

Migrationen früher Hominini – Überlegungen zu Eurytopie, Exogenie und Expansion in Verbindung mit tiergeographischen Befunden

Winfried Henke und Hartmut Rothe
(mit einem Beitrag von Helmuth Hemmer)

Einleitung

Eine kennzeichnende Eigenschaft früher Hominini war deren außerordentliche Mobilität, die Fähigkeit, innerhalb relativ kurzer erdgeschichtlicher Zeiträume weite Strecken zu überwinden und sukzessive alle Kontinente der Alten und schließlich auch die Neue Welt zu besiedeln. Nach den für ein »Replacement-Modell« plädierenden Paläoanthropologen erfolgten sehr wahrscheinlich von unterschiedlichen Spezies (*H. habilis* oder *H. rudolfensis*, *H. ergaster/H. erectus*, *H. antecessor*, *Homo heidelbergensis*, *H. sapiens*) ausgehende Wanderungen »out of Africa«. Diese setzten spezielle Anpassungen voraus und hatten weitreichende populationsgenetische Konsequenzen, die in ihrer Gesamtheit letztlich zur Ausdifferenzierung unserer extrem polytypischen und polymorphen Spezies führten. Selbst wenn man nach dem »Multiregionalen Evolutionsmodell« (MRE; neueste Fassung WOLPOFF & CASPARI 1997; WOLPOFF 1999) nur eine einzige bedeutende, sehr frühe Emigration »out-of-Africa« annimmt, bleibt *Migration* im Kanon wirksamer Evolutionsfaktoren ein überaus bedeutsamer, sei es in der Bewertung als Genfluß im Sinne von *demischer Diffusion* oder aber in der Anschauung von Bevölkerungsexpansionen, auch als *Invasionen* bezeichnet, oder aber als Spezies-Migrationen (zur Systematik vgl. u.a. BAKER 1978; WIJSMAN & CAVALLI-SFORZA 1984; CHEPKO-SADE & HALPIN 1987; LITTLE & LESLIE 1988; WEISS 1988).

Fragestellung und Diskussion

Zielsetzung dieses gedrängten Exkurses ist es, folgende Fragenkomplexe aufzugreifen:

1. Was sind die allgemeinen biologischen Prinzipien zoogeographischer Mobilität, die auch für die Hominini gelten?
2. Was sind die speziellen Adaptationsmuster von *H. ergaster/H. erectus*, die diese Spezies zu großräumigen Migrationen befähigten?
3. Welche pleistozänen Migrationsereignisse lassen sich aufgrund paläo- und rezent-anthropologischer Quellen rekonstruieren?
4. Welche Indizien liefert die Großsäugergesellschaft zur Erstbesiedlung Europas? – Ein exemplarischer Beitrag der Archäozoologie zur paläoanthropologischen Hypothesenprüfung (von HEMMER).

Allgemeine Prinzipien zoogeographischer Mobilität

Dentalanthropologische und archäozoologische Befunde belegen, daß diejenigen Vertreter der Gattung *Homo*, die Eurasien sukzessive von Afrika aus besiedelten und die bislang als *H. erectus* klassifiziert wurden, alternativen Auffassungen zufolge heute aber auch anderen Spezies des Genus *Homo* zugerechnet werden (sofern man nicht einem *single-species*-Konzept wie der MRE folgt) sich überwiegend karnivor ernährt haben dürften und damit offenbar dem Prinzip der *Eurytopie* entsprachen, denn Fleischfresser sind stärker eurytop, d.h. weniger an einen spezifischen Biotop gebunden. Aus diesem Grunde können sie ohne weitere morphologische und physiologische Veränderungen stärker expandieren als Pflanzenfresser. Fleischfressende Säugetiere sind daher geographisch entschieden weniger variabel als große Pflanzenfresser. Die Kongruenz der Radiation von Homininen und großen Karnivoren läßt den Schluß zu, daß erstere in hohem Maße auf Fleischressourcen angewiesen waren und Karnivorie eine entscheidende Komponente ihres evolutiven Erfolges darstellte. Wie sie diesen Erfolg sicherstellten, obwohl ihnen geeignete Distanzwaffen fehlten, ob als Aasfresser oder als Wildbeuter, ist umstritten.

Ferner ist *Exogenie* zu nennen, worunter die Eigenschaft einer Spezies verstanden wird, aufgrund relativ geringer Spezialisierungen für einen bestimmten Lebensraum, insbesondere für eng begrenzte Nahrungsressourcen, eine sehr breite Nahrungsnische nutzen zu können. Der Vorteil liegt darin, daß bei Änderungen der Lebensbedingungen ein Nischenwechsel leichter zu vollziehen ist. Exogenie ist also ein weiteres allgemeines Prinzip, das gegenüber den eng spezialisierten Arten in der Regel aber erst dann von adaptivem Vorteil ist, wenn die Umweltverhältnisse nicht stabil sind und die Fähigkeit, die Nische zu erweitern bzw. sogar eine andere Nische zu erschließen, strategisch von Vorteil ist. Man kann deshalb vermuten, daß die generalisierten Beutegreifer in den gemäßigten Breiten Eurasiens Vorteile hatten.

Umweltphysiologische Aspekte kennzeichnen ein drittes allgemeines Prinzip zur Erklärung der Homininen-Expansion, jedoch lassen sich über die klimatischen Anpassungen früher Hominini nur vage Vermutungen anstellen (vgl. hierzu ALLENSCHE und BERGMANNSCHE Regel in PINKA 1983; FOLEY 1987; HENKE 1995; HENKE & ROTHE 1994, 1999). Von besonderem Interesse ist hier u.a. die Zunahme der Körperhöhe bei *H. ergaster* im Zusammenhang mit der erfolgreichen Expansion in die

Anatomische Veränderungen	Physiologische Veränderungen	Konsequenzen für das Verhalten	Archäologische Befunde
1. schmale Hüften und enger Geburtskanal	sekundärer Nesthocker	<ul style="list-style-type: none"> ■ größeres elterliches Investment; 	Belege für Transport von Knochen und Steinen; archäologische Spuren vielfältiger Hinweise auf effizientere Nutzung der Umwelt; Hinweise auf Feuergebrauch
2. vergrößertes Gehirn	längere Reifephase	<ul style="list-style-type: none"> ■ Versorgung mit Nahrung durch Männchen? ■ reziprokes Futterteilen; ■ feste Wohnplätze? 	
.....			
3. Zunahme der Körpergröße	<p>größerer Bedarf an besserer Nahrung</p> <p>Zunahme der Körperkraft, Steigerung der lokomotorischen Effizienz</p>	<ul style="list-style-type: none"> ■ größerer Zeitaufwand für Nahrungsbeschaffung; ■ kurz- und langfristig größere Verbreitung; ■ Zunahme der Nahrungsvielfalt? ■ höherer Fleischkonsum? ■ größeres Streifgebiet, größere tägliche Wanderstrecke, geringere Populationsdichte 	archäologische Belege aus sehr unterschiedlichen ökologischen Kontexten, inkl. offener und trockener Biotope; reichhaltige archäologische Befunde zum häufigeren Gebrauch von Steinwerkzeugen zum Erwerb hochwertiger Nahrung; Zunahme der Schnittspuren auf Knochen
.....			
4. größere Linearität der Körpergestalt	größere Widerstandskraft gegen Hitzestress	<ul style="list-style-type: none"> ■ größere Fähigkeit, grazilere lithische Geräte herzustellen; ■ stärkere präorale Zubereitung der Nahrung; ■ Steigerung der Nahrungsqualität? ■ effizientere Werkzeuge? 	Standardisierung der Werkzeugtypen, um die Fertigung effizienter zu gestalten; Nutzung großer Abschläge als Kerngeräte
5. kleinere Kiefer und Zähne	Verringerung der Mastikationsfähigkeit		

Abb. 1: Adaptionsmuster von *H. erectus* (aus Henke & Rothe 1999 nach Rogers et al. 1996, übersetzt und modifiziert).

gemäßigten Breiten, jedoch fehlt zur Hypothesenprüfung außerafrikanisches postkraniales Vergleichsmaterial. Weitere Adaptationen dürften zur größeren physischen Ausdauer bei alltäglichen Anforderungen und wohl auch bei Wanderungen beigetragen haben (siehe hierzu Abb. 1).

Spezielle Adaptionsmuster von *H. ergaster/H. erectus*

Unter den in Abb. 1 aufgelisteten anatomischen und physiologischen Adaptionsmustern sind neben den Konsequenzen für das Verhalten auch die archäologischen Befunde aufgelistet. Mit der für *H. erectus* kennzeichnenden Körpergrößensteigerung war neben einem größeren Bedarf an hochwertiger Nahrung eine Steigerung der Körperkraft sowie der lokomotorischen Effizienz verbunden, jedoch mit deutlichen Konsequenzen für das Verhalten, nämlich einer zeitaufwendigeren Nah-

rungsbeschaffung, was eine Zunahme der Nahrungsvielfalt, aber auch einen höheren Fleischkonsum bedeuten könnte. Damit verbunden waren offenbar ein größeres Streifgebiet und eine größere tägliche Wanderstrecke. Archäologische Belege aus sehr unterschiedlichem ökologischem Kontext, inklusive offener und trockener Biotope, lassen auf eine gegenüber Vorläufern (*H. rudolfensis/H. habilis*) erheblich gesteigerte Anpassungsfähigkeit schließen.

Weiterhin ist bei *H. ergaster/H. erectus* neben zahlreichen biomechanischen Optimierungen des bipeden Gangs (u.a. Schrittlänge, Beckenrotation) aufgrund der großen Linearität der Körpergestalt ein größerer Widerstand gegen Hitzestress zu vermuten, eine Anpassung, die in den gemäßigten Regionen zugunsten anderer Klimaadaptationen wieder aufgegeben werden konnte.

Die entscheidende Optimierung liegt jedoch in der Steigerung der zerebralen Leistungsfähigkeit und der damit verbundenen Innovativität auf dem kulturellen Feld.

Rekonstruktion der eurasischen Dispersion pleistozäner Hominini

Älteste Spuren der Gattung *Homo* finden sich im Nordosten Afrikas (Kadar Hadar und Omo), jedoch ist deren Klassifikation unsicher, während der max. 2,5 MJ alte Unterkiefer aus den Chiwondo Beds von Malawi als *H. rudolfensis* beschrieben wurde (SCHRENK 1997). Nach gängiger, jedoch keineswegs erwiesener Auffassung hat weder *H. rudolfensis* (contra SCHRENK 1997) noch dessen angenommenes Schwestertaxon *H. habilis* den afrikanischen Kontinent jemals verlassen. Bis vor kurzem galt *H. erectus* als die *Homo*-Spezies, die erstmals alle drei Kontinente der Alten Welt besiedelte. Diese Auffassung wird jedoch zunehmend bezweifelt, denn es stellt sich die Frage, ob die frühen Homininen-Formen Asiens, Afrikas und Europas wirklich derselben oder aber unterschiedlichen Spezies zuzurechnen sind.

Erst nach sorgfältiger Sortierung des Fossilmaterials nach Raum und Zeit wird die zentrale Frage zu beantworten sein, welche Fossilien überhaupt zum *H. erectus*-Hypodigma zählen, welche Funde dagegen anderen Taxa angehören könnten und wie deren phylogenetische Beziehungen untereinander zu interpretieren sind (vgl. HENKE & ROTHE 1995, 1999).

Eine wachsende Anzahl ostafrikanischer Fossilien, die zwischen 1,8 und 1,5 MJ datieren (Abb. 2), spricht dafür, daß *H. erectus* – oder eine direkte Vorläuferform dieser Art – in Afrika evolvierte. Der älteste archäometrisch gesicherte Nachweis für *H. erectus* oder eine konspezifische oder sehr nahe verwandte Spezies, *H. ergaster*, liegt aus der Turkana-Region vor. Kennzeichnende neuro- und viszerokraniale Merkmalsausprägungen setzen diese Spezies sowohl von *H. habilis* als auch *H. rudolfensis* deutlich ab. Beide Arten kommen als Vorläuferform/Stammart aufgrund geringer Gemeinsamkeiten mit *H. erectus*/*H. ergaster* kaum in Frage, jedoch bietet sich aufgrund des spärlichen Fundmaterials aus tieferen Straten bislang keine konkrete Vorfahren-Alternative in Afrika an.

Die Auffassung, daß sich der afrikanische *H. erectus* möglicherweise aus asiatischen Vorfahrenformen entwickelt haben könnte, die wiederum von afrikanischen Hominini abstammen müßten, hat keine überprüfbare Basis. Zwar wurde intensiv diskutiert, ob *Meganthropus palaeojavanicus* ein robuster Australopithecine sei, wobei auch die Einbeziehung in das Genus *Paranthropus* vorgeschlagen wurde, jedoch mußte diese Hypothese aufgrund dentalmorphologischer Befunde verworfen werden. Auch das als *Pithecanthropus dubius* v. KOENIGSWALD, 1950 beschriebene Material wurde *Australopithecus* zugerechnet, da apomorphe Merkmale von *H. erectus* fehlen. Die verschiedenen phylogenetischen Hypothesen (vgl. FRANZEN 1985) sind anthropologisch jedoch nicht überprüfbar.

Datierungen von Fossilien und lithischen Werkzeugen, die das früheste Vorkommen von Homininen außerhalb

Afrikas bekunden, machen eine Besiedlung Asiens vor ~ 2 Millionen Jahren (MJ) wahrscheinlich, während die Einwanderung nach Europa wohl erst deutlich später erfolgte (Abb. 3). Einige Datierungen sind umstritten, insbesondere die Chronologie der südostasiatischen Fundstellen Modjokerto und Sangiran, aber ebenso das unerwartet hohe Alter des georgischen Dmanisi-Fossils. Dennoch muß mit einer deutlich früheren Dispersion als bislang gerechnet werden.

Deutliche Unterschiede in den Merkmalsausprägungen der unter- und mittelpleistozänen afrikanischen und asiatischen Homininen, die generell dem *H. erectus*-Hypodigma zugerechnet wurden, sprechen heute für eine Separierung auf Artniveau. Da *H. erectus* ursprünglich an dem asiatischen Fundmaterial etabliert worden war, wurde die afrikanische Art als *H. ergaster* abgegrenzt (GROVES & MARZAK 1975, Holotypus Mandibel KNM-ER 992).

Für den Fall, daß Autapomorphien vorliegen und wir mit zwei Spezies zu rechnen haben, ergibt sich das Problem, ob die Speziation bereits in Afrika erfolgte; wenn ja, dann könnten einige afrikanische Fossilien auch noch *H. erectus* repräsentieren (z.B. O. H. 9), jedoch gehen u.a. TATTERSALL (1998) und RIGHTMIRE (1998) davon aus, daß *H. erectus* ausschließlich in Asien existierte.

Das europäische Fundmaterial wirft – analog zur afrikanischen Situation – die Frage auf, ob *H. erectus* ein valides Taxon der europäischen Hominini ist (HENKE & ROTHE 1995). Eklatante Diskrepanzen in der taxonomischen Bewertung des Fundmaterials begründeten den Verdacht, daß es sich nur um ein »Verlegenheitstaxon« handelt, in welchem fast alle spät-, unter- und mittelpleistozänen Homininen zusammengefaßt wurden. Ob *H. erectus* in Europa gelebt hat, ist deshalb von so hohem Interesse, weil sich hier anerkanntermaßen die größten morphologischen Unterschiede der mittel- und spätpleistozänen Homininen im Vergleich zu außereuropäischen Fossilien abzeichnen.

Die Frage, ob die mittelpleistozänen europäischen Einwanderer afrikanischer oder asiatischer Herkunft waren, wird aufgrund der generell vertretenen Auffassung, daß Afrika derjenige Kontinent war, aus dem frühe Menschenarten in mehreren Wellen auswanderten, kaum mehr als diskussionswürdig erachtet. Dabei bieten sich durchaus ungeprüfte alternative Wanderungshypothesen an, wenn man z.B. den Dmanisi-Fund an der Ostgrenze Europas einbezieht. Das gilt insbesondere dann, wenn sich das angenommene hohe Alter bestätigen würde. Die wenigen *Homo*-Fossilien Europas sind jedoch nicht geeignet, diese Herkunftsfrage gegenwärtig zu lösen. Hinweise auf Migrationen könnte man eventuell aus vergleichend-faunistischen und paläoökologischen Untersuchungen erlangen, denn frühe Menschen, die in engster Abhängigkeit von ihrer potentiellen Beute sowie in koevolutiver Beziehung zu ihren tierischen Nahrungskonkurrenten standen, dürften ihren Nahrungsressourcen

Jahre	Afrika	Europa u. Naher Osten
30 TJ	Afalou Taforalt Nazlet Khater	Oberkassel C. Capelle CroMagnon Předmostí Mladeč St.-Césaire Zafarraya
50 TJ	Die Kelders Cave Diré-Dawa Omo- Klasies River Mouth Dar-es-Soltane Kibish	Le Moustier Engis Spy Amud La Chapelle-aux-Saints Shanidar Neandertal La Quina Kebara La Ferrassie
0,1 MJ	Border Cave Mumba XXI Singa Omo 1	Saccopastore La Chaise Skhul Qafzeh Krapina Tabun B Tabun C
0,2 MJ	Laetoli 18 Omo 2 Jebel Irhoud Eliye Springs Cave of Hearths	Biache-St.-Vaast Tabun D Le Lazaret Weimar-Ehringsdorf Zuttiyeh Fontéchevade Petralona Montmaurin Reilingen Steinheim
0,3 MJ	Florisbad Rabat Ileret KNM-ER 999 Kabwe 1 (Broken Hill) Ileret KNM-ER 3884 Eyasi	Atapuerca Bilzingsleben (Sima de los Huesos) Vértesszöllös Apidima (?)
0,4 MJ	Sidi Abderrahman Salé Thomas Quarries Ndutu	Arago (Tautavel) Boxgrove
0,5 MJ	Saldanha	
0,7 MJ	Lainyamok Bodo O.H. 12, 28 Yayo Gomboré Thigenif (Melka Kunturé) (Ternifine)	Mauer (Heidelberg) Orce Fuentenueva Ceprano Atapuerca (Gran Dolina)
1,0 MJ	O.H. 9 Swartkrans	Früheste Besiedlung des europäischen Kontinents vor weit über 1 MJ
1,5 MJ	Koobi Fora Nariokotome III	
1,8 MJ	KNM-ER 3883 KNM-ER 1808 KNM-ER 3733 O.H. 24 KNM-ER 1805	Dmanisi (georgischer Fundort in Asien, direkt vor der Grenze zu Europa)

Abb. 2: Zeittafel des Homininen-Fundmaterials aus Afrika, Europa und dem Nahen u. Mittleren Osten. Die Positionen geben nur die ungefähre chronologische Zuordnung wieder (aus Henke & Rothe 1999).

gefolgt sein und sich deren Wanderungen sehr wahrscheinlich angeschlossen haben (s.u. HEMMER). Interkontinentale Migrationen lassen sich nur rekonstruieren, wenn wir die geographischen Veränderungen in Betracht ziehen, z.B. Landbrücken und Meeresspiegelschwankungen. Für die mittelpleistozäne Migration aus Afrika schien nach allen bisherigen Befunden die Nahost-Route über die Levante und den Bosphorus der einzige Migrationsweg nach Europa gewesen zu sein. Umso erstaunlicher ist es, daß die bislang ältesten Homo-Fossilien Europas, ~0,8 MJ alte Funde aus der Gran Dolina von Atapuerca (höchst fragwürdig als *species nova* *Homo antecessor* beschrieben), von der Iberischen Halbinsel stammen. Nach Vorstellungen der spanischen Entdecker soll sich diese neue Art in Afrika aus *H. ergaster*

entwickelt haben und der gemeinsame Vorfahr von *H. heidelbergensis* und *H. sapiens*, die ebenfalls afrikanischen Ursprungs sein sollen, gewesen sein. Der Neandertaler leitet sich nach diesem Modell von *H. heidelbergensis*, der u.a. durch Fossilien aus Mauer, Arago, Petralona, Steinheim und Saldanha repräsentiert wird, ab. Schädelknochen aus Biache-St.-Vaast und La Chaise (Frankreich) sowie etwas jüngere aus Saccopastore (Italien), Krapina (Kroatien) und Weimar-Ehringsdorf stehen – häufig auch als Präneandertaler bezeichnet – am Beginn der Entwicklung von *H. neanderthalensis*, dessen Bild jedoch geprägt wird durch den sog. klassischen Neandertaler, der im Oberpleistozän von der Atlantikküste bis nach Usbekistan und in den Nahen und Mittleren Osten verbreitet war und vor

Jahre	Nordchina	Südchina	Südostasien	Australien
30 TJ	Zhoukoudian Tongzi Upper Cave Ziyang		Ngandong	Keilor Kow Swamp Cossack Lohuna Lake Mungo Willandra Lakes
50 TJ	Xujiayao Liujiang	Chaoxian	Niah Cave	
0,1 MJ	Miao-hou-shan	Xuijyao		Felsmalereien lassen eine Besiedlung Australiens vor mehr als 0,16 MJ annehmen, jedoch ist dieses Datum umstritten
0,2 MJ	Dingcun	Tongzi Dali		
		Changyang Hexian		
		Yiyuan		
0,3 MJ	Jinnuishan	Jianshi		
		Yunxian EV 9001 EV 9002		
		Xihoudu		
0,4 MJ		Lantian 2	Sambungmahan	
0,5 MJ	Zhoukoudian IV, V	Yunxian Yunxi	Sangiran 13b, 18a, 19a, 20 Sangiran 10	Kedungbrubus
	Zhoukoudian II, III, VI, X, XI, XII Locality I	Chenjiawo (Lantian)	Sangiran 2,12,17	
0,7 MJ		Yuanmou	Sangiran 2,6 Sangiran 1b, 4	
1,0 MJ		Gongwangling (Lantian)	26, 31 Trinil	
1,5 MJ			Sangiran 5 (Pucangan Formation)	
1,8 MJ		Longgupo CV.939.1 CV.939.2	Modjokerto (Perning 1)	
			Datierungen javanischer Funde über 1 MJ sind äußerst umstritten	

Abb. 3: Zeittafel des Homininen-Fundmaterials aus dem Fernen Osten und Australasien. Die Positionen geben nur die ungefähre chronologische Zuordnung wieder (aus Henke & Rothe 1999).

~30000 Jahren verschwand, wobei das Wie und Warum die zentralen Fragen des sog. Neandertaler-Problems sind.

Die Auffassung, daß seit dem Mittelpleistozän mit *H. heidelbergensis* eine eigenständige, zu den Neandertalern führende Homininenlinie in Europa existierte, wird zunehmend akzeptiert. Im Oberpleistozän sollen sich die Neandertaler dann in den Nahen und Mittleren Osten ausgebreitet haben und in einigen Regionen (z.B. Mt. Carmel, Israel) sogar zeitweise mit dem frühen anatomisch modernen *H. sapiens* (HENKE 1990, 1992; Skhul-Qafzeh-Population) koexistiert haben. Es wurden jedoch erhebliche Zweifel an der anatomischen Modernität der Skhul-Qafzeh-Population geäußert (s.a. HENKE 1990).

Diese soll sich vor ca. 0,15 MJ aus archaischen *H. sapiens*-Formen Afrikas entwickelt haben und schließlich *via* Westasien nach Europa und in den Fernen Osten und nach Südostasien gelangt sein und dem Recent-African-Origin-Modell (RAO) zufolge die dort lebenden archaischen Bewohner, *H. neanderthalensis* respektive *H. erectus*, abgelöst haben.

Nach der RAO besteht die Ansicht, daß *H. erectus* eine Spezies war, die abseits der Hauptlinien der Homininen-evolution auf Asien beschränkt war. Wäre dies der Fall gewesen, müßten die modernen Populationen sich von einer anderen Linie ableiten, wahrscheinlich sogar alle-samt außerhalb von Asien. Dabei stellt sich die Frage, wie die für Java und China beschriebenen regionalen

Trends, die die Befürworter von graduellen Transformationstheorien im Sinne regionaler Kontinuität angeführt haben, entkräftet und alternativ erklärt werden könnten. ESR-Datierungen und massenspektrometrischen U-Serien-Datierungen von Bovidenzähnen aus den homininen-führenden Schichten von Ngandong und Sambungmac(h)an lassen für die aufgrund ihrer Morphologie als entwickelte Vertreter von *H. erectus* klassifizierten Fossilien aus Zentraljava ein durchschnittliches Alter von nur 27000 ± 3000 bis 53300 ± 4000 Jahre annehmen. Die Daten liegen 20000 bis 400000 (!) Jahre unter früheren Datierungen. Sofern sich die neue Datierung von SWISHER III et al. (1994) bestätigen sollte, wäre das zeitliche Überlappen von *H. erectus* mit anatomisch modernen Menschen in SO-Asien anzunehmen. Die extrem junge Datierung der Ngandong-Fossilien wäre aber nur dann als aufsehenerregend zu bezeichnen, wenn es sich bei den Solo-Menschen tatsächlich um einen *H. erectus* handeln würde, denn einige Untersucher dieses Materials sind sich diesbezüglich gar nicht sicher.

Analog zu den Problemen in Indonesien stellt sich die Frage nach Kontinuität oder Replacement aufgrund der evolutiven Sequenz der mittelpleistozänen chinesischen *Homo*-Bevölkerungen, denn auch das gegenüber dem Zhoukoudian-Material der Unterhöhle jüngere Fundmaterial aus Dali, Jinnuishan, Maba und Xujiayao weist Merkmalsausprägungen auf, die eine Zuordnung zum sog. »archaischen« *H. sapiens* oder gar einer moderneren *sapiens*-Form begründen, d.h. sie weisen offensichtlich ein abgestuftes Merkmalsmosaik von *H. erectus*- und *H. sapiens*- Kennzeichen auf.

Wenn man nicht nur für die archaischen Populationen Europas eine Sackgassenentwicklung annimmt, sondern auch für die asiatischen Bevölkerungen des Mittelpleistozäns eine direkte Vorfahrenschaft zu den im Oberpleistozän auftretenden unzweifelhaft modernen *H. sapiens*-Populationen bestreitet, bleibt nur noch Afrika als Ursprungskontinent des modernen Menschen und damit die zwingende Annahme einer Migration anatomisch moderner Menschen in die übrigen Regionen der Erde. Bei Gültigkeit der RAO ist mit mindestens zwei, wenn nicht sogar drei oder noch mehr großen Wanderungswellen (*H. ergaster*, *H. heidelbergensis*, *H. sapiens*) aus Afrika zu rechnen, während das multiregionale Evolutionsmodell mit nur einer sehr frühen Auswanderung aus Afrika und der Immigration früher Hominini nach Asien und Europa »auskommt«, was aber kleinere Wanderungswellen und demische Diffusionen in späteren Perioden keineswegs ausschließt, jedoch Speziationsprozesse (!).

Aus paläoökologischer Sicht konnte *Homo* diese Migrationen nur in enger Beziehung zu seinen potentiellen Beutetieren, seinen wichtigsten Nahrungsressourcen, durchführen, weshalb die sich aus der Großsäugergesellschaft ergebenden Indizien für die Erstbesiedlung Europas exemplarisch analysiert werden sollen.

Erstbesiedlung Europas nach den Indizien der Großsäugergesellschaft (von H. Hemmer, aus Henke & Rothe 1999, 332f.)

Infolge obligater, partieller Karnivorie, ohne die der frühe Mensch aus energetischen Gründen Landschaften mit Jahreszeitenwechsel der gemäßigten Zone nicht hätte erfolgreich besiedeln können, befand er sich grundsätzlich in einem engen Abhängigkeitsverhältnis zur Großfauna. Dies ist prinzipiell unabhängig davon, ob sein Fleischbedarf überwiegend durch eigene Jagd oder durch Diebstahl oder Raub von Beute der Großkarnivoren gedeckt wurde.

Als frühester sicherer Nachweis des Menschen am Rande Europas hat derzeit der Fund von Dmanisi im Kaukasus zu gelten, der jünger als 1,8 MJ, nach der Begleitfauna wohl aber älter als 1 MJ ist, also dem europäischen oberen Villafranchium und somit frühen Unterpleistozän zuzurechnen ist. Die Dolchzahnkatze (*Megantereon*), der von verschiedenen Autoren (MAREAN 1989; PALMQVIST et al. 1996) eine wesentliche Rolle als Fleischlieferant für den Menschen zugesprochen wird, ist in Dmanisi dem in europäischen Epivillafranchiumfaunen (Venta Micena, Provinz Granada, Spanien; Untermaßfeld bei Meiningen, Thüringen) vertretenen Evolutionsstadium zuzuordnen. Die Großfeliden dieser in der Zeit vor etwa 1 MJ zu datierenden Faunen zeigen wesentliche morphologische Änderungen gegenüber den jeweiligen Artvertretern des europäischen oberen Villafranchiums. Diese in Europa neuen Formen sind entweder mit solchen aus dem Unterpleistozän Chinas identisch (*Acinonyx pardnensis pleistocaenicus*) oder kommen ihnen in diagnostischen Merkmalen sehr nahe (*Megantereon cultridens*, *Homotherium crenatidens*; HEMMER 1999). Sie weisen auf einen Umbruch der gesamteuropäischen Großkarnivorenfauna zur Zeit des Wechsels vom oberen Villafranchium zum Epivillafranchium hin. In diese Zeit des ausgehenden oberen Villafranchiums fällt auch das Eindringen der Riesenhirsche (*Megaloceros*-Gattungsgruppe), ursprünglicher Bisonten, von Caprinen und Ovivovinen in die westlich europäischen Faunen, jeweils aus asiatischen Evolutionszentren (TORRE et al. 1992). Es entsteht in Europa ein mit Ausnahme des zur Überwindung geringerer mariner Barrieren fähigen Flußpferdes rein paläarktisches Großfaunengefüge.

Der Mensch ist im Osten (China seit der Wende Pliozän/unteres Pleistozän, Kaukasus unteres Pleistozän) integraler Bestandteil dieser Biozönose, wenn auch, im Blick auf die Fundhäufigkeit, offenbar in sehr geringer Populationsdichte. Die von den Ernährungsansprüchen der Feliden ausgehende Darstellung eines Szenarios der interspezifischen Hierarchie der Karnivoren und ihrer Beziehung zur Herbivorengesellschaft anhand der Fauna von Untermaßfeld als Referenzfauna des Epivillafranchiums (HEMMER 1999) läßt für den Menschen optimalen ökologischen Raum, soweit er über eine ausreichende Bedrohungskapazität verfügte, die ihm eine obere Position in der Karnivorengesellschaft ermög-

lichte. Die Existenz körperlicher Reste aus Venta Micena und kultureller Hinterlassenschaften aus Vallonet darf daher nicht als unerwartet gelten. Im Zuge der Großsäuger- und speziell Großkarnivorenverbreitung von Europa bis nach China vor etwa 1 MJ ist der Mensch eigentlich auch in Europa im Epivillafranchium als selbstverständlich zu betrachten. Die geografische Herkunft dieser Europa erstbesiedelnden Population ist keinesfalls auf den afrikanischen Raum zu beziehen, sondern auf ein asiatisches Ausbreitungszentrum. Asiatisch-afrikanische Faunenverbindungen, denen Austausch kosmopolitischer Großkarnivoren und wohl auch Dispersionsbewegungen des frühen Menschen zuzuordnen sind, fanden kaum später als im ausgehenden Pliozän statt (vor ca. 2,5 MJ). Später auf afrikanischen Fauneneinfluß beziehbare Großkarnivoren (*Panthera leo*, *Crocota crocuta*) tauchen in Europa erst wieder mit Beginn des Mittelpleistozäns (vor ca. 0,7 MJ) auf.

Zusammenfassung und Ausblick

Solange keine Entscheidung über die Gültigkeit des MRE oder des RAO vorliegt, was aufgrund diametral widersprüchlicher Standpunkte und des generellen Problems der Arterkennung kaum gelingen wird, sind die Ansichten über Migrationen der frühen Hominini äußerst kontrovers. Speziationsereignisse erfordern die physische Trennung vorher vorhandener Arten und die Unterbrechung fließender Kontakte zwischen ihren Komponenten. Isolation infraspezifischer Populationen ist daher eine Grundvoraussetzung für Speziation. Das Pleistozän war durch dramatische Klimawechsel und eustatische Meeresspiegelschwankungen und höchst essentielle Innovationen in der Menschheitsgeschichte geprägt, aber dieses optimale Szenario für Speziationen ist noch kein Beweis, daß diese während der letzten Million Jahre auch wirklich erfolgten. Die Grundausstattung für weltweite Migrationen besaßen offenbar bereits vor 1,8 MJ lebende Vertreter unserer Gattung. Alle Migrations-szenarien sind, solange sie sich auf die Interpretation der Variabilität des kargen Fossilreports stützen, höchst spekulativ. Ein Weg zur Verbreiterung der argumentativen Basis konnte die Einbeziehung tiergeographischer Befunde sein, wie in einem eigenen Exkurs demonstriert wurde.

»One needs to make the best of our tiny sample of life in the past, to be open to new discoveries and ideas, and to enjoy the pleasure of learning and changing.« (MCHENRY 1996, 86).

Anschriften der Verfasser:

Prof. Dr. Winfried Henke
Institut für Anthropologie, FB 21
Johannes Gutenberg-Universität
Saarstraße 21
D-55099 Mainz

Prof. Dr. Hartmut Rothe
Institut für Anthropologie
Universität Göttingen
Bürgerstraße 50
D-37073 Göttingen

Literatur

- BAKER, R. R. (1978): The Evolutionary Ecology of Animal Migration. Hodder and Stoughton, London, Sydney, Auckland, Toronto.
- CHEPKO-SADE, B. D. & Z. T. HALPIN (Hrsg.; 1987): Mammalian Dispersal Patterns. The Effects of Social Structure on Population Genetics. Chicago University Press, Chicago, London.
- FOLEY, R. A. (1984): Hominid Evolution and Community Ecology. Prehistoric Human Adaptation in Biological Perspective. Academic Press, London.
- GROVES, C. P. & V. MAZÁK (1975): An approach to the taxonomy of the Hominidae: gracile Villafranchium hominids of Africa. Can. Min. Geol. 20: 225–247.
- HEMMER, H. (1999): Die Feliden aus dem Epivillafranchium von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). In: R. D. KAHLKE (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil II. Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Mainz. Monographien.
- HENKE, W. (1990): Jungpaläolithiker und Mesolithiker. Habilitationsschrift FB Biologie, Univ. Mainz, Mainz (Microfiche).
- HENKE, W. (1992): Die Proto-Cromagnoiden – Morphologische Affinitäten und phylogenetische Rolle. Anthropologie 30: 1–36.
- HENKE, W. (1995): Spätpleistozäne und frühholozäne Hominidenmorphologie und Klima. In: H. ULLRICH (Hrsg.): Man and environment in the Palaeolithic. E. R. A. U. L. 62, Liège, pp. 111–136.
- HENKE, W. & H. ROTHE (1994): Paläoanthropologie. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- HENKE, W. & H. ROTHE (1995): *Homo erectus* – valides Taxon der europäischen Hominiden? Bull. Soc. Suisse d'Anthrop. 1: 15–26.
- HENKE, W. & H. ROTHE (1999): Stammesgeschichte des Menschen. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- LITTLE, M. A. & P. T. BAKER (1988): Migration and adaptation. In: C. G. N. MASCIE-TAYLOR & G. W. LASKER (Hrsg.): Biological Aspects of Human Migration. Cambridge Studies in Biological Anthropology. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 167–215.
- MAREAN, C. W. (1989): Sabertooth cats and their relevance for early hominid diet and evolution. J. Hum. Evol. 18: 559–582.
- MCHENRY, H. M. (1996): Homoplasy, clades, and hominid phylogeny. In: W. E. MEIKLE, F. C. HOWELL & N. G. JABLONSKI (Hrsg.): Contemporary Issues in Human Evolution. California Academy of Sciences, San Francisco. pp. 77–92.

- PALMQVIST, P., N. MARTINEZ & A. ARRIBAS (1996): Prey selection by terrestrial carnivores in a lower Pleistocene paleo-community. *Paleobiol.* 22: 514–534.
- PIANKA, E. R. (1983): *Evolutionary Ecology*. 3rd Edition. Harper & Row, Publishers, New York.
- RIGHTMIRE, G. P. (1998): Human Evolution in the Middle Pleistocene: The Role of *Homo heidelbergensis*. *Evolutionary Anthropology* 6: 218–227.
- SCHRENK, F. (1997): *Die Frühzeit des Menschen. Der Weg zum Homo sapiens*. Verlag Ch. Beck, München.
- SWISHER, III C. C., W. J. RINK, S. C. ANTÓN, H. P. SCHWARCZ, G. H. CURTIS & A. SUPRIJO (1996): Latest *Homo erectus* of Java: Potential contemporaneity with *Homo sapiens* in Southeast Asia. *Science* 274: 1870–1874.
- TATTERSALL, I. (1998): Becoming Human. *Evolution and Human Uniqueness*. Harcourt Brace & Comp, New York, San Diego, London.
- TORRE, D., G. FICCARELLI, F. MASINI, L. ROOK & B. SALA (1992): Mammal dispersal events in the early Pleistocene of western Europe. *Cour. Forsch. Senckenb.* 153: 51–58.
- WEISS, K. M. (1988): In search of past times: gene flow and invasion in the generation of human diversity. In: C. G. N. MACSIE-TAYLOR & G. W. LASKER (Hrsg.): *Biological Aspects of Human Migration*. Cambridge Studies in Biological Anthropology. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 130–166.
- WIJSMAN, E. M. & L. L. CAVALLI-SFORZA (1984): Migration and genetic population structure with special reference to humans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 279–301.