

Unsere Vorfahren

Crashkurs und Update

Korrespondenzadresse

Prof. Dr. Dr. Manfred Spitzer
Universität Ulm
Leimgrubenweg 12–14
87054 Ulm, Deutschland

Bibliografie

Nervenheilkunde 2021; 40: 492–510
DOI 10.1055/a-1389-6941
ISSN 0722-1541
© 2021. Thieme. All rights reserved.
Georg Thieme Verlag KG, Rüdigerstraße 14,
70469 Stuttgart, Germany

Zusammenfassung

Noch vor etwa 20 Jahren stellte man sich die Entstehung des Menschen als eine relativ gradlinige Entwicklung vor, die mit dem gemeinsamen Vorfahren von uns und den Schimpansen vor etwa 7 Millionen Jahren begann und mit uns, dem *Homo sapiens* aufhörte. Dem ist nicht so, wie Funde aus dem letzten halben Jahrhundert und groß angelegte Untersuchungen und Vergleiche von Genen vieler heutiger Menschen, sowie einiger historischer und prähistorischer Menschen, in den vergangenen 10 Jahren zeigten. Vor 4–2 Millionen Jahren gab es affenartige Wesen, die *Australopithecine* (Singular: *Australopithecus*) und vor 2,5 Millionen Jahren die ersten Vertreter der Gattung Mensch (*Homo*). Bis 2 Millionen Jahre reicht das Alter der Funde von *Homo erectus* zurück, dessen Gehirnvolumen im Laufe von mehr als einer Million Jahren dann von 800 cm³ auf 1200 cm³ zunahm und der dem modernen Menschen schon sehr ähnlich war. Vor 2 Millionen Jahren verbreitete er sich aus Afrika heraus nach Europa und Asien, wo der *Neandertaler* (in Europa) und der *Denisovan-Mensch* (in Asien) sich aus ihm vor etwa 400 000 Jahren entwickelt hatten. Vor etwa 200 000 Jahren entstand aus *Homo erectus* in Afrika *Homo sapiens* und wanderte vor etwa 50 000 Jahren nach Europa und Asien. Diese 3 Gruppen zeugten Nachkommen miteinander, sodass die Gene des *Neandertalers* vor allem in Europa und die des *Denisovaners* vor allem in Asien noch heute in der Bevölkerung zu finden sind. Durch genetische Analysen gelang innerhalb des vergangenen Jahrzehnts die Rekonstruktion der Ausbreitung des heutigen Menschen in einem noch vor 20 Jahren unvorstellbarem Detailreichtum. Die Konsequenzen dieser Erkenntnisse reichen mittlerweile bis hinein in die personalisierte Medizin und werden uns noch lange beschäftigen.

Die *Paläontologie* (altgriechisch *palaiós*: „alt“, *óntos*: „seiend“ und *logos*: „Wort“) ist die „Wissenschaft vom alten Kram“, den man ausgräbt (lateinisch *fossilis*: „ausgegraben“) und bei dem es sich um die körperlichen Überreste von Pflanzen und Lebewesen sowie sonstige Zeugnisse (z. B. Fußspuren) handelt. Diese Wissenschaft von allem, was älter ist als 10 000 Jahre, ist mit etwa 150 Jahren selbst vergleichsweise jung, denn die Geschichtsschreibung, die sich auf die Zeit danach bezieht, gibt es schon seit etwa 2500 Jahren. Die *Paläoanthropologie* untersucht die Entstehung des Men-

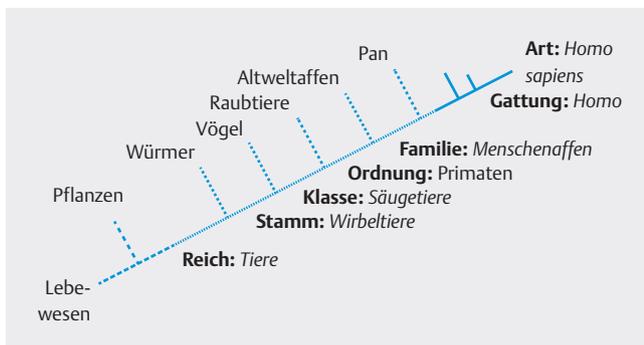
schen im Laufe der Evolution, ausgehend von, und eingebettet in, die Evolution der Primaten. Mit Antworten auf die Frage „Wie entstanden wir?“ trägt sie zum Selbstverständnis des Menschen bei, also zur Frage „Wer sind wir?“ [37]. Zahlreiche neue Fossilienfunde und vollkommen neue Untersuchungsmethoden aus anderen Wissenschaften haben zu erheblichen Fortschritten, komplexen Überlegungen und einer Vielzahl neuer Erkenntnisse geführt.

Insbesondere die Genetik und die Möglichkeit der genetischen Untersuchung von Fossilien, prähistorischen und historischen Menschen aus Gräbern, sowie die breite Untersuchung des Genoms von Menschen weltweit haben zu überraschenden Erkenntnissen geführt. Wenn kein Erbgut mehr zu finden ist, kann die Analyse von Proteinen in oder an fossilen Zähnen und Knochen noch weitere Erkenntnisse liefern und die Daten ergänzen. Mittlerweile gelang es sogar, Archäologie ohne Funde, also buchstäblich nur mit „Dreck“ aus bekannten Fundstellen von Fossilien zu betreiben [88, 104]. Durch die Analysen von aDNA (*ancient DNA*) unserer nächsten Verwandten und historischer Vorfahren wurde es im vergangenen Jahrzehnt möglich, den Stammbaum und die Verbreitung des heutigen Menschen in einem nie dagewesenen Detailreichtum zu beschreiben [49, 73, 95].

Australopithecus: Der „südliche Affe“

Vor 7–8 Millionen Jahren¹ lebte in Afrika der gemeinsame Vorfahre von Menschen und den heutigen Schimpansen (Gattung *Pan*, bestehend aus den Arten Schimpanse und Zwergschimpanse, auch Bonobo genannt; ► **Abb. 1**). Aus ihm heraus entwickelten sich Vormenschen, die vor etwa 4–2 Millionen Jahren lebten. Das erste Skelett von ihnen wurde im Jahr 1925 gefunden. Man bezeichnete sie als *Australopithecus*, was (aus dem Altgriechischen) übersetzt „südlicher Affe“ bedeutet. Deren Name ist so schwer auszusprechen, dass viele einfach nur von „Lucy“ reden. Die Größe (ca. 130 cm) und Form (längere Arme, kürzere Beine) von *Australopithecus* lag irgendwo zwischen Affe und Mensch (► **Abb. 3**). Ihre

1 Man sprach früher immer von 5-7 Millionen Jahren, jedoch genauere Untersuchungen zu Generationszeiten legen einen etwas älteren Split-Punkt nahe [52].



► **Abb. 1** Übersicht zur Evolution bis zum Auftreten der Gattung *Homo* vor gut 2,5 Millionen Jahren. Von links unten nach rechts oben verläuft (nicht im linearen Maßstab) die Zeit, aber vor allem auch die zunehmende Genauigkeit der begrifflichen Einordnung (ein Reich enthält viele Stämme, diese wiederum viele Klassen, diese viele Ordnungen usw.). Oberhalb der schrägen Linie sind jeweils Alternativen zu den fett gedruckten systematischen Begriffen bzw. weitere Repräsentanten der kursiv gedruckten Begriffe angegeben, um die Orientierung zu erleichtern. Hinter den fett gedruckten Allgemeinbegriffen ist die Hierarchie der Einordnung des Menschen mit den entsprechenden Begriffen systematisiert. So gehört die Familie der Altweltaffen – neben den Menschenaffen – zur Ordnung der Primaten. Zur Gattung *Pan* gehören die Schimpansen und die Zwergschimpansen (Bonobos).

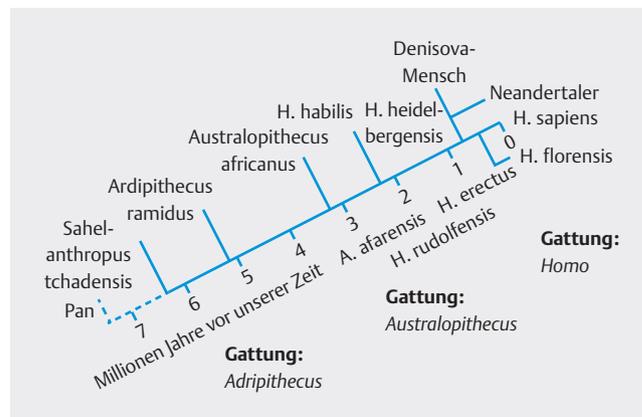
Vielfalt wurde mittlerweile einer ganzen Reihe von (allesamt ausgestorbenen) Arten zugeordnet, und so spricht man vom *Australopithecus afarensis*, *afarensis*, *anamensis*, *bahrelghazali*, *deyiremeda*, *garhi* und *sediba* [84, 108].

Der unter dem Namen „Lucy“ bekannteste Fund – im heutigen Äthiopien – stammt aus dem Jahr 1974. Es handelt sich wahrscheinlich um ein gerade einmal 107 cm großes, etwa 25 Jahre altes weibliches Individuum der Art *Australopithecus afarensis*, das vor 3,2 Millionen Jahren lebte. Nach der Form des Skeletts, vor allem der Arme, Beine und Füße und nach dem Fund von 3,6 Millionen Jahre alten fossilen Fußspuren bei *Laetoli* im Norden von Tansania, die ebenfalls *Australopithecus afarensis* zugeschrieben wurden [53], geht man davon aus, dass Lucy einerseits schon aufrecht ging wie die heutigen Menschen, andererseits aber dennoch viel Zeit in Bäumen verbracht haben muss, weil ihre Arme vergleichsweise kräftig waren und sich gut zum Hangeln eigneten [77].

Homo – die ersten Menschen

Zur Gattung „Mensch“ (*Homo*) gehört der 1960 im heutigen Tansania entdeckte *Homo habilis* (► **Abb. 2**). Das lateinische Wort „habilis“ bedeutet „begabt“ bzw. „geschickt“, und diese Bezeichnung wurde gewählt, weil es sich einerseits zwar um einen noch sehr kleinen (Körpergröße: 1–1,2 Meter) und evolutionär sehr frühen Menschen handelte (vor 2,3 Millionen Jahren), bei dem jedoch erstmalig der Gebrauch von Steinwerkzeugen vorlag. Mit dem Werkzeuggebrauch, den man schon von anderen Funden her kannte, wurde die neue Gattung „Mensch“ gerechtfertigt.

Schon vor 2,5–2,3 Millionen Jahren, also noch früher als der *Homo habilis* lebte der *Homo rudolfensis*, der allerdings erst im Jahr 1991 im heutigen Malawi entdeckt bzw. gefunden wurde [118, 119]. Er war mit einer Körpergröße von 1,3–1,5 Metern deutlich

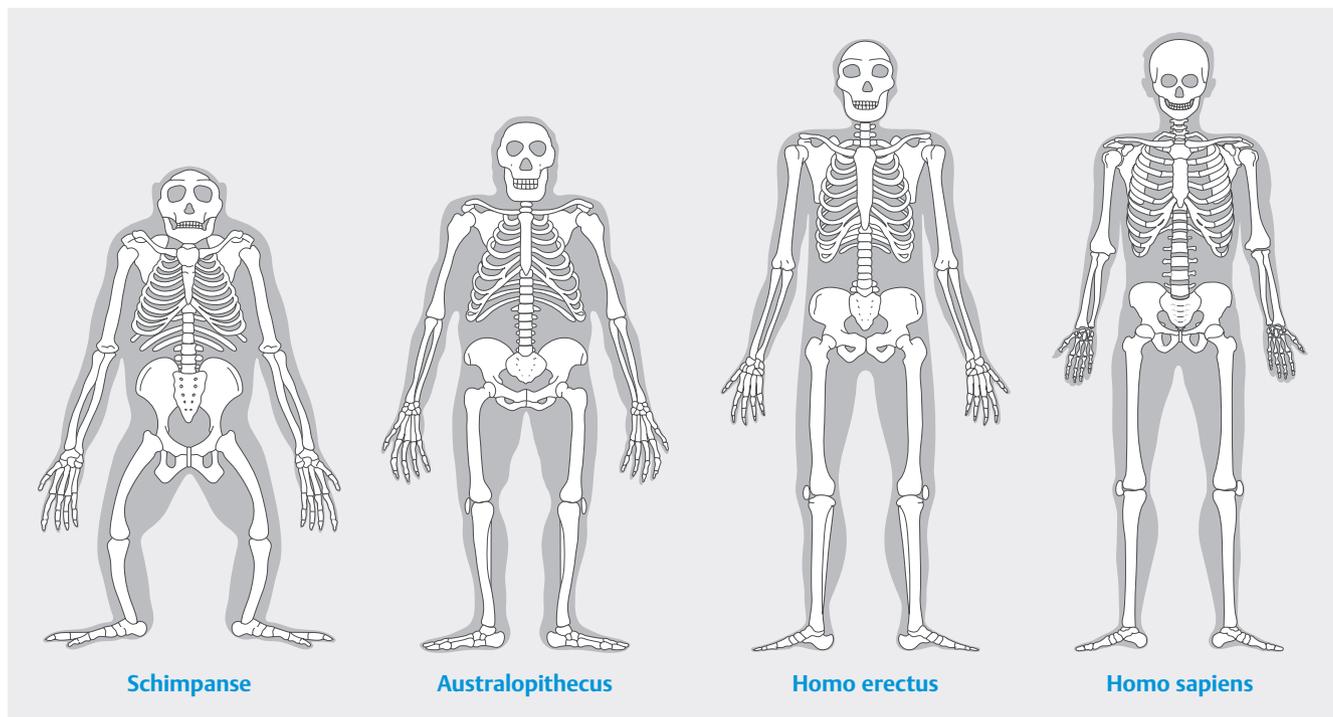


► **Abb. 2** Übersicht zur Evolution des heutigen Menschen im Lauf der vergangenen 7–8 Millionen Jahre. Von links unten nach rechts oben verläuft die Zeit (keine zunehmende begriffliche Spezialisierung). Vieles ist noch im Fluss: Ob die Gattung *Sahelanthropus* (deren Vertreter *Sahelanthropus tchadensis* hier ganz links aufgeführt ist) zu unseren Vorfahren gehört, wird diskutiert. *Ardipithecus* ist eine von Tim White und Mitarbeitern im Jahr 1994 erstmals beschriebene Gattung der Primaten aus der Familie der Menschenaffen (in der Erstbeschreibung noch der Gattung *Australopithecus* zu geordnet; von den gleichen Autoren ein Jahr später in einem Corrigendum als neue Gattung bezeichnet), die vor rund 6–4 Millionen Jahren in Äthiopien gelebt hat [106]. Die Art *Ardipithecus ramidus* (hier ebenfalls als Seitenlinie dargestellt) gehört möglicherweise auch zu unseren ältesten bekannten direkten Vorfahren, *Australopithecus africanus* und *Homo habilis* dagegen nach gegenwärtigem Stand nicht.

größer als der *Homo habilis* und besaß auch ein größeres Hirnvolumen. Nach Körpergröße, Gehirngröße und Alter würde man heute *Homo rudolfensis* als den ersten Vertreter der Gattung *Homo* betrachten, denn er lebte früher und erscheint weiter entwickelt gewesen zu sein als *Homo habilis*. Da bei ihm allerdings bislang kein Werkzeuggebrauch nachgewiesen wurde (und dieser das Kriterium für die Gattung *Homo* darstellte), passen die Teile dieses Puzzles noch nicht genau zusammen. Dennoch lässt sich mit ziemlicher Sicherheit sagen, dass die Gattung Mensch in Afrika vor 2,5 Millionen Jahren entstanden war.

Homo erectus

Beim *Homo erectus* handelt es sich um eine ausgestorbene Art der Gattung *Homo*, aus der sich unsere Vorfahren in Europa, Asien und Afrika getrennt voneinander entwickelten [1]. Die ältesten Funde stammen aus Afrika und sind 2 Millionen Jahre [39]. *Homo erectus* lebte über einen sehr langen Zeitraum bis zuletzt auf Java vor gut 100 000 Jahren [75]. Wie in ► **Abb. 3** zu sehen, war er dem heutigen Menschen (*Homo sapiens*) mit einer Körpergröße von 1,7 Metern und einem Gehirnvolumen, das sich über Jahrhunderttausende von 800–1200 cm³ entwickelte, schon sehr ähnlich. Wie der Name sagt, ging er aufrecht auf 2 vergleichsweise langen Beinen [5], konnte auch rennen und lebte unter anderem von der Jagd. Die Anatomie der Schulter des aufrechten Menschen ermöglichte den Speerwurf. Er kooperierte dabei mit Artgenossen, musste daher auch über höhere, d. h. komplexere soziale Fähigkeiten verfügen und wahrscheinlich auch über eine einfache Sprache. Auch



► **Abb. 3** Gegenüberstellung des Körperbaus des heutigen Schimpansen (dessen mit uns gemeinsamer Vorfahre vor 7 Millionen Jahren lebte), mit dem Körperbau von *Australopithecus* (ausgestorben, lebte vor 4 bis vor 2 Millionen Jahren) und *Homo erectus* (ausgestorben, lebte vor 2 Millionen bis vor 70000 Jahren) sowie des seit 200000 Jahren die Erde bevölkernden *Homo sapiens* (nach Daten aus [116]).

seine Werkzeuge waren komplexer als die von *Homo habilis*. Aufgrund seiner körperlichen, psychischen und sozialen Fähigkeiten verbreitete *Homo erectus* (bzw. sein unmittelbarer Vorläufer) beginnend vor etwa 2 Millionen Jahren die Gattung *Mensch* aus Afrika heraus nach Europa und Asien (► **Abb. 4**).

In Europa stammte von ihm zunächst der *Homo heidelbergensis* (vor 800 000 bis vor 400 000 Jahren) ab, aus dem heraus sich ab vor etwa 500 000 Jahren der *Neandertaler* in Europa entwickelte. Deutlich früher geschah in Asien unabhängig davon die Entwicklung eines nach neuen Erkenntnissen sehr weit verbreiteten Menschen, des *Denisovaners*, beginnend vor etwa 850 000 Jahren, auch aus *Homo erectus* heraus, und unabhängig von Europa. In Indonesien entwickelten sich aus ihm auf den Inseln Flores und Luzon der *Homo floresiensis*, ein Zwergmensch, der erst vor etwa 50 000 Jahren ausstarb, und der *Homo luzonensis*. In Afrika entstanden aus dem *Homo erectus* unsere direkten Vorfahren, der *Homo sapiens* (► **Tab. 1**), wobei es auch dort weitere „Nebenlinien“ gab (*Homo naledi*).

Im Jahr 2001 wurde in Dmanisi im heutigen Georgien ein 1,8 Millionen Jahre alter Schädel mit Unterkiefer gefunden, der eigentlich nach Afrika gehört hätte. Mit einem Gehirnvolumen von 600 cm³ steht er zwischen *Homo habilis* bzw. *Homo rudolfensis* und dem *Homo erectus*, dessen erstes Auftreten in Afrika 200 000 Jahre älter ist als der *Homo georgicus*, wie er seit dem Jahr 2002 genannt wird. Er steht also entwicklungsgeschichtlich zwischen 2 Arten, die in Afrika lebten, war aber (schon) nach Kleinasien gewandert. Der Fund könnte bedeuten, dass *Homo erectus* sich schon auf Wanderschaft befand (► **Abb. 4**) oder sogar, dass *Homo habilis* bzw. *rudolfensis* bereits zuvor, also vor mehr als 2 Millionen Jahren Afrika verlassen hatten, „sich in Westasien zu *Homo erectus* [entwickel-

ten] und vor weniger als 2 Millionen Jahren als ebendieser wieder nach Ostafrika [zurück einwanderte]“, wie Sandrock und Schrenk [78] formulieren. Mit jedem neuen Fund werden zwar manche Fragen geklärt, vor allem jedoch wird die Geschichte² komplizierter.

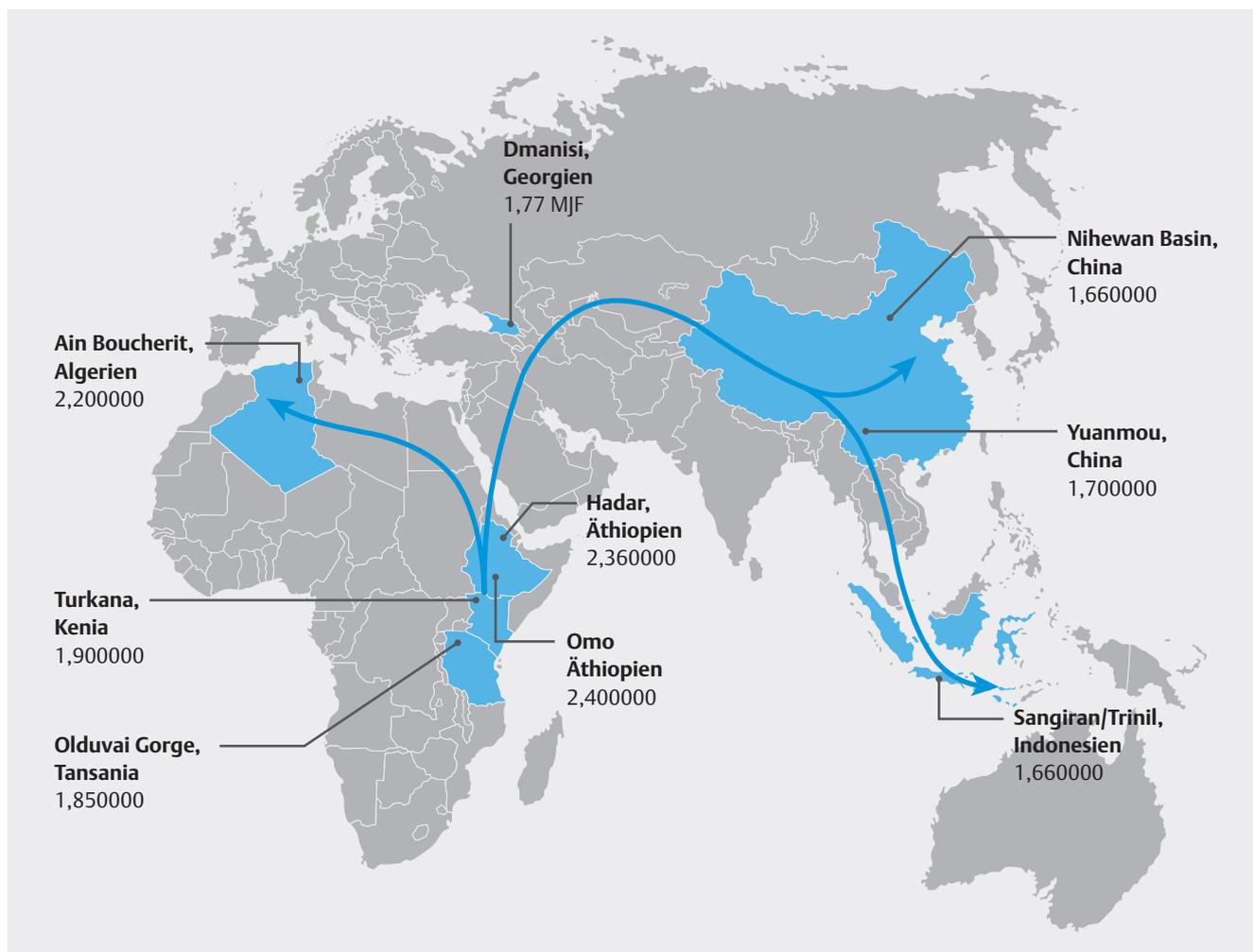
Fest steht, dass *Homo erectus* schon vor 1,6–1,7 Millionen Jahren in Asien und Indonesien angekommen war. *Homo erectus*-Funde aus dem frühen 20. Jahrhundert („Java-Mensch“, „Peking-Mensch“) führten daher auch zur These, dass der Mensch in Asien entstanden sei (Out of Asia hypothesis). Gemäß der *Out-of-Africa*-Hypothese kam es dagegen vor etwa 50 000 Jahren zu einer Verbreitung des *Homo sapiens* aus Afrika heraus, über den Nahen Osten (den „fruchtbaren Halbmond“; ► **Abb. 5**) nach Europa und Asien. So wundert auch nicht, dass man die ältesten unter unseren direkten Vorfahren in dieser Gegend vermutet. Mittlerweile konnte genetisch nachgewiesen werden, dass auf der arabischen Halbinsel und um sie herum die Nachkommen der frühesten Abspaltung vom europäischen Menschen wohnen [76]. Ihr Genom enthält daher mit 2,6% einen eher geringen Neandertaler-Anteil.

Was stimmt nun: „Out of Asia“ oder „Out of Africa“? – Beides oder nichts davon, denn es war vor allem eines: noch komplizierter.

Homo heidelbergensis

Im Jahr 1907 wurde ein Unterkiefer in einer Kiesgrube im Ort Mauer am Flüsschen Elsenz (mündet 10 km flussaufwärts von Heidelberg in den Neckar) gefunden, der zusammen mit einer ganzen Reihe weiterer Funde aus anderen europäischen Ländern (Frankreich, Gi-

2 „Geschichte“ meint hier ganz bewusst sowohl das, was man heute gern als „Narrativ“ bezeichnet, als auch „Historie“.



► **Abb. 4** Der *Homo erectus* (bzw. sein unmittelbarer Vorläufer) wanderte buchstäblich bis ans Ende der Welt. Angegeben sind die Namen der Fundorte und die Datierung der Funde vor der Jetztzeit (nach Daten aus [28]).

braltar, Griechenland, Italien, Spanien, Südengland) als *Homo heidelbergensis* bezeichnet wird. Dieser lebte vor 800 000–400 000 Jahren und war mit einem Gehirnvolumen von 1400 cm³ und einer Körpergröße von 1,6–1,7 m uns heutigen Menschen schon sehr ähnlich. Er jagte in kleinen Gruppen mit hölzernen Speeren [20, 99, 100] auch größere Tiere (Wildkatzen, Pferde, Großwild) und begrub die Toten, auch mit Grabbeigaben. Die in diesem Text (► **Tab. 1**) angeführten Zeiten können nur Näherungswerte darstellen, denn nichts in der Evolution geschieht in einem Augenblick. Damit vor 400 000 Jahren *Neandertaler* in Europa und *Denisovaner* in Asien leben konnten, mussten sie sich vorher entwickelt und vom *Homo heidelbergensis* sowie voneinander getrennt haben. Dies bedeutet jedoch nicht, dass sich ihre Verbreitungsgebiete später nicht wieder überlappten und es damit zu Kontakten kam.

Mittlerweile wurde eine ganze Reihe von *Homo-heidelbergensis*-Funden über ganz Europa hinweg – neben Deutschland (in Baden-Württemberg: Reilingen, Steinheim an der Murr; in Thüringen: Bilzingsleben, Ehringsdorf) in Spanien, Frankreich, Ungarn, Italien, Griechenland sowie in Israel und Marokko – beschrieben [16, 120]. In Südengland beispielsweise wurde 1993 in Boxgrove, West Sussex, nahe der Südküste Englands, vom Archäologen Mark Roberts und seinem Team vom Institute of Archaeology am University Col-

lege London ein 500 000 Jahre altes Fossil entdeckt, das *Homo heidelbergensis* zugeordnet wird [92]. Vom *Boxgrove Man*, dem bislang ältesten menschlichen Fossil, das jemals in Großbritannien entdeckt wurde, gibt es nur 2 Stücke der Tibia (Schienbein) und 2 Zähne. Man weiß sehr wenig über diesen Mann, bei dem nicht einmal ausgeschlossen werden kann, dass es sich um eine stark gebaute Frau (ungefähr 40 Jahre alt, 1,8 Meter groß) handelt.

Exkurs: Paläogenetik

Die Paläogenetik, ein mit etwa 35 Jahren recht junges Teilgebiet der Genetik, befasst sich mit der genetischen Information verstorbener Lebewesen, was sowohl durch die Analyse genetischer Proben aus Funden erfolgt als auch durch Rekonstruktion genetischer Informationen aus der Vergangenheit mittels Daten von lebenden Organismen. Anders als der Name suggeriert, kann es sich bei den Funden sowohl tatsächlich um Fossilien aus der Steinzeit handeln, aber auch um prähistorische oder historische Überreste jüngerer Zeit (von „Özi“ und Mumien über mittelalterliche und sogar neuzeitliche Gräber). Im Jahr 1984 wurde erstmals anhand einer Museumsprobe die Sequenz der mitochondrialen DNA aus getrockneter Skelettmuskulatur einer 1883 ausgerotteten Zebra-Art (genannt

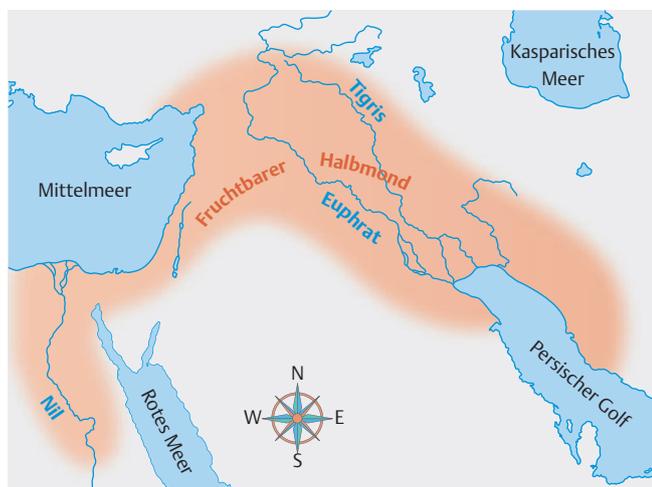
► **Tab. 1** Biologische Merkmale unserer Vorfahren.

Wer	Wann (Alter in Jahren)	Wo	Gehirnvolumen (cm ³)	Wesentliche Merkmale
Australopithecus	4–2 Millionen	Afrika	400–550	Erstmals aufrechter Gang, lange Arme, Pflanzen als Nahrung, große Backenzähne und Kaumuskel, Schlaf auf Bäumen; mit 110–130 cm relativ klein
Homo (oder Australopithecus) habilis	2,3–1,6 Millionen	Afrika	600–700	Erstmals Gebrauch einfacher Werkzeuge; Opposition des Daumens; mit 100–120 cm relativ klein
Homo rudolfensis	2,8–1,8 Millionen	Afrika	700–750	Mit 130–150 cm deutlich größer als Australopithecus
Homo georgicus	1,8 Millionen Jahre	Georgien	600	Ältester Fund eines Vertreters der Gattung Homo außerhalb Afrikas.
Homo erectus	2 Millionen-70000	Afrika, Asien	800–1200	Existierte von allen Arten der Gattung Homo am längsten (knapp 2 Millionen Jahre); 140–180 cm groß; nutzte das Feuer, ernährte sich auch von Fleisch
Homo heidelbergensis	800000–400000	Mitteleuropa, Nordafrika, naher Osten	1100–1400	Neben Steinwerkzeugen auch Holzspeere zur Jagd von größeren Tieren; erste Grabbeigaben; 160 cm groß, in Gruppen lebend
Homo neanderthalensis	400000–30000	Europa, West- und Zentralasien	1200–1750	160 cm groß; Holzspeere mit Steinspitzen, durch Birkenpech befestigt; Feuer diente damit auch zur Werkzeugherstellung. Jagd von größeren Tieren (Mammuts, Bären, Nashörner); vielfältige Nahrung; Kleidung (Tierfelle) gegen Kälte; Bestattung von Toten, Grabbeigaben
Denisovan-Mensch	400000–30000	Asien	unbekannt	Große Backenzähne, wahrscheinlich auch größer als H. sapiens; Schmuck
Homo floresiensis	bis 60000	Flores, Indonesien	417	Bemerkenswert kleiner (etwa 1 Meter) Vertreter der Gattung Homo. Einfache Steinwerkzeuge, jagte zwergwüchsige Verwandte des Elefanten (Stegodon)
Homo luzonensis	vor 67000	Luzon, Indonesien	unbekannt	Ähnlich wie Homo floresiensis, kleinere Zähne als Homo sapiens, Anpassungen an das Leben auf Bäumen
Homo sapiens	200000 bis heute	weltweit	1450	Gesellschaften, Kultur, Wissenschaft. Älteste Grabstätte in Afrika vor 78300 Jahren; älteste Schmucksteinsammlung vor 105000 Jahren; ältester Körperschmuck vor 75000 Jahren

„Quagga“) publiziert. Die Autoren dieser Arbeit beendeten ihre Arbeit mit dem Satz: „Sollte es sich herausstellen, dass DNA ganz allgemein lange Zeit überdauern kann, dürften so unterschiedliche Wissensgebiete wie die Paläontologie, Evolutionsbiologie, Archäologie und Forensik davon profitieren“³ [40]. Ein Jahr später veröffentlichte Svante Pääbo, der das Fachgebiet mittlerweile über mehr als zweieinhalb Jahrzehnte wie kein anderer geprägt hat und zuweilen als Begründer der Paläogenetik bezeichnet wird, eine Arbeit über die Isolierung und Klonierung von DNA aus einer 2400 Jahre alten ägyptischen Kindermumie aus dem Berliner Pergamon-Museum. Er musste Material von 23 Mumien auswerten, um bei einer von ihnen mit einem DNA-Strang von 3400 Basen fündig zu werden. Am Ende dieser Arbeit spricht der Autor davon, dass die Ergebnisse zur Hoffnung Anlass geben, systematisch auf archäologische Funde übertragen werden zu können [62].

3 „If the long-term survival of DNA proves to be a general phenomenon, several fields including palaeontology, evolutionary biology, archaeology and forensic science may benefit.“

Das Wort „Paläogenetik“ und die Idee dahinter sind älter als die genannten Publikationen und gehen zurück auf einen Artikel des Doppelnobelpreisträgers Linus Pauling (1901–1994) und des Evolutionsbiologen Emile Zuckerkandl (1922–2013), der schon im Jahr 1963 publiziert worden war [65]. Dort deklinieren die beiden Autoren nicht nur den Gedanken am Fall des menschlichen Hämoglobins und dessen vermutlicher evolutionärer Entstehung durch, sondern entwerfen gleich die ganze Wissenschaft in beeindruckender seherischer Klarheit. Man werde nicht nur Gene in Fossilien untersuchen können, sondern diese auch anhand der Gene lebender Organismen rekonstruieren können. Dann werde man diese Gene und deren Genprodukte synthetisieren, um daraus Rückschlüsse auf die Lebensbedingungen und die Lebensweisen nicht mehr lebender Organismen zu ziehen. „Sofern ein Fossilienbestand vorhanden ist, wird das Wissen über die Organismen weit über das hinausgehen, was bisher für möglich gehalten wurde. Wir werden sogar bedeutsame Informationen zu Lebensformen erhalten, von denen



► **Abb. 5** Man spricht so oft vom *Fruchtbaren Halbmond*, aber wo der genau ist und warum er so heißt, ist den Wenigsten geläufig. Die Sichel „liegt“ mit ihren Spitzen am Nil und am Persischen Golf, wie ein umgekehrtes „u“, dessen Bogen die südliche Türkei streift.

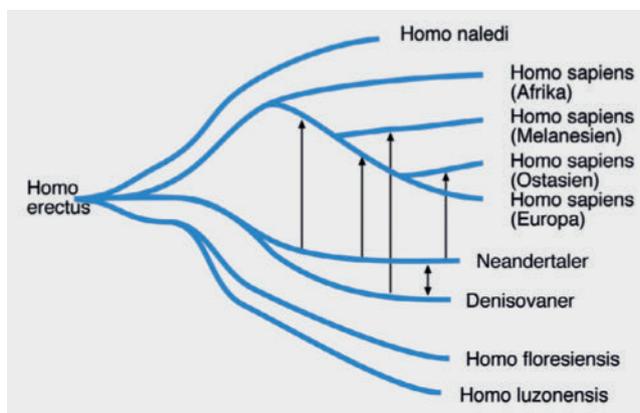
es keinerlei Fossilien gibt...“⁴, schreiben die Autoren [65, S. 15] über die Paläogenetik 20 Jahre bevor es diese Wissenschaft überhaupt gab. Wie recht sie mit ihrer Prognose hatten, begann sich in den 1980er-Jahren zu zeigen. Damals begannen Wissenschaftler damit, kein geringeres Problem zu lösen als das von Eva und Adam.

Eva und Adam

Anfang der 1980er-Jahre war das gesamte menschliche Genom noch längst nicht entschlüsselt. Durch die Analyse von Unterschieden bei einzelnen Genen sowie durch die Entschlüsselung der menschlichen mitochondrialen DNA gelangte man damals jedoch bereits zu erstaunlichen Entdeckungen. Die Mitochondrien – die „Kraftwerke“ in allen tierischen Zellen⁵ – haben ihr eigenes Genom, d. h. ihr genetischer Bauplan ist nicht im Zellkern, sondern in den Mitochondrien selbst (d. h. in einem Typus von Organellen) in den Körperzellen vorhanden. Eine Zelle in der Leber beispielsweise enthält etwa 500–2000 Mitochondrien, je nachdem, wie viel Energie gerade gebraucht wird. So können diese Organellen zwischen 20% und 80% des Gesamtvolumens ausmachen. Die mitochondriale DNA (mtDNA) ist zwar klein (16 569 Basenpaare kodieren 13 Proteine), aber in vergleichsweise größeren Mengen in jeder Körperzelle vorhanden als das übrige nur im Zellkern gespei-

4 „When a fossil record is available, knowledge about the organisms will go far beyond what so far has been believed possible. Important information will also be provided about forms that have left no fossil record whatsoever...“

5 Mitochondrien waren wahrscheinlich früher frei lebende Bakterien, die von mehr als einer Milliarde Jahren von Zellen aufgenommen wurden und seither in einer Symbiose mit ihnen leben. Im Gegensatz zur üblichen Symbiose (was übersetzt „Zusammenleben“ heißt), bilden die Mitochondrien keine Gemeinschaft, sondern leben als „Endosymbionten“ in ihnen. Dies hat in der langen evolutionären Entwicklung dieser Symbiose dazu geführt, dass die Zelle einige Stoffwechselfunktionen des Bakteriums übernommen hat, das für sich allein nicht mehr lebensfähig wäre.



► **Abb. 6** Stammbaum von, und Gen-Austausch zwischen unseren Vorfahren (nach Daten aus [105] und ergänzt).

cherte Erbgut. Dieses wird als nukleäre DNA bezeichnet (lateinisch: nucleus – Kern) und besteht aus etwa 3,2 Milliarden Basenpaaren (das ist etwa 200 000-mal mehr als die mtDNA), die 20 000 Proteine kodieren und vor allem auch regulieren. Die mtDNA ist daher leichter zu finden und zu untersuchen als die nukleäre DNA – auch in Fossilien.

Eine Eizelle ist grundsätzlich viel größer als eine Samenzelle⁶. Eine menschliche Eizelle enthält etwa 200 000–300 000 Mitochondrien, eine Samenzelle dagegen nur etwa 50–100. Diese werden gleich zu Beginn der Teilung der Eizelle nach der Befruchtung in 2 und dann in 4 Tochterzellen abgebaut, sodass die mütterlichen Mitochondrien an die Nachkommen weitergegeben werden. Geschwister haben daher die gleiche mtDNA, weswegen auch Krankheiten, die auf mutierten mitochondrialen Genen beruhen, nur über die Mutter an alle Kinder vererbt werden. In unserem Zusammenhang ist von Bedeutung, dass man aus diesem Grund mit mtDNA weibliche Abstammungslinien nachverfolgen kann. So wurde bereits im Jahr 1987 ein Stammbaum des Menschen aus der mtDNA (durch Bestimmung sogenannter Restriktionslängenpolymorphismen⁷) von 147 Menschen aus aller Welt [18] und 7 unterschiedliche „Äste“ sowie der Ort (Afrika) und die etwaige Zeit (vor 175 000 Jahren) der „mitochondrialen Eva“ identifiziert, d. h. der Mutter aller heute lebenden Frauen. Später wurde das Alter der „mitochondrialen Eva“

6 Dies ist übrigens kein empirischer Befund, sondern *definitionsgemäß* der Fall. Wer glaubt, das Geschlecht eines Individuums werde durch das Geschlechtschromosom (beim Menschen X oder Y) festgelegt, der irrt. Welches von 2 sich geschlechtlich fortpflanzenden Lebewesen das Männchen und welches das Weibchen ist, ist vielmehr durch die Größe der jeweils beigetragenen Geschlechtszellen (Gameten) bestimmt: Die größere von beiden wird „Eizelle“ und das diese beitragende Individuum „weiblich“ genannt, die kleinere von beiden wird „Samenzelle“ und der Produzent „männlich“ genannt. „Weiblich“ ist damit – ganz allgemein bei Pflanzen und Tieren – per Definition das Individuum, das den höheren Beitrag (Verhaltens- und Evolutionsbiologen sprechen auch von „Investment“) leistet.

7 Der Restriktionslängenpolymorphismus, auch Restriktionsfragmentlängenpolymorphismus genannt, ist auch unter der Bezeichnung „genetischer Fingerabdruck“ bekannt und war die erste kostengünstige Methode zum Vergleich der Verwandtschaft zweier Proben genetischen Materials. Die Methode wurde mittlerweile durch genauere neuere Methoden weitgehend ersetzt.

genauer auf 99 000–148 000 Jahre bestimmt [67]. 13 Jahre später wurde die mtDNA dann bei 53 Personen sequenziert und die Ergebnisse verfeinert und bestätigt [42]. Der kürzlich verstorbene britische Genetiker Bryan Sykes machte weltweit Schlagzeilen mit seinem im Jahr 2001 erschienen Buch *Die Sieben Töchter von Eva*, in welchem er die Ausbreitung der mtDNA in Europa nachzeichnete [74, 94]. Er war bereits Jahre zuvor an der genetischen Analyse der 1991 in den Ötztaler Alpen gefundenen, etwa 5300 Jahre alten Gletschermumie, genannt Ötzi, beteiligt [35] und konnte mittels weiterer Analysen eine in Großbritannien lebende Verwandte des Eismanns ausfindig machen [94].

Was bei den weiblichen Abstammungslinien die mtDNA ist, ist bei männlichen Abstammungslinien die DNA des Y-Chromosoms, das bekanntermaßen vom Vater auf die Söhne vererbt wird. Verfolgt man alle Y-Chromosomen nach Art eines Stammbaums genetisch auf das „Ur-Y-Chromosom“ zurück, erhält man den „genetischen Adam“ der heute lebenden Menschen. So wurden nochmals 13 Jahre später die gesamten Genome von 69 Männern aus 9 unterschiedlichen Populationen sequenziert [67] und die Zeit zurück bis zum jüngsten gemeinsamen Vorfahren des heutigen Y-Chromosoms und damit aller heutigen Männer mit 120 000–156 000 Jahren ermittelt. Dieses Alter des „genetischen Adam“ entspricht damit dem genannten Alter der „genetischen Eva“. Nach einer im Februar 2021 publizierten Studie stammt das Y-Chromosom aller heute in Europa und Asien lebenden Männer (ausschließlich der aus Afrika ausgewanderten Migrantinnen) von einem gemeinsamen Vorfahren ab, der in Ost- oder Südostasien vor 50 000–55 000 Jahren gelebt hat [34]. Setzen wir nun die Diskussion unserer Vorfahren chronologisch weiter fort.

Der Neandertaler

Ein gutes halbes Jahrhundert vor dem beschriebenen Unterkiefer – im Jahr 1856 – wurden im nordrhein-westfälischen Neandertal von Arbeitern in einem Steinbruch Schädelknochen gefunden, die später zusammen mit vielen weiteren Funden aus ganz Europa der Art *Homo neandertalensis* zugeordnet wurden. Der Körper des Neandertalers war mit 160 cm etwas kleiner als der von *Homo sapiens*, das Körpergewicht war jedoch ähnlich, sodass der Neandertaler gedrungener wirkte. Früher hätte man „plump“ gesagt und der bekannte Mediziner und Zoologe Ernst Haeckel nannte den Neandertaler im Jahr 1895 noch *Homo stupidus* [121, S. 601]. Dieses Bild vom Neandertaler hat sich mittlerweile aufgrund archäologischer und paläogenetischer Daten völlig gewandelt. Vieles deutet darauf hin, dass *Neandertaler* in ähnlicher Weise wie wir zum Denken fähig war und Sprache besaß. Möglicherweise haben die Neandertaler dem modernen Menschen sogar neue Fähigkeiten beigebracht, denn die beiden Spezies lebten über Jahrzehntausende nebeneinander, trafen aufeinander und paarten sich auch, wie genetische Analysen zeigten [32, 68]. Man hat mittlerweile durch den Vergleich genetischer Daten aus verschiedenen Fundstellen damit begonnen, eine Art Stammbaum des Neandertalers zu rekonstruieren [12].

Die *Neandertaler* lebten als Jäger und Sammler in Familiengruppen aus 5–10 Individuen. Sie jagten Groß- und Kleinsäugetiere. Sie verwendeten hierzu Holzspeere, später mit Steinspitzen. Tierfelle dienten als Wärmeisolation gegen Kälte, weswegen sich der

Neandertaler weiter nördlich ausbreiten konnte. Je nach Umgebung ernährte sich der Neandertaler vielfältig von Beeren, Früchten, Pflanzensamen, Hülsenfrüchten, Knollen, Muscheln, Wurzeln, Fisch und Fleisch. Sie würzten ihr Essen mit Wildkräutern, kochten schon vor 32 000 Jahren Brei (also lange bevor die Töpferei und der Ackerbau erfunden wurden)⁸ und kümmerten sich um ihre Kranken und Verletzten, auch wenn diese nicht mehr fähig waren, für sich selbst zu sorgen. Das lässt sich aus Skelettfunden von Individuen ableiten, die trotz schwerer Verletzungen noch lange weiter gelebt haben müssen, wie man an Verwachsungen der Knochen sehen kann. Auch kannten die Neandertaler die Wirkungen von Weidenrinde (enthält das Schmerzmittel Salicylat) und Hefepilzen (enthalten das Antibiotikum Penicillin). Sie bestatteten ihre Toten, trugen Schmuck und produzierten Malereien und Kunstgegenstände. Das Gehirnvolumen der *Neandertaler* lag mit 1200–1750 cm³ etwas über dem des heutigen Menschen. Die letzten fossilen Spuren des Neandertalers enden vor etwa 32 000 Jahren [115]. Die jüngsten Funde am Südwestzipfel Europas in der Gorham Höhle auf Gibraltar sind etwa 24 000 Jahre alt [25].

Bereits im Jahr 1997 wurde die allererste Neandertaler-DNA-Sequenz – ein kleiner Teil des mitochondrialen Genoms – von genau dem Individuum bestimmt, das 1856 im Neandertal, gefunden worden war [51]. Seitdem haben Verbesserungen der molekularen Techniken es ermöglicht, qualitativ hochwertige Sequenzen des autosomalen Genoms mehrerer Neandertaler zu bestimmen, was unter anderem – allein durch die Untersuchungen der DNA – zur Entdeckung einer völlig neuen Gruppe ausgestorbener Menschen, der *Denisovaner*, geführt hat [71].

Im Jahr 2014 fanden 2 Untersuchungen unabhängig voneinander heraus, dass insgesamt etwa 20 % des Neandertaler-Genoms in heutigen Menschen zu finden ist [81, 102]. Umgekehrt machen die Gene des Neandertalers beim überwiegenden Teil der heute lebenden Menschen etwa 1–4 % des Genoms aus. Unsere direkten Vorfahren (*Homo Sapiens*) müssen sich also – etwa vor 37 000–86 000 Jahren – mit Neandertalern gepaart haben [80], was nach heutigem Wissen mehrfach bzw. vielfach geschehen sein muss. Dies wird auch durch den Fund eines modernen Menschen (*Homo sapiens*) untermauert, der vor etwa 37 000–42 000 Jahren im heutigen Rumänien (Peștera cu Oase) gelebt hat und dessen Erbgut zeigt, dass 4–6 Generationen vor ihm ein Neandertaler zu seinen Vorfahren gehört hatte [27]. Im Gegensatz zu diesem Fund und einem weiteren dieser Art aus Sibirien [26], deren Gene in heute lebenden Menschen nicht mehr nachweisbar sind, wurde erst kürzlich der Fund dreier moderner Menschen (*Homo sapiens*) publiziert, die vor 45 930–42 580 Jahren im heutigen Bulgarien (Bacho Kiro Höhle) gelebt hatten und deren Erbgut zeigt, dass alle 3 Individuen wenige Generationen zuvor einen Neandertaler als Vorfahren hatten, und dass diese Gene noch unter den heute in Ostasien sowie Nord- und Südamerika lebenden Menschen zu finden sind [33].

Dieses „Hineingehen“ von Genen des *Neandertalers* in die Linie des *Homo sapiens* – man spricht von *Introgression* – lässt sich mitt-

8 Wahrscheinlich kochten die Neandertaler entweder in Erdlöchern mit heißen Steinen oder in einem Hautsack oder einer Birkenrindenschale. Wasser kocht bei einer Temperatur, die unter dem Entzündungspunkt vieler brennbarer Materialien liegt, die als Behälter verwendet werden können. Daher kann man in brennbarer Rinde oder in brennbaren Häuten tatsächlich kochen.

lerweile modellieren, indem man die Häufigkeiten unterschiedlicher Typen (Allele) von Genen, die durch Introgression erworben wurden, mit sogenannten Vermischungsgraphen (d. h. hypothetischer Stammbäume) vergleicht und durch statistische Verfahren (Varianz und Kovarianz in Allelfrequenzen zwischen Populationen an bestimmten Gen-Loci) den mit der höchsten Wahrscheinlichkeit bestimmt. So identifizierte man bereits Fälle, in denen Neandertaler-Introgressionsallele unmittelbar vorteilhaft und daher schnell vorherrschend waren, und andere Fälle, in denen sie für einige Zeit auf niedriger Frequenz persistierten. Für einige dieser Allele mit zunächst niedriger Frequenz wurde zudem gezeigt, dass die Selektion sie wahrscheinlich später unabhängig in geographisch getrennten Populationen begünstigte. Die Vermischung mit dem Neandertaler hat also zur Anpassung des modernen Menschen beigetragen [110]. Das bedeutet auch, dass *Homo neandertalensis* und *Homo sapiens* keine eigenständigen Arten sind und der Neandertaler nicht wirklich ausgestorben ist, sondern – zu 20 % – in uns weiterlebt. Nicht zuletzt aus diesen Gründen war man bei der Entdeckung des Denisova-Menschen von Anfang an vorsichtiger und bezeichnete ihn nicht als neue Art, sondern ließ diese Frage offen. Svante Pääbo selbst hat kürzlich in einem Interview zur Fragen dieser Art wie folgt Stellung bezogen: „Ehrlich gesagt vermeide ich lieber diese Frage. Ich empfinde das als eine akademische, sterile Diskussion. Es gibt keine Artdefinition, die für alle Gruppen von Tieren oder Hominen zutrifft“ [43, S. 34].

Der Denisova-Mensch

Der *Denisova-Mensch* wurde erst vor gut einem Jahrzehnt entdeckt, und zwar allein anhand seiner Erbinformation (DNA), zunächst anhand der mtDNA [50] und wenige Monate später anhand der nukleären DNA [71, 72]. Die Erbinformation war besonders gut erhalten, weil der kleine Knochenfund, aus dem die DNA extrahiert wurde, aus der eponymen Denisova-Höhle im kalten Sibirien stammt. Kälte konserviert! Bis zu 6 % der Denisova-DNA stimmt mit der DNA von Menschen überein, die heute auf Papua-Neuguinea und den östlich davon liegenden, pazifischen Inselgruppen leben, die man zusammenfassend als Melanesien bezeichnet [58, 96]. In geringerer Häufigkeit von 1–2 % findet man Denisova-DNA heute in ganz Ost- und Südasiens, dem vermutlichen recht großen damaligen Verbreitungsgebiet des *Denisova-Menschen*. Man muss daraus schließen, dass es vor Jahrzehntausenden auch zur Paarung von *Denisovanern* und Mitgliedern unserer Spezies, *Homo sapiens*, kam und Nachkommen gezeugt wurden [71, 72]. Mittlerweile weiß man, dass dies mindestens 2-mal geschehen sein muss [14], wahrscheinlich jedoch insgesamt öfter – ähnlich wie bei Neandertaler und *Homo sapiens* – vorgekommen sein dürfte. Mittlerweile wurde sogar in der Denisova-Höhle selbst das Bruchstück eines Knochens eines etwa 13-jährigen Mädchens gefunden, das vor etwa 90 000 Jahren gelebt hat und genetisch von einem *Denisova-Vater* und einer *Neandertal-Mutter* abstammte [89]. Diese Entdeckung – eine kleine menschengeschichtliche Sensation! – machte endgültig klar, dass solche Paarungen keineswegs selten gewesen sein können, was übrigens die Vorsicht der Wissenschaftler bei der Verwendung des Artbegriffs durchaus berechtigt erscheinen lässt.

Die Gene des *Denisova-Menschen* haben nach neuen Untersuchungen bei heute lebenden Menschen eine Bedeutung für das

Leben in großen Höhen (Tibet [122]) und die Immunabwehr [14, 101]. Erst im Jahr 2019 ergab die Analyse von Proteinen in einem Kieferknochen, der in einer Höhle des tibetischen Plateaus in 3280 m Höhe gefunden wurde, dass es sich (1) um einen *Denisova-Menschen* gehandelt hat und dass (2) die genetische Anpassung an das Leben in großen Höhen, wie man sie bei den Bewohnern von Tibet heute findet, bereits beim *Denisova-Menschen* vorlag. Daraus muss man folgern, dass (3) diese Anpassung von den *Denisovanern* durch Paarung auf *Homo sapiens* überging, der sich erst viel später (vor 30 000–40 000 Jahren) dort ansiedelte [19, 105]. Da im Altai-Gebirge auch Knochen eines *Neandertalers* [68] gefunden wurden, ist es möglich, dass sich dort *Neandertaler* und *Denisovaner* über längere Zeiträume bzw. immer wieder einmal getroffen haben.

Ende des Jahres 2020 erschien eine sehr interessante genetische Studie zur mitochondrialen DNA und zum Y-Chromosom der *Neandertaler*, *Denisovaner* (von denen man bislang vor allem Frauen und daher kein Y-Chromosom gefunden hatte) und des heutigen Menschen [66]. Die Daten lassen vermuten, dass ein *Homo-sapiens*-Mann vor mehr als 100 000, aber weniger als 370 000 Jahren mit einer *Neandertal*-Frau einen Sohn gezeugt haben muss, der (aus Gründen, über die man noch diskutiert [31]) besser angepasst war und dessen Nachkommen das Y-Chromosom des *Neandertalers* verdrängte. Denn das Y-Chromosom der mittlerweile untersuchten jüngeren *Neandertaler* aus den Regionen des heutigen Belgien, Spanien und Russland von vor 38 000–53 000 Jahren war vom Y-Chromosom des *Denisova-Menschen* deutlich stärker unterschieden als unserem Y-Chromosom (*Homo sapiens*), obwohl es sich beim übrigen Genom genau anders herum verhält: Da stehen *Neandertaler* und *Denisovaner* nahe beieinander und beide sind weiter entfernt von *Homo sapiens*. Und damit noch nicht genug: Analysen der mtDNA legen nahe, dass eine *Homo-sapiens*-Frau vor mehr als 220 000 Jahren mit einem *Neandertal*-Mann Nachkommen gezeugt haben muss, die sich ebenfalls durchsetzten, sodass die späteren *Neandertaler* auch ihre mitochondriale DNA von *Homo sapiens* erhielten. Interessanterweise wurden die jeweils beteiligten Vertreter von *Homo sapiens* nicht zu unseren Vorfahren, sondern gehörten zu einer schon sehr früh aus Afrika ausgewanderten und dann ausgestorbenen Population. Die beschriebenen 1–4 % *Neandertaler*-DNA in heute nicht in Afrika lebenden Menschen stammt aus deutlich späteren Vermischungen vor 50 000–70 000 Jahren. Wenn diese Arbeit von Petr und Mitarbeitern [66] eines nochmals sehr deutlich zeigt, dann ist es die Tatsache, dass die Menschheitsgeschichte voller Mischungen zwischen unseren zunächst getrennt entstandenen Vorfahren ist. Nach einer im Februar 2021 publizierten Studie stammt das Y-Chromosom aller heute außerhalb von Afrika lebenden Männer entgegen früheren Vermutungen (Europa) aus Südostasien und driftete dann gegen Westen [34]. Sofern man deutlich jüngere Ereignisse betrachtet [125], könnte es auch brutaler zugegangen sein als nur durch *genetic drifting* allein.

Homo floresiensis, Homo luzonensis und Homo naledi

Bei *Homo floresiensis* und *Homo naledi* handelt es sich um regionale Nachfahren des *Homo erectus*, die ausgestorben sind und nicht zu unseren direkten Vorfahren gehören [84]. Beide haben ein relativ

kleines Gehirn, was entweder auf die Abstammung von einem relativ frühen *Homo erectus* oder auf Rückbildungsprozesse, die unter bestimmten Bedingungen der Isolation einer Gemeinschaft auftreten können, oder auf beides, zurückgeführt wird. Der *Homo floresiensis* wurde im Jahr 2004 erstmals beschrieben [13] und stellte eine Sensation dar, weil die Funde zunächst als „nur“ 18 000 Jahre alt datiert worden waren. Eine neuere Datierung ergab jedoch, dass er bis vor etwa 60 000 Jahren [93] auf der indonesischen Insel Flores lebte, die namensgebend war. Er war etwa einen Meter groß und wurde nach den kleinen Menschen in Tolkiens „Herr der Ringe“ auch oft als Hobbit bezeichnet. Das Innenvolumen eines beispielhaften Schädels betrug 417 cm³.

Im Jahr 2010 wurden Vormenschen auf Flores gefunden, deren Alter recht genau auf eine Million Jahre datiert werden konnte [15]. Wegen der Form des Schädels wurde *Homo floresiensis* der Gattung *Homo* zugeordnet und gilt als eine Verkleinerung (wie sie auf Inseln evolutionär entstehen können) von *Homo erectus*. Sein langer und zugleich eigenartig proportionierter Fuß könnte auch auf die Abstammung von einem früheren Vertreter der Gattung *Homo* (*Homo habilis*?) hinweisen [44], sein Gehirn war jedoch trotz seiner Kleinheit ähnlich wie das von *Homo sapiens* strukturiert [23]. Er besaß einfachste Steinwerkzeuge und jagte zwerghüchsig Verwandte des Elefanten (*Stegodon*), wie Schnittspuren an deren Knochen zeigen, die in den gleichen Schichten wie *Homo floresiensis* gefunden wurden [79].

Erst im April 2019 wurde eine weitere Art des Menschen beschrieben, die vor 67 000 Jahren auf der indonesischen Insel Luzon gelebt hat, *Homo luzonensis* [21]. Nur 7 Zähne, 2 Finger- und 2 Zehenknochen, ein Mittelfußknochen sowie 2 Stücke eines kindlichen Oberschenkelknochens von 3 Individuen (2 Erwachsene und ein Kind) liegen vor. Die Zähne sind verglichen mit denen der heutigen Menschen klein. Die Finger- und Zehenknochen sind gebogen, ähnlich wie beim *Australopithecus* und verweisen auf das Leben auf Bäumen. Weil die Form der Funde zu keinem unserer bereits bekannten Vorfahren und auch nicht zum jetzigen Menschen passte, musste man von einer neuen Art ausgehen. Die Inseln Luzon und Flores haben eine vergleichbare geologische Geschichte. Als der Meeresspiegel während der Eiszeiten mehrere Male um bis zu 120 Meter niedriger lag als heute, waren beide Inseln zwar nicht mit dem südostasiatischen Festland verbunden, könnten aber mit einem Floß erreichbar gewesen sein. Steigende Meeresspiegel sorgten dann dafür, dass die dort lebenden Menschen – *Homo floresiensis* und *Homo luzonensis* – jeweils isoliert vom Rest der Welt blieben und sich wahrscheinlich in ihrer Größe zurück entwickelt haben.

Homo naledi ist eine ausgestorbene Art der Gattung *Homo*. Die Art wurde im Jahr 2015 anhand von Fossilien aus der Rising-Star-Höhle (Südafrika) von einer Arbeitsgruppe um Lee Berger in der Fachliteratur erstmals beschrieben [7, 8]. Aufgrund seines Aussehens und geringen Schädelvolumens (610 cm³; [36]) wurde der Fund zunächst als sehr alt, bis zu 2 Millionen Jahre, angesehen. Eine neue Datierung mit 3 Methoden konnte das Alter des Fundes jedoch auf zwischen mindestens 236 000 und 335 000 Jahren feststellen, also deutlich jünger [22]. Dies ist im Grunde noch spannender, denn es zeigt, dass zu einer Zeit, als in Afrika schon seit langem deutlich weiterentwickelte Menschen lebten, zugleich noch einfachere Typen von Menschen gelebt haben müssen [30].

Homo sapiens

Nachdem das menschliche Genom – bestehend aus etwa 3,2 Milliarden Basenpaaren – mit einem riesigen Aufwand⁹ im Rahmen des *Human Genome Projekt* im Jahr 2003 erst einmal entschlüsselt worden war, taten sich weitere ganz neue und vielfältige Möglichkeiten auf, die Menschheitsgeschichte – von prähistorischer Zeit bis hinein in die jüngste Geschichte – genauer zu untersuchen. Denn durch genetische Analysen vieler heute lebender Menschen aus unterschiedlichen Regionen der Welt wurde es möglich, zusammen mit der Analyse von DNA aus fossilen oder historischen Funden, den Stammbaum und Verwandtschaftsverhältnisse der heute weltweit lebenden Menschen aufzuklären.

Über den vorderen Orient (Gebiete des fruchtbaren Halbmonds) kamen vor etwa 50 000–60 000 Jahren dann die ersten Vertreter des dort vor etwa 200 000 Jahren entstandenen *Homo sapiens* aus Afrika nach Europa, wie Funde aus Bulgarien [33], Rumänien, Tschechien und Sibirien zeigen. Bereits zuvor fand man in Afrika die älteste bekannte Grabstätte von *Homo sapiens*, deren Alter auf 78 300 Jahre [117] datiert wurde. Ebenfalls in Afrika fand man die älteste Schmucksteinsammlung von doppelbrechenden Calcit-Kristallen (Alter 105 000 Jahre; [107]) und älteste Schmuckstücke aus aufgefädelten, durchbohrten (Meeresschnecken-) Schalen (75 000 Jahre; [2, 38]). Abgerundete und mit einem Loch versehene Straußenei-Schalen dienten, als Kette getragen, schon vor mehr als 30 000 Jahren bei den im heutigen Südafrika und Namibia lebenden *San* Buschleuten als eine Art Tausch- oder Zahlungsmittel in größeren sozialen Netzwerken, die dadurch stabilisiert werden [90]. Da die Jäger und Sammler-Kultur der *San* bis heute besteht, werden diese Ketten noch immer gefertigt und stellen damit wahrscheinlich die älteste bis heute über 33 Jahrtausende existierende kulturelle Tradition zu am Körper getragenen Schmuck dar (► **Abb. 7**).

Zu den beeindruckendsten Zeugnissen des *Homo sapiens* der Vorzeit zählen zweifellos die von unseren Vorfahren geschaffenen Kunstwerke. Die ältesten von ihnen stammen nicht aus Europa, sondern aus Indonesien und wurden in den letzten Jahren in Höhlen auf der Insel Sulawesi entdeckt. Das mindestens 45 500 Jahre alte, früheste gegenständliche Gemälde Welt zeigt ein Pustelschwein sowie (als „Negativ-Abdruck“) 2 menschliche Hände [15]. Kurz zuvor waren von derselben Arbeitsgruppe bereits Höhlenmalereien mit mindestens 43 900 Jahre alten Tierabbildungen in demselben Karstgebiet im Südwesten von Sulawesi publiziert worden [126], die Jagdszenen und sogar Mensch-Tier-Hybridwesen – sogenannte Therianthropen – zeigen, deren älteste Darstellungen man zuvor in der Nähe von Ulm (Löwenmensch) lokalisiert und mit einem Alter

9 Nicht nur das weltweit größte Gesundheits-Forschungszentrum, das US-amerikanische *National Institute of Health* (NIH) arbeitete seit 1990 daran, sondern etwa 1000 Wissenschaftler weltweit sowie die eigens von dem US-amerikanischen Biochemiker und Unternehmer Craig Venter 1998 dafür gegründete, private Firma *Celera*. Kostete die erste Analyse noch etwa 2,7 Milliarden US-Dollar [61], so kostet die Analyse eines menschlichen Genoms dank enormer methodischer Fortschritte mittlerweile weniger als 1000 US\$ und wird bald zu den „Routinelaboruntersuchungen“ in der Medizin zählen. Wenn Gesundheitsinformationen erst einmal flächendeckend und zuverlässig (und gut verschlüsselt) digital vorliegen, wird es irgendwann sehr bald möglich, das Genom eines Menschen im Rahmen von dessen Geburt zu bestimmen, um darauf aufbauend direkt danach mit der personalisierten Medizin (z. B. der Prophylaxe wahrscheinlicher auftretender Erkrankungen) zu beginnen.



► **Abb. 7** Das Einzige, was sich in Jahrzehntausenden bei der Herstellung von Ketten aus den Eierschalen von Straußeneiern geändert hat, ist die Verwendung eines Stahlbohrers, der nicht so oft abbricht wie der früher verwendete Steinbohrer. Die San Buschleute leben ansonsten noch heute wie in der Steinzeit (Foto: © Autor).

von etwa 40 000 Jahren datiert hatte. Nach der letzten Eiszeit (vor etwa 12 000 Jahren) brachten unsere Vorfahren dann Gesellschaften, Hochkulturen und schließlich Schrift und Wissenschaft hervor.

In seinem 2018 erschienenen Buch *Wer wir sind und wie wir dahin kamen* [73] fasst der Genetiker David Reich, seit 2003 Professor an der Harvard Medical School, die größten Entdeckungen im Bereich der humangenetischen Forschung zusammen. Dort hat es im vergangenen Jahrzehnt – man kann das ohne Übertreibung sagen – eine Revolution gegeben, was unser Verständnis der Verbreitung des Menschen in den letzten 60 000 Jahren anbelangt. Reich diskutiert nicht nur die Herkunft der „modernen“ Europäer, sondern auch die Besiedelung von Asien und Indien sowie von Amerika. Es ist verblüffend, mit welchen raffinierten Methoden man heute Fragen beantworten kann, die man noch vor 10 Jahren nicht einmal im Traum zu stellen gewagt hätte. Dazu gehört auch die Folgende.

Neandertaler und COVID-19?

Bekanntermaßen variiert der Krankheitsverlauf von Menschen, die mit SARS-CoV-2 infiziert sind, erheblich: Einige merken gar nichts, viele haben eine Art Schnupfen und andere erkranken schwer an COVID-19, von denen einige versterben. Sehr bald wurden hohes Alter, männliches Geschlecht und verschiedene Vorerkrankungen als Risikofaktoren für einen ungünstigen Krankheitsverlauf beschrieben. Wissenschaftler machten sich daher bald nach Ausbruch der Pandemie auch auf die Suche nach genetischen Unterschieden zwischen Menschen mit leichtem und schwerem Krankheitsverlauf, und bereits im Mai 2020 wurde hierzu eine internationale Initiative gegründet (COVID-19 Host Genetics Initiative 2020). Im Sommer 2020 wurde im *New England Journal of Medicine* (NEJM) die erste genomweite Assoziationsanalyse (GWAS) zu genetischen

Risikofaktoren von einer weiteren internationalen Arbeitsgruppe publiziert [86]. Dazu wurden schwer an COVID-19 erkrankte Patienten – definiert als Patienten mit respiratorischem Versagen – in jeweils 7 Krankenhäusern sowohl im italienischen als auch im spanischen Zentrum für die SARS-CoV-2-Pandemie in Europa genetisch untersucht. Insgesamt wurden 835 Patienten und 1255 Kontrollteilnehmer aus Italien, sowie 775 Patienten und 950 Kontrollteilnehmer aus Spanien in die endgültige Analyse von 8 582 968 Einzel-Nukleotid-Polymorphismen eingeschlossen. Tatsächlich wurde ein Gen-Ort mit 6 Genen auf Chromosom 3 mit signifikanter Assoziation zum Versagen der Atmung gefunden. Eine weitere Region auf Chromosom 9 wurde ebenfalls gefunden. Die Gene dort bestimmen die ABO-Blutgruppe, von der bereits bekannt war, dass sie einen Einfluss auf den Krankheitsverlauf hat. Mittlerweile liegt eine weltweite Metaanalyse von 46 Studien aus 19 Ländern mit 49 562 COVID-19 Patienten und 2 Millionen Kontrollen vor, die 15 signifikante Gen-Orte (Loci) beschreibt, die mit SARS-CoV-2-Infektion oder schwerem COVID-19-Verlauf assoziiert sind [97, 98].

Es konnte nicht ausbleiben, dass man sich Gedanken über die Funktion, aber auch über Verteilung bzw. Verbreitung dieser Gene auf der Welt und sogar deren Herkunft machte. In einem ersten Anlauf fanden Wissenschaftler des Max-Planck-Instituts für evolutionäre Anthropologie in Leipzig, dass der Risikofaktor auf dem Gen-Ort des 3. Chromosoms nahezu identisch ist mit dem entsprechenden Gen-Ort eines 50 000 Jahre alten Neandertalers aus Südeuropa. Weitere Analysen konnten zeigen, dass diese Variante auf die Vorfahren des modernen Menschen vor etwa 60 000 Jahren übergegangen ist, d. h. durch Paarung von *Homo sapiens* und Neandertaler in das Genom von *Homo sapiens* gelangte [112, 123, 124].

Überraschend war jedoch, dass die Verteilung dieser genetischen Variante in den häufigsten Populationen der Welt nicht vollständig mit der bekannten Verteilung der Neandertaler-Gene korrelierte. Während bei Afrikanern die Risiko-Variante vorhersehbar fehlte, da sie bekanntermaßen keine bzw. fast keine Neandertaler-Gene in sich tragen, steht die dramatische Anreicherung bei Menschen aus Südasien und deren nahezu vollständiges Fehlen in Ostasien im Widerspruch zu veröffentlichten Schätzungen des Neandertaler-Beitrags zu diesen Populationen. Dies deutet darauf hin, dass dieses Risiko-Gen in verschiedenen Populationen einem starken Selektionsdruck in entgegengesetzter Richtung unterlegen haben könnte. Die Gründe dafür werden derzeit noch diskutiert [110–113, 59, 60]. Nachdem erst einmal eine Variante der Suszeptibilität gegenüber COVID-19 identifiziert worden war, erlaubten neuere, größere genetische Assoziationsstudien zu den Risikofaktoren dieser Krankheit das weitere, noch genauere Suchen. Anhand von Daten des *Genetics of Mortality in Critical Care* (GenOMICC) Konsortiums konnten Zeberg und Pääbo im Januar 2021 zeigen, dass eine Gensequenz in einer Region auf dem menschlichen Chromosom 12 ebenfalls fast identisch ist mit derjenigen, die bei einem etwa 50 000 Jahre alten Neandertaler aus Kroatien gefunden wurde. Auch war sie fast identisch mit weiteren 2 Neandertalern aus Südsibirien, von denen einer etwa 70 000 und der andere etwa 120 000 Jahre alt ist [114]. Diese Gensequenz kodiert Proteine, die ihrerseits Enzyme aktivieren, die bei Infektionen mit dem Virus SARS-CoV-2 vor schweren Verläufen von COVID-19 mit einer Effektstärke von etwa 22% schützen. Diese Neandertaler-Gensequenz

unterscheidet sich von der genannten Risiko-Gensequenz nicht nur dadurch, dass sie einen geringeren Effekt hat, sondern insbesondere dadurch, dass sie in *allen* Regionen der Welt außerhalb Afrikas in beträchtlicher Häufigkeit vorkommt. Aus ihren Daten leiten die Autoren ab, dass die Häufigkeit dieser schützenden Neandertaler-Gensequenz im Genom von *Homo sapiens* zugenommen hat, und zwar vor allem im westlichen Eurasien (also dem Gebiet, in dem die Neandertaler zuvor lebten) vor 20 000 bis vor 10 000 Jahren (als es also schon keine Neandertaler mehr gab) und danach sogar noch einmal während der letzten 1000 Jahre, ebenfalls in Westeuropa.

Eine kürzlich publizierte Studie untersuchte die Verteilung des genetischen COVID-19-Risikos auf Chromosom 3 auf der Arabischen Halbinsel und diskutierte dies im Zusammenhang mit der Verteilung von Genen des Neandertalers in der lokalen Bevölkerung [60]. Proben der häufigsten indigenen Stämme wurden genotypisiert [59], und die Häufigkeit des Risiko-Allels mit 8,6 % bestimmt. Da wegen der frühen Abspaltung der Araber von den weiter nach Norden wandernden Vertretern von *Homo sapiens* auch der Mischungsgrad von deren Nachfahren mit dem Neandertaler vergleichsweise geringer ist (wie erwähnt, nur 2,6 %, im Gegensatz zu ca. 4 % in Westeuropa), passen diese Daten zunächst nicht zusammen, könnten aber durch eine positive Genselektion erklärt werden. Es könnten aber auch ganz andere, noch unbekanntere Eigenschaften bzw. Auswirkungen dieser Gene zu entsprechenden Selektionsprozessen geführt haben.

Schlussbemerkung

Dachte man noch vor 20 Jahren, wir wären seit langer Zeit als einzige Art in der Gattung *Homo* übrig geblieben, weil wir den anderen deutlich überlegen waren, so hat sich dieses Bild grundlegend gewandelt: Noch bis vor wenigen Jahrzehntausenden lebten wir gleichzeitig mit anderen Varianten des Menschen und hatten mit einigen von ihnen – den Neandertalern und den Denisovanern (und vielleicht in Afrika noch mit mindestens einem weiteren, bislang noch nicht entdeckten Vorfahren, worauf genetische Analysen hindeuten) – gemeinsame Nachkommen. Svante Pääbo [63, S. 313], einer der für diese Entdeckungen wesentlichen Wissenschaftler, drückt dies wie folgt aus: „Unsere Vorfahren waren Teil eines Netzwerks von mittlerweile ausgestorbenen Gesellschaften, die durch gelegentlichen oder zuweilen vielleicht auch andauernden Gen-Fluss miteinander verbunden waren“. ¹⁰ Die Geschichte unserer Vorfahren ist alles andere als eine lineare Entwicklung mit uns Heutigen am Ende. Vielmehr ist es ein Geflecht von Gruppen, die sich aufteilten, an unterschiedliche Lebensbedingungen anpasseten und wieder aufeinandertrafen, wobei sich ihr Erbgut mischte. Nebenbei bemerkt: *Homo erectus* war mit einer überdauernden Zeitspanne von knapp 2 Millionen Jahren bislang der erfolgreichste Vertreter der Gattung Mensch. Uns hingegen gibt es erst etwa 200 000 Jahre. Den Gedanken, dass wir – die jetzigen Menschen – am erfolgreichsten sind, sollten wir daher für die nächsten 1,8 Millionen Jahre begraben.

10 „Our ancestors were part of a web of now-extinct populations linked by limited, but intermittent or sometimes perhaps even persistent, gene flow“.

Die genetische Durchmischung erleichterte unseren Vorfahren die Anpassung an wechselnde Lebensbedingungen, indem sie Allele (also Typen bestimmter Gene) bereitstellt, die in einer neuen Umgebung sofort adaptiv sein können. Zudem bewirken sie genetische Vielfalt und damit ein langfristiges Reservoir an Möglichkeiten für zukünftige Anpassungen. Eine wachsende Zahl von Fällen solcher „adaptiver Introgression“ wurde nicht nur bei unseren Vorfahren, sondern quer durch die gesamte Evolution gefunden. Die Zeitpunkte von Vermischung und Selektion sind jedoch meist völlig unbekannt. Unsere Vorfahren und die mittlerweile zu ihnen vorliegenden Studien bilden hier die Ausnahme: (1) Der Vergleich von prähistorischen Funden mit genetischen Tests, (2) die Möglichkeit der genetischen Untersuchung von historischen Funden aus Gräbern und (3) die Methoden der Konstruktion von Stammbaum heute lebender Menschen mittels mathematischer Analysen von deren Genom bieten ganz neue Möglichkeiten der Integration einer Vielfalt von Daten. So werden wir Zeitzeugen der räumlich über den gesamten Globus und zeitlich über die vergangenen Jahrhunderttausende bis hin in die Gegenwart (mit immer besserer Auflösung) stattfindenden Aufklärung unserer eigenen demografischen Geschichte des Wanderns und Zusammentreffens unterschiedlicher Populationen und Kulturen. Insgesamt stehen wir damit am Anfang und unsere Geschichte wird sich weiter ändern – vielleicht nicht mehr ganz so dramatisch wie in den letzten 20 Jahren.

Literatur

- [1] Antón SC. All who wander are not lost. *Science* 2020; 368: 34–35
- [2] Bar-Yosef Mayer DE, Bosch MD. Humans' Earliest Personal Ornaments: An Introduction. *PaleoAnthropology* 2019: 19–23
- [3] Barras B. The tamed ape: were humans the first animal to be domesticated? *New Scientist* 21.2.2018 <https://www.newscientist.com/article/mg23731660-600-the-tamed-ape-were-humans-the-first-animal-to-be-domesticated/>; abgerufen am 29.12.2020
- [4] Bennett MR, Harris JWK, Richmond BG, et al. Early Hominin Foot Morphology Based on 1.5-Million-Year-Old Footprints from Ileret, Kenya. *Science* 2009; 323: 1197–1201
- [5] Bennett MR, Harris JWK, Richmond BG, et al. Early Hominin Foot Morphology Based on 1.5-Million-Year-Old Footprints from Ileret, Kenya. *Science* 2009; 323: 1197–1201
- [6] Berger LR. Predatory bird damage to the Taung type-skull of *Australopithecus africanus* Dart 1925. *American Journal of Physical Anthropology* 2006; 131: 166–168
- [7] Berger LR, Hawks J, de Ruiter DJ, et al. *Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *eLife* 2015; ;4:e09560. doi:10.7554/eLife.09560
- [8] Berger LR, Hawks J, Dirks PH, et al. *Homo naledi* and Pleistocene hominin evolution in subequatorial Africa. *Elife* 2017; 6: e24234
- [9] Bergström A, Tyler-Smith C. Paleolithic networking. *Science* 2017; 358: 586–587
- [10] Bergström A, Stringer C, Hajdinjak M, et al. Origins of modern human ancestry. *Nature* 2021; 590: 229–237
- [11] Böhme M, Spassov N, Fuss J, et al. A new Miocene ape and locomotion in the ancestor of great apes and humans. *Nature* 2019; 575: 489–493
- [12] Bokelmann L, Hajdinjak M, Peyrégne S, et al. A genetic analysis of the Gibraltar Neanderthals. *PNAS* 2019; 116: 15610–15615

- [13] Brown P, Sutikna T, Morwood M, et al. A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature* 2004; 431: 1055–1061
- [14] Browning SR, Browning BL, Zhou Y, et al. Analysis of Human Sequence Data Reveals Two Pulses of Archaic Denisovan Admixture. *Cell* 2018; 173: 53–61
- [15] Brumm A, Jensen G, van den Bergh G, et al. Hominins on Flores, Indonesia, by one million years ago. *Nature* 2010; 464: 748–752
- [16] Buck LT, Stringer, CB. Homo heidelbergensis (Quick guide). *Current Biology* 2014; 24: R214–R215
- [17] Campbell RM, Vinas G, Henneberg M, et al. Visual Depictions of Our Evolutionary Past: A Broad Case Study Concerning the Need for Quantitative Methods of Soft Tissue Reconstruction and Art-Science Collaborations. *Front Ecol Evol* 2021; 9: 639048
- [18] Cann RN, Stoneking M, Wilson AC. Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature* 1987; 325: 31–36
- [19] Chen F, Welker F, Shen CC, et al. A late Middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau. *Nature* 1999; 569: 409–412
- [20] Dennell R. The world's oldest spears. *Nature* 1997; 3885: 767–768
- [21] Détroit F, Mijares AS, Corny J, et al. A new species of Homo from the Late Pleistocene of the Philippines. *Nature* 2019; 568: 181–186
- [22] Dirks PHGM, Roberts EM, Hilbert-Wolf H, et al. The age of Homo naledi and associated sediments in the Rising Star Cave, South Africa. *eLife* 2017; 6: e24231
- [23] Falk D, Hildebolt C, Smith K, et al. The brain of LB1, Homo floresiensis. *Science* 2015; 308: 242–245
- [24] Ferring R, Oms O, Agustí J, et al. Earliest human occupations at Dmanisi (Georgian Caucasus) dated to 1.85–1.78 Ma. *PNAS* 2011; 108: 10432–10436
- [25] Finlayson C, Giles Pacheco F, et al. Late survival of Neanderthals at the southernmost extreme of Europe. *Nature* 2006; 443: 850–853
- [26] Fu Q, Li H, Moorjani P, et al. Genome sequence of a 45,000-year-old modern human from western Siberia. *Nature* 2014; 514: 445–449
- [27] Fu Q, Hajdinjak M, Moldovan OT, et al. An early modern human from Romania with a recent Neanderthal ancestor. *Nature* 2015; 524: 216–219
- [28] Gibbons A. New human species discovered. *Science* 2015; 349: 1149–1150
- [29] Gibbons A. The wanderers. *Science* 2016; 958–961
- [30] Gibbons A. This mysterious human species lived alongside our ancestors, newly dated fossils suggest. *Science* 9.5.2017 <https://www.sciencemag.org/news/2017/05/mysterious-human-species-lived-alongside-our-ancestors-newly-dated-fossils-suggest>; abgerufen am 16.5.2021
- [31] Gibbons A. How neandertals lost their Y-chromosome. *Science* 24.9.2020 <https://www.sciencemag.org/news/2020/09/how-neandertals-lost-their-y-chromosome>; abgerufen am 22.5.2021
- [32] Green RE, Krause J, Briggs AW, et al. A draft sequence of the Neanderthal genome. *Science* 2010; 328: 710–722
- [33] Hajdinjak M, Mafessoni F, Skov L, et al. Initial Upper Palaeolithic humans in Europe had recent Neanderthal ancestry. *Nature* 2021; 592: 253–257
- [34] Hallast P, Agdzhoyan A, Balanovsky O, et al. A Southeast Asian origin for present-day non-African human Y chromosomes. *Hum Genet* 2021; 140: 299–307
- [35] Handt O, Richards M, Trommsdorff M, et al. Molecular genetic analyses of the Tyrolean Ice Man. *Science* 1994; 264: 1775–1778
- [36] Hawks J, Elliott M, Schmid P, et al. New fossil remains of Homo naledi from the Lesedi Chamber, South Africa. *eLife* 2017; 6: e24232
- [37] Henke W, Rothe H. Paläoanthropologie. Berlin; Springer, 1994
- [38] Henshilwood C, d'Errico F, Vanhaeren M, et al. Middle Stone Age Shell Beads from South Africa. *Science* 2014; 304: 404
- [39] Herries AIR, Martin JM, Leece AB, et al. Contemporaneity of Australopithecus, Paranthropus, and early Homo erectus in South Africa. *Science* 2020; 368: eaaw7293
- [40] Higuchi R, Bowman B, Freiberger M, et al. DNA sequences from the quagga, an extinct member of the horse family. *Nature* 1984; 312: 282–284
- [41] Hublin JJ, Sirakov N, Aldeias V, et al. Initial Upper Palaeolithic Homo sapiens from Bacho Kiro Cave, Bulgaria. *Nature* 581: 299–302
- [42] Ingman M, Kaessmann H, Pääbo S, et al. Mitochondrial genome variation and the origin of modern humans. *Nature* 2002; 408: 708–713
- [43] Jahn A. „Jeder besitzt Erbgut vom Neandertaler“ – Interview mit Svante Pääbo. *Spektrum der Wissenschaft* 2021; 5: 30–36
- [44] Jungers WL, Harcourt-Smith WE, Wunderlich RE, et al. The foot of Homo floresiensis. *Nature* 2009; 459: 81–84
- [45] Juric I, Aeschbacher S, Coop G. The Strength of Selection against Neanderthal Introgression. *PLoS Genet* 2016; 12: e1006340
- [46] Keller A, Graefen A, Ball M, et al. New insights into the Tyrolean Iceman's origin and phenotype as inferred by whole-genome sequencing. *Nat Commun* 2012; 28: 698
- [47] Kivell TL. Fossil ape hints at how walking on two feet evolved. *Nature* 2019; 575: 445–446
- [48] Kolobova KA, Roberts RG, Chabai VP, et al. Archaeological evidence for two separate dispersals of Neanderthals into southern Siberia. *PNAS* 2020; 117: 2879–2885
- [49] Krause J. Die Reise unserer Gene: Eine Geschichte über uns und unsere Vorfahren. Berlin: Propyläen Verlag, 2019
- [50] Krause J, Fu Q, Good JM, et al. The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. *Nature* 2010; 464: 894–897
- [51] Krings M, Stone A, Schmitz RW, et al. Neanderthal DNA sequences and the origin of modern humans. *Cell* 1997; 19–30
- [52] Langergraber K, Pruefer K, Rowney C, et al. Generation times in wild chimpanzees and gorillas suggest earlier divergence times in great ape and human evolution. *PNAS* 2012; 109: 15716–15721
- [53] Leakey MD, Hay RL. Pliocene footprints in the Laetoli Beds at Laetoli, northern Tanzania. *Nature* 1979; 278: 317–323
- [54] Lordkipanidze D. Die ersten Europäer – die Fundstelle Dmanisi. In: Hessisches Landesmuseum Darmstadt (Hrsg): Expanding Worlds. Originale Urmenschen-Funde aus fünf Weltregionen. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft, 2015
- [55] Mafessoni F, Steffi Grote S, de Filippo C, et al. A high-coverage Neanderthal genome from Chagyrskaya Cave. *PNAS* 2020; 117: 15132–15136
- [56] Majkić A, Evans S, Stepanchuk V, et al. A decorated raven bone from the Zaskalnaya VI (Kolosovskaya) Neanderthal site, Crimea. *PLoS ONE* 2017; 12(3): e0173435
- [57] Marzke MW. Precision grips, hand morphology, and tools. In: *American Journal of Physical Anthropology* 1997; 102: 91–110
- [58] Meyer M, Kircher M, Gansauge MT, et al. A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual. *Science* 2012; 338: 222–226
- [59] Mineta K, Goto K, Gojobori T, et al. Population structure of indigenous inhabitants of Arabia. *PLoS Genet* 2021; 17: e1009210
- [60] Mineta K, Goto K, Gojobori T, et al. Indigenous Arabs have an intermediate frequency of a Neanderthal-derived COVID-19 risk haplotype compared with other world populations. *Clin Genet* 2021; 99: 484–485
- [61] NIH. National Human Genome Research Institute: Human Genome Project FAQ, last updated: February 24, 2020 (<https://www.genome>).

- gov/human-genome-project/Completion-FAQ; abgerufen am 15.5.2021)
- [62] Pääbo S. Molecular cloning of ancient Egyptian mummy DNA. *Nature* 1985; 314: 644–645
- [63] Pääbo S. The diverse origins of the human gene pool. *Nat Rev Genet* 2015; 16: 313–314
- [64] Pante MC, Njau JK, Hensley-Marschand B, et al. The carnivorous feeding behavior of early Homo at HWK EE, Bed II, Olduvai Gorge, Tanzania. *J Hum Evol* 2018; 120: 215–235
- [65] Pauling L, Zuckerkandl E. Chemical paleogenetics: molecular restoration studies of extinct forms of life. *Acta Chem Scand* 1963; 17: 9–16
- [66] Petr M, Hajdinjak M, Fu Q, Essel E, et al. The evolutionary history of Neanderthal and Denisovan Y chromosomes. *Science* 2020; 369: 1653–1656
- [67] Poznik GD, Henn BM, Yee MC, et al. Sequencing Y chromosomes resolves discrepancy in time to common ancestor of males versus females. *Science* 2013; 34: 562–655
- [68] Prüfer K, Racimo F, Patterson N, et al. The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature* 2014; 505: 43–49
- [69] Prüfer K, de Filippo C, Grote S, et al. A high-coverage Neanderthal genome from Vindija Cave in Croatia. *Science* 2017; 358: 655–658
- [70] Reader SM, Hager Y, Laland KN. The evolution of primate general and cultural intelligence. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 2011; 366: 1017–1027
- [71] Reich D, Green RE, Kircher M, et al. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature* 2010; 468: 1053–1060
- [72] Reich D, et al. Denisova admixture and the first modern human dispersals into Southeast Asia and Oceania. *Am J Hum Genet* 2011; 89: 516–528
- [73] Reich D. *Who We Are and How We Got Here: Ancient DNA and the New Science of the Human Past*. München: Pantheon, 2018
- [74] Richards M, Côte-Real H, Forster P, et al. Paleolithic and neolithic lineages in the European mitochondrial gene pool. *Am J Hum Genet* 1996; 59: 185–203
- [75] Rizal Y, Westaway KE, Zaim Y, et al. Last appearance of Homo erectus at Ngandong, Java, 117,000–108,000 years ago. *Nature* 2020; 577: 381–385
- [76] Rodriguez-Flores JL, Fakhro K, Agosto-Perez F, et al. Indigenous Arabs are descendants of the earliest split from ancient Eurasian populations. *Genome Res* 2016; 26: 151–162
- [77] Ruff CB, Burgess ML, Ketcham RA, et al. Limb Bone Structural Proportions and Locomotor Behavior in A. L. 288–1 („Lucy“). *PLoS ONE* 2010; 11: e0166095
- [78] Sandrock O, Schrenk F. Was Sie sich schon immer gefragt haben. In: Hessisches Landesmuseum Darmstadt (Hrsg): *Expanding Worlds. Originale Urmenschen-Funde aus fünf Weltregionen*. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft, 2015
- [79] Sandrock O, Schrenk F. Die Originale. In: Hessisches Landesmuseum Darmstadt (Hrsg): *Expanding Worlds. Originale Urmenschen-Funde aus fünf Weltregionen*. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft, 2015
- [80] Sankararaman S, Patterson N, Li H, et al. The date of interbreeding between Neanderthals and modern humans. *PLoS Genet* 2012; 8: e1002947
- [81] Sankararaman S, Mallick S, Dannemann M, et al. The genomic landscape of Neanderthal ancestry in present-day humans. *Nature* 2014; 507: 354–357
- [82] Schmidt P, Blessing M, Rageot M, et al. Birch tar production does not prove Neanderthal behavioral complexity *PNAS* 2019; 116: 17707–17711
- [83] Schmitz R. Der Neandertaler – eine Ikone der Urgeschichtsforschung. In: Hessisches Landesmuseum Darmstadt (Hrsg): *Expanding Worlds. Originale Urmenschen-Funde aus fünf Weltregionen*. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft, 2015
- [84] Schrenk F. *Die Frühzeit des Menschen. Der Weg zu Homo sapiens*. München: C. H. Beck, 2019
- [85] Schrenk F, Sandrock O. *Expanding Worlds*. In: Hessisches Landesmuseum Darmstadt (Hrsg): *Expanding Worlds. Originale Urmenschen-Funde aus fünf Weltregionen*. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft, 2015
- [86] Severe Covid-19 GWAS Group; Ellinghaus D, Degenhardt F, et al. Genomewide Association Study of Severe Covid-19 with Respiratory Failure. *N Engl J Med* 2020; 383: 1522–1534
- [87] Sistiaga A, Husain F, Uribelarra D, et al. Microbial biomarkers reveal a hydrothermally active landscape at Olduvai Gorge at the dawn of the Acheulean, 1.7 Ma. *PNAS* 2020; 117: 24720–24728
- [88] Slon V, Hopfe C, Weiß CL, et al. Neanderthal and Denisovan DNA from Pleistocene sediments. *Science* 2017; 356: 605–608
- [89] Slon V, Mafessoni F, Vernot B, et al. The genome of the offspring of a Neanderthal mother and a Denisovan father. *Nature* 2018; 561: 113–116
- [90] Stewart BA, Zhao Y, Mitchell PJ, et al. Ostrich eggshell bead strontium isotopes reveal persistent macroscale social networking across late Quaternary southern Africa. *PNAS* 2020; 117: 6453–6462
- [91] Street SE, Navarrete AF, Reader SM, et al. Coevolution of cultural intelligence, extended life history, sociality, and brain size in primates. *PNAS* 2017; 114: 7908–7914
- [92] Stringer CB, Trinkaus E, Roberts MB, et al. The Middle Pleistocene human tibia from Boxgrove. *Journal of Human Evolution* 1998; 34: 509–547
- [93] Sutikna T, Tocheri M, Morwood M, et al. Revised stratigraphy and chronology for Homo floresiensis at Liang Bua in Indonesia. *Nature* 2016; 532: 366–369
- [94] Sykes B. *The Seven Daughters of Eve*. New York: WW Norton, 2001
- [95] Teixeira JC, Cooper A. Using hominin introgression to trace modern human dispersals. *PNAS* 2019; 116: 15327–15332
- [96] Teixeira JC, Jacobs GS, Stringer C, et al. Widespread Denisovan ancestry in Island Southeast Asia but no evidence of substantial super-archaic hominin admixture. *Nat Ecol Evol* 2021; 5: 616–624
- [97] The COVID-19 Host Genetics Initiative. The COVID-19 Host Genetics Initiative, a global initiative to elucidate the role of host genetic factors in susceptibility and severity of the SARS-CoV-2 virus pandemic. *Eur J Hum Genet* 2020; 28: 715–718
- [98] The COVID-19 Host Genetics Initiative. Mapping the human genetic architecture of COVID-19 by worldwide meta-analysis. *medRxiv preprint*, version posted March 12, 2021. doi.org/10.1101/2021.03.10.21252820
- [99] Thieme H. Lower Palaeolithic hunting spears from Germany. *Nature* 1998; 385: 807–810
- [100] Thieme H. *Die Schönninger Speere. Mensch und Jagd vor 400.000 Jahren*. Niedersächsisches Landesamt für Denkmalpflege. Stuttgart: Konrad Theiss Verlag, 2007
- [101] Vespasiani DM, Jacobs GS, Brucato N, et al. Denisovan introgression has shaped the immune system of present-day Papuans. *bioRxiv preprint*, posted August 7, 2020. doi.org/10.1101/2020.07.09.196444
- [102] Vernot B, Akey JM. Resurrecting surviving Neanderthal lineages from modern human genomes. *Science* 2014; 343: 1017–1021
- [103] Vernot B, Tucci S, Kelso J, et al. Excavating Neanderthal and Denisovan DNA from the genomes of Melanesian individuals. *Science* 2016; 352: 235–239
- [104] Vernot B, Zavala EI, Gómez-Olivencia A, et al. Unearthing Neanderthal population history using nuclear and mitochondrial DNA from cave sediments. *Science* 2021; 372: 590

- [105] Warren M. Biggest Denisovan fossil yet spills ancient human's secrets. *Nature* 2019; 569: 16–17
- [106] White T, Suwa G, Asfaw B. *Australopithecus ramidus*, a new species of hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 1994; 371: 306–312; Corrigendum: *Nature* 1995; 375: 88
- [107] Wilkins J, Schoville BJ, Pickering R, et al. Innovative *Homo sapiens* behaviours 105,000 years ago in a wetter Kalahari. *Nature* 2021; 592: 248–252
- [108] Wood B, Harrison T. Review. The evolutionary context of the first hominins. *Nature* 2011; 470: 350–357
- [109] Wood BA, David B, Patterson DB. *Paranthropus* through the looking glass. *PNAS* 2020; 117: 23202–23204
- [110] Yair S, Lee KM, Coop G. The timing of human adaptation from Neanderthal introgression. *Genetics* 2021; 218: iyab052
- [111] Zeberg H, Kelso J, Pääbo S. The Neanderthal progesterone receptor. *Mol Biol Evol* 2020; 37: 2655–2660
- [112] Zeberg H, Dannemann M, Sahlholm K, et al. A Neanderthal sodium channel increases pain sensitivity in present-day humans. *Curr Biol* 2020; 30: 3465–3469
- [113] Zeberg H, Pääbo S. The major genetic risk factor for severe COVID-19 is inherited from Neanderthals. *Nature* 2020; 587: 610–612
- [114] Zeberg H, Pääbo S. A genomic region associated with protection against severe COVID-19 is inherited from Neandertals. *PNAS* 2021; 118: e2026309118
- [115] Zilhão J, Pettitt P. On the new dates for Gorham's Cave and the late survival of Iberian Neanderthals. *Before Farming* 2006; 3: 1–9
- [116] Wranham R, Camody R. Human Adaptation to the Control of Fire. *Evolutionary Anthropology* 2010; 19: 187–199
- [117] Martínón-Torres M, d'Errico F, Santos E, et al. Petraglia MD. Earliest known human burial in Africa. *Nature* 2021; 593: 95–100
- [118] Schrenk F, Bromagat TG, Betzlerl CG, et al. Oldest *Homo* and Pliocene biogeography of the Malawi Rift. *Nature* 1993; 365: 833–836
- [119] Wood BA. Origins and evolution of the genus *homo*. *Nature* 1992; 355: 783–790
- [120] Stringer C. The Status of *Homo heidelbergensis*. *Evolutionary Anthropology* 2012; 21: 101–107
- [121] Haeckel E. *Systematische Phylogenie der Wirbeltiere, Teil 3*. Berlin: Georg Reimer Verlag; 1895
- [122] Huerta-Sánchez E, Jin X, Asan. Altitude adaptation in Tibetans caused by introgression of Denisovan-like DNA. *Nature* 2014; 512: 194–197
- [123] Huerta-Sánchez E, Casey FP. Simultaneous Viral Exposure and Protection from Neanderthal Introgression. *Cell* 2018; 175: 306–307
- [124] Enard D, Petrov DA. Evidence that RNA Viruses Drove Adaptive Introgression between Neanderthals and Modern Humans. *Cell* 2018; 175: 360–371
- [125] Barras C. Story of most murderous people of all time revealed in ancient DNA. *New Scientist* 30.3.2019; 3223 <https://www.newscientist.com/article/mg24132230-200-story-of-most-murderous-people-of-all-time-revealed-in-ancient-dna/>; abgerufen am 31.5.2020
- [126] Aubert M, Lebe R, Oktaviana AA et al. Earliest hunting scene in prehistoric art. *Nature* 2019; 576: 42–46