

## Die Ernährung des Menschen im evolutionsmedizinischen Kontext

Alexander Ströhle, Maike Wolters, Andreas Hahn

Abteilung Ernährungsphysiologie und Humanernährung, Institut für Lebensmittelwissenschaft und Ökotoxikologie, Leibniz Universität Hannover, Deutschland

Eingegangen am 17. Juni 2008, angenommen nach Revision am 18. Dezember 2008

### Human nutrition in the context of evolutionary medicine

**Summary.** Evolutionary medicine has gained increasing attention in recent years by implying that a food selection similar to that of the Paleolithic may prevent diseases. This article is an attempt to characterize the food selection during hominid evolution based on current paleontologic research. Hominid evolution can be divided into multiple phases; and the nutrition ecology of the plio-pleistocene hominids can be tentatively characterized. According to new results of isotope analysis, the Australopithecines did ingest small amounts of animal food already 4.5–2.5 million years ago, while consuming a mainly plant based abrasive diet, which was similar to that of recent chimpanzees. Compared to the Australopithecines, the first representatives of Homo such as *H. erectus* and *H. habilis* (2.5–1.5 million years before today) were likely to consume a diet providing more energy and nutrients, which might also have been related to the more gracile dentition. Like *H. sapiens* the members of this species also consumed an omnivore diet. Assumptions about the nutrition ecology of the archaic and the modern *H. sapiens* are often concluded by analogies based on the living of historic and recent foragers (hunter-gatherers). As the few detailed ethnographic data show, the diet composition of the individual hunter-gatherer groups varied considerably and ranged from a nearly pure animal-based diet to a diet dominated by plants. All in all the eating behaviour of prehistoric humans was, like that of their pleistocene ancestors, very flexible. Except for focussing on an energy and nutrient-rich diet there was neither specialization in certain foods, nor a typical plant-animal ratio nor a defined macronutrient distribution. Correspondingly, it is impossible to justify details given by repre-

sentatives of evolutionary medicine on “the Paleolithic diet” empirically.

**Key words:** Hunter-gatherers, Hominids, Paleolithic diet, Evolutionary medicine.

**Zusammenfassung.** Die These, wonach eine an der Nahrungsauswahl des Paläolithikums orientierte Ernährungsweise von präventivmedizinischer Relevanz sein soll, ist in den letzten Jahren auf wachsendes Interesse gestoßen. Vor diesem Hintergrund stellt dieser Beitrag den Versuch dar, die Nahrungsauswahl im Verlauf der Hominisation auf Basis der aktuellen paläontologischen Forschungsergebnisse zu rekonstruieren. Bei der Hominisation lassen sich mehrere Stadien differenzieren und die Ernährungsökologie der plio-pleistozänen Homini- nen versuchsweise charakterisieren. Neueren Isotopen- Auswertungen zufolge sollen die Australopithecinen im Zeitraum von vor 4,5–2,5 Mio. Jahren bereits geringe Mengen tierischer Nahrung aufgenommen, jedoch eine vorwiegend harte, abrasive pflanzliche Kost konsumiert haben, die der rezenter Schimpansen ähnelte. Im Vergleich zu den Australopithecinen dürften die ersten Vertreter von Homo wie *H. erectus* und *H. habilis* (2,5– 1,5 Mio Jahre vor heute) eine energetisch gehaltvollere, nährstoffkonzentriertere Kost verzehrt haben, was auch mit der Grazilisierung des Gebisses in Verbindung steht. Wie *H. sapiens* sollen die Mitglieder dieser Spezies eine omnivore Ernährungsstrategie verfolgt haben. Aussagen zur Ernährungsökologie des archaischen und des modernen *H. sapiens* gründen vielfach auf Analogieschlüssen zur Lebensweise historischer und rezenter Wildbeuter (Jäger und Sammler). Wie die wenigen detaillierten ethnographischen Daten zeigen, variiert die Zusammensetzung der Kost bei den einzelnen Jägern und Sammlern erheblich und reicht von einer fast rein animalischen bis hin zu einer vorwiegend auf pflanzlichen Ressourcen basierenden Nahrung. Insgesamt stellt sich das Ernährungsverhalten des prähistorischen Menschen wie das seiner pleistozänen Vorfahren als sehr flexibel dar. Mit Ausnahme der Fokussierung auf eine energetisch hochwertige, nährstoffreiche Kost lässt sich keine Spezialisierung auf bestimmte Lebensmittel, ein cha-

Korrespondenz: Dr. Alexander Ströhle, Leibniz Universität Hannover, Institut für Lebensmittelwissenschaft und Ökotoxikologie, Abteilung Ernährungsphysiologie und Humanernährung, Am Kleinen Felde 30, 30167 Hannover, Deutschland, E-mail: alexander.stroehle@gmx.de

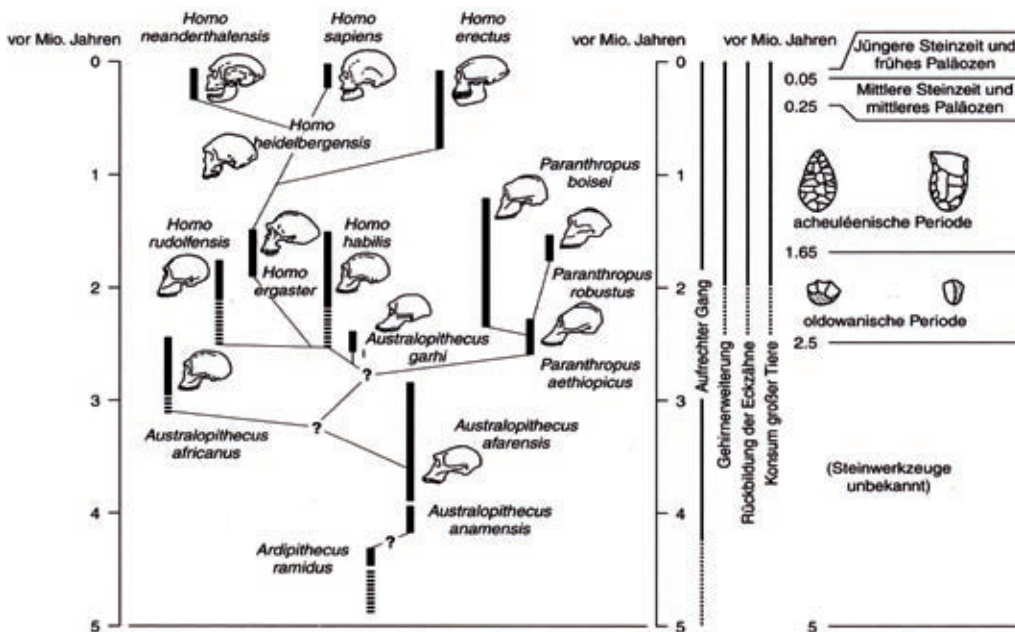


Abb. 1. Stammbaum zur Vorfahren-Nachfahren-Relation von *H. sapiens* (modifiziert nach [41])

rakteristisches Pflanzen-Tier-Verhältnis oder eine definierte Makronährstoffverteilung erkennen. Entsprechend ist keine empirisch begründete Aussage dazu möglich, wie die vielfach als „artgerecht“ propagierte „Steinzeiter Ernährung“ im Detail beschaffen war.

**Schlüsselwörter:** Jäger und Sammler, Homininen, Paläolithische Ernährung, Evolutionsmedizin.

### Einleitung

Seit der Veröffentlichung des von Eaton und Konner [1] stammenden *Locus classicus* „Paleolithic nutrition“ im Jahr 1985 wird der Ernährungsweise unserer prähistorischen Vorfahren ein wachsendes Interesse entgegengebracht. Dies umso mehr, da einige Evolutionsmediziner die Ansicht vertreten, dass eine an der Nahrungsauswahl des Paläolithikums (archäologische Epoche im Zeitraum vor etwa 2,6 Mio. bis 8000 Jahre v. Chr.) bzw. des Pleistozäns (geologische Epoche zwischen 1,8 Mio bis 10000 Jahre v. Chr.) orientierte Ernährungsweise von präventivmedizinischer Relevanz sein soll [2–8]. Danach kann bzw. soll die „Paleolithic Nutrition“ („Steinzeiter Ernährung“) als Referenzstandard für moderne Ernährungsempfehlungen dienen [9, 10] – eine These, die in den letzten Jahren viel beachtet [11–18] und kritisch diskutiert [19–28] wurde.

Eine zentrale Bedeutung besitzt dabei die Frage, wie die Nahrung im Verlauf der Anthropogenese beschaffen war. Tatsächlich ist der Versuch, die paläolithische Nahrung und ihre Einflüsse auf die Hominisation zu charakterisieren, ein von Kontroversen geprägtes Forschungsfeld. Dies kann angesichts der methodischen Limitationen paläobiologischer Analysen nicht weiter verwundern, ist doch die Datengenerierung auf Basis fossilen Materials weit schwieriger als dies bei rezenten

Lebewesen der Fall ist. Dennoch hat es nicht an Versuchen gemangelt, die paläolithische Nahrung sowohl qualitativ als auch quantitativ zu rekonstruieren [1, 29–34]; die darauf basierenden Angaben zur „Paleo Diet“ haben in der Ernährungsmedizin zwischenzeitlich axiomatischen Status angenommen und ungeprüft Eingang in Lehrbücher [35–38] gefunden.

Was aber ist wirklich über die Ernährung im Verlauf des Paläolithikums bekannt? Welche Aussagen zur prähistorischen Ernährungsweise lassen sich empirisch belegen, welche müssen als spekulativ gelten? Mit diesen Fragen sollen die in einer früheren Arbeit [23–24] angestellten Überlegungen aufgegriffen und einer vertieften Betrachtung zugeführt werden. Dabei stellt dieser Beitrag den Versuch dar, die Ernährungsökologie<sup>1</sup> der plio-pleistozänen Homininen (syn. Hominiden) im Verlauf der letzten drei Millionen Jahre (siehe Abb. 1) auf Basis der aktuellen paläontologischen Forschung zu rekonstruieren. Zu diesem Zweck werden die Nahrungscharakteristika der einzelnen Homininen-Vertreter im Kontext von Archäometrie, Paläoanthropologie und vergleichender Ethnologie dargestellt.

### Ernährungsökologie der Australopithecinen-Phase

Basierend auf Untersuchungen zur Gebiss- und Gesichtsschädelmorphologie kamen ältere Arbeiten zu der Schlussfolgerung, dass Vertreter der Australopithecinen wie *A. robustus* und *A. boisei* auf den Verzehr harter Pflan-

<sup>1</sup> Der Begriff „Ernährungsökologie“ („nutritional ecology“) wird hier in dem Sinne verwendet, wie er üblicherweise in der Zooökologie und Anthropologie (Übersicht bei [39]) in Gebrauch ist. Davon abzugrenzen ist das Wissenschaftsgebiet der Ernährungsökologie, wie es von Vertretern der „Vollwert-Ernährung“ konzipiert und institutionalisiert worden ist (Definition bei [40]).

**Tabelle 1.** Morphologische Trends während der plio-pleistozänen Hominisation (nach [76])

Spezies <sup>a</sup>	Zeit Millionen Jahre u. heute	Körpermasse (kg)		Körpergröße (cm)		Gehirn- Volumen (cm <sup>3</sup> )	Gehirn- masse (g)	Prämolare Zahnfläche (mm <sup>2</sup> )	EQ <sup>b</sup>	MQ <sup>c</sup>
		m	w	m	w					
<i>Australopithecus anamensis</i>	4,2–3,9	51	33	k.A.	k.A.	k.A.	k.A.	428	k.A.	1,4
<i>Australopithecus afarensis</i>	3,9–3,0	45	29	151	105	438	434	460	2,5	1,7
<i>Australopithecus africanus</i>	3,0–2,4	41	30	138	115	452	448	516	2,7	2,0
<i>Australopithecus aethiopicus</i>	2,7–2,2	k.A.	k.A.	k.A.	k.A.	k.A.	k.A.	688	k.A.	k.A.
<i>Paranthropus boisei</i>	2,3–1,4	49	34	137	124	521	514	756	2,7	2,7
<i>Paranthropus robustus</i>	1,9–1,4	40	32	132	110	530	523	588	3,0	2,2
<i>Australopithecus garhi</i>	2,5–?	k.A.	k.A.	k.A.	k.A.	450	446	k.A.	k.A.	k.A.
<i>Homo habilis</i>	1,9–1,6	37	32	131	100	612	601	478	3,6	1,9
<i>Homo rudolfensis</i>	2,4–1,6	60	51	160	150	752	736	372	3,1	1,5
<i>Homo ergaster</i>	1,9–1,7	66	56	180	160	871	849	377	3,3	0,9
<i>Homo sapiens</i>	Gegenwart	58	49	175	161	1350 <sup>d</sup>	1350	334	5,8	0,9

<sup>a</sup> Taxonomie nach Klein [77]. Davon abweichend lauten die Bezeichnungen für *Paranthropus boisei* und *Paranthropus robustus* bei Leonard et al. [78] *Africanus boisei* und *Africanus robustus*. <sup>b</sup> Enzephalisations-Quotient; errechnet sich aus der Gehirnmass dividiert durch das 11,22-fache der Körpermasse<sup>0,76</sup>. <sup>c</sup> Megadontia-Quotient; errechnet sich aus der prämolaren Zahnfläche dividiert durch das 12,5-fache der Körpermasse<sup>0,86</sup>. <sup>d</sup> Leonard et al. [78].

zenkost spezialisiert waren [42–45]. Neueren Isotopen-Auswertungen zufolge soll die Nahrung der Australopithecinen jedoch vielfältiger gewesen sein [46–49], bereits geringe Mengen tierischer Kost enthalten und Analogien zur Ernährungsweise rezenter Schimpansen (*Pan paniscus* und *Pan troglodytes*) aufgewiesen haben [50]. Bei diesen stammen etwa 4–8,5 Energie% der Nahrung aus tierischen Quellen [51–52], was einer durchschnittlichen Menge von bis zu 70 g/d entspricht [51]. Ob Nahrung tierischen Ursprungs wie Insekten und Invertebraten tatsächlich von Bedeutung war, ist allerdings strittig; Angaben zum Verzehr tierischer Kost auf Basis von Isotopen-Daten stellen nur indirekte Belege dar und sind damit nicht zweifelsfrei [46, 53–54]. So müssen die mittels  $\delta^{13}\text{C}$ -Bestimmungen gewonnenen Daten zum Konsum von C3- und C4-Pflanzen bzw. von Tieren, die diese verzehrt hatten, nicht zwangsläufig im Lichte einer omnivoren Nahrungsstrategie interpretiert werden [55]. Möglicherweise zählten stärkehaltige Speicherwurzeln und -knollen („Plant underground storage organs“; USOs) bereits zum Nahrungsspektrum der Australopithecinen [56]. Diese Hypothese steht sowohl mit den oben erwähnten Isotopen-Daten, als auch mit Befunden zur Gebissmorphologie und Zahnstruktur in Einklang [57]. Letzteren zufolge sollen die Australopithecinen eine harte, abrasive pflanzliche Kost konsumiert haben [58–62]. Vermutlich dürften die Australopithecinen eine opportunistische Nahrungsstrategie verfolgt haben, die es ihnen erlaubt hat, unterschiedliche Habitats zu besetzen und Nahrungsressourcen zu nutzen [48]. Für Australopithecinen ist deshalb wohl zutreffend, was Vogel [63] festgestellt hat: „They were adaptable. They weren't specialized animals.“

### Ernährungsökologie der frühen Homo-Phase

Gegen Ende des Pliozäns (geologische Epoche vor 5,2–1,8 Mio. Jahren) setzte ein weltweiter Rückgang der Tempe-

ratur ein; die Gebiete in Afrika wurden trockener [64–65]. Damit verbunden waren Änderungen der Flora und Fauna. An die Stelle bewaldeter Gebiete traten offene Savannenlandschaften mit weitläufigen Grasflächen [66–68], die Weidegängern wie Paarhufern reichhaltige Nahrung boten [69]. Wenngleich die Geschwindigkeit dieses Prozesses Gegenstand von Diskussionen ist [70], wird allgemein davon ausgegangen, dass es hierdurch zu Änderungen der Nahrungsressourcen und damit der Ernährungsweise der frühen Homininen gekommen ist.

Im Vergleich zu den Australopithecinen dürften die ersten Vertreter von Homo wie *H. erectus* und *H. habilis* eine energetisch gehaltvollere, nährstoffkonzentrierte Kost verzehrt haben [71–75], was auch mit der Grazi-lierung des Gebisses in Verbindung steht (siehe Tabelle 1). Die Zufuhr einer Nahrung mit höherer Energiedichte ist nicht zuletzt im Hinblick auf die Zunahme des Enzephalisationsgrades (siehe Tabelle 1) und dem damit verbundenen gesteigerten zerebralen Energieumsatz von Relevanz [87–81]. Nach Berechnungen von Leonard und Robertson [69] wies *H. erectus*, verglichen mit den Australopithecinen, einen um 40–45% höheren Gesamtenergiebedarf auf.

Wie jedoch die Zunahme der Nahrungsqualität<sup>2</sup> realisiert werden konnte und die Kost der plio-pleistozänen Homininen genau beschaffen war, ist – vor allem mangels verlässlicher Daten – sehr umstritten [71, 83]. Neben Nüssen und Samen, die insbesondere in Trockenzeiten als energiereiche, ballaststoffreduzierte Nahrung zur Verfügung gestanden hätten [84–87], wird davon ausgegangen, dass *H. erectus* und *H. habilis* in vermehrtem

<sup>2</sup> Unter zooökologischen Gesichtspunkten ist die Nahrungsqualität energetisch definiert: Je höher der Anteil an (a) tierischen Nahrungsmitteln (Fleisch, Insekten) und (b) nährstoffreichen Pflanzen (Wurzeln, Knollen, Früchte) an der Gesamtnahrung ist, und je niedriger die Menge an (c) ballaststoffreichen Pflanzenteilen (Blätter) ausfällt, desto höher die Nahrungsqualität (DQ):  $DQ = c + 2b + 3,5a$  [82].

**Tabelle 2.** Modelle zur Ernährungsweise der plio-pleistozänen Homininen (†19) in Anlehnung an [103]

Hypothese und Ideengeschichte	Inhalt	Erklärungselemente	Gegenargumente	Außerwissenschaftliche Einflüsse
<p><b>Jägermodell</b></p> <p>Das Modell wurde insbesondere in den 1960er Jahren favorisiert. Den Höhepunkt seiner Wertschätzung erreichte es 1965 durch eine Tagung in Washington mit dem Titel "Man the hunter", auf die eine Publikation gleichen Titels folgte. In jüngster Zeit wurde das Jagdmodell verteidigt und erfährt zwischenzeitlich Interesse von Seiten der Verhaltensökologie.</p> <p>Dem von Hill [104] erarbeiteten Ernährungsstrategiemodell zufolge, soll die Präferenz der Jagd auf die größere Energiemenge zurückzuführen sein, die pro Zeiteinheit im Vergleich zum Sammeln von Pflanzen gewonnen werden kann.</p>	<p>Weiterentwicklung des Werkzeugherstellermodells, das von einem positiven Feed-Back-Mechanismus zwischen vier Hauptkomponenten ausget: Reduktion der Eckzähne, Bipedie, Fähigkeit zur Werkzeugherstellung mit den von der Lokomotionsfunktion befreiten Händen; Gehirnvergrößerung.</p> <p>Jagd gilt als innovative Ernährungsstrategie, die die Basis der Nahrungssicherung darstellt und als Motor für die Evolution psychischer Charakteristika wie vorausschauende Planung, Kooperation und Arbeitsteilung zwischen den Geschlechtern angesehen wird.</p> <p>Die Bedeutung der Jagd zur Nahrungssicherung wird auf Grundlage der von Pyke et al. [105] stammenden Optimalitätstheorie zu erklären versucht. Organismen, so die Annahme, seien bestrebt, die Nahrungsschaffung im Sinne einer Kosten-Nutzen-Analyse zu gestalten: Maximierung des kalorischen Gewinns in Relation zur aufgewendeten Zeit.</p>	<p>Bedeutung von Kooperation und Kommunikation.</p> <p>Nährungsverhalten rezenter Sammler und Jäger.</p> <p>Gastrointestinale Proportionen beim Menschen im Vergleich zum Schimpansen.</p> <p>Eingeschränkte Kapazität zur Biogenese langkettiger <math>\omega</math>-3-Fettsäuren (Eicosapentaen- und Docosahexaensäure) und Taurin beim Menschen.</p>	<p>Keine stichhaltigen archäologischen Belege.</p> <p>Widersprüche zu neueren verhaltensökologischen Befunden.</p> <p>Die Kapazität zur hepatischen Ammoniakentgiftung via Harnstoffzyklus ist bei <i>H. sapiens</i> limitiert, größere Mengen fettarmen Wildfleischs können daher nicht effizient zur Energieversorgung genutzt werden – insbesondere nicht von Schwangeren, da hier die Proteintoleranz auf 25–30 Energie% der Gesamtnahrung beschränkt ist.</p> <p>Die obligaten Wasserverluste bei hoher Proteinzufuhr sowie der ausgeprägte postprandial-thermogenetische Effekt von Protein und der damit verbundene gesteigerte Energieumsatz machen es unwahrscheinlich, dass mageres Wildfleisch die Basis der Energieversorgung gebildet hat.</p>	<p>Der Hintergrund einer patriarchalen Gesellschaft führte zu einer Überbewertung männlicher und einer Unterbewertung weiblicher Funktionen.</p>
<p><b>Sammlermodell</b></p> <p>Das Modell geht auf die Anthropologen Zihlman und Tanner zurück. Der wichtigste Aspekt des Sammelns von Nahrung ist in späterer abgewandelter Form in spätere Vorstellungen eingeflossen.</p> <p>Gegenwärtig wird das Sammlermodell in modifizierter Form von der Gruppe um O'Connell propagiert, die – ähnlich wie Laden und Wrangham – dem Sammeln von starkereichen Speicherwurzeln und -knollen (USOs) eine Schlüsselstellung im Nahrungsspektrum der frühen Homininen beimessen.</p>	<p>Das Sammeln von Nahrung mit Hilfe von Werkzeugen durch Frauen wird als die entscheidende Verhaltensadaptation in der Evolution des Menschen angesehen: eine Grundlage für soziale Verhaltensweisen (Nahrungsteilung). Die Werkzeuge seien organischen Ursprungs und daher im archäologischen Befund nicht enthalten.</p> <p>Das Sammeln von Nahrung durch Frauen dient der Versorgung, während die Jagd der Männer primär als Mittel zur Erlangung von Statusvorteilen fungiert (Showoff-Hypothese); ihr Beitrag zur Nahrungssicherung ist dagegen von untergeordneter Bedeutung.</p>	<p>Bedeutung pflanzlicher Nahrung in Wildbeutergesellschaften.</p> <p>Bedeutung von Ernährungsstrategien.</p> <p>Korrektur des männlichen Bias.</p>	<p>Selektionsvorteil der Nahrungsteilung bleibt unklar.</p> <p>Nahrungskonkurrenz wird nicht thematisiert.</p> <p>Überbetonung von Nahrung pflanzlichen Ursprungs.</p> <p>Widersprüche zum verhaltensökologischen Konzept der optimalen Nahrungsnutzung.</p> <p>Die effiziente Nutzung von USOs setzt den Gebrauch von Feuer voraus, um die unverdauliche Stärke aufzuschließen zu können. Sichere Hinweise zur systematischen Verwendung des Feuers zu Nahrungszwecken datieren allerdings in den Zeitraum von vor 200 000–250 000 Jahren; ob die frühen Homininen vor über 1,5 Mio. Jahren bereits Feuer nutzten, muss somit fraglich bleiben. Zudem ist der Energiegehalt von USOs im Vergleich zu Fleisch niedriger.</p>	<p>Die Emanzipationsbewegung der Frauen in den 1970er Jahren führte nach der lange vorherrschenden Überbetonung männlicher Perspektiven zu einem Ausschlag in die andere Richtung. Die männlichen Vorfahren wurden in unbedeutende Rollen gedrängt.</p>

**Tabelle 2.** Fortsetzung

Hypothese und Ideengeschichte	Inhalt	Erklärungselemente	Gegenargumente	Außerwissenschaftliche Einflüsse
<i>Aasfressermodell</i> Das Aasfressermodell basiert auf alternativen Interpretationen der Knochen- und Artefaktansammlungen verschiedener Fundstätten, später wurden auch verhaltensbiologische Untersuchungen an Carnivoren integriert.	Alternativ zur Jagd-Hypothese geht das Modell davon aus, dass die Beschaffung proteinreicher Nahrung durch die Nutzung von aufgefundenen Tierkadavern zur ökologischen Nische der Homininen wurde. Die effiziente Zerlegung erfolgte mit Hilfe von Steinwerkzeugen.	Alternative Erklärung für die Funktion von Steinwerkzeugen: Verarbeitung von Nahrung statt Erwerb. Erweiterung des Spektrums möglicher Ernährungsstrategien.	Aasfressen als Nahrungsgrundlage ist risikoreich, auch wegen des stark schwankenden Angebots. Aasfressen kann gesundheitsschädlich sein.	Das Modell richtet sich auch gegen die in der Jagdhypothese enthaltene unausgesprochene Annahme, das Sammeln und Verzehren von Aas (Kleptoparasitismus) sei den Vorfahren des Menschen „unwürdig“.
<i>Aquatisches Modell</i> Das aquatische Modell geht auf die Arbeit von Crawford zurück, wurde von Broadhurst et al. näher beleuchtet und kürzlich von Cummane et al. und Cummane verteidigt.	Alternativ zur Jagd-Hypothese geht das Modell davon aus, dass die frühen Homininen Seeufergebiete und Flusslandschaften bewohnt und aquatische Ressourcen (Fische, Molusken etc.) genutzt haben. Diese Nahrung soll die für die Gehirnentwicklung notwendigen Nährstoffe bereitgestellt und die Evolution neurokognitiver Merkmale ermöglicht haben.	Eingeschränkte Kapazität zur Biogenese langkettiger $\omega$ -3-Fettsäuren (Eicosapentaen- und Docosahexaensäure) beim Menschen. Bedeutung von Jod, Zink und Selen für die Gehirnfunktion. Angebot an Arachidon- und Docosahexaensäure als limitierender Faktor der Gehirnentwicklung.	Selbst in Zeiten des höchsten Docosahexaensäurebedarfs, wie in Schwangerschaft und Stillzeit, gibt es keine Hinweise, dass die endogene Syntheserate aus $\alpha$ -Linolensäure unzureichend ist, um genügend Docosahexaensäure bereitzustellen – adäquate Zufuhren an $\alpha$ -Linolensäure vorausgesetzt (etwa 1g/Tag). Dazu trägt u.a. die Fähigkeit des weiblichen Organismus bei, die Syntheserate bei erhöhtem Bedarf zu steigern und $\alpha$ -Linolensäure weniger stark zur Energiegewinnung heranzuziehen (Reduktion um etwa 50%).  Es gibt keine Hinweise, dass Mitglieder von Populationen, die keinen Zugang zu aquatischen Ressourcen haben, Einschränkungen in der Gehirnentwicklung aufweisen.  Studien mit Ovo-Lacto-Vegetariern und Veganern zeigen, dass diese zwar niedrigere Plasmaspiegel an Docosahexaensäure aufweisen als Mischköstler; dennoch hat dies offenbar keine nachteiligen Konsequenzen. Die Versorgung des Organismus ist durch die Zufuhr an $\alpha$ -Linolensäure langfristig sichergestellt; – auch während der Stillzeit.  Es existieren keine gesicherten archäologischen Daten, die auf die systematische Nutzung aquatischer Ressourcen durch die frühen Homininen hinweisen. Ausgehend von Isotopendaten, scheint die Nutzung mariner Nahrungsquellen eine relativ junge Entwicklung zu sein, die sich im Verlauf des späten Paläolithikums vollzogen hat.	–

Maße das Fleischangebot der Savanne zu nutzen wussten. Wie *H. sapiens* sollen die Mitglieder dieser Spezies eine omnivore Ernährungsstrategie verfolgt haben [72–74]. Unklar jedoch muss bleiben, welche quantitative Bedeutung pflanzlichen und tierischen Nahrungsmitteln zugekommen ist [88–90] und aus welchen Quellen Letztere stammten: Jagd [91–96], Fischfang [97–99] oder Aas [100–102]. Die Kontroverse darüber spiegelt sich in den unterschiedlichen Modellen wider, die im Verlauf der letzten Jahrzehnte entwickelt worden sind (s. Tabelle 2).

Die Debatte hat auch an Aktualität gewonnen, nachdem ein modifiziertes Sammler-Modell aufgestellt worden war. Dabei wird dem Verzehr stärkehaltiger Speicherwurzeln und -knollen (USOs) eine Schlüsselstellung im Nahrungsspektrum der frühen Homininen eingeräumt [56, 89]. Der gezielte Einsatz von Feuer zur Prozesierung pflanzlicher Nahrung soll bereits vor mehr als 1,5 Mio Jahren praktiziert worden sein [106–107].

Das kürzlich von Ungar et al. [62] vorgestellte „Adaptive Versality“ Modell postuliert für die plio-pleistozänen Homininen eine flexible, opportunistische und omnivore Nahrungsstrategie. Eine solche erlaubt es in Abhängigkeit von Habitat und Jahreszeit alle Nahrungsressourcen effizient zu nutzen. Kennzeichnendes Merkmal der frühen Homininen wäre demzufolge ihre Nichtspezialisiertheit auf bestimmte Nahrungsressourcen. Verbindlich lässt sich zur Ernährungsweise der frühen plio-pleistozänen Homininen letztlich nur mit Plummer [83] feststellen „That meat in combination with a variety of high-quality plant foods was probably the hallmark of the [...] diet.“ Die Frage zu den Anteilen tierischer und pflanzlicher Nahrung und damit die Frage nach den Makronährstoffrelationen bleibt damit jedoch unbeantwortet; ein ungelöstes Problem [108].

### Ernährungsökologie der *Homo-sapiens*-Phase

Aussagen zur Ernährungsweise des archaischen und modernen *H. sapiens* gründen vielfach auf Analogie-

schlüssen zur Lebensweise historischer und rezenter Wildbeuter (Jäger und Sammler). Bislang allerdings liegen nur wenige detaillierte Untersuchungen zum Ernährungsverhalten von Jägern und Sammlern vor. Relativ gut untersucht sind !Kung (Namibia und Botswana) [109], die Angehörigen der ≠Kade San wie Gwi und Gana San (Zentralkalahari) [110], Hiwi (Venezuela) [111–112], Aboriginis (Australien) [113–114], Hadza (Tansania) [115] und Ache (Paraguay) [116–118]. Wie Tabelle 3 zeigt, variiert die Zusammensetzung der Kost bei den einzelnen Jäger- und Sammlervölkern erheblich und reicht von einer fast rein animalischen bis hin zu einer vorwiegend auf pflanzlichen Ressourcen basierenden Nahrung. Es stellt sich deshalb die Frage, welche rezenten Wildbeuter die Ernährungsweise des prähistorischen *H. sapiens* adäquat repräsentieren und ergo evolutionsökologische Relevanz besitzen. Die Situation wird nicht zuletzt dadurch erschwert, dass die Paläoökologie und die Lebensverhältnisse des pleisto-holozänen *H. sapiens* keinesfalls als einheitlich zu beschreiben sind und in vielerlei Hinsicht von der ihrer rezenten Nachfahren differieren. Unter anderem sind dabei folgende Aspekte von Relevanz [119–122]:

#### (i) Zeitlich-geographisch

Dem RAO-Modell (engl. *Recent Africa Origin*) zufolge war der archaische und der moderne *H. sapiens* vor 200 000–50 000 Jahren ursprünglich auf Gebiete in Ostafrika beschränkt, während die Besiedlung der anderen Kontinente zeitlich versetzt erfolgte [123] (siehe Abb. 2). Damit aber variierten auch die klimatischen Bedingungen, was wiederum das Nahrungsspektrum der jeweiligen Subpopulationen von *H. sapiens* beeinflusst haben dürfte [125–126]. Im Gegensatz zu den prähistorischen Jägern und Sammler bewohnen viele der rezenten Wildbeuter klimatisch ungünstige, wenig fruchtbare Gebiete mit geringem Pflanzenwachstum. So wurden die Zonen jenseits des nördlichen 60. Breitengrades erst vor etwa 20 000–30 000 Jahren besiedelt [125–126].

**Tabelle 3.** Quantitative Angaben zur Nahrungszusammensetzung bei ausgewählten Jägern und Sammlern [19]

Lebensmittel (Energie%)	≠Kade <sup>a</sup>	Gwi <sup>b</sup>	!Kung <sup>b</sup>	!Kung <sup>b</sup>	Nukak <sup>b</sup>	Hadza <sup>b</sup>	Hadza <sup>b</sup>	Hiwi <sup>b</sup>	Anbarra <sup>b</sup>	Ache <sup>b</sup>	Onge <sup>b</sup>
Fleisch	16	26	29	68	40	19	48	75	76	40	79
Wurzeln/Knollen	k.A.	37	6	k.A.	0	24	30	15	8	0	19
Samen und Nüsse	k.A.	0	58	k.A.	0	0	0	0	0	0	0
Früchte	k.A.	37	6	k.A.	40	17	15	5	4	40	0
Andere pflanzliche Lebensmittel	k.A.	0	0	k.A.	0	40	0	2	0	0	0
Invertebraten	k.A.	0	0	k.A.	20	0	6	3	12	20	2
Σ pflanzliche Nahrung	84	74	70	32	40	81	46	22	12	40	19
Σ tierische Nahrung	16	26	29	68	60	19	54	78	88	60	81

<sup>a</sup>Berechnet nach Daten von Tanaka [110]. Danach beträgt die durchschnittliche, pro Tag und Person verzehrte Fleischmenge 147 g, die an pflanzlicher Nahrung 800 g. Zur Kalkulation der Energie%-Anteile wurde – analog zu den Berechnungen von Kaplan et al. [94] – für Fleisch ein Energiegehalt von 630 kJ/100 g und für Lebensmittel pflanzlicher Herkunft ein Energiegehalt von 609 kJ/100 g [32] zugrunde gelegt. <sup>b</sup>Kaplan et al. [94]. <sup>c</sup>Marlowe [119].

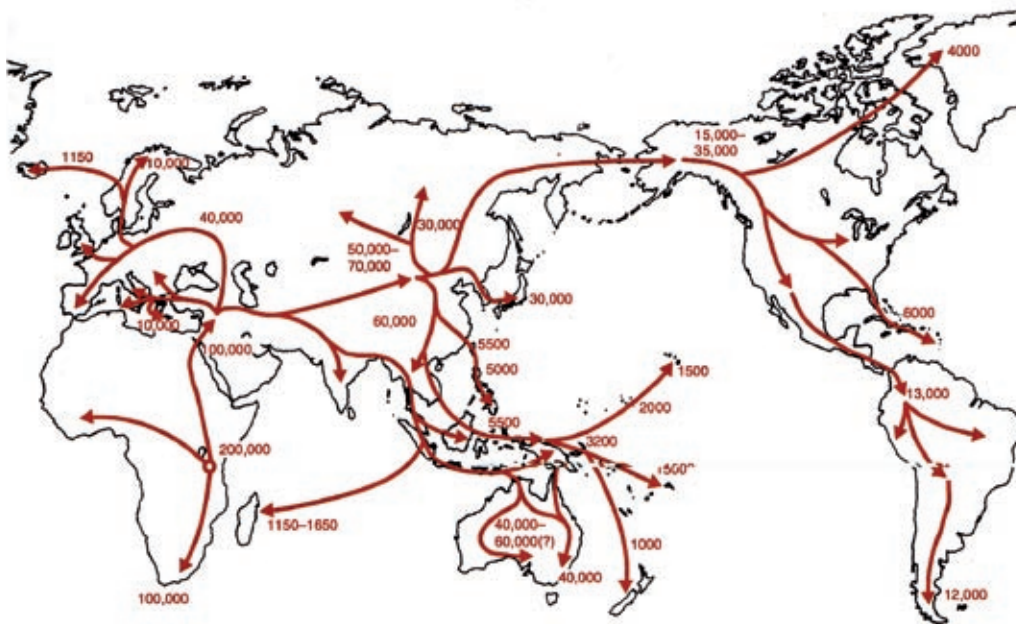


Abb. 2. Geochronologische Ausbreitung des *H. sapiens* im Verlauf der letzten 200 000 Jahre [124]

### (ii) Kulturell-technologisch

Mit Entstehung des anatomisch modernen Menschen *H. sapiens sapiens* vor etwa 50 000 Jahren vollzog sich ein tiefgreifender kultureller Wandel. Insbesondere die Epoche des Jungpaläolithikums vor 38 000–8 000 Jahren war geprägt von technologischen Fortschritten [77]. Die Etablierung komplexer Werkzeuge wie Fischernetzen, Speerschleudern und anderen Jagdinstrumenten in dieser Zeit ist gut dokumentiert und eröffnete den Zugang zu neuen Nahrungsressourcen, wie etwa der Fauna von Süßgewässern [127–128]. Tatsächlich stellt die effiziente Nutzung mariner Nahrungsquellen eine relativ junge Entwicklung dar, die sich erst im Jungpaläolithikum vor etwa 30 000–22 000 Jahren vollzogen haben soll [127–128]. Generell verfügen moderne Jäger und Sammler über ein breiteres Nahrungsspektrum als ihre prähistorischen Vorfahren. Am Beispiel der Indianer Nordamerikas lässt sich die technologisch bedingte Differenz im Jagdverhalten rezenter und prähistorischer Wildbeuter anschaulich verdeutlichen. Die nordamerikanischen Indianer spezialisierten sich zu erfolgreichen Großwildjägern (Jagdbeute: Bisons), nachdem die spanischen Eroberer Pferde eingeführt hatten. Diese Entwicklung ist allerdings relativ jungen Datums und hat sich erst im Verlauf des 17. Jahrhunderts vollzogen [129–130].

### (iii) Soziokulturell

Viele der rezenteren Jäger und Sammler interagieren mit Angehörigen von Völkern, die Ackerbau, Viehzucht und/oder Pflanzenbau betreiben.

Rezente Jäger und Sammler stellen also keineswegs „living fossils“ [121] dar; die Ernährungsökologie mo-

derner Wildbeuter kann daher nicht einfach als Modell für die Paläoökologie des prähistorischen *H. sapiens* Verwendung finden [131–132]. Mit Blick auf die Ernährungsforschung gewandt ist daher mit Walker [133] eindringlich vor den Gefahren des „Presentismus“ zu warnen: Dem Hineinlesen der Gegenwart in die Vergangenheit, um dann wiederum aus der Vergangenheit die Gegenwart zu erklären. Trotz dieser Einschränkungen und des Risikos, fehlerhaften Analogieschlüssen zu unterliegen, stellen ethnographische Befunde von rezenten Jägern und Sammlern die einzige direkte Datenquelle dar, um nähere Angaben zum Ernährungsverhalten im Paläolithikum machen zu können [24]. Allerdings ist darauf zu achten, die für die jeweilige evolutionsökologische Fragestellung adäquaten ethnographischen Befunde auszuwählen. Dies ist vor allem bei ernährungsökologischen Fragestellungen von Relevanz, da sonst ein verzerrtes Bild der tatsächlichen paläoökologischen Situation entsteht [119].

Unter Berücksichtigung dieser Einsichten lässt sich die Ernährungsweise des prähistorischen *H. sapiens* versuchsweise wie folgt charakterisieren:

*Frühe (ost)afrikanische Homo-sapiens-Phase.* Technologien zur Nutzung der aquatischen Ressourcen dürften hier ebenso gefehlt haben wie die Möglichkeit zur effizienten Jagd. Zudem differieren die geoklimatischen Lebensverhältnisse der meisten rezenteren Jäger und Sammler deutlich von jenen des oberpleistozänen *H. sapiens*. Deshalb ist die Ernährungsweise von nur wenigen rezenten Wildbeutern geeignet, die Situation zu repräsentieren, wie sie sich vor 200 000–50 000 Jahren in Ostafrika dargestellt haben dürfte [119]. Wenngleich keine „living fossils“, wird die Lebensweise der ebenfalls in Ostafrika beheimateten Hadza als adäquates Modell ange-

sehen – wenn auch mit Einschränkungen [121]. Denn während die Hadza semiaride Gebiete mit geringer Fruchtbarkeit bewohnen, dürfte die höhere Niederschlagsmenge in der pleistozänen Savannenlandschaft größere Nahrungsressourcen – sowohl pflanzlicher (Nüsse, Samen, Früchte) als auch tierischer Herkunft (Fleisch von Säugern) – bereitgestellt haben [83]. Als ähnlich repräsentativ können auch andere ostafrikanische Jäger und Sammler gelten wie z.B. Mbuti und Dorobo, die ein vergleichbares Gebiet wie die Hadza bewohnen.

Um die geopaläoökologische Varianz der afrikanischen Gebiete zu berücksichtigen und ein repräsentatives Bild für das Nahrungsspektrum des frühen *H. sapiens* gewinnen zu können, lassen sich zwei weitere Wildbeutergesellschaften, die !Kung und die Gwi, in die Betrachtungen mit einbeziehen. Unter diesen Annahmen hätte die Nahrung der prähistorischen Menschen in Afrika ein Pflanzen-Tier-Verhältnis zwischen 60–80 und 20–40 Energie% aufgewiesen [94, 119, 134]; die Kost wäre als omnivor zu charakterisieren, wobei der Hauptbestandteil pflanzlichen Ursprungs gewesen sein dürfte. Für die Makronährstoffrelation wurde näherungsweise eine Relation von 35–50 Energie% Kohlenhydrate, 20–30 Energie% Protein und 30–35 Energie% Fett errechnet [19].

**Pleisto-holozäne *Homo-sapiens*-Phase.** Um ein Modell für die Ernährungsweise aller in Afrika sowie in Teilen von Europa und Asien lokalisierten Subpopulationen von *H. sapiens* vor mehr als 30000 Jahren zu gewinnen, sind die ethnographischen Daten wie folgt einzuschränken:

- Ausschluss von Wildbeutern, die in klimatisch ungünstigen Regionen (effektive Temperatur <13 °C) leben.
- Ausschluss von berittenen Großwildjägern.

Beide Bedingungen treffen für Jäger und Sammler der arktischen Gebiete sowie Nordamerikas zu [119]. Da die Besiedlung Südamerikas erst vor etwa 12000 Jahren erfolgt ist [124], müssen die dort lebenden Wildbeuter ebenfalls aus den Betrachtungen ausgeschlossen werden. Entsprechend ergeben sich für den Anteil der vom Tier und von Pflanzen stammenden Nahrung die in Tabelle 4 dargestellten Werte. Bedingt durch die unterschiedlichen Lebensräume der pleisto-holozänen Subpopulationen von *H. sapiens* variierte der Anteil pflanz-

licher und tierischer Nahrungsmittel deutlich; ein spezifisches Charakteristikum der Nahrung lässt sich nicht identifizieren.

**Jungpaläolithische *Homo-sapiens*-Phase.** Sowohl (zoo)archäologische und archäobotanische Befunde als auch Daten zu den  $\delta^{13}\text{C}$ - und  $\delta^{15}\text{N}$ -Werten des Knochenkollagens erlauben Aussagen über die Beschaffenheit der Nahrung im Jungpaläolithikum. Einschränkend ist anzumerken, dass die meisten Isotopen-Studien an Skelettfunden in Europa durchgeführt wurden [127–128, 135–137].

Wie bereits oben erwähnt, ist das Jungpaläolithikum durch die Erschließung neuer Ressourcen charakterisiert, so dass es zu einer Ausweitung des Nahrungsspektrums kam („Broad Spectrum Revolution“) [138–140]. Neben der terrestrischen wurde die aquatische Fauna ab etwa 28000 v. Chr. zunehmend genutzt [128]; ein Prozess, der sich insbesondere am Übergang zum Mesolithikum (8000–4000 v. Chr.) fortsetzte [141–142]. Basierend auf Daten zu den  $\delta^{13}\text{C}$ - und  $\delta^{15}\text{N}$ -Werten des Knochenkollagens scheinen die Jungpaläolithiker in Europa einen beträchtlichen Anteil ihres Nahrungsbedarfs über den Verzehr vom Tier stammender Lebensmittel gedeckt zu haben. Der aquatische Anteil konnte regionsspezifisch deutlich variieren [135–137] und bis zu 30% des Nahrungsproteins ausmachen [127]. Kritisch anzumerken ist, dass die Isotopendaten unterschiedlich zu interpretieren sind, so dass die Bedeutung aquatischer Lebensmittel kontrovers diskutiert wird [143–144].

Zusammenfassend lässt sich die Ernährungsweise während des Jungpaläolithikums wiederum als omnivor und opportunistisch-flexibel charakterisieren, wobei tierischen Lebensmitteln wie Fleisch und Fisch eine wachsende Bedeutung zugekommen sein dürfte. Konkrete Angaben aber lassen sich mangels Daten nicht machen.

### Zusammenfassende Charakterisierung der Ernährungsökologie während der Hominisation

Ziel der obigen Ausführungen war es, Einsichten in die Ernährungsökologie der plio-pleistozänen Homininen zu gewinnen. Rückblickend betrachtet, fällt der Ertrag dieser Bemühungen vergleichsweise ernüchternd aus und lässt sich mit Richards [145] auf die kurze Formel bringen:

**Tabelle 4.** Subsistenzverhältnisse bei 98 Jäger- und Sammlerpopulationen der alten Welt [119]

Statistischer Parameter	Anteil der aus Sammler-Tätigkeit stammenden Nahrung (%)	Anteil der aus der Jagd stammenden Nahrung (%)	Anteil der aus dem Fischfang stammenden Nahrung (%)
Mittelwert (MW)	54	24	20
Standardabweichung (SD)	20	13	25
Min	0	0	0
Max	90	55	90
Median	55	25	7,5



[...] it is difficult to accurately determine the nature of past hominid diets, or define the ‚Paleolithic‘ diet [...].

Entsprechend beschränken sich die Einsichten über die Ernährungsweise der Homininen im Verlauf des Paläolithikums primär auf qualitative oder bestenfalls semi-quantitative Aussagen. Als sicher kann gelten, dass die Homininen – ausgehend von den Australopithecinen bis hin zum modernen *H. sapiens* – eine omnivore Nahrungsstrategie verfolgt hatten. Bestimmendes Element der Veränderungen, die im Verlauf der Anthropogenese zu beobachten waren, ist die Zunahme der (ökologischen) Nahrungsqualität. Dies impliziert eine Erhöhung der Energiedichte und der Nährstoffverfügbarkeit bei gleichzeitiger Abnahme des Rohfaseranteils. Ermöglicht wurde dies durch den bevorzugten Konsum hochwertiger

pflanzlicher Nahrung (Nüsse, Samen und Speicherwurzeln), einen Anstieg des Fleischverzehr sowie die Nutzung des Feuers. Strittig muss bleiben, welche quantitative Bedeutung einzelnen tierischen (Fleisch) und pflanzlichen (USOs) Lebensmitteln im Nahrungsspektrum der frühen und mittelpleistozänen Vertreter von *Homo* zugekommen war. Entsprechendes gilt auch für den archaischen und modernen *H. sapiens*. Lediglich für die Jungpaläolithiker in Europa kann der Verzehr großer Mengen an Fleisch und/oder Fisch als gesichert gelten.

Insgesamt stellt sich das Ernährungsverhalten des prähistorischen Menschen wie das seiner pleistozänen Vorfahren als sehr flexibel dar. Mit Ausnahme der Fokussierung auf energetisch hochwertige, nährstoffreiche Nahrung lässt sich keine Spezialisierung auf bestimmte Lebensmittel, ein charakteristisches Pflanzen-

**Tabelle 5.** Übersicht zur Evolutionsökologie im Verlauf der Hominisation [19]

Phase	Gebiet	Zeitraumen (Millionen Jahre vor heute)	Ernährungsstrategie	Nahrungscharakteristika
Australopithecinen	Afrika	4,5–2,5	Sammeln von pflanzlicher, z.T. auch tierischer Nahrung.	Blätter, Früchte, Samen, Speicherwurzeln (?), Insekten und Invertebraten (?). Hoher Rohfaseranteil, geringer DQ-Wert <sup>a</sup> .
<i>Homo habilis</i> , <i>Homo erectus</i> , <i>Homo ergaster</i>	Afrika	2,5–1,5	Sammeln von pflanzlicher und tierischer Nahrung (Aas?) in Kombination mit Jagd.	Früchte, Samen, Nüsse, Speicherwurzeln (?), Aas (?), Fleisch von Säugern. Verwendung von Feuer (?). Sinkender Rohfaseranteil, steigender DQ-Wert. P:T-Verhältnis ungeklärt.
Pleistozäner <i>Homo sapiens</i>	Afrika	0,2–0,05	Sammeln von pflanzlicher und tierischer Nahrung in Kombination mit Jagd.	Früchte, Samen, Nüsse, Speicherwurzeln, Fleisch von Säugern. Verwendung von Feuer. Hoher DQ-Wert <sup>b</sup> . P:T-Verhältnis analog zu rezenten (ost)afrikanischen Jägern und Sammlern (etwa 60–80:20–40 Energie%).
Pleisto-holozäner <i>Homo sapiens</i>	Afrika, Asien, Europa	0,05–0,03	Sammeln von pflanzlicher und tierischer Nahrung in Kombination mit Jagd.	Früchte, Samen, Nüsse, Speicherwurzeln, Fleisch von Säugern. Verwendung von Feuer. Hoher DQ-Wert <sup>b</sup> . P:T-Verhältnis analog zu rezenten Jägern und Sammlern in Gebieten mit effektiven Temperaturen von < 13 °C der alten Welt (Varianzbreite 0–90:0–90 Energie%).
Jungpaläolithischer <i>Homo sapiens</i>	weltweit	> 0,03–0,008	Sammeln von pflanzlicher und tierischer Nahrung in Kombination mit Jagd und Fischfang.	Früchte, Samen, Nüsse, Speicherwurzeln, Fleisch von kleinen und großen Säugern sowie aquatische Ressourcen (Süß- und Salzwasserfische, Muscheln). Verwendung von Feuer. Hoher DQ-Wert <sup>b</sup> . P:T-Verhältnis analog zu rezenten Jägern und Sammlern weltweit (Varianzbreite 0–85:6–100 Energie%).

<sup>a</sup> Maß für die Nahrungsqualität; berechnet sich aus der Summe der Anteile an (a) tierischen (Fleisch, Insekten), (b) nährstoffreichen pflanzlichen (Wurzeln, Knollen, Früchte) und (c) ballaststoffreichen Pflanzenteilen (Blätter) an der Gesamtnahrung:  $DQ = c + 2b + 3,5a$ , wobei DQ-Werte von 100–350 möglich sind [82]. <sup>b</sup> > 230 [80].

Tier-Verhältnis oder eine definierte Makronährstoffverteilung erkennen. Tabelle 5 fasst die wichtigsten Befunde noch einmal zusammen.

## Diskussion

Die These, wonach eine für das Paläolithikum charakteristische Nahrungsauswahl als Referenzstandard für moderne Ernährungsempfehlungen dienen kann und/oder soll, ist in den letzten Jahren auf wachsendes Interesse gestoßen. Entsprechend hat es nicht an Versuchen gemangelt, die paläolithische Nahrung sowohl qualitativ als auch quantitativ zu rekonstruieren. Die eingehende Betrachtung verdeutlicht allerdings, dass nur wenige Aussagen empirisch belegt werden können und dabei eine genaue Differenzierung notwendig ist.

Mit etwa 2,6 Millionen Jahren umspannt das Paläolithikum eine große Zeitdauer. In dieser Epoche können in Bezug zur Anthropogenese folgende relevante Charakteristika identifiziert werden:

- *Variation der paläoökologischen Verhältnisse in Abhängigkeit von Zeit und Lokalität.* Die weltweiten Klimaverhältnisse waren in dieser Epoche erheblichen Schwankungen unterworfen. Der im Spätpliozän einsetzende weltweite Rückgang der Temperatur [146–147] setzte sich zu Beginn des Pleistozäns fort. Es wird von mindestens drei Inlandeisbildungen berichtet, unterbrochen von relativ warmen und feuchten Interglazialen. Entsprechend ergab sich ein Wechsel von Kalt- und Warmzeitflora und -fauna [64–65].
- *Variation der von Homininen besiedelten Habitate.* Diese reichten von der ostafrikanischen Savanne bis hin zu den arktischen Gebieten Nordeuropas [125–126].
- *Variation der kulturell-technologischen Entwicklungsstufe.* Diese reicht von der Oldowan-Industrie (Geröllgeräte-Industrie; Anfertigung von Hammer und Geröllsteinen) vor etwa 2,5 Millionen Jahren bis hin zu den Industrien im Jungpaläolithikum (funktionale Spezialisierung, ausdifferenzierte Jagdwerkzeuge) [Übersicht bei 146].

Angesichts dessen kann der in diesem Beitrag erarbeitete Befund nicht verwundern, dass die Nahrungsressourcen der plio-pleistozänen Homininen stark variiert haben müssen. Entsprechend lässt sich „die“ Ernährungsweise des Paläolithikums qualitativ nur dahingehend charakterisieren, dass Wildpflanzen und Wildfleisch das Nahrungsspektrum bildeten; genaue semi(quantitative) Aussagen zur Bedeutung tierischer und pflanzlicher Nahrung bzw. zur Makronährstoffzusammensetzung sind jedoch nicht möglich. Entsprechend reduzieren sich Aussagen zur Beschaffenheit der „Steinzeiter Ernährung“ auf die simple Feststellung:

[...] food was derived from naturally-occurring vegetation, wild game or aquatic resources [9].

Die paläoökologische Adäquatheit einer solchen Aussage gebiert jedoch das Problem nutritiver Beliebigkeit; reicht eine solch geartete „Paleo Diet“ doch von einer

vorwiegend auf Fleisch und Fisch basierenden Nahrung (repräsentiert durch die Hiwi [147] und Inuit [148] bis hin zu einer vegetabil ausgerichteten Kost (repräsentiert durch die ≠Kade [110], Gwi [149] und !Kung [109]).

Nicht verwunderlich ist deshalb, dass die „Steinzeiter Ernährung“ auch innerhalb der Evolutionsmedizin unterschiedlich charakterisiert wird. So ist für die einen im *qualitativen* Rahmen der Lebensmittelauswahl von Obst, Gemüse, Nüssen, Fleisch und Fisch offenbar jede beliebige Relation pflanzlicher und tierischer Lebensmittel „paläolithisch“ [5, 150]; während andere einen *quantitativ* hohen Anteil an Fleisch und Fisch [13] als bestimmend für die Steinzeiter Ernährung ansehen. Entsprechend differieren auch die Empfehlungen für eine angeblich an den paläolithischen Bedingungen angepasste Ernährungsweise. So wird von einigen der (relativ) hohe Kohlenhydratanteil moderner Ernährungsformen als Ursache für verschiedene chronisch-degenerative Erkrankungen angesehen. Gepaart ist dies mit der Empfehlung, die Kohlenhydratzufuhr zu Gunsten des Fett- und Proteinanteils zu senken [11, 32] und gleichzeitig den Verzehr von Fleisch und Fisch (etwa 55 Energie%) zu erhöhen [13]. Von anderer Seite wird hingegen gerade die genetische Anpasstheit des humanen Stoffwechsels an eine hohe Kohlenhydratzufuhr [5, 151] betont.

Zu fragen ist also nach den gesundheitlichen Korrelaten einer Jäger- und Sammlerkost. Unstrittig ist, dass Jäger und Sammler im Allgemeinen eine sehr geringe Prävalenz an chronisch-degenerativen Erkrankungen wie Übergewicht bzw. Adipositas, Diabetes mellitus Typ 2, Atherosklerose und Hypertonie aufweisen [152]. Auch bei körperlichen Leistungstests sowie im Hinblick auf die Gesamtcholesterolkonzentration im Serum schneiden Jäger und Sammler überaus positiv ab (siehe Tabelle 6). Da allerdings keine aussagekräftigen ernährungsepidemiologischen Studien an Jäger- und Sammlerpopulationen durchgeführt worden sind und selbst energieadjustierte Daten fehlen, muss unklar bleiben, ob die Ernährung insgesamt oder einzelne Nahrungsfaktoren dafür verantwortlich zu machen sind. Entsprechend lässt sich aus diesen Befunden nur eine Schlussfolgerung ziehen: Die Nahrung der rezenten Jäger und Sammler ist im Kontext des gesamten Lebensstils und unter Beachtung der Altersstruktur<sup>3</sup> offenbar eine hinreichende Bedingung, das Risiko für chronisch-degenerative Erkrankungen zu minimieren. Eine Ausnahme hiervon scheinen die sich traditionell vorwiegend von Fisch und Fleisch ernährenden Inuits darzustellen. Entgegen einer weit verbreiteten Meinung weisen diese eine hohe Atherosklerose-Prävalenz und Apoplexie-Mortalität auf [21].

Zudem ist darauf hinzuweisen, dass die obigen, auf die körperliche Fitness und die Prävalenz chronisch-degenerativer Erkrankungen bezogenen Aussagen auch

<sup>3</sup> Der Anteil der über 60-Jährigen liegt bei rezenten Jäger- und Sammlervölkern zwischen 5 und 9%; die durchschnittliche Lebenserwartung bei der Geburt beträgt 30–37 Jahre [158]. Bei Erreichen des 15. Lebensjahres, liegt die mittlere verbleibende Lebenserwartung zwischen 19 (grönländische Inuits) [159] und 35–40 Jahren (ostafrikanische San) [160].

**Tabelle 6.** Ausgewählte anthropometrische und laborchemische Parameter sowie sonstige Charakteristika von Jägern und Sammlern, Pflanzern, Ackerbauern und Hirten [19]

Parameter	Jäger und Sammler		Pflanzer		Ackerbauern		Hirten	
	m	w	m	w	m	w	m	w
PAL <sup>a</sup>	1,71 <sup>b</sup> –2,15 <sup>c</sup>	1,51 <sup>b</sup> –1,88 <sup>c</sup>	1,87 <sup>d</sup>	1,79 <sup>d</sup>	2,28 <sup>d</sup>	2,31 <sup>d</sup>	1,3–1,8 <sup>e</sup>	1,3–1,6 <sup>e</sup>
Relative maximale Sauerstoffaufnahme-Kapazität [ml/kg/Minute]	47,1–56,4 <sup>f</sup>	k.A.	51,2–67,0 <sup>f</sup>	k.A.	63 <sup>f</sup>	k.A.	53,0–59,1 <sup>f</sup>	k.A.
Kardiopulmonale Leistungsfähigkeit	ausgezeichnet bis überragend <sup>f</sup>	k.A.	ausgezeichnet bis überragend <sup>f</sup>	k.A.	überragend <sup>f</sup>	k.A.	überragend <sup>f</sup>	k.A.
Hautfaltendicke (Trizeps) [mm]	4,4–4,9 <sup>f</sup>	k.A.	5–7 <sup>g</sup>	9 <sup>f</sup> –12 <sup>g</sup>	4,0–6,3 <sup>f</sup>	6–18 <sup>h</sup>	4,6–6,5 <sup>i</sup>	k.A.
BMI [kg/m <sup>2</sup> ]	19–23 <sup>j</sup>	18–23 <sup>j</sup>	19–22 <sup>g</sup>	17–20 <sup>g</sup>	22–23 <sup>h</sup>	24–25 <sup>h</sup>	18–24 <sup>e</sup>	18–24 <sup>e</sup>
Serum-Gesamtcholesterolkonzentration [mg/dl]	101–146 <sup>f</sup>	105–132 <sup>f</sup>	107–160 <sup>f</sup>	121–170 <sup>f</sup>	132–167 <sup>f</sup>	139–180 <sup>f</sup>	166 <sup>f</sup>	135 <sup>f</sup>
Diabetes mellitus Prävalenz [%]	1,2–1,9 <sup>f</sup>	1,2–1,9 <sup>f</sup>	0,9–2,0 <sup>f</sup>	0,9–2,0 <sup>f</sup>	0,0–1,5 <sup>f</sup>	0,0–1,5 <sup>f</sup>	0,0 <sup>f</sup>	0,0 <sup>f</sup>

<sup>a</sup>Physical Activity Level; zum Vergleich: In hochentwickelten Industrieländern weist die Mehrzahl der Bevölkerung einen PAL von 1,4–1,6 auf. <sup>b</sup>Daten der !Kung [153]. <sup>c</sup>Daten der Ache [153]. <sup>d</sup>Jenike [153]. <sup>e</sup>Leonard et al. [154]. <sup>f</sup>Eaton et al. [152]. <sup>g</sup>Daten der Einwohner von Kitava [155]. <sup>h</sup>Daten der Tarahumara-Indianer [156]. <sup>i</sup>Daten der Masai [157]. <sup>j</sup>Berechnet nach Daten von Jenike [154].

auf andere traditionelle Ernährungsweisen zutreffen, die sowohl qualitativ als auch quantitativ vom paläolithischen Ernährungsmuster abweichen [21–22]. So weist die traditionelle Ernährung der Einwohner von Kitava eine durchschnittliche Makronährstoffverteilung von 70 Energie% Kohlenhydraten, 20 Energie% Fett und 10 Energie% Protein auf [155]; die der Tarahumara-Indianer ist dominiert von Getreide und Hülsenfrüchten (90% der Gesamtenergieaufnahme) [156], während die der ostafrikanischen Masai [161] und die der Turkana-Nomaden [162] durch einen hohen Anteil an Kamel- und Zeburindmilch charakterisiert ist (60–90% der Gesamtenergieaufnahme [161–162]). Trotz dieser sowohl in quantitativer als auch in qualitativer Hinsicht bestehenden, z.T. erheblichen Diskrepanzen zu dem, was als „paläolithisch“ und ergo „optimal“ ausgewiesen wird [9, 32], lässt sich empirisch nicht belegen, dass die Jäger- und Sammlerkost jenen anderen Ernährungsweisen präventivmedizinisch per se überlegen sein sollte. Vielmehr legen die ethnographisch-epidemiologischen Daten eine gesundheitliche Äquivalenz zwischen der Ernährungsweise der Jäger und Sammler sowie jener der Pflanzer und der Hirten- und Ackerbauern nahe (siehe Tabelle 6). Deshalb kann es – wie bereits an anderer Stelle betont [4] – „die“ natürliche Ernährung des Menschen nicht geben. Was es gibt, sind vielmehr funktionale und weniger funktionale Lebensmittel, der Gesundheit zuträglich und abträgliche Ernährungsweisen, sinnvolle und weniger sinnvolle lebensmitteltechnologische Verfahren. Sollte also die Ernährungsempfehlung einer „modernen“ und „moderaten“ Steinzei-

ternährung dahingehend lauten, Obst, Gemüse, Hülsenfrüchte, Nüsse, mageres Fleisch und Fisch zu präferieren, Vollkornprodukte an Stelle von hoch ausgemahlene Getreideprodukten zu verzehren und „Junk Food“ möglichst zu meiden [2–3, 10] – dann lässt sich ausgehend von Daten aus Beobachtungs- sowie Stoffwechseluntersuchungen postulieren, dass eine solche Ernährungsweise das Risiko für Diabetes mellitus Typ 2, essenzielle Hypertonie, atherosklerotische Erkrankungen und epitheliale Tumoren deutlich reduziert [163–166]. Was bleibt, ist allerdings die ketzerische Frage, ob diese Einsicht wirklich einer fragwürdigen evolutionsmedizinischen Begründung bedarf.

## Literatur

1. Eaton SB, Konner M (1985) Paleolithic nutrition. A consideration of its nature and current implications. *N Engl J Med* 312: 283–289
2. O’Keefe JH Jr, Cordain L (2004) Cardiovascular disease resulting from a diet and lifestyle at odds with our Paleolithic genome: how to become a 21st-century hunter-gatherer. *Mayo Clin Proc* 79: 101–108
3. Cordain L, Eaton SB, Sebastian A, Mann N, Lindeberg S, Watkins BA, et al (2005) Origins and evolution of the Western diet: health implications for the 21st century. *Am J Clin Nutr* 81: 341–354
4. Jonsson T, Olsson S, Ahren B, Bog-Hansen TC, Dole A, Lindeberg S (2005) Agrarian diet and diseases of affluence – Do evolutionary novel dietary lectins cause leptin resistance? *BMC Endocr Disord* 5: 10
5. Lindeberg S (2005) Paleolithic diet (“stone age” diet). *Scand J Nutr* 49: 75–77

6. Eaton SB, Cordain L, Eaton SB 3rd (2001) An evolutionary foundation for health promotion. *World Rev Nutr Diet* 90: 5–12
7. Eaton SB, Eaton SB 3rd, Cordain L (2002) Evolution, diet, and health. In: Ungar PS, Teaford MF (eds) *Human diet. Its origin and evolution*. Bergin & Garvey, Westport, Connecticut/London, pp 7–17
8. Eaton SB, Strassman BI, Nesse RM, Neel JV, Ewald PW, Williams GC (2002) Evolutionary health promotion. *Prev Med* 34: 109–118
9. Eaton SB (2006) The ancestral human diet: what was it and should it be a paradigm for contemporary nutrition? *Proc Nutr Soc* 65: 1–6
10. Lindeberg S, Cordain L, Eaton SB (2003) Biological and clinical potential of a paleolithic diet. *J Nutr Environ Med* 13: 149–160
11. Zittermann A (2003) Aktuelle Ernährungsempfehlungen vor dem Hintergrund prähistorischer Ernährungsweise. *Ernähr-Umschau* 50: 420–425
12. Cordain L, Friel J (2005) *The Paleo diet for athletes*. Rodale Books, US
13. Cordain L (2002) *The Paleo diet: lose weight and get healthy by eating the food you were designed to eat*. John Wiley & Sons Inc, New York
14. Worm N (2001) Syndrom X oder ein Mammut auf den Teller. Mit Steinzeit-Diät aus der Wohlstandsfalle. Systemed-Verlag, Lünen
15. Leach JD (2007) Evolutionary perspective on dietary intake of fibre and colorectal cancer. *Eur J Clin Nutr* 61: 140–142
16. Leach JD, Gibson GR, Van Loo J (2006) Human evolution, nutritional ecology and prebiotics in ancient diet. *Bioscience Microflora* 25: 1–8
17. Morris RC Jr, Schmidlin O, Frassetto LA, Sebastian A (2006) Relationship and interaction between sodium and potassium. *J Am Coll Nutr* 25 [Suppl 3]: S262–270
18. Sebastian A, Frassetto LA, Sellmeyer DE, Morris RC Jr (2006) The evolution-informed optimal dietary potassium intake of human beings greatly exceeds current and recommended intakes. *Semin Nephrol* 26: 447–453
19. Ströhle A (2008) *Sub specie evolutionis. Eine Studie zur Evolutionären Ernährungswissenschaft*. Universitäts-Dissertation, Leibniz Universität Hannover, 2008. [http://deposit.d-nb.de/cgi-bin/dokserv?idn=989066940&dok\\_var=d1&dok\\_ext=pdf&filename=989066940.pdf](http://deposit.d-nb.de/cgi-bin/dokserv?idn=989066940&dok_var=d1&dok_ext=pdf&filename=989066940.pdf) (Elektronische Publikation, URL am 1.12.2008)
20. Ströhle A (2005) Was die Evolution (nicht) lehrt oder: Paläolithische Nahrung für paläolithische Gene!? In: Schwarz M (Hrsg) *Fleisch oder Nudeln. Ernährungsempfehlungen auf Schlingerkurs?* Kassel University Press, Kassel, S 30–45
21. Ströhle A, Wolters M, Hahn A (2007) Carbohydrates and the diet-atherosclerosis connection – more between earth and heaven. Comment on the article “The atherogenic potential of dietary carbohydrate”. *Prev Med* 44: 82–84
22. Ströhle A, Hahn A (2003) Was Evolution nicht lehrt. *Ernähr-Umschau* 50: 481–482
23. Ströhle A, Hahn A (2006) Evolutionäre Ernährungswissenschaft und „steinzeitliche“ Ernährungsempfehlungen: Stein der alimentären Weisheit oder Stein des Anstoßes? Teil 1: Konzept, Begründung und paläoanthropologische Befunde. *Ernähr-Umschau* 53: 10–16
24. Ströhle A, Hahn A (2006) Evolutionäre Ernährungswissenschaft und „steinzeitliche“ Ernährungsempfehlungen: Stein der alimentären Weisheit oder Stein des Anstoßes? Teil 2: Ethnographische Daten und ernährungswissenschaftliche Implikationen. *Ernähr-Umschau* 52: 53–58
25. Nestle M (2000) Paleolithic diets: a sceptical view. *Nutr Bull* 25: 43–47
26. Nestle M (1999) Animal v. plant foods in human diets and health: is the historical record unequivocal? *Proc Nutr Soc* 58: 211–218
27. Leonard WR (2002) Food for thought. Dietary change was a driving force in human evolution. *Sci Am* 287: 106–115
28. Leonard WR (2000) Human nutritional evolution. In: Stinson S, Bogin B, Huss-Ashmore R, O'Rourke D (eds) *Human biology. An evolutionary and biocultural perspective*. Wiley-Liss, New York, pp 295–343
29. Eaton SB, Shostak M, Konner M (1988) *The Paleolithic Prescription. A program of diet & exercise and a design for living*. Harper & Row, New York
30. Eaton SB (1992) Humans, lipids and evolution. *Lipids* 27: 814–820
31. Eaton SB, Eaton SB 3rd, Konner MJ (1997) Paleolithic nutrition revisited: a twelve-year retrospective on its nature and implications. *Eur J Clin Nutr* 51: 207–216
32. Cordain L, Miller JB, Eaton SB, Mann N, Holt SH, Speth JD (2000) Plant-animal subsistence ratios and macronutrient energy estimations in worldwide hunter-gatherer diets. *Am J Clin Nutr* 71: 682–692
33. Eaton SB, Eaton SB 3rd (2000) Paleolithic vs. modern diets – selected pathophysiological implications. *Eur J Nutr* 39: 67–70
34. Sebastian A, Frassetto LA, Sellmeyer DE, Merriam RL, Morris RC Jr (2002) Estimation of the net acid load of the diet of ancestral preagricultural *Homo sapiens* and their hominid ancestors. *Am J Clin Nutr* 76: 1308–1316
35. Elmadfa I, Leitzmann C (2004) *Ernährung des Menschen*, 2. Aufl. Eugen Ulmer, Stuttgart
36. von Koerber K, Männle T, Leitzmann C (2004) *Vollwert-Ernährung*, 10. Aufl. Haug, Heidelberg
37. Meyer C, Schmidt N (2004) Sicherung des Nährstoffbedarfs durch Ernährung. In: Schmidt E, Schmidt N (Hrsg) *Leitfaden Mikronährstoffe. Orthomolekulare Prävention und Therapie*. Urban & Fischer, München, S 13–34
38. Fußgänger H (2003) Historische Betrachtungen zum Ernährungs- und Essverhalten. In: Wechsler G (Hrsg) *Adipositas. Ursachen und Therapie*. Blackwell, Berlin Wien, S 2–45
39. Hockett B, Haws J (2003) Nutritional ecology and diachronic trends in paleolithic diet and health. *Evol Anthropol* 12: 211–216
40. Leitzmann C (2003) Nutrition ecology: origin and definition. *Forum Nutr* 56: 220–221
41. Strait DS, Grine FE, Moniz MA (1997) A reappraisal of early hominid phylogeny. *J Hum Evol* 32: 17–82
42. Blumenshine RJ (1987) Characteristics of an early hominid scavenging niche. *Curr Anthropol* 28: 383–407
43. Bunn HT (1986) Patterns of skeletal representation and hominid subsistence activities at Olduvai-Gorge, Tanzania, and Koobi-Fira, Kenya. *J Hum Evol* 15: 673–690
44. Grine FE (1986) Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and *Paranthropus* – a quantitative-analysis of permanent molar microwear. *J Hum Evol* 15: 783–822
45. Grine FE (1981) Trophic differences between gracile and robust *Australopithecines* – a scanning electronmicroscope analysis of occlusal events. *S Afr J Sci* 77: 203–230
46. Sponheimer M, Lee-Thorp J, de Ruiter D, Codron D, Codron J, Baugh AT, et al (2005) Hominins, sedges, and termites: new carbon isotope data from the Sterkfontein valley and Kruger National Park. *J Hum Evol* 48: 301–312
47. Sponheimer M, de Ruiter D, Lee-Thorp J, Spath A (2005) Sr/Ca and early hominid diets revisited: new data from modern and fossil tooth enamel. *J Hum Evol* 48: 147–156
48. van der Merwe NJ, Thackeray JF, Lee-Thorp JA, Luyt J (2003) The carbon isotope ecology and diet of *Australopithecus africanus* at Sterkfontein, South Africa. *J Hum Evol* 44: 581–597

49. Sponheimer M, Lee-Thorp JA (1999) Isotopic evidence for the diet of an early hominid, *Australopithecus africanus*. *Science* 283: 368–370
50. Backwell LR, d'Errico F (2001) Evidence of termite foraging by Swartkrans early hominids. *Proc Natl Acad Sci USA* 98: 1358–1363
51. Stanford CB (1996) The hunting ecology of wild chimpanzees: Implications for the evolutionary ecology of Pliocene hominids. *Am Anthropol* 98: 96–113
52. Sussman RW (1978) Foraging patterns of nonhuman primates and the nature of food preferences in man. *Fed Proc* 37: 55–60
53. Sponheimer M, Lee-Thorp J, De Ruiter D (2007) Icarus, Isotopes, and Australopithecus diets. In: Ungar PS (ed) *Evolution of the human diet. The known, the unknown, and the unknowable*. Oxford University Press, Oxford New York, pp 132–149
54. Teaford MF, Ungar PS (2000) Diet and the evolution of the earliest human ancestors. *Proc Natl Acad Sci USA* 97: 13506–13511
55. Peters CR, Vogel JC (2005) Africa's wild C4 plant foods and possible early hominid diets. *J Hum Evol* 48: 219–236
56. Laden G, Wrangham R (2005) The rise of the hominids as an adaptive shift in fallback foods: plant underground storage organs (USOs) and australopithecine origins. *J Hum Evol* 49: 482–498
57. Yeakel JD, Bennett NC, Koch PL, Dominy NJ (2007) The isotopic ecology of African mole rats informs hypotheses on the evolution of human diet. *Proc Biol Sci* 274: 1723–1730
58. Grine FE, Ungar PS, Teaford MF (2006) Was the early Pliocene hominin '*Australopithecus*' anamensis a hard object feeder? *S Afr J Sci* 102: 301–310
59. Grine FE, Ungar PS, Teaford MF, El-Zaatari S (2006) Molar microwear in *Praeanthropus afarensis*: evidence for dietary stasis through time and under diverse paleoecological conditions. *J Hum Evol* 51: 297–319
60. Macho GA, Shimizu D, Jiang Y, Spears IR (2005) *Australopithecus anamensis*: a finite-element approach to studying the function adaptations of extinct hominins. *Anat Rec A* 283: 310–318
61. Scott RS, Ungar PS, Bergstrom TS, Brown CA, Grine FE, Teaford MF, Walker A (2005) Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. *Nature* 436: 693–695
62. Ungar PS (2004) Dental topography and diets of *Australopithecus afarensis* and early *Homo*. *J Hum Evol* 46: 605–622
63. Vogel G (1999) Did early African hominids eat meat? *Science* 283: 303
64. Ravelo AC, Andreasen DH, Lyle M, Olivarez Lyle A, Wara MW (2004) Regional climate shifts caused by gradual global cooling in the Pliocene epoch. *Nature* 429: 263–267
65. Vrba ES (1988) Late Pliocene climatic events and hominid evolution. In: Grine FE (ed) *Evolutionary history of the robust australopithecines*. Aldine de Gruyter, New York, pp 405–426
66. Reed KE, Rector AL (2007) African Pliocene paleoecology. Hominin habitats, resources, and diets. In: Ungar PS (ed) *Evolution of the human diet. The known, the unknown, and the unknowable*. Oxford University Press, Oxford New York, pp 262–288
67. deMenocal PB (2004) African climate change and faunal evolution during the Pliocene-Pleistocene. *Earth Planet. Sci Lett* 220: 3–24
68. Wynn JG (2004) Influence of Plio-Pleistocene aridification on human evolution: evidence from paleosols of the Turkana Basin, Kenya. *Am J Phys Anthropol* 123: 106–118
69. Leonard WR, Robertson ML (1997) Comparative primate energetics and hominid evolution. *Am J Phys Anthropol* 102: 265–281
70. Potts R (1998) Environmental hypotheses of hominin evolution. *Am J Phys Anthropol* 27 [Suppl]: S93–136
71. Ungar PS, Grine FE, Teaford MF (2006) Diet in early homo: a review of the evidence and a new model of adaptive versatility. *Annu Rev Anthropol* 35: 209–228
72. Milton K (2003) The critical role played by animal source foods in human (*Homo*) evolution. *J Nutr* 133 [11 Suppl 2]: S3886–3892
73. Milton K (1999) A hypothesis to explain the role of meat-eating in human evolution. *Evol Anthropol* 8: 11–21
74. Aiello LC, Wells CK (2002) Energetics and the evolution of the genus *Homo*. *Annu Rev Anthropol* 31: 323–338
75. O'Connell JF, Hawkes K, Lupo KD, Blurton Jones NG (2002) Male strategies and Plio-Pleistocene archaeology. *J Hum Evol* 43: 831–872
76. McHenry HM, Coffing K (2000) *Australopithecus* to *Homo*: Transformations in body and mind. *Annu Rev Anthropol* 29: 125–146
77. Klein RG (1999) *The human career. Human biological and cultural origins*, 2nd edn. University of Chicago Press, Chicago
78. Leonard WR, Snodgrass JJ, Robertson ML (2007) Effects of brain evolution on human nutrition and metabolism. *Annu Rev Nutr* 27: 311–327
79. Leonard WR, Robertson ML, Snodgrass JJ (2007) Energetic models of human nutritional evolution. In: Ungar PS (ed) *Evolution of the human diet. The known, the unknown, and the unknowable*. Oxford University Press, Oxford New York, pp 344–359
80. Leonard WR, Robertson ML (1994) Evolutionary perspectives on human nutrition: the influence of brain and body size on diet and metabolism. *Am J Hum Biol* 6: 77–88
81. Leonard WR, Robertson ML (1992) Nutritional requirements and human evolution: a bioenergetics model. *Am J Hum Biol* 4: 179–95
82. Sailer LD, Gaulin JSC, Boster JS, Kurland JA (1985) Measuring the relationship between dietary quality and body size in primates. *Primates* 26: 14–27
83. Plummer T (2004) Flaked stones and old bones: biological and cultural evolution at the dawn of technology. *Yrbk Phys Anthropol* 47: 118–164
84. Schoeninger MJ, Bunn HT, Murray S, Pickering T, Moore J (2001) Meat-eating by the fourth African ape. In: Stanford CB, Bunn HT (eds) *Meat-eating and human evolution*. Oxford University Press, Oxford, pp 179–198
85. Peters CR (1987) Nut-like oil seeds: food for monkeys, chimpanzees, humans, and probably ape-men. *Am J Phys Anthropol* 73: 333–363
86. Peters CR, O'Brien EM, Box EO (1984) Plant types and seasonality of wild-plant foods, Tanzania to southwestern Africa: resources for models of the natural environment. *J Hum Evol* 13: 397–414
87. Peters CR, O'Brien EM (1981) 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
88. Bird DW, O'Connell JF (2006) Behavioral ecology and archaeology. *J Archaeol Res* 14: 43–188
89. O'Connell JF, Hawkes K, Blurton Jones NG (1999) Grandmothering and the evolution of *Homo erectus*. *J Hum Evol* 36: 461–485
90. Blumenshine RJ, Cavallo JA, Capaldo SD (1994) Competition for carcasses and early hominid behavioural ecology: a case study and conceptual framework. *J Hum Evol* 27: 197–213
91. Bunn HAT (2007) Meat made us human. In: Ungar PS (ed) *Evolution of the human diet. The known, the unknown, and the unknowable*. Oxford University Press, Oxford New York, pp 191–211

92. Finch CE, Stanford CB (2004) Meat-adaptive genes and the evolution of slower aging in humans. *Q Rev Biol* 79: 3–50
93. Larsen CS (2003) Animal source foods and human health during evolution. *J Nutr* 133 [11 Suppl 2]: S 3893–3897
94. Kaplan H, Hill K, Lancaster J, Hurtado AM (2000) A theory of human life history evolution: diet, intelligence, and longevity. *Evol Anthropol* 9: 156–185
95. Mann N (2000) Dietary lean red meat and human evolution. *Eur J Nutr* 39: 71–79
96. Stanford CB, Bunn HT (2001) *Meat-eating & human evolution*. Oxford University Press, Oxford New York
97. Cunnane SC (2007) Docosahexaenoic acid and human brain evolution: missing the forest for the trees – Comments by Cunnane. *Br J Nutr* 97: 1021–1022
98. Broadhurst CL, Wang Y, Crawford MA, Cunnane SC, Parkington JE, Schmidt WF (2002) Brain-specific lipids from marine, lacustrine, or terrestrial food resources: potential impact on early African Homo sapiens. *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol* 131: 653–673
99. Broadhurst CL, Cunnane SC, Crawford MA (1998) Rift Valley lake fish and shellfish provided brain-specific nutrition for early Homo. *Br J Nutr* 79: 3–21
100. Capaldo SD (1997) Experimental determinations of carcass processing by Plio-Pleistocene hominids and carnivores at FLK 22 (Zinjanthropus). Olduvai Gorge, Tanzania. *J Hum Evol* 33: 555–597
101. Blumenschine RJ (1991) Hominid carnivory and foraging strategies, and the socio-economic function of early archaeological sites. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 334: 211–219
102. Blumenschine RJ, Cavallo JA (1992) Scavenging and human evolution. *Sci Am* 267: 90–96
103. Schröder I (2000) *Wege zum Menschen: Theoretische Beiträge zur evolutionären Anthropologie*. Cuvillier, Göttingen
104. Hill K (1982) Hunting and human evolution. *J Hum Evol* 11: 521–544
105. Pyke GH, Pulliam HR, Charnov EL (1977) Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quart Rev Biol* 52: 137–154
106. Wrangham R, Conklin-Brittain N (2003) Cooking as a biological trait. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 136: 35–46
107. Wrangham R, Jones JH, Laden G, Pilbeam D, Conklin-Brittain N (1999) The raw and the stolen. *Cooking and the ecology of human origins*. *Curr Anthropol* 40: 567–594
108. Cordain L (2007) Implications of plio-pleistocene hominid diets for modern humans. In: Ungar PS (ed) *Evolution of the human diet. The known, the unknown, and the unknowable*. Oxford University Press, Oxford New York, pp 363–383
109. Lee RB (1979) *The !Kung San: men, women, and work in a foraging society*. Cambridge University Press, Cambridge
110. Tanaka J (1998) Subsistence Ecology of Central Kalahari San. In: Lee RB, DeVore I (eds) *Kalahari Hunter-Gatherers. Studies of the !Kung San and their neighbors*. Harvard University Press, Cambridge, pp 98–119
111. Gurven M, Hill K, Hurtado AM, Kaplan H, Lyles B (2000) Food transfers among Hiwi foragers of Venezuela. *J Hum Ecol* 28: 171–218
112. Hurtado AM, Hill KR (1990) Seasonality in a foraging society: variation in diet, work effort, fertility, and sexual division of labour among the Hiwi of Venezuela. *J Anthropol Res* 46: 293–346
113. O’Dea K (1991) Traditional diet and food preferences of Australian aboriginal hunter-gatherers. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 334: 233–240
114. O’Dea K, White NG, Sinclair AJ (1988) An investigation of nutrition-related risk factors in an isolated aboriginal community in northern Australia: advantages of a traditionally-orientated lifestyle. *Med J Aust* 148: 177–180
115. Marlowe FW (2004) What explains Hadza food sharing? *Research in Economic Anthropology* 23: 69–88
116. Gurven M, Alleen-Arave W, Hill K, Hurtado AM (2001) Reservation food sharing among the Ache of Paraguay. *Hum Nature* 12: 273–297
117. Hill K, Hurtado AM (1998) Hunter-gatherers of the new world. *Am Scientist* 77: 437–443
118. Hill K, Hawkes K, Hurtado M, Kaplan H (1984) Seasonal variance in the diet of Ache hunter-gatherers in eastern Paraguay. *Hum Ecol* 12: 101–135
119. Marlowe FW (2005) Hunter-gatherers and human evolution. *Evol Anthropol* 14: 54–67
120. Oota H, Pakendorf B, Weiss G, von Haeseler A, Pookajorn S, Settheetham-Ishida W (2005) Recent origin and cultural reversion of a hunter-gatherer group. *PLoS Biol* 3: e71
121. O’Connell JF (1999) Genetics, archaeology, and holocene hunter-gatherers. *Proc Natl Acad Sci USA* 96: 10562–10563
122. Headland T, Reidl L (1998) Hunter – gatherers and their neighbors from prehistoric to present. *Curr Anthropol* 30: 43–66
123. Stringer C, McKie R (1997) *African Exodus: The Origins of Modern Humanity*. Henry Holt & Co, New York
124. Klein J, Takahata N (2002) *Where do we come from? The molecular evidence for human descent*. Springer, Berlin Heidelberg
125. Snodgrass JJ, Sorensen MV, Tarskaia LA, Leonard WR (2007) Adaptive dimensions of health research among indigenous Siberians. *Am J Hum Biol* 19: 165–180
126. Hoffecker JF (2005) *A Prehistory of the north. Human settlement of the higher latitudes*. Rutgers University Press, New Brunswick New Jersey London
127. Richards MP, Jacobi R, Cook J, Pettitt PB, Stringer CB (2005) Isotope evidence for the intensive use of marine foods by Late Upper Palaeolithic humans. *J Hum Evol* 49: 390–394
128. Richards MP, Pettitt PB, Stiner MC, Trinkaus E (2001) Stable isotope evidence for increasing dietary breadth in the European mid-Upper Paleolithic. *Proc Natl Acad Sci USA* 98: 6528–6532
129. Boone JL (1992) Competition, conflict, and the development of social hierarchies. In: Smith EA, Winterhalder B (eds) *Evolutionary ecology and human behaviour*. Aldine de Gruyter, New York, pp 301–337
130. Shimkin DD (1983) Introduction of the horse. In: D’Azevedo WL (ed) *Great Basin*, vol 11. *Handbook of North American Indians*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, pp 517–524
131. Kuhn SL, Stiner MC (2001) The antiquity of hunter-gatherers. In: Panter-Brick C, Layton RH, Rowley-Conwy PR (eds) *Hunter-Gatherers. An interdisciplinary perspective*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 99–142
132. Lewin R (1988) New views emerge on hunters and gatherers. *Nature* 240: 1146–1147
133. Walker A (2007) Early hominin diets: Overview and historical perspectives. In: Ungar PS (ed) *Evolution of the human diet. The known, the unknown, and the unknowable*. Oxford University Press, Oxford New York, pp 3–10
134. Lee RB (1968) What hunters do for a living, or how to make out on scarce resources. In: Lee RB, DeVore I (eds) *Man the hunter*. Aldine, Chicago, pp 30–48
135. Drucker DG, Henry-Gambier D (2005) Determination of the dietary habits of a Magdalenian woman from Saint-Germain-la-Rivière in southwestern France using stable isotopes. *J Hum Evol* 49: 19–35
136. Richards MP, Jacobi R, Curren A, Stringer C, Hedges REM (2000) Gough’s cave and sun hole cave human sta-

- ble isotope values indicate a high animal protein diet in the British Upper Palaeolithic. *J Archaeol Sci* 27: 1–3
137. Pettitt PB, Richards MP, Maggi R, Formicola V (2003) The Gravettian burial known as the Prince ('Il Principe'): new evidence for his age and diet. *Antiquity* 295: 15–19
  138. Dobrovolskaya MV (2005) Upper palaeolithic and late stone age human diet. *J Physiol Anthropol Appl Human Sci* 24: 433–438
  139. Weiss E, Wetterstrom W, Nadel D, Bar-Yosef O (2004) The broad spectrum revisited: evidence from plant remains. *Proc Natl Acad Sci USA* 101: 9551–9555
  140. Stiner MC (2001) Thirty years on the "broad spectrum revolution" and paleolithic demography. *Proc Natl Acad Sci USA* 98: 6993–6996
  141. Richards MP, Price TD, Koch E (2003) The Mesolithic/Neolithic transition in Denmark: new stable isotope data. *Curr Anthropol* 44: 288–294
  142. Schulting RJ, Richards MP (2002) Finding the coastal Mesolithic in Southwest Britain: AMS dates and stable isotope results on human remains from Caldey Island, South Wales. *Antiquity* 76: 1011–1025
  143. Bocherens H, Drucker DG (2006) Isotope evidence for paleodiet of late Upper Paleolithic humans in Great Britain: a response to Richards, et al (2005). *J Hum Evol* 51: 440–442
  144. Richards MP, Jacobi R, Stringer C, Pettitt PB, Cook J (2006) Marine diets in the European Late Upper Palaeolithic: a Reply to Bocherens and Drucker (2006) *J Hum Evol* 51: 443–444
  145. Richards MP (2002) A brief review of the archaeological evidence for Palaeolithic and Neolithic subsistence. *Eur J Clin Nutr* 56: 16
  146. Klein RG (2000) Archeology and the evolution of human behavior. *Evol Anthropol* 9: 17–36
  147. Hurtado AM, Hill K (1986) Early dry season subsistence ecology of the Cuiva (Hiwi) foragers of Venezuela. *Hum Ecol* 15: 163–187
  148. Ho KJ, Mikkelsen B, Lewis LA, Feldman SA, Taylor CB (1972) Alaskan Arctic Eskimo: responses to a customary high fat diet. *Am J Clin Nutr* 25: 737–745
  149. Silberbauer G (1981) Hunter and habitat in the central Kalahari Desert. Cambridge University Press, Cambridge
  150. Burkitt DP, Eaton SB (1989) Putting the wrong fuel in the tank. *Nutrition* 5: 189–191
  151. Lindeberg S, Eliasson M, Lindahl B, Ahren B (1999) Low serum insulin in traditional Pacific Islanders – the Kitava Study. *Metabolism* 48: 1216–1219
  152. Eaton SB, Konner M, Shostak M (1988) Stone agers in the fast lane: chronic degenerative diseases in evolutionary perspective. *Am J Med* 84: 739–749
  153. Jenike MR (2001) Nutritional ecology: diet, physical activity and body size. In: Panter-Brick C, Layton RH, Rowley-Conwy PR (eds) *Hunter-Gatheres. An interdisciplinary perspective*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 205–238
  154. Leonard WR, Galloway VA, Ivakine E, Osipova L, Kazakovtseva M (2002) Ecology, health and lifestyle change among the Evenki herders of Siberia. In: Leonard WR, Crawford MH (eds) *Human biology of pastoral populations*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 206–235
  155. Lindeberg S (1994) Apparent absence of cerebrocardiovascular disease in Melanesians. Risk factors and nutritional considerations – the Kitava Study. University of Lund, Lund
  156. Cerqueira MT, Fry MM, Connor WE (1979) The food and nutrient intakes of the Tarahumara Indians of Mexico. *Am J Clin Nutr* 32: 905–915
  157. Day J, Carruthers M, Bailey A, Robinson D (1976) Anthropometric, physiological, and biochemical differences between rural and urban Maasai. *Atherosclerosis* 23: 357–361
  158. Blurton Jones NG, Hawkes K, O'Connell JF (2002) Antiquity of postreproductive life: are there modern impacts on hunter-gatherer postreproductive life span? *Am J Hum Biol* 14: 184–205
  159. Weiss KM (1973) Demographic models for anthropology. (*Memoirs of the Society for American Archeology*, no 27). *American Antiquity* 38: 1–186
  160. Howell N (1976) Toward an uniformitarian theory of human paleodemography. *J Hum Evol* 5: 25–40
  161. Ho KJ (1971) The Massai of east africa: some unique biological characteristics. *Arch Path* 91: 387–410
  162. Little MA (2002) Human biology, health and ecology of nomadic Turkana pastoralis. In: Leonard WR, Crawford MH (eds) *Human biology of pastoral populations*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 151–182
  163. Hu FB, Willett WC (2002) Optimal diets for prevention of coronary heart disease. *JAMA* 288: 2569–2578
  164. WHO/FAO (2003) Expert Consultation: diet, nutrition and the prevention of chronic diseases. WHO Technical Report Series No 916, Geneva
  165. Ströhle A, Wolters M, Waldmann A, Hahn A (2006) Vegetarische Ernährung – präventives Potenzial und mögliche Risiken. Teil 1: Pflanzliche Lebensmittel. *Wien Klin Wochenschr* 118: 580–593
  166. Ströhle A, Wolters M, Waldmann A, Hahn A (2006) Vegetarische Ernährung – präventives Potenzial und mögliche Risiken. Teil 2: Lebensmittel tierischer Herkunft. *Wien Klin Wochenschr* 118: 728–737