harper & Rowe 1986
- 254) Knopf K, Sturman JA, Armstrong M, Hayes KC
Taurin: an essential nutrient for the cat
J Nutr 108, 773 – 778 (1978)
- 255) Kobayashi K & Ponnampereuma C
Trace elements in chemical evolution (I)
Origins of Life 16, 41 – 55 (1985)
- 256) Koolmann J & Röhm KH
Taschenatlas der Biochemie
Thieme Verlag, Stuttgart 1998

- 257) Kretchmer N
Food: a selective agent in evolution
In: Walcher DN & Kretchmer N (eds) Food, Nutrition and evolution
New York, Masson Publishing 1981
- 258) Kühnau J
Grundlagen der Ernährung
In: Cremer HD, Hötzel D Kühnau J (Hrsg) Biochemie und Physiologie der Ernährung
Thieme Verlag, Stuttgart 1980
- 259) Kuhnlein HV & Turner NJ
Traditional plant foods of Canadian indigenous peoples: nutrition, botany and use
Philadelphia Gordon & Breach Science Publishers 1991
- 260) Kuzawa CW
Adipose tissue in human infancy and childhood: an evolutionary perspective
Yearbook Phys Anthropol 41, 177 – 209 (1998)
- 261) Laidlow SA
The taurin content of common food stuffs
J Parenteral Enteral Nutr 14, 183 – 188 (1990)
- 262) Lambert JE
Digestive strategies, fruit processing, and seed dispersal in the chimpanzee (*Pan troglodytes*) and red tail monkeys (*Cercopithecus ascanius*) of Kibale National Park, Uganda
Urbana Illinois, UMI Company 1997
- 263) Lambert JE
Primate digestion. Interactions among anatomy, physiology, and feeding ecology
Evol Anthropol 7, 8 – 20 (1998)
- 264) Lands WEM, Hamazaki T, Yamazaki K, Okuyama K, Sakai K., Goto J, Hubbard VS
Changing dietary pattern
Am J Clin Nutr 51, 991 – 993 (1990)
- 265) Langdon JH
Fossils and the origin of bipedalism
J Hum Evol 14, 615 – 635 (1985)
- 266) Langer P
Der Verdauungstrakt pflanzenfressender Säugetiere
Biologie in unserer Zeit 17, 9 – 14 (1987)
- 267) Langer P
The mammalian herbivore stomach: comparative anatomy, function and evolution
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1988
- 268) Leakey MG, Feibl CS, Bernor RL, Harris JM, Cerling TE, Steward KM, Stoors GW, Walker A, Werdelin L, Winkler AJ
Lothagam: a record of faunal change in the late Miocene of East Africa
J Vert Paleo 16, 556 – 70 (1996)
- 269) Lee RB & DeVorre I
Kalahari hunter-gatherers: studies of the !Kung San and their neighbours
Cambridge, Harvard University Press 1976
- 270) Lee RB & DeVorre I
Man the hunter
Chicago, Aldine Publishing Company 1968

- 271) Leitzmann C & Hahn A
Vegetarische Ernährung
Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart 1996
- 272) Leonard WR & Robertson ML
Nutritional requirements and human evolution: a bioenergetics model
Am J Hum Biol 4, 179 – 195 (1992)
- 273) Leonard WR & Robertson ML
Evolutionary perspectives on human nutrition: the influence of brain and body size on diet and metabolism
Am J Hum Biol 6, 77 – 88 (1994)
- 274) Leonard WR & Robertson ML
On diet, energy metabolism, and brain size in human evolution
Curr Anthropol 37, 125 – 129 (1996)
- 275) Leonard WR & Robertson ML
Comparative energetics and hominid evolution
Am J Phys Anthropol 102, 265 – 281 (1997)
- 276) Lethmate J
Evolution des Menschen. 3. Evolutionsökologie und Verhalten der Hominiden I. Teil
Deutsches Institut für Fernstudien an der Universität Tübingen 1990
- 277) Lewin R
Is the orang-utan a living fossil?
Science 222, 1222 – 1223 (1983)
- 278) Lewin R
Spuren der Menschwerdung
Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 1992
- 279) Lewin R
Human evolution: an illustrated introduction
Oxford, Blackwell Science 1999
- 280) Lichtenstein AH, Kennedy E, Barrier P Danford D, Ernst ND, Grundy SM, Leveille GA, van Horn L, Williams CL, Booth SL
Dietary fat consumption and health
Nutr Rev 56 (5), S3 – S19 (1998)
- 281) Lieberman LS
The biocultural consequences of contemporary and future diets in developed countries
Coll Antropol 15. 73 – 85 (1991)
- 282) Liebermann LS
Biological consequences of animals versus plants as sources of fats, proteins, and other nutrients
In: Harris M & Ross EB (eds) Diet and human evolution
Philadelphia, Temple University Press 1987
- 283) Löffler G & Petrides P
Biochemie und Pathobiochemie
Springer Verlag, Berlin 1998
- 284) Lovejoy CO
Evolution of human walking
Sci Am 259, 82 – 89 (1988)

- 285) Lovejoy CO
Hominid origins: the role of bipedalism
Am J Phys Anthropol 52, 250 (1980)
- 286) Lucas PW, Corlett RT, Luke DA
Plio-Pleistocene hominid diets: an approach combining masticatory and ecological analysis
J Hum Evol 14, 187 – 202 (1985)
- 287) Maas MC
Enamel microstructure and molar wear in the greater golangi, *Otolemur crassicaudatus*
(Mammalia, Primates)
Am J Phys Anthropol 92, 217 – 234 (1993)
- 288) Machida H, Perkins E, Giacometti L
The anatomical and histochemical properties of the tongue of primates
Folia Primatol 5, 264 – 279 (1967)
- 289) Malberg H
Meteorologie und Klimatologie – Eine Einführung
Springer Verlag, Berlin 1994
- 290) Mann N
Dietary lean meat and human evolution
Eur J Nutr 39, 71 – 79 (2000)
- 291) Maplestone RA, Stone MJ, Williams DH
The evolutionary role of secondary metabolites – a review
Gene 115, 151 – 157 (1992)
- 292) Mariani-Costantini A & Ligabue G
Did Columbus also open the exploration of the modern diet?
Nutr Rev 50, 313 – 319 (1992)
- 293) Marks DL, Swain T, Goldstein S, Richard A, Leighton M
Chemical correlates of rhesus monkey food choice: the influence of hydrolysable tannins
J Chem Ecol 5, 317 – 321 (1988)
- 294) Marquardt B
Die Sprache des Menschen und ihre biologischen Voraussetzungen
Serie: Tübinger Beiträge zur Linguistik Vol 236
Narr, Tübingen 1984
- 295) Martin RD
Hirngröße und menschliche Evolution
Spektrum der Wissenschaft, 48 – 55, September 1995
- 296) Martin RD
Primate origins and evolution. A phylogenetic reconstruction
London, Chapman & Hall 1990
- 297) Martin RD
Evolution of the brain in early hominids
Ossa 14, 49 – 62 (1989)
- 298) Martin RD
Human brain evolution in an ecological context
New York, American Museum of Natural History 1983

- 299) Martin RD
Primates: a definition
In: Wood B, Martin L, Andrews P (eds) Major topics in primate and human evolution
London, Academic Press 1986
- 300) Matsuki M
Regulation of plant phenolic synthesis: from biochemistry to ecology and evolution
Aust J Bot 44, 613 – 644 (1996)
- 301) Mazess RB
Biological adaption: aptitudes and acclimatisation
In: Watts IS, Johnston FE, Lasker GW (eds) Biosocial interrelations in population adaption
Mouton, The Hague 1975
- 302) McGregor GR
Tropical climatology: an introduction to climates of the low latitudes
Chichester, John Wiley 2nd ed 1998
- 303) McHenry HM
Fossils and mosaic nature of human evolution
Science 190, 425 – 431 (1975)
- 304) McHenry HM & Corruccini RS
Late tertiary hominoids and human origins
Nature 285, 397 – 398 (1980)
- 305) McKey DB
The distribution of secondary compounds within plants
In: Rosenthal GA & Janzen DH (eds) Herbivores: their interaction with secondary plant
metabolics
New York, Academic Press 1979
- 306) McNab BK
Energetics of arboreal foliovores: physiological problems and ecological consequences of feeding
on a ubiquitous food supply
In: Montgomery GG (eds) The ecology of arboreal foliovores
Washington DC, Smithsonian Institution Press 1978
- 307) McNab BK
The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals
Ecol Monog 56, 1 - 19 (1986)
- 308) McNab BK & Eisenberg JE
Brain size and its relation to the rate of metabolism in mammals
Am Nat 133, 157 - 167 (1989)
- 309) McNab BK
On the comparative ecological and evolutionary significance of total mass-specific rates of
metabolism
Physiol Biochem Zool 72, 642 - 644 (1999)
- 310) McNeil NI
The contribution of the large intestine to energy supplies in man
Am J Clin Nutr 39, 338 – 342 (1984)
- 311) McNeill WH
Historical patterns of migration
Curr Anthropol 20, 95 – 102 (1979)

- 312) Mehnert H
Stoffwechselkrankheiten: Grundlagen – Diagnostik - Therapie
Stuttgart Thieme Verlag 1990
- 313) Meister A
On the antioxidant effects of ascorbic acid on glutathione
Biochem Pharmacol 44, 1905 - 1915 (1992)
- 314) Millar J
Vitamin C – the primate fertility factor
Med Hypotheses 38, 292 – 295 (1992)
- 315) Miller KG, Fairbanks RG
Evidence for Oligocene-Middle Miocene abyssal circulation changes in the western North Atlantic
Nature 306, 250 –2 (1983)
- 316) Milton K & Demment M
Digestive and passage kinetics of chimpanzees fed high and low fiber diets in comparison with human data
J Nutr 118, 1082 – 1088 (1988)
- 317) Milton K & May ML
Body weight, diet and home range in primates
Nature 259, 459 – 469 (1976)
- 318) Milton K & McBee RH
Rates of fermentative digestion in the howler monkey, *Alouatta palliata* (primates: ceboidea)
Comp Biochem Physiol A 74, 29 – 31 (1983)
- 319) Milton K
Features of digestive physiology in primates
New Physiol Sci 1, 76 – 79 (1986)
- 320) Milton K & Jeness R
Ascorbic acid content of neotropical plant parts available to wild monkeys and bats
Experientia 43, 339 – 342 (1987)
- 321) Milton K
Primate diets and gut morphology: implications for hominid evolution
In: Harris M & Ross SB (eds) Food and evolution: toward a theory of human food habits
Philadelphia, Temple University Press 1987
- 322) Milton K
Pectic substances in neotropical plants
Biotropica 23, 90 – 92 (1991)
- 323) Milton K
Ernährung und Evolution der Ernährung
Spektrum der Wissenschaft 68 – 75 (1993)
- 324) Milton K
Nutritional characteristics of wild primate foods: do the diets of our closest living relatives have lessons for us?
Nutrition 15, 488 – 498 (1999a)
- 325) Milton K
A hypothesis to explain the role of meat-eating in human evolution
Evol Anthropol 8, 11 – 21 (1999b)

- 326) Milton K
Back to the basics: why foods of wild primates have relevance for modern human health
Nutrition 16, 480 – 483 (2000a)
- 327) Milton K
Hunter-gatherer diets – a different perspective
Am J Clin Nutr 71, 665 – 667 (2000b)
- 328) Mollon JD
„Tho’ she knell’d in that place where they grew“
J Exp Biol 146, 209 – 13 (1989)
- 329) Mollon JD
Uses and evolutionary origins of primate colour vision
In: Cronley JR & Gregory RL (eds). Evolution of the eye and visual system
London, Macmillan Publishers 1991
- 330) Morris JG, Rogers QR
Comparative aspects of nutrition and metabolism of dogs and cats
In: Burger ICH, Rivers JPW (eds) Nutrition of dog and cat
Cambridge, Cambridge University Press 1989
- 331) Moslen MT
Reactive oxygen species in normal physiology, cell injury and phagocytosis
In: Armstrong D (eds) Free radicals in diagnostic medicine
New York, Plenum Press 1994
- 332) Mound JE & Mitrovica JX
True polar wander as a mechanism for second-order sea-level variations
Science 279, 534 (1998)
- 333) Muggli, R
Free radicals and tissue damage: the protective role of antioxidant nutrients, p 189-204
In: S Banni, F Corongiu et al (eds) Free radicals and antioxidants in nutrition
London, Richelieu Press 1993
- 334) Munro HN
Adaption of mammalian protein metabolism to amino acid supply
208th Scientific Meeting Joint Symposium with the Biochemical Society, London, 27.3. 1969
- 335) Munro HN
Evolution of protein metabolism in mammals
In: Munro HN (eds) Mammalian protein metabolism
New York, Academic Press 1969b
- 336) Myers N
Questions of mass extinction
Biodiversity and Conversation 2, 2-17 (1993)
- 337) Nagy KA
Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds
Ecol Monogr 57, 111 – 128 (1987)
- 338) Nahrstedt A
Nutzung pflanzlicher Sekundärstoffe durch Tier und Mensch
DAZ 130, 2155 – 2161 (1990)
- 339) Nandi A, Mukhopadhyay CK, Ghosh MK, Chattopadhyay DJ, Chatterjee IB
Evolutionary significance of vitamin C biosynthesis in terrestrial vertebrates
Free Rad Biol Med 22, 1047 – 1054 (1997)

- 340) Napier J
The evolution of the hand
Sci Am 207, 56 - 62 (1962)
- 341) McNab BK & Eisenberg JE
Brain size and its relation to the rate of metabolism in mammals
Am Nat 133, 157 – 167 (1989)
- 342) Nebert DW & Gonzales FJ
P₄₅₀ Genes: structure, evolution, and regulation
Ann Rev Biochem 65, 954 – 991 (1987)
- 343) Nelson RA
Implications of excessive protein
In: White PL, Selvey PN (eds) Proceedings of the Western Hemisphere Nutrition Congress IV
Acton Mass., Publishing Science Group 1975
- 344) Nesse RM & Williams GC
Why we get sick?
New York, Random House 1994
- 345) Nestle M
Animal vs. plant foods in human diets and health: is the historical record unequivocal
Proc Nutr Soc 58, 211 – 218 (1999)
- 346) Nestle M
Mediterranean diets: historical and research overview
Am J Clin Nutr 61, 1313S – 1320S (1995)
- 347) Neuringer M
The relationship of fatty acid composition to function in the retina and visual system
In: Dobbing J (eds) Lipids, learning and the brain: fats in infant formulas
Columbus, Ross Laboratories (1993)
- 348) Neuringer M, Anderson GJ, Conner WE
The essentiality of n-3 fatty acids for the development and function of the retina and brain
Ann Rev Nutr 8, 517 – 41 (1988)
- 349) Newton IS
Global food fortification perspectives of long chain ω -3 fatty acids
World Rev Nutr Diet 83, 199 – 209 (1998)
- 350) Nielsen FH
Vanadium in mammalian physiology and nutrition
In: Sigel H & Sigel A (eds) vanadium and its role in life
New York, Marcel Dekker 1995
- 351) Nishikimi M & Yagi K
Biochemistry and molecular biology of ascorbic acid biosynthesis
Subcell Chem 25, 17 – 39 (1996)
- 352) Nishikimi M & Yagi K
Molecular basis for the deficiency in humans of gulonolactone oxidase, a key enzyme for ascorbic acid biosynthesis
Am J Clin Nutr 54, 1230S – 1238S (1991)
- 353) Nishikimi M, Fukuyama R, Minoshima S, Shimizu N, Yagi K
Cloning and chromosomal mapping of the human non-functional gene for L-gulonolactone oxidase, the enzyme for L-ascorbic acid biosynthesis missing in man
J Biol Chem 269, 13685 – 13688 (1994)

- 354) Nohl H & Staniek K
Sauerstoffradikale und Altern
EU 44, 124 – 126 (1997)
- 355) O'Brien PJ & Herschlag D
Catalytic promiscuity and the evolution of new enzymatic action
Chemistry & Biology 6, R91 – R105 (1999)
- 356) Oates JF
Food distribution and foraging behaviour
In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfahrt RM, Wrangham RW, Struthsaker TT (eds) Primate societies
Chicago, Chicago University Press 1987
- 357) Oates JF & Davies AG
What are colobines?
In: Oates JF & Davies AG (eds) Colobine monkeys: their ecology, behavior and evolution
Cambridge, Cambridge University Press 1994
- 358) Oldways healthy diet pyramids
<http://www.oldwayspt.org/html/pyramid.htm> 2.1.2001
- 359) Olson RE
Evolution of ideas about nutritional value of dietary fat: introduction
J Nutr 128, 421S – 422S (1998)
- 360) Otha Y & Nishikimi M
Random nucleotide substitutions in primate nonfunctional gene for L-gulonono- γ -lactone oxidase,
the missing enzyme in L-ascorbic acid biosynthesis
Biochim Biophys Acta 1472, 408 – 411 (1999)
- 361) Pappenheimer JR
Scaling of dimensions of small intestines in non-ruminant eutherian mammals and its significance
for absorptive mechanisms
Comparative Biochemistry and Physiology A 121, 45 – 58 (1998)
- 362) Parra R
Comparison of foregut and hindgut fermentation in herbivores
In: Montgomery GG (eds) The ecology of arboreal foliovores
Washington DC, Smithsonian Institution Press 1978
- 363) Paselitz T, Rusche L, Matera AG, Scharf JM, Weiner AM
Concerted evolution of the tandem array encoding primate U2 SNRNA occurs in-situ, without
changing the cytological context of the RNU2 locus
EMBO J 14, 169 – 177 (1995)
- 364) Payne PR
Protein quality of diets, chemical scores and amino acid imbalances
In: Bigwood EJ (eds) Protein and amino acid function
New York, Pergamon Press 1972
- 365) Payne PR
Safe protein-calorie ratios in diets
Am J Clin Nutr 28, 281 - 286 (1975)
- 366) Peleg M
Darwinian evolution pattern in food products and beverages
Crit Rev Food Sci Nutr 34, 95 – 108 (1994)

- 367) Pelto JP & Pelto GH
Culture, nutrition, and health
In: Romanucci-Ross L, Moerman D, Tancredi LR (eds) *The anthropology of medicine: from culture to method*
New York, Praeger 1983
- 368) Peters CR & O'Brien EM
On hominid diet before fire
Curr Anthropol 25, 358 – 360 (1984)
- 369) Peters CR & O'Brien EM
The early hominid plant-food niche: insights from an analysis of plant exploitation by Homo, Pan, and Papio in eastern and southern Africa
Curr Anthropol 22, 127 – 140 (1981)
- 370) Peters CR
Nut-like oil seeds: foods for monkeys, chimpanzees, humans and probably ape-man
Am J Phys Anthropol 73, 333 – 363 (1987)
- 371) Pfeiffer CC & Braverman ER
Epocal trace elements and evolution
Agents Actions 12, 412 – 415 (1982)
- 372) Pfretzschner HU
Anpassung der Zahnmorphologie an die Ernährung bei rezenten und fossilen Säugetieren
In: Alt KW & Türp JC (Hrsg) *Evolution der Zähne*
Quintessenz Verlag Berlin 1997
- 373) Pianka ER
Evolutionary ecology, S 23 f
New York NY, Harper Collins College Publishers 5th ed, 1994
- 374) Pickford M
The evolution of intelligence: a paleontological perspective
In: Jerison HJ & Jerison I (eds). *Intelligence and evolutionary biology* :
Springer Verlag, Berlin 1988
- 375) Pilbeam D
In: Delson E (ed) *Patterns of Hominoid evolution*
New York, Liss 1985
- 376) Plankensteiner M
Homo celebraticus: die Evolution des menschlichen Gehirns
Essen, Verlag Die blaue Eule (1992)
- 377) Plavcan JM
Canine size and shape in male anthropoid primates
Am J Phys Anthropol 92, 201 - 216 (1993)
- 378) Pond CM
An evolutionary and functional view of mammalian adipose tissue
Proc Nutr Soc 51, 367 – 377 (1992)
- 379) Pond CM
Interactions between adipose tissue and the immune system
Proc Nutr Soc 55, 111 – 126 (1996)
- 380) Pond CM
Site-specific properties of human adipose depots homologous to those of other mammals
Comp Biochem Physiol 104A, 819 – 824 (1993)

- 381) Pond CM
The structure and function of adipose tissue in humans, with comments on the evolutionary origin and physiological consequences of sex differences
Coll Antropol 1, 135 – 143 (1992b)
- 382) Potts R
Questions of mass extinction
Yearb Phys Anthropol 41, 93-136 (1998b)
- 383) Potts R
Variability selection in hominid evolution
Evol Anthropol 7, 81 – 96 (1998a)
- 384) Press MC
The functional significance of leaf structure: a search for generalizations
New Phytologist 143 (1) 213 – 219 (1999)
- 385) Preuschoft H & Witte H
Biomechanical reasons for the evolution of body shape and locomotion
In: Jouffroy FK, Stack MH, Niemitz C (eds) Gravity, posture, and locomotion in primates
Firenze 1990
- 386) Pyke GH, Pulliam HR, Charnov EL
Optimal foraging: a selective review of theory and tests
Quart Rev Biol 52, 137 – 154 (1977)
- 387) Raulin F & Toupan G
The role of sulphur in chemical evolution
J Mol Evol 9, 329 – 338 (1977)
- 388) Raup DM
Biological extinction in earth history
Science 231, 1528 – 33 (1986)
- 389) Raup DM
Extinction: Bad genes or bad luck?
New York, Norton Company 1991
- 390) Raup DM
The role of extinction in evolution
Proc Natl Acad Sci 91, 6758 – 63 (1994)
- 391) Rehner G & Daniel H
Biochemie der Ernährung
Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 1999
- 392) Remane A, Storch V, Welsch U
Systematische Zoologie
Fischer Verlag, Stuttgart 1986
- 393) Remane A,
Zähne und Gebiß
In: Hofer A, Schultz AH, Starck D (eds) Primatologia: Handbuch der Primatenkunde
Basel, Karger 1971
- 394) Richard AF
Primates in nature
New York, Freeman 1985

- 395) Richards M
Der Ernährungs- und Lebensstil archaischer Menschen
Ernährungsforum 2000, Hamburg 17.10. 2000
- 396) Rightmire GP
The evolution of Homo erectus : comparative anatomical studies of an extinct human species
Cambridge, Cambridge Univ Press 1990
- 397) Ringe JD
Prävention und Therapie der Osteoporose
Arzneimitteltherapie 8, 84 - 92 (1990)
- 398) Rodman PS
Feeding behaviour of orang-utans of the Kutai nature reserve, East Kalimantan
In: Clutton-Brock TH (eds) Primate ecology
London, Academic Press 1977
- 399) Rodman PS
Foraging and social systems of orang-utans and chimpanzees
In: Rodman PS & Cant J (eds) Adaptions for foraging in nonhuman primates
New York, Columbia University Press 1984
- 400) Rodman PS & McHenry HM
Bioenergetics of homonid bipedalism
Am J Physical Anthropol 52, 103 – 106 (1980)
- 401) Rose RC & Bode AM
Biology of free radical scavenger: an evaluation of ascorbate
FASEB J 7, 1135 – 1142 (1993)
- 402) Rose L & Marshall F
Meat eating, hominid sociality and home bases revisited
Curr Anthropol 37, 307 – 321 (1996)
- 403) Rosenthal GA & Berenbaum MR
Herbivores: their interaction with secondary metabolites
New York, Academic Press 1991
- 404) Roth G
Ist das menschliche Gehirn einzigartig?
In: König V & Hohmann H (Hrsg). Bausteine der Evolution
Gelsenkirchen/Schwelm, Edition Archaea 1997
- 405) Rothe H
Evolution des Menschen. Die Stellung des Menschen im System der Primaten
Deutsches Institut für Fernstudien an der Universität Tübingen (1990)
- 406) Rothe H, Wiesemüller B, Henke W
Phylogenetischer Status des fossilen Neulings Ardipithecus ramidus: eine kritische Evaluation
gegenwärtiger Konzepte
In: König V & Hohmann H (Hrsg). Bausteine der Evolution
Gelsenkirchen/Schwelm, Edition Archaea 1997
- 407) Rothwell NJ & Stock MJ
A role for brown adipose tissue in diet induced thermogenesis
Nature 281, 31 – 35 (1979)
- 408) Ruff CB
Climatic adaption and hominid evolution: the thermoregulative imperative
Evol Anthropol 2, 53 – 60 (1993)

- 409) Sailer LD, Gaulin JSC, Boster JS, Kurland JA
Measuring the relationship between dietary quality and body size in primates
Primates 26, 14 – 27 (1985)
- 410) Savage RJG
Evolution in carnivorous mammals
Paleontology 20, 237 – 271 (1977)
- 411) Schalch W
Lutein und Zeaxanthin, die Carotinoide des gelben Flecks in der Netzhaut des menschlichen Auges
Ernährung/Nutrition 23, 53 – 57 (1999)
- 412) Schindewolf OH
Phylogenie und Anthropologie aus paläontologischer Sicht
In: Gadamer HG & Vogler P (Hrsg) Neue Anthropologie Bd. I
Biologische Anthropologie 1. Teil
Thieme Verlag, Stuttgart 1972
- 413) Schmidt LH
Zur Essentialität der Spurenelemente
Z ärztl Fortbild 82, 397 – 400 (1988)
- 414) Schoeninger MJ
Reconstructing prehistoric human diet
Homo 39, 78 – 99 (1989)
- 415) Schönwiese CD
Anthropogene und natürliche Signale im Klimageschehen
Naturwissenschaften 84, 65 – 73 (1997)
- 416) Schreiber A, Erker D, Bauer K
Eutherian phylogeny from a primate perspective
Biol J Linnean Soc 51, 359 – 376 (1994)
- 417) Schrenk F
Die Frühzeit des Menschen. Der Weg zum Homo sapiens
Beck'sche Reihe, München 1998
- 418) Scott J
Molecular genetics of common diseases
Br Med J 295, 769 – 771 (1987)
- 419) Scriver CR
Vitamins: an evolutionary perspective
J Inher Metab Dis 8 (Suppl I), 2 – 7 (1985)
- 420) Seer I
Der aufrechte Gang – eine Konsequenz des Nahrungsmangels?
Pressestelle@fu-berlin.de, 25 Jan 2001
- 421) Sepkoski JJ jr.
A kinetic model of phanerozoic taxonomic diversity
Paleobiology 10, 246 – 67 (1984)
- 422) Siems WG
Die wichtigsten Radikalquellen im menschlichen Organismus
DAZ 143, 1515 - 1527 (1998)

- 423) Simmen B & Hladik CM
Sweet and bitter taste discrimination in primates: scaling effects across species
Folia Primatol 69, 129 – 138 (1998)
- 424) Simmen B, Hladik CM, Martin RD
Sweet and bitter taste discrimination and energy requirements in nonhuman primates
Chem Senses 20, 153 (1995)
- 425) Simonds E
The fossil history of primates
In: *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution*
Cambridge University Press 1992
- 426) Simons EL
Human origins
Science 245, 1343 – 1350 (1989)
- 427) Simopoulos A
Genetics and nutrition
World Rev Nutr Diet 84, 118 – 140 (1999)
- 428) Simopoulos A
Genetics and nutrition: or what our genes can tell you about nutrition
World Rev Nutr Diet 63, 25 – 34 (1990)
- 429) Simopoulos A
Genetic variation and nutrition
Biomed Environ Sci 9, 124 – 129 (1996)
- 430) Simopoulos A
Genetic variation and evolutionary aspects of diet
In: Papas AM (eds) *Antioxidant status, diet, nutrition, and health*
Boca Raton, CRC Press 1999
- 431) Singh A
History of aridland vegetation and climate: a global perspective
Biol Rev 63, 156 – 98 (1988)
- 432) Smit J
Predictive elements of large-body impacts in geologic history
Geol Rundsch 86, 464 – 70 (1997)
- 433) Sörbis R, Nilsson-Ehle P, Monti M, Wadsö I
Differences in heat production between adipocytes from obese and normal weight individuals
FEBS Lett 101, 411 – 414 (1979)
- 434) Southgate DAT
Nature and variability of human food consumption
Phil Trans R Soc London B 334, 68–75, 1991
- 435) Speth JD
Early hominid hunting and scavenging: the role of meat as an energy source
J Hum Evol 18, 329 – 343 (1989)
- 436) Speth JD
Protein selection and avoidance strategies of contemporary and ancestral foragers: unresolved issues
Phil Trans R Soc London B 334, 265 – 270 (1991)

- 437) Stahl AB
Hominid dietary selection before fire
Curr Anthropol 25, 151 – 168 (1984)
- 438) Stanley S
Historische Geologie
Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 1994
- 439) Steitz E
Die Evolution des Menschen
Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung Stuttgart 1993
- 440) Stephan H, Baron G, Frahm HD
Insectivora. Comparative brain research in mammals (Band I)
New York, Springer 1991
- 441) Stephen CC, Harbige LS, Crawford MA
The importance of energy and nutrient supply in human brain evolution
Nutr Health 9, 219 – 235 (1993)
- 442) Steven CE & Hume ID
Comparative physiology of the vertebrate digestive system
Cambridge, Cambridge University Press 1995
- 443) Stewart KM
Early hominid utilisation of fish resources and implications for seasonality and behaviour
J Hum Evol 27, 229 – 245 (1994)
- 444) Stini W
Body composition and nutrient reserves in evolutionary perspectives
World Rev Nutr Diet 37, 55 – 83 (1981)
- 445) Stini WA
Calcium homeostasis and human evolution
Curr Anthropol 22, 411 – 425 (1998)
- 446) Stini WA
What does an epidemic of hip fractures tell us about human evolution?
S Afr J Sci 91, 455 – 465 (1995)
- 447) Stinson S
Nutritional adaption
Ann Rev Anthropol 21, 143 – 170 (1992)
- 448) Stocker R, McDonagh AF, Glazer AN, Ames BN
Antioxidant activities of bile pigments: biliverdin and bilirubin
Methods Enzymol 186, 301 – 309 (1990)
- 449) Stocker R, Yamamoto Y, McDonagh AF, Glazer AN, Ames BN
Bilirubin is an antioxidant of possible physiological importance
Science 235, 1043 – 1046 (1987)
- 450) Stone MJ & Williams DH
On the evolution of functional secondary metabolites
Mol Microbiol 6, 29 – 34 (1992)
- 451) Strait SG
Differences in occlusal morphology and molar size in frugivores and faunivores
J Hum Evol 25, 471 – 484 (1993)

- 452) Strait SG
Tooth use and the physical properties of food
Evol Anthropol 3, 17 – 30 (1997)
- 453) Stringer CB
Evolution of early humans
In: Jones S, Martin R, Pilbeam D (eds) The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution
Cambridge, Cambridge University Press 1992
- 454) Sumner P & Mollon JD
Chromaticity as a signal of ripeness in fruits taken by primates
J Exp Biol 203, 1987 - 2000 (2000)
- 455) Susman RL
Hand function and tool behavior in early hominids
J Hum Evol 35, 23-46 (1998)
- 456) Symond M & Lomax M
Maternal and environmental influences on thermoregulation in the neonate
Proc Nutr Soc 51, 165 – 172 (1992)
- 457) Taha FA
Japan adds Western flavor to its traditional diet
Food Review 16, 30 – 37 (1993)
- 458) Tattersall I
Becoming human: evolution and human uniqueness
Oxford, Oxford University Press 1998
- 459) Taylor GR
Die Geburt des Geistes
Fischer Verlag, Frankfurt 1979
- 460) Teaford MF
Dental microwear and dental function
Evol Anthropol 3, 17 – 30 (1994)
- 461) Teaford MF
Molar microwear and diet in the genus Cebus
Am J Phy Anthropol 66, 363 – 70 (1985)
- 462) Temerin LA, Wheatley BP, Rodman PS
Body size and foraging in primates
In: Rodman PS & Cant JGH (eds) Adaption for foraging in non-human primates
New York, Columbia University Press 1984
- 463) Thenius E
Zähne und Gebiß der Säugetiere
Walter de Gruyter, Berlin 1989
- 464) Thews G., Mutschler E., Vaupel P.:
Anatomie, Physiologie, Pathophysiologie des Menschen
Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart 1991
- 465) Tobias PV
The brain of the first hominids
In: Changeux JP & Chavaillon (eds) Orings of the human brain
Oxford, Clarendon Press 1995

- 466) Tölg G
Neue Methoden der Spurenelementbestimmung, S 97 - 107
In: Lombeck I (Hrsg.) Spurenelemente – Bedarf, Vergiftungen, Wechselwirkungen und neue Meßmethoden
Wiss Verlagsgesellschaft mbH Stuttgart 1997
- 467) Trageser M, Spiro S, Duchêne A, Kojvo E, Fahrenholz F, Guest JR, Uden G
Isolation of intact FNR protein (Mr 30,000) of Escherichia coli
Mol Microbiol 1, 21 – 7 (1990)
- 468) Trichopoulos A & Laggiou P
Healthy traditional Mediterranean diet: expression of culture, history, lifestyle
Nutrition Reviews, 55, 383 – 389 (1997)
- 469) Türp JC & Alt KW
Grundwissen der Odontologie: Topographie, Terminologie, Klassifikation, S 451
In: Alt KW & Türp JC (Hrsg) Evolution der Zähne
Quintessenz Verlag, Berlin 1997
- 470) Tutin CEG, Fernandez M, Rogers ME, Williamson EA, McGrew WC
Foraging profiles of sympatric lowland gorillas and chimpanzees in the Lopé Reserve, Gabon
In: Whiten A & Widdowson EM (eds) Foraging strategies and natural diet of monkeys, apes and humans
Oxford, Oxford University Press 1992
- 471) Ulijaszek SJ
Human energetics in biological anthropology
Cambridge, Cambridge University Press 1995
- 472) Ungar PS
Incisor microwear of the Sumatran anthropoid primates
Am J Phys Anthropol 94, 339 – 363 (1994)
- 473) Van Couvering JAH & Van Couvering JA
Early miocene mammal fossils from East Africa: aspects of geology, faunistics, paleoecology
In: Isaac G & McGown E (eds) Human origins: Louis Leakey and the East African evidence
Menlo Park California, Benjamin 1976
- 474) Van Couvering JAH
Community evolution in east Africa during the late Cenozoic
In: Behrensmeyer AK & Hill AP (eds) Fossils in the making
Chicago, Chicago University Press 1980
- 475) VanDyk J
Nutritional value of various insects per 100 grams
<http://www.ent.iastate.edu/Misc/insectnutrition.htm> 25.2. 2000
- 476) Verhagen M
Origin of hominid bipedalism
Nature 325, 305 – 306 (1987)
- 477) Vogel C
Die Evolution des Menschen
In: Siewing R (Hrsg) Evolution : Bedingungen, Resultate, Konsequenzen
Fischer Verlag, Stuttgart 1987
- 478) Vogt PR
Evidence for global synchronism in mantle plume convection, and possible significance for geology
Nature 240, 338 – 42, (1972)

- 479) Vrba ES
Ecological and adaptive changes associated with early hominid evolution
In: Ciochon RL & Fleagle JG (eds) The human evolution source book
Englewood NJ, Prentice Hall 1993
- 480) Wächtershäuser G
Before enzymes and templates: theory of surface metabolism
Microbiological Reviews 52, 452 – 484 (1988a)
- 481) Wächtershäuser G
Pyrit formation , the energy source for life: a hypothesis
Syst Appl Microbiol 10, 207 - 210 (1988b)
- 482) Wardlaw GM
Perspectives in nutrition
St. Louis Miss., Mosby, 1996
- 483) Walker A & Teaford M
The hunt of Proconsul
Sci Am 260, 58 – 64 (1989)
- 484) Walker A, Leakey RE Harris JM, Brown FH
2.5-Myr Australopithecus boisei from west of Lake Turkana, Kenya
Nature 322, 517 – 22 (1986)
- 485) Warner ACI
Rate of passage of digesta through the gut of mammals and birds
Nutrition Abstracts and Reviews Series B 51, 789 – 820 (1981)
- 486) Waterman PG
Food acquisition and processing as a function of plant chemistry
In: Chivers DJ, Wood BA, Bilsborough A (eds) Food acquisition and processing in primates
New York, Plenum Press 1984
- 487) Waterman PG
Roles for secondary metabolites in plants
Ciba Foundation Symposium 171, 255 – 275 (1992)
- 488) Watzl B
Gesundheitliche Bedeutung sekundärer Pflanzenstoffe
In: Deutsche Gesellschaft für Ernährung (Hrsg) Ernährungsbericht 1996
Deutsche Gesellschaft für Ernährung e. V., Frankfurt 1996
- 489) Watzl B & Leitzmann C
Bioaktive Substanzen in Lebensmitteln
Hippokrates-Verlag Stuttgart 1999
- 490) Wehner R & Gehring W
Zoologie
Thieme-Verlag, Stuttgart 1995
- 491) Weidmann TS, Pates RD, Beach JM, Salomon A, Brown MF
Lipid-protein interactions mediate the photochemical function of rhodopsin
Biochemistry 27, 6469 – 6474 (1988)
- 492) Wells WW & Xu DP
Dehydroascorbate reduction
J Bioenerg Biomembr 26, 369 – 377 (1994)

- 493) Wells WW, Xu DP, Yang Y Rocque PA
Mamalian thioltransferase (glutaredoxin) and protein disulfide isomerase have dehydroascorbate reductase activity
J Biol Chem 265, 15361 – 15364 (1990)
- 494) Whalley P
Insects and cretaceous mass extinction
Nature 327, 562 (1987)
- 495) Wheeler PE
The influence of bipedalism on energy and water budgets of early hominids
J Hum Evol 21, 117 – 136 (1991)
- 496) Wheeler PE
The environmental context of functional body hair loss in hominids
J Hum Evol 30, 367 – 371 (1996)
- 497) White TD, Suwa G, Asfaw B
Australopithecus ramidus, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia – a corrigendum
Nature 375, 88 (1995)
- 498) White TD; Suwa G, Asfaw B
Australopithecus ramidus, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia
Nature 371, 306 - 312 (1994)
- 499) Wich G, Jarsch M, Böck A
Apparaent operon for 5S ribosomal RNA gene and for tRNA genes in the Archaeobacterium methanococcus vanielli
Mol Gen Genet 196, 146 – 151 (1984)
- 500) Williams RJP & Fraústo da Silva JJR
The natural selection of the chemical elements
Oxford, Clarendon Press 1997
- 501) Williams RJP
Calcium: outside/inside homeostasis and signalling
Biochim Biophys Acta 1448, 153 – 165 (1998)
- 502) Williams RJP
The mineral elements in homoeostasis and morphogenesis
Biochem Soc Trans 18, 689 – 705 (1990)
- 503) Williams RJP
The natural selection of the chemical elements
Cell Mol Life Sci 53, 816 – 829 (1997)
- 504) Williamson D
Fuel supply to brown adipose tissue
Biochem Soc Trans 14, 225 – 227 (1986)
- 505) Winkler BS, Orselli SM, Rex TS
The redox couple between glutathione and ascorbic acid: a chemical and physiological perspective
Free Rad Biol Med 17, 333 – 349 (1994)
- 506) WoldeGabriel G, White TD, Suwa G, Renne P, de Herzellin J, Hart WK, Helken G
Ecological and temporal placement of early plicene hominids at Aramis, Ethopia
Nature 371, 330 – 333 (1994)

- 507) Wolfe JA
A paleobotanical interpretation of tertiary climates in the northern hemisphere
Am Sci 66, 694-703 (1978)
- 508) Wolfe JA
Distribution of major vegetational types during the tertiary
Geophy Monogr 32, 357-75 (1985)
- 509) Wolpoff MH
Paleoanthropology
New York, Knopf 1980
- 510) Wood B
The evolution of Australopithecines
In: Jones S, Martin R, Pilbeam D (eds) The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution
Cambridge, Cambridge University Press 1992
- 511) Wood B
Four legs good, two legs better
Nature 363, 587 – 588 (1993)
- 512) Wood B
Human evolution
BioEssays 18 (12), 945 – 54 (1996)
- 513) Wood B & Brooks A
We are what we ate
Nature 400, 219 – 220 (1999)
- 514) World Cancer Research Fund & American Institute for Cancer Research
Food, nutrition, and the prevention of cancer: a global perspective
Washington DC, American Institute for Cancer Research 1997
- 515) Wutekis FM
The status of biology and the meaning of biodiversity
Naturwissenschaften 84, 473-79 (1997)
- 516) Young VR & Pellett PL
Plant proteins in relation to human protein and amino acid nutrition
Am J Clin Nutr 59, 1203S – 1212S (1994)
- 517) Zoller NH, Parrington JR, Phelan-Kontra JM
Iridium enrichment in airborne particles from Kilauea volcano
Science 222, 1118 (1983)

12 Danksagung

Das Interesse des Verfassers an der Rolle der Ernährung in der Humanevolution geht auf die Anregung von Herrn Prof. Claus Leitzmann und Herrn HD Dr. Andreas Hahn zurück, die sich beide mit verschiedenen Aspekten vegetarischer Ernährungs- und Lebensformen beschäftigen und für die Praxis einer gesunden Ernährung eintreten. Nun gibt es verschiedene und recht kontroverse Auffassungen darüber, was eine gesunde Ernährung für den Menschen ist, geschweige davon wie sich diese objektiv mit wissenschaftlichen Daten begründen ließe. Genau diese Aufgabenstellung machte das Thema für den Verfasser interessant, zumal es eine interdisziplinäre Vorgehensweise notwendig machte. Gleichzeitig stellte sie Anforderungen, die für ihn nicht abschätzen waren. Dieser Aspekt wurde von verschiedener Seite zum Anlass genommen, von der Bearbeitung dieses vielschichtigen und komplexen Themas abzuraten. Wie erwartet, ergaben sich bei der Bearbeitung des Themas Probleme der verschiedensten Art, die ohne die wissenschaftliche Begleitung von Herrn Dr. Hahn und vor allem die aktive und passive Unterstützung einer ganzen Reihe meiner Freunde kaum lösbar gewesen wären. Alle haben ihren Beitrag zum Gelingen dieser Dissertation geleistet, einem nun realisierten Traum, der den Verfasser schon seit seiner Teenagerzeit verfolgt. Allen gilt mein ausdrücklicher Dank.