

Essen wie in der Steinzeit – Darwin als ultimativer Ernährungsratgeber!?

Teil 2: Auf der Suche nach «der» paläolithischen Ernährung – paläoökologische Befunde

ALEXANDER STRÖHLE* UND ANDREAS HAHN*



Alexander Ströhle

Alternative Ernährungsformen erfreuen sich immer grösserer Beliebtheit; darunter die «Steinzeiternährung» («Paläo-Diät»). Dies umso mehr, als einige Evolutionsmediziner die Ansicht vertreten, dass das Paläokzept von präventivmedizinischer Relevanz sei (1–10). Im 1. Teil dieser Beitragsreihe wurden die theoretischen Grundsäulen des Paläokzeptes dargestellt und die zugrunde liegende Anpassungsthese kritisch beleuchtet (11). In diesem 2. Beitrag wird zu klären sein, wie eine Ernährung nach dem «Paläoprinzip» im Detail beschaffen ist und was wir tatsächlich über die Ernährungsweise in der Altsteinzeit wissen.



Andreas Hahn

Charakterisierung «der» Paläodiät

Eine für das Paläokzept zentrale Frage lautet: Wie genau ist die Ernährungsweise beschaffen, an die sich der menschliche Stoffwechsel evolutionär angepasst haben soll? Folgt man populären Darstellungen, so entsteht der Eindruck, die jeweiligen Autoren seien damals dabei gewesen und könnten genau berichten, was und wie viel gegessen wurde. Entsprechend exakt sind die Angaben zur «typischen paläolithischen Ernährung». Danach sollen «in der Altsteinzeit die Hauptenergiequellen Kohlenhydrate, Protein und Fett im Verhältnis 41:37:22 Prozent verteilt» gewesen sein, wobei etwa zwei Drittel der Nahrung aus pflanzlichen und ein Drittel aus tierischen Quellen stammten (13).

Differenzierter fallen hingegen die Äusserungen von S. Boyd Eaton aus, einem wissenschaftlichen Pionier der altsteinzeitlichen Ernährungs- und Lebensbedingungen; er spezifiziert diese wie folgt:

Archäologisch wird die Epoche des Paläolithikums (etwa 2,6 Mio. bis 8000 Jahre v. Chr.), geologisch die des Pleisto-

was die Vertreter der Spezies Homo sapiens «genetisch angepasst» (6, 20) beziehungsweise «genetisch programmiert» (1, 6) gewesen sein sollen.

Lebensmittelwissenschaftlich setzt sich die Paläodiät aus Wildfleisch, Fisch und Meeresfrüchten, Frucht- und Knollengewächsen sowie Blattgemüse, Nüssen und Samen zusammen. Getreide, Milchprodukte und Leguminosen sowie Speiseöle und -salz, isolierte Zucker und daraus hergestellte Erzeugnisse fehlen ebenso wie alkoholhaltige Getränke (Bier, Wein) (Abbildung 1) (17, 21). Insbesondere Getreide- und Milchprodukte werden vom

«The archeological record amply demonstrates that forager diets have not been static. Quite the contrary, human food choices, as well as their food-getting and food-processing technologies, have been evolving, broadening, and intensifying for at least the past three million years.»

John D. Speth (12)

zäns (1,8 Mio. bis 10 000 Jahre v. Chr.) als Referenzzeitraum bestimmt. Denn: Es ist jener Zeitabschnitt, in dem der moderne Mensch biologisch geprägt wurde (1, 14–20). Insbesondere die Ernährungsbedingungen des späten Paläolithikums im Zeitraum von 35 000 bis 15 000 Jahren v. Chr. sollen von ernährungswissenschaftlicher Relevanz sein. Dies deshalb, da bis dato die Lebensmittelauswahl dem

Standpunkt der auf Altsteinzeit programmierten Biologie des Menschen als «Johnny-come-latelies» (dt. Neuankömmlinge) (23) bezeichnet. Tatsächlich handelt es sich hierbei um Nahrungsmittel, die erst im Zuge der neolithischen Revolution, also mit dem Aufkommen von Ackerbau und Viehzucht vor etwa 12 000 Jahren, in die menschliche Ernährung integriert wurden (Tabelle 1).

Was schliesslich die nährstoffbezogenen

*Abteilung Ernährungsphysiologie und Humanernährung, Institut für Lebensmittelwissenschaft und Humanernährung, Leibniz Universität Hannover

Die Ernährung im Verlauf der Menschwerdung

Ausgehend von den oben ausgeführten Befunden stellt sich die Ernährungsökologie im Verlauf der letzten 3 Millionen Jahre vereinfacht wie folgt dar (31):

Phase der Australopithecinen

Basierend auf Untersuchungen zur Gebiss- und Gesichtsschädelmorphologie kamen ältere Arbeiten zu der Schlussfolgerung, dass Vertreter der Australopithecinen wie *A. robustus* und *A. boisei* auf den Verzehr harter Pflanzenkost spezialisiert waren (56–58). Laut jüngeren Isotopenauswertungen soll die Nahrung der Australopithecinen jedoch vielfältiger gewesen sein (59–64), bereits geringe Mengen tierischer Kost enthalten und Analogien zur Ernährungsweise rezenter Paviane (u.a. *P. cynocephalus* und *P. hamadryas*) beziehungsweise Schimpansen (*Pan paniscus* und *Pan troglodytes* [65–66]) aufgewiesen haben. Bei Letzteren stammen etwa 4 bis 8,5 Energieprozent der Nahrung aus tierischen Quellen (67, 68), was einer durchschnittlichen Menge von bis zu 70 g pro Tag entspricht (67). Ob Nahrung tierischen Ursprungs wie Insekten und Invertebraten tatsächlich von quantitativer Bedeutung war, ist allerdings strittig. Möglicherweise zählten stärkehaltige Speicherwurzeln und -knollen («plant underground storage organs»; USO) bereits zum Nahrungsspektrum der Australopithecinen (69). Insgesamt dürften die Australopithecinen eine opportunistische Nahrungsstrategie verfolgt haben, die es ihnen erlaubt hat, unterschiedliche Habitate zu besetzen und Nahrungsressourcen zu nutzen (63).

Phase von *H. erectus* und *H. habilis*

Im Vergleich zu den Australopithecinen scheinen die ersten Vertreter von Homo wie *H. erectus* und *H. habilis* eine energetisch gehaltvollere, nährstoffkonzentriertere Kost verzehrt haben (70–74), was auch mit der Grazilisierung des Gebisses in Verbindung steht. Die Zufuhr einer Nahrung mit höherer Energiedichte ist nicht zuletzt im Hinblick auf die Zunahme des Enzephalisationsgrades (Tabelle 3) und dem damit verbundenen gesteigerten

zerebralen Energieumsatz von Relevanz (75–81). Wie jedoch die energetisch gehaltvollere Ernährung realisiert wurde, ist unklar (66, 70, 78). Neben Nüssen und Samen, die insbesondere in Trockenzeiten als energiereiche, ballaststoffreduzierte Nahrung zur Verfügung gestanden haben sollen (79, 80–82), wird postuliert, dass *H. erectus* und *H. habilis* in vermehrtem Masse das Fleischangebot der Savanne zu nutzen wussten. Insgesamt ist davon auszugehen, dass die Mitglieder dieser Spezies eine Strategie omnivorer Ernährung verfolgt haben (71, 72). Welche quantitative Bedeutung pflanzlichen und tierischen Nahrungsmitteln im Detail zugekommen ist (83–85) und aus welchen Quellen diese stammten, bleibt jedoch ungeklärt. Diskutiert werden Fleisch (86–91), Fisch (92–94), pflanzliche Energieträger wie stärkehaltige Speicherwurzeln und -knollen (USO) (69, 84, 95) oder Honig (96, 97) (Tabelle 4). Sehr plausibel ist das von Ungar et al. (70) vorgestellte anpassungsfähige Vielseitigkeitsmodell «Adaptive-Versatility-Modell». Es postuliert für die plioleisztänen Homi-

ninen eine flexible, opportunistische und omnivor ausgerichtete Nahrungsstrategie. Eine solche erlaubt es in Abhängigkeit von Habitat und Jahreszeit, alle Nahrungsressourcen effizient zu nutzen. Kennzeichnendes Merkmal der frühen Homininen wäre demzufolge ihr Nichtspezialisiertsein auf bestimmte Nahrungsressourcen. Die Frage zu den Anteilen tierischer und pflanzlicher Nahrung bleibt unbeantwortet (98).

Phase des archaischen und modernen *H. sapiens*

Vertreter dieser Spezies dürften in Abhängigkeit von den lokalen, saisonalen, klimatischen und technologischen Bedingungen auf ähnliche Nahrungsressourcen zurückgegriffen haben wie ihre hominoiden Vorfahren, insbesondere auf energiereiche pflanzliche Lebensmittel (USO, Nüsse und Samen), Fleisch und Fisch (31) sowie Honig (96, 97). Zusammenfassend können für den Menschen und seine Vorfahren – ausgehend von den Australopithecinen bis hin zum modernen *H. sapiens* – folgende Befunde als gesichert gelten:

Info Das Paläolithikum – ein paläoökologisch und kulturtechnologischer variabler Abschnitt der Humanevolution (31)

Mit etwa 2,6 Millionen Jahren umspannt das Paläolithikum eine grosse Zeitspanne. Mit Blick auf die Menschwerdung sind folgende Befunde von Relevanz:

Variation der paläoökologischen Verhältnisse in Abhängigkeit von Zeit und Lokalität. Die weltweiten Klimaverhältnisse waren in dieser Epoche erheblichen Schwankungen unterworfen. Der im Spätpliozän einsetzende weltweite Rückgang der Temperatur (32, 33) setzte sich zu Beginn des Pleistozäns fort. Es wird von mindestens drei Inlandeisbildungen berichtet, unterbrochen von relativ warmen und feuchten Interglazialen. Entsprechend ergab sich ein Wechsel von Kalt- und Warmzeitflora und -fauna (34, 35).

Variation der von Homininen besiedelten Habitate. Es ist davon auszugehen, dass der archaische und moderne *H. sapiens* ursprünglich nur die Gebiete in Ostafrika besiedelte. Die Ausbreitung auf andere Kontinente erfolgte zeitlich versetzt. So wurden die Zonen jenseits des nördlichen 60. Breitengrades erst vor etwa 20 000 bis 30 000 Jahren besiedelt. Damit aber variierten auch die klimatischen Bedingungen, was wiederum das Nahrungsangebot im Verlauf der Humanevolution beeinflusst haben dürfte (36, 37).

Variation der kulturell-technologischen Entwicklungsstufe. Diese reicht von der Oldowan-Industrie (Geröllgeräteindustrie; Anfertigung von Hammer- und Geröllsteinen) vor etwa 2,5 Millionen Jahren bis hin zu den Industrien im Jungpaläolithikum (funktionale Spezialisierung, ausdifferenzierte Jagdwerkzeuge, Übersicht bei [32]). Mit der Entstehung des anatomisch modernen Menschen (*H. sapiens sapiens*) vor etwa 50 000 Jahren vollzog sich ein tiefgreifender kultureller Wandel. Insbesondere die Epoche des Jungpaläolithikums vor 38 000 bis 8000 Jahren war geprägt von technologischen Fortschritten. Die Etablierung komplexer Werkzeuge wie Fischernetze, Speerschleudern und andere Jagdinstrumente in dieser Zeit ist gut dokumentiert und eröffnete den Zugang zu neuen Nahrungsressourcen, etwa der Fauna von Süssgewässern (38, 39). Die effiziente Nutzung mariner Nahrungsquellen stellt somit eine relativ junge Entwicklung dar, die sich erst im Jungpaläolithikum vor etwa 30 000 bis 22 000 Jahren vollzogen haben soll (38, 39).

Tabelle 1: Zeitliches Auftreten von Lebensmitteln seit Beginn des Neolithikums

Lebensmittel	Zeitliche Erstdokumentation
Getreide	
Emmer u. Einkorn	~ 10 000–11 000 v. Chr.
Gerste	~ 10 000 v. Chr.
Reis	~ 10 000 v. Chr.
Mais	~ 9000 v. Chr.
Milch(produkte)	
Domestikation Schaf	~ 11 000 v. Chr.
Domestikation Ziege und Rind	~ 10 000 v. Chr.
direkte chem. Belege	~ 6100–5500 v. Chr.
Sonstiges	
Leguminosen	~ 7000–6000 v. Chr.
Speisesalz	~ 6200–5600 v. Chr.
Speiseöle	~ 6000–5000 v. Chr.
Zucker	~ 500 v. Chr.
Alkoholische Getränke	
Wein	~ 5400 v. Chr.
Bier	~ 4000 v. Chr.
Spirituosen	~ 800–1300 n. Chr.

nach (24)

Tabelle 2: Angaben zu den lebensmittel- und nährstoffbezogenen Charakteristika «der» paläolithischen Ernährung im Verlauf der letzten 30 Jahre

Nahrungsparameter	Eaton und Konner (1)	Eaton und Konner (25)	Eaton (3)	Eaton et al. (26)
Subsistenzverhältnis (Anteil pflanzlicher versus tierische Nahrung)				
	65:35	65:35	k.A.	50:50
Kohlenhydratanteil (Energie%)	45	41	35	35–40
Fettanteil (Energie%)	21	22	35	30–40
Proteinanteil (Energie%)	34	37	30	25–30
Verhältnis mehrfach ungesättigter zu gesättigten Fettsäuren (P-S-Quotient) bzw. Zufuhr gesättigter Fettsäuren (Energie%)				
	1,41 (P:S)	1,40 (P:S)	7,5	7,5–12,0
Ballaststoffzufuhr (g/Tag)	46	104	> 100	> 70
Natriumzufuhr (mg/Tag)	690	768	k.A.	< 1000
Cholesterolfzufuhr (mg/Tag)	591	480	480	≥ 500
Vitamin-C-Zufuhr (mg/Tag)	392	604	k.A.	500
Säurelast	k.A.	k.A.	Basenüberschuss	Basenüberschuss

zusammengestellt nach Daten (1, 3, 25, 26)

Strategie omnivorer Nahrung unter Nutzung pflanzlicher und tierischer Ressourcen (31): Eine rein vegetarische beziehungsweise vegane Ernährungsweise liegt ebenso wenig in der Naturgeschichte des Menschen begründet wie eine streng carnivore (99, 100). **Zunahme der (ökologischen) Nahrungsqualität:** Dies impliziert eine Erhöhung

der Energiedichte und der Nährstoffverfügbarkeit bei gleichzeitiger Abnahme des Ballaststoffgehalts. Wie jedoch die Verbesserung der Nahrungsqualität realisiert wurde und wie die Kost unserer jagenden und sammelnden Vorfahren genau beschaffen war, ist – vor allem mangels verlässlicher Daten – sehr umstritten (70, 78). Beachtet man die einge-

schränkte Proteintoleranz des Menschen (Maximum der hepatischen Ammoniakelimination via Harnstoffzyklus im Mittel: 65 mg (N/h und kg KG^{-0,75}) und den Umstand, dass Wildfleisch in der Regel sehr fettarm ist (Fettgehalt etwa 2–4%), dann ist es wenig plausibel, dass ein Grossteil des Energiebedarfs über Fleisch gedeckt wurde. Wie **Tabelle 6** zeigt, liegt die lang-

Tabelle 3: Morphologische Trends im Verlauf der Hominisation (31)

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

¹Taxonomie nach Klein (32).

²Enzephalisations-Quotient; errechnet sich aus der Gehirnmasse dividiert durch das 11,22-Fache der Körpermasse^{0,76}.

³Megadontia-Quotient; errechnet sich aus der prämolaren Zahnfläche dividiert durch das 12,5-Fache der Körpermasse^{0,86}.

Tabelle 4: Bedeutung von Energie- und Nährstofflieferanten im Verlauf der Humanevolution – Pro- und Kontraargumente

Fleisch (Grosswildjagd)

Jagd gilt als innovative Ernährungsstrategie, die die Basis der Nahrungssicherung darstellt und als Motor für die Evolution psychischer Charakteristika wie vorausschauende Planung, Kooperation und Arbeitsteilung zwischen den Geschlechtern angesehen wird.

Pro-Argumente:

- Fleisch und Innereien stellen eine energiekonzentrierte, ballaststoffarme Nahrungsquelle dar.
- Fleisch und Innereien (Gehirn) sind wertvolle Lieferanten für langkettige ω -3-Fettsäuren (Eicosapentaen-[EPA-] und Docosahexaensäure [DHA]) und Taurin, die der Mensch nur eingeschränkt synthetisieren kann. Auch die für die Hirnentwicklung relevanten Mikronährstoffe (Zink, Eisen) liegen im Fleisch in gut verfügbarer Form vor.

Kontra-Argumente:

- Es fehlen stichhaltige archäologische Belege für die Jagdhypothese.
- Widersprüche zu neueren verhaltensökologischen Befunden.
- Die Kapazität zur hepatischen Ammoniakvergiftung via Harnstoffzyklus ist bei *H. sapiens* limitiert; grössere Mengen fettarmen Wildfleisches können nicht effizient zur Energieversorgung genutzt werden – insbesondere von Schwangeren, da hier die Proteintoleranz auf 25 bis 30 Energieprozent der Gesamtnahrung beschränkt ist.
- Ein hoher Verzehr an magerem Fleisch und eine damit verbundene hohe Proteinaufnahme bedingt gesteigerte Wasserverluste (Urin), was unter prähistorischen Bedingungen nachteilig ist.
- Mageres Fleisch ist eine ineffiziente Quelle, um körpereigenes ATP zu bilden (Grund: ausgeprägte postprandial-thermogenetische Effekte und ein dadurch gesteigerter Energieumsatz).

Stärkereiche Wurzelknollen (Sammeltätigkeit)

Das Sammler(innen)-Modell geht auf die Anthropologinnen Zihlmann und Tanner zurück. Gegenwärtig wird das Sammlermodell in modifizierter Form propagiert. Dabei wird dem Sammeln von stärkereichen Speicherwurzeln und -knollen (USO) eine Schlüsselstellung im Nahrungsspektrum der frühen Homininen beigemessen.

Pro-Argumente:

- USO stellen eine energiekonzentrierte Kohlenhydratquelle dar, insbesondere für das Gehirn mit seinem hohen Glukosebedarf.
- Das Sammeln von Nahrung durch Frauen dient der Versorgung, während die Jagd der Männer primär als Mittel zur Erlangung von Statusvorteilen fungiert (Showoff-Hypothese). Der Beitrag der Jagd zur Nahrungssicherung ist dagegen von untergeordneter Bedeutung – ein Argument, das durch ethnologische Befunde rezenter Jäger- und Sammlerkulturen in Afrika gestützt wird.

Kontra-Argumente

- Die effiziente Nahrung von USO setzt den Gebrauch von Feuer voraus, um die unverdauliche Stärke aufzuschliessen. Sichere Hinweise zur systematischen Verwendung des Feuers zu Nahrungszwecken datieren allerdings in den Zeitraum von vor 1 Million beziehungsweise 300 000 bis 4000 Jahren; ob die frühen Homininen vor über 1,5 Mio. Jahren bereits Feuer zur Nahrungszubereitung nutzten, muss fraglich bleiben. Zudem ist der Energiegehalt von USO im Vergleich zu Fleisch geringer als häufig angenommen.

Honig (Sammeltätigkeit)

Erweiterung des Sammlermodells. Das Sammeln von Honig gilt als effiziente Strategie zur Sicherung des Energiebedarfs.

Pro-Argumente:

- Wildhonig ist das natürliche Lebensmittel mit der höchsten Energiedichte.
- Im Gegensatz zu vielen pflanzlichen Energieträgern ist Honig praktisch frei von antinutritiven Inhaltsstoffen (z.B. Trypsin- und Amylaseinhibitoren) und sehr gut resorbierbar.
- Sein Reichtum an gut verfügbaren Kohlenhydraten (Glukose, Fruktose) macht Honig zu einer hervorragenden Nährstoffquelle für das Gehirn mit seinem hohen Glukosebedarf.

Kontra-Argumente:

Die effiziente Nutzung von Wildhonig setzt den gezielten Einsatz von Feuer voraus (Abwehr der Bienenvölker durch Rauch). Zu welchem Zeitpunkt dies möglich war, ist umstritten (s.o.).

Aquatische Nahrungsressourcen (Fisch, Meeresfrüchte)

Alternativ bzw. ergänzend zur Jagdhypothese geht das Modell davon aus, dass die frühen Homininen Seeufergebiete und Flusslandschaften bewohnten und aquatische Ressourcen (Fische, Molusken etc.) nutzten.

Pro-Argumente:

- Fisch und Meeresfrüchte liefern hohe Mengen langkettiger ω -3-Fettsäuren (EPA und DHA), die der Mensch nur eingeschränkt aus Vorstufen synthetisieren kann, aber für die Gehirnentwicklung benötigt. Auch weitere für die Gehirnentwicklung relevante Mikronährstoffe (Zink, Selen, Jod) werden über aquatische Lebensmittel in hoher Menge bereitgestellt.

Kontra-Argumente:

- Im Vergleich zu Männern ist die Kapazität von Frauen, α -Linolensäure in EPA und DHA zu konvertieren, deutlich ausgeprägter (EPA: 2,5-fach; DHA: > 200-fach). Die Konvertierungsrate ist umso höher, je weniger DHA über die Nahrung zugeführt wird. Zudem lagern Frauen bevorzugt DHA in die glutofemorale Fettdepots (Oberschenkel, Gesäss) ein, von wo sie während der Schwangerschaft beziehungsweise Stillzeit freigesetzt werden und die Versorgung des Embryos beziehungsweise Säuglings mit DHA sicherstellen. Auch ist der weibliche Organismus in der Lage, die Syntheserate bei erhöhtem Bedarf zu steigern und α -Linolensäure weniger stark zur Energiegewinnung heranzuziehen (Reduktion um etwa 50%).
- Selbst in Zeiten des höchsten DHA-Bedarfs (Schwangerschaft und Stillzeit) scheint die endogene Synthese auszureichen, um genügend DHA bereitzustellen – adäquate Zufuhren an α -Linolensäure vorausgesetzt (etwa 1 g/Tag). Es gibt Hinweise, dass Fetus und Säugling in der Lage sind, zumindest einen Teil der für die Hirnentwicklung notwendigen DHA in den Astrozyten de novo zu synthetisieren.
- Es existieren keine Hinweise, dass Mitglieder von Populationen, die keinen Zugang zu aquatischen Ressourcen haben, Einschränkungen in der Gehirnentwicklung aufweisen.
- Ovo-Lacto-Vegetarier und Veganer weisen zwar niedrigere Plasmaspiegel an DHA auf als Mischköstler; dennoch hat dies offenbar keine nachteiligen Konsequenzen. Die Versorgung des Organismus ist durch die Zufuhr von α -Linolensäure langfristig sichergestellt – auch während der Stillzeit.
- Es existieren keine gesicherten archäologischen Daten, die auf die systematische Nutzung aquatischer Ressourcen durch die frühen Homininen hinweisen. Ausgehend von Isotopendaten scheint die Nutzung mariner Nahrungsquellen eine relativ junge Entwicklung zu sein, die sich im Verlauf des späten Paläolithikums vollzogen hat.

Tabelle 5: Übersicht zur Evolutionsökologie im Verlauf der Hominisation (31)

Phase	Gebiet	Zeitraumen (Millionen Jahre vor heute)	Ernährungsstrategie	Nahrungscharakteristika
Australopithecinen	Afrika	4,5–2,5	Sammeln von pflanzlicher, z.T. auch tierischer Nahrung	Blätter, Früchte, Samen, Speicherwurzeln (?), Insekten und Invertebraten (?). Hoher Rohfaseranteil, geringer DQ-Wert ¹ .
<i>Homo habilis</i> , <i>Homo erectus</i> , <i>Homo ergaster</i>	Afrika	2,5–1,5	Sammeln von pflanzlicher und tierischer Nahrung (Aas?) in Kombination mit Jagd	Früchte, Samen, Nüsse, Speicherwurzeln (?), Aas (?), Fleisch von Säugern. Verwendung von Feuer (?). Sinkender Rohfaseranteil, steigender DQ-Wert. P:T-Verhältnis ungeklärt.
Pleistozäner <i>Homo sapiens</i>	Afrika	0,2–0,05	Sammeln von pflanzlicher und tierischer Nahrung in Kombination mit Jagd	Früchte, Samen, Nüsse, Speicherwurzeln, Fleisch von Säugern. Verwendung von Feuer. Hoher DQ-Wert ² . P:T-Verhältnis analog zu rezenten (ost)afrikanischen Jägern und Sammlern (etwa 60–80:20–40 Energie% ?).
Pleisto-holozäner <i>Homo sapiens</i>	Afrika, Asien, Europa	0,05–0,03	Sammeln von pflanzlicher und tierischer Nahrung in Kombination mit Jagd	Früchte, Samen, Nüsse, Speicherwurzeln, Fleisch von Säugern. Verwendung von Feuer. Hoher DQ-Wert ² . P:T-Verhältnis ³ analog zu rezenten Jägern und Sammlern in Gebieten mit effektiven Temperaturen von > 13 °C der alten Welt (Varianzbreite 0–90:0–90 Energie%?).
Jungpaläolithischer <i>Homo sapiens</i>	weltweit	> 0,03–0,008	Sammeln von pflanzlicher und tierischer Nahrung in Kombination mit Jagd und Fischfang	Früchte, Samen, Nüsse, Speicherwurzeln, Fleisch von kleinen und grossen Säugern sowie aquatische Ressourcen (Süss- und Salzwasserfische, Muscheln). Verwendung von Feuer. Hoher DQ-Wert ² . P:T-Verhältnis analog zu rezenten Jägern und Sammlern weltweit (Varianzbreite 0–85:6–100 Energie%).

¹Mass für die Nahrungsqualität; berechnet sich aus der Summe der Anteile an (a) tierischen (Fleisch, Insekten), (b) nährstoffreichen pflanzlichen (Wurzeln, Knollen, Früchte) und (c) ballaststoffreichen Pflanzenteilen (Blätter) an der Gesamtnahrung: $DQ = c + 2b + 3,5a$, wobei DQ-Werte von 100 bis 350 möglich sind.

² > 230.

³ P:T-Verhältnis: Subsistenzanteile; Verhältnis der aus pflanzlichen und tierischen Quellen stammenden Nahrung.

fristig toxikologisch unbedenkliche Gesamtproteinaufnahme in Abhängigkeit von der Gesamtenergiezufuhr und dem Körpergewicht zwischen 20 und 50 Energieprozent beziehungsweise zwischen 155 und 260 g Protein/Tag. Dieser kritische Bereich wird bei hohem Konsum mageren Wildfleischs leicht überschrit-

ten, wodurch das Risiko einer Hyperammonämie steigt. Symptome hierfür sind unter anderem Gewichtsverlust, Übelkeit und Diarrhö («rabbit starvation»). Der Beitrag der (Gross-)Wildjagd zur Nahrungssicherung dürfte nicht zuletzt aus diesen Gründen geringer gewesen sein, als übliche Jagdmodelle nahelegen (12).

Paläoprotagonisten haben die These formuliert, dass der Konsum fettarmer, kohlenhydratreduzierter Proteinquellen gewissermassen die evolutionsgeschichtlich gewachsene und also «artgerechte» Ernährungsweise des Menschen sei (101). Vor dem Hintergrund der obigen Ausführungen ist diese Sichtweise wenig überzeugend.

Tabelle 6: Langfristig toxikologisch unbedenkliche Proteinzufuhr in Abhängigkeit vom Körpergewicht und von der Gesamtenergieaufnahme (12)

Körpergewicht (kg)	Proteinzufuhr g/Tag	Energie% (bei 2000 kcal Gesamtenergieaufnahme)	Energie% (bei 2500 kcal Gesamtenergieaufnahme)	Energie% (bei 3000 kcal Gesamtenergieaufnahme)	Energie% (bei 3500 kcal Gesamtenergieaufnahme)
40	155	31	25	21	18
50	183	37	29	24	21
60	210	42	34	28	24
70	236	47	38	31	27
80	261	52	42	35	30

Die Angaben basieren auf der mittleren maximalen Ammoniakelimination (65 mg N/h und kgKG^{-0,75}) via Harnstoffzyklus.

Einsatz von Feuer und Nutzung «primitiver» lebensmitteltechnologischer Verfahren zur Erzielung einer erhöhten Energieausbeute. Die Bedeutung der thermischen Nahrungszubereitung ist evident, da der Mensch Fleisch und stärkereiche Kohlenhydratquellen (USO) nur in erhitzter Form effizient nutzen kann. Insgesamt erhöht Kochen die Nettoenergiemenge, die beim Verzehr der Nahrung aufgenommen wird (102–104). Damit verbunden sind eine Reihe biologischer Vorteile: Das «Mehr» an Energie kam dem Wachstum des menschlichen Gehirns zugute, verhalf zu besserer Reproduktion und zu mehr Zeit für Aktivitäten, die nicht der Nahrungssuche und -aufnahme dienen (105). Ein Vergleich mit unseren nächsten Verwandten, den Schimpansen, verdeutlicht das. Schimpansen verbringen mehr als 6 Stunden am Tag (sic!) mit Kauen von Nahrung. Unter Berücksichtigung der Tatsache, dass der Kauaufwand von der Körpergröße abhängt, lässt sich abschätzen, wie lange die Kaudauer beim Menschen wäre, wenn er von derselben rohen Nahrung leben müsste wie die Schimpansen und andere Menschenaffen. Es wären etwa 5 Stunden, also 42 Prozent des Tages, bei einem geschätzten «Arbeitstag» von 12 Stunden (106). Tatsächlich aber fällt die Kauzeit beim Menschen – und zwar unabhängig von der Kultur und Subsistenzwirtschaft – beträchtlich niedriger aus: Sie beträgt 7 bis 8 Prozent für Kinder und etwa 5 Prozent für Erwachsene. Menschen verbringen also 80 bis 90 Prozent weniger Zeit für das Kauen der Nahrung als ihre Verwandten, die Menschenaffen (106). Diese Einsparung bei der Kauzeit ist auf das Garen der Nahrung zurückzuführen,

die aufgrund ihrer weichen Konsistenz einen geringeren Kauaufwand benötigt. Die thermische Nahrungszubereitung hat die Ernährungsweise des Menschen und seiner Vorfahren – und vermutlich auch seine biologische Entwicklungsgeschichte – somit deutlich geprägt (106, 107). Strittig ist allerdings, seit wann das Feuer zur Ernährungssicherung genutzt wird (108). Die Angaben reichen von 200 000 bis 400 000 (109) über 1 Million (110) bis zu 1,8 Millionen (69) Jahre vor heute.

Tabelle 5 fasst die wichtigsten Befunde zur Ernährungsökologie im Verlauf der Hominisation zusammen.

Fazit und Ausblick

Die Kenntnisse über die Ernährung im Verlauf des Paläolithikums sind – anders als vielfach postuliert – vergleichsweise gering. Das Ernährungsverhalten des prähistorischen Menschen und das seiner Vorfahren lässt sich am ehesten als das opportunistischer Omnivoren charakterisieren, fokussiert auf energetisch gehaltvolle, nährstoffreiche und gut nutzbare Ressourcen. Der Mensch ist ernährungsphysiologisch ein «nicht festgelegtes Wesen». Genau auf dieser Flexibilität beruht offenbar der evolutionäre Erfolg der Spezies Mensch (111, 112). Es besteht allerdings eine Abhängigkeit von prozessierter Nahrung (106).

Der Erkenntnisertrag zur Beschaffenheit «der» paläolithischen Ernährung reduziert sich letztlich auf die simple Feststellung: «... food was derived from naturally occurring vegetation, wild game or aquatic resources» (3). Aus dieser heute unumstrittenen Feststellung ergibt sich jedoch

das Problem nutritiver Beliebigkeit. Eine solche Angabe ist viel zu allgemein, um ernährungswissenschaftlich wirklich interessant sein zu können. Es verwundert daher nicht, wenn der Versuch unternommen wurde, zumindest die Ernährungsweise des vor 200 000 bis 50 000 Jahren lebenden *H. sapiens* näher zu charakterisieren. Auskünfte hierüber basieren primär auf Analogieschlüssen zur Ernährungsweise historischer und rezenter Jäger und Sammler. Wie die Ernährung von Wildbeutern beschaffen ist, wird Gegenstand des 3. Teil dieser Beitragsreihe sein.

Korrespondenzadresse:

Dr. Alexander Ströhle
Leibniz-Universität Hannover
Institut für Lebensmittelwissenschaft und Humanernährung, Abteilung Ernährungsphysiologie und Humanernährung
Am Kleinen Felde 30, D-30167 Hannover
E-Mail: stroehle@nutrition.uni-hannover.de

Literatur

- Eaton SB, Konner M: Paleolithic nutrition. A consideration of its nature and current implications. *N Engl J Med* 1985; 312: 283–239.
- Lindeberg S, Cordain L, Eaton SB. Biological and clinical potential of a paleolithic diet. *J Nutr Environ Med* 2003; 13: 149–160.
- Eaton SB. The ancestral human diet: what was it and should it be a paradigm for contemporary nutrition? *Proc Nutr Soc* 2006; 65: 1–6.
- Zittermann A. Aktuelle Ernährungsempfehlungen vor dem Hintergrund prähistorischer Ernährungsweise. *Ernahr-Umschau* 2003; 50: 420–425.
- Cordain L, Friel J. *The Paleo Diet for Athletes*. Rodale Books, US 2005.
- Cordain L. *The Paleo Diet: Lose weight and get healthy by eating the food you were designed to eat*. John Wiley & Sons Inc., New York 2002.
- Leach JD. Evolutionary perspective on dietary intake of fibre and colorectal cancer. *Eur J Clin Nutr* 2007; 61: 140–142.
- Leach JD, Gibson GR, Van Loo J. *Human Evolution,*

- nutritional ecology and prebiotics in ancient diet. *Bioscience Microflora* 2006; 25: 1–8.
9. Morris RC Jr, Schmidlin O, Frassetto LA, Sebastian A. Relationship and interaction between sodium and potassium. *J Am Coll Nutr* 2006; 25 (Suppl 3): S262–270.
10. Sebastian A, Frassetto LA, Sellmeyer DE, Morris RC Jr. The evolution-informed optimal dietary potassium intake of human beings greatly exceeds current and recommended intakes. *Semin Nephrol*. 2006; 26: 447–453.
11. Ströhle A, Hahn A. 2014. Essen wie in der Steinzeit – Darwin als ultimativer Ernährungsratgeber!? Teil 1: Vom Paleokonzept zum Anpassungsparadigma. *Schweiz Z Ernähr.med* 2014; 2: 41–44.
12. Speth JD. The Paleoanthropology and Archaeology of Big-Game Hunting. Protein, Fat, or Politics? Springer, New York, Heidelberg, Dordrecht, London, 2010, p. 5–37.
13. Junker T, Paul S. Der Darwin Code. Die Evolution erklärt unser Leben. C.H. Beck, München 2010.
14. Eaton SB. Preagricultural diets and evolutionary health promotion. In: Ungar PS (ed.): Evolution of the human diet. The known, the unknown, and the unknowable. Oxford University Press, Oxford/New York 2007, 384–394.
15. O'Keefe JH Jr, Cordain L. Cardiovascular disease resulting from a diet and lifestyle at odds with our Paleolithic genome: how to become a 21st-century hunter-gatherer. *Mayo Clin Proc* 2004; 79: 101–108.
16. Eaton SB, Cordain L, Eaton SB 3rd: An evolutionary foundation for health promotion. *World Rev Nutr Diet* 2001; 90: 5–12.
17. Eaton SB 3rd, Eaton SB. Consumption of trace elements and minerals by preagricultural humans. In: Bogden JD, Klevay LM (eds.): Clinical nutrition of the essential trace elements and minerals: The guide for health professionals. Humana Press, Totowa 2000, 37–47.
18. Eaton SB, Eaton SB 3rd. Evolutionary aspects of diet: The diet of evolutionary adaptedness. In: Proceedings of the 16th International Congress of Nutrition. Canadian Federation of Biological Societies, Ottawa, Canada 1998, 326–328.
19. Cordain L. Cereal grains: humanity's double-edged sword. *World Rev Nutr Diet* 1999; 84: 19–73.
20. Eaton SB, Eaton SB 3rd, Cordain L. Evolution, diet, and health. In: Ungar PS, Teaford MF (eds.): Human diet. Its origin and evolution. Bergin & Garvey, Westport, Connecticut/London 2002, 7–17.
21. Cordain L, Eaton SB, Sebastian A, Mann N, Lindeberg S, Watkins BA, O'Keefe JH, Brand-Miller J. Origins and evolution of the Western diet: health implications for the 21st century. *Am J Clin Nutr* 2005; 81: 341–354.
22. Ströhle A, Hahn A. Ernährung á la Altsteinzeit - Ultima Ratio der Prävention? *Dtsch Apothek Z*. 2011;151: 54–62.
23. Eaton SB. Humans, lipids and evolution. *Lipids* 1992; 27: 814–820.
24. Ströhle A. Sub specie evolutionis. Eine Studie zur Evolutionären Ernährungswissenschaft, Shaker, Aachen, 2010.
25. Eaton SB, Eaton SB 3rd, Konner MJ. Paleolithic nutrition revisited: a twelve-year retrospective on its nature and implications. *Eur J Clin Nutr*. 1997; 51 (4): 207–216.
26. Eaton SB, Konner MJ, Cordain L. Diet-dependent acid load, Paleolithic nutrition, and evolutionary health promotion. *Am J Clin Nutr*. 2010 Feb; 91 (2): 295–297.
27. Richards MP. A brief review of the archaeological evidence for Palaeolithic and Neolithic subsistence. *Eur J Clin Nutr* 2002; 56: 16.
28. Potts R. Hominin evolution in settings of strong environmental variability. *Quater Sci Rev*. 2013; 73: 1–13.
29. Potts R. Evolution and environmental change in early human prehistory. *Ann Rev Anthropol*. 2012; 41: 151–167.
30. Richerson PJ, Bettinger RL, Boyd R. Evolution on a Restless Planet: Were Environmental Variability and Environmental Change Major Drivers of Human Evolution? In: Wuketits F, Ayala FJ (eds.): Handbook of Evolution. Vol. 2: The Evolution of Living Systems (Including Hominids). Wiley-VCH Verlag, Weinheim, 2005, 223–242.
31. Ströhle A, Wolters M, Hahn A. [Human nutrition in the context of evolutionary medicine]. *Wien Klin Wochenschr*. 2009; 121 (5–6): 173–187.
32. Klein RG. The human career. Human biological and cultural origins. Second Edition, University of Chicago Press, Chicago 1999 [Orig. 1989].
33. Hurtado AM, Hill K. Early dry season subsistence ecology of the Cuiva (Hiwi) foragers of Venezuela. *Hum Ecol* 1986; 15: 163–187.
34. Ravelo AC, Andreasen DH, Lyle M, Olivarez Lyle A, Wara MW. Regional climate shifts caused by gradual global cooling in the Pliocene epoch. *Nature* 2004; 429: 263–267.
35. Vrba ES. Late Pliocene climatic events and hominid evolution. In: Grine FE (ed.): Evolutionary history of the robust australopithecines. Aldine de Gruyter, New York 1988, 405–426.
36. Snodgrass JJ, Sorensen MV, Tarskaia LA, Leonard WR. Adaptive dimensions of health research among indigenous Siberians. *Am J Hum Biol* 2007; 19: 165–180.
37. Hoffeecker JF. A Prehistory of the north. Human settlement of the higher latitudes. Rutgers University Press, New Brunswick/New Jersey/London 2005.
38. Richards MP, Jacobi R, Cook J, Pettitt PB, Stringer CB. Isotope evidence for the intensive use of marine foods by Late Upper Palaeolithic humans. *J Hum Evol* 2005; 49: 390–394.
39. Richards MP, Pettitt PB, Stiner MC, Trinkaus E. Stable isotope evidence for increasing dietary breadth in the European mid-Upper Paleolithic. *Proc Natl Acad Sci USA* 2001; 98: 6528–6532.
40. Daniel I, Oger P, Winter R. Origins of life and biochemistry under high-pressure conditions. *Chem Soc Rev* 2006; 35: 858–875.
41. Whitfield J. Origins of life: born in a watery commune. *Nature* 2004; 427: 674–676.
42. Carroll SB. Genetics and the making of Homo sapiens. *Nature* 2003; 422: 849–857.
43. Trinkaus E. Early modern humans. *Annu Rev Anthropol* 2005; 34: 207–230.
44. Stringer C. Modern human origins: progress and prospects. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 2002; 357: 563–579.
45. Kaessmann H, Paabo S. The genetical history of humans and the great apes. *J Intern Med* 2002; 251: 1–18.
46. Klein J, Takahata N. Where Do We Come From? The Molecular Evidence for Human Descent. Springer, Berlin/Heidelberg 2002.
47. Cachel S. Primate and human evolution (Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology) Cambridge University Press, Cambridge 2006.
48. Stringer C, McKie R. African Exodus: The Origins of Modern Humanity. Henry Holt & Co, New York 1997.
49. Stringer C. The emergence of modern humans. *Sci Am* 1990; 263: 98–104.
50. Frayer DW, Wolpoff MH, Thorne AG, Smith FH, Pope GG. Theories of modern human origins: The paleontological test. *Amer Anthropol* 1993; 95: 14–50.
51. Templeton AR. Genetics and recent human evolution. *Evolution Int J Org Evolution* 2007; 61: 1507–1519.
52. Eswaran V, Harpending H, Rogers AR. Genomics refutes an exclusively African origin of humans. *J Hum Evol* 2005; 49: 1–18.
53. Wolpoff MH, Hawks J, Frayer DW, Hunley K. Modern human ancestry at the peripheries: a test of the replacement theory. *Science* 2001; 291: 293–297.
54. Hawks JD, Wolpoff MH. The four faces of Eve: hypothesis compatibility and human origins. *Quaternary International* 2001; 75: 41–50.
55. Hawks J, Oh S, Hunley K, Dobson S, Cabana G, Dayalu P, Wolpoff MH. An Australasian test of the recent African origin theory using the WLLH-50 calvarium. *J Hum Evol* 2000; 39: 1–22.
56. Blumenschine RJ. Characteristics of an early hominid scavenging niche. *Curr Anthropol* 1987; 28: 383–407.
57. Bunn HT. Patterns of skeletal representation and hominid subsistence activities at Olduvai-George, Tanzania, and Koobi-Fira, Kenya. *J Hum Evol* 1986; 15: 673–690.
58. Grine FE. Dental evidence for dietary differences in Australopithecus and Paranthropus – a quantitative analysis of permanent molar microwear. *J Hum Evol* 1986; 15: 783–822.
59. Wynn JG, Sponheimer M, Kimbel WH, Alemseged Z, Reed K, Bedaso ZK, Wilson JN. Diet of Australopithecus afarensis from the Pliocene Hadar Formation, Ethiopia. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2013 Jun 25; 110 (26): 10495–104500.
60. Lee-Thorp J, Likius A, Mackay HT, Vignaud P, Sponheimer M, Brunet M. Isotopic evidence for an early shift to C resources by Pliocene hominins in Chad. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2012 Dec 11; 109 (50): 20369–20372.
61. Sponheimer M, Lee-Thorp J, de Ruiter D, Codron D, Codron J, Baugh AT, Thackeray F. Hominins, sedges, and termites: new carbon isotope data from the Sterkfontein valley and Kruger National Park. *J Hum Evol* 2005 Mar; 48 (3): 301–12. Epub 2005 Jan 18.
62. Sponheimer M, de Ruiter D, Lee-Thorp J, Spath A. Sr/Ca and early hominin diets revisited: new data from modern and fossil tooth enamel. *J Hum Evol* 2005; 48: 147–156.
63. van der Merwe NJ, Thackeray JF, Lee-Thorp JA, Luyt J. The carbon isotope ecology and diet of Australopithecus africanus at Sterkfontein, South Africa. *J Hum Evol* 2003; 44: 581–597.
64. Sponheimer M, Lee-Thorp JA. Isotopic evidence for the diet of an early hominid, Australopithecus africanus. *Science* 1999; 283: 368–370.
65. Backwell LR, d'Errico F. Evidence of termite foraging by Swartkrans early hominids. *Proc Natl Acad Sci USA* 2001; 98: 1358–1363.
66. Sponheimer M, Dufour DL. Increased Dietary Breadth in Early Hominin Evolution: Revisiting Arguments and Evidence with Focus on Biogeochemical Contributions. In: Hublin J-J, Richards MP (eds.): The Evolution of Hominin Diets. Integrating Approaches to the Study of Paleolithic Subsistence. Springer, Heidelberg, New York 2009, 229–240.
67. Stanford CB. The hunting ecology of wild chimpanzees: Implications for the evolutionary ecology of Pliocene hominids. *Am Anthropol* 1996; 98: 96–113.
68. Sussman RW. Foraging patterns of nonhuman primates and the nature of food preferences in man. *Fed Proc* 1978; 37: 55–60.
69. Laden G, Wrangham R. The rise of the hominids as an adaptive shift in fallback foods: plant underground storage organs (USOs) and australopithec origins. *J Hum Evol* 2005; 49: 482–498.
70. Ungar PS, Grine FE, Teaford MF. Diet in early homo: a review of the evidence and a new model of adaptive versatility. *Annu Rev Anthropol* 2006; 35: 209–228.
71. Milton K. The critical role played by animal source foods in human (Homo) evolution. *J Nutr* 2003;133(11 Suppl 2): S3886–3892.
72. Milton K. A hypothesis to explain the role of meat-

- eating in human evolution. *Evol Anthropol* 1999; 8: 11–21.
73. Aiello LC, Wells CK. Energetics and the evolution of the genus homo. *Annu Rev Anthropol* 2002; 31: 323–338.
74. O'Connell JF, Hawkes K, Lupo KD, Blurton Jones NG. Male strategies and Plio-Pleistocene archaeology. *J Hum Evol* 2002; 43: 831–872.
75. Snodgrass JJ, Leonard WR, Robertson ML. The Energetics of Encephalization in Early Hominids. In: Hublin J-J, Richartds MP (eds.): *The Evolution of Hominin Diets. Integrating Approaches to the Study of Paleolithic Subsistence*. Springer, Heidelberg, New York 2009, 15–30.
76. Leonard WR, Robertson ML. Nutritional requirements and human evolution: A bioenergetics model. *Am J Hum Biol* 1992; 4: 179–195.
77. Sailer LD, Gaulin JSC, Boster JS, Kurland JA. Measuring the relationship between dietary quality and body size in primates. *Primates* 1985; 26: 14–27.
78. Plummer T. Flaked stones and old bones: biological and cultural evolution at the dawn of technology. *Yrbk Phys Anthropol* 2004; 47: 118–164.
79. Schoeninger MJ, Bunn HT, Murray S, Pickering T, Moore J. Meat-eating by the fourth African ape. In: Stanford CB, Bunn HT, (eds): *Meat-eating and human evolution*. Oxford University Press, Oxford 2001, 179–198.
80. Peters CR. Nut-like oil seeds: food for monkeys, chimpanzees, humans, and probably ape-men. *Am J Phys Anthropol* 1987; 73: 333–363.
81. Peters CR, O'Brien EM, Box EO. Plant types and seasonality of wild-plant foods, Tanzania to southwestern Africa: resources for models of the natural environment. *J Hum Evol* 1984; 13: 397–414.
82. Peters CR, O'Brien EM. The early hominid plant-food niche: insights from an analysis of plant exploitation by Homo, Pan, and Papio in eastern and southern Africa. *Curr Anthropol* 1981; 22: 127–140.
83. Bird DW, O'Connell JF. Behavioral Ecology and archaeology. *J Archaeol Res* 2006; 14: 43–188.
84. O'Connell JF, Hawkes K, Blurton Jones NG. Grandmothering and the evolution of homo erectus. *J Hum Evol* 1999; 36: 461–485.
85. Blumenshine RJ, Cavallo JA, Capaldo SD. Competition for carcasses and early hominid behavioural ecology: a case study and conceptual framework. *J Hum Evol* 1994; 27: 197–213.
86. Bunn HAT. Meat made us human. In: Ungar PS (ed.): *Evolution of the human diet. The known, the unknown, and the unknowable*. Oxford University Press, Oxford/New York 2007, 191–211.
87. Finch CE, Stanford CB. Meat-adaptive genes and the evolution of slower aging in humans. *Q Rev Biol* 2004; 79: 3–50.
88. Larsen CS. Animal source foods and human health during evolution. *J Nutr* 2003; 133 (11 Suppl 2): S3893–3897.
89. Kaplan H, Hill K, Lancaster J, Hurtado AM. A theory of human life history evolution: diet, intelligence, and longevity. *Evol Anthropol* 2000; 9: 156–185.
90. Mann N. Dietary lean red meat and human evolution. *Eur J Nutr* 2000; 39: 71–79.
91. Stanford CB, Bunn HT (eds.). *Meat-eating & human evolution*. Oxford University Press, Oxford/New York 2001.
92. Cunnane SC. Docosahexaenoic acid and human brain evolution: missing the forest for the trees – Comments by Cunnane. *Br J Nutr* 2007; 97: 1021–1022.
93. Broadhurst CL, Wang Y, Crawford MA, Cunnane SC, Parkington JE, Schmidt WF. Brain-specific lipids from marine, lacustrine, or terrestrial food resources: potential impact on early African Homo sapiens. *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol* 2002; 131: 653–673.
94. Broadhurst CL, Cunnane SC, Crawford MA. Rift Valley lake fish and shellfish provided brain-specific nutrition for early Homo. *Br J Nutr* 1998; 79: 3–21.
95. Dominy NJ, Vogel ER, Yeakel JD, Constantino P, Lucas W. Mechanical properties of plant underground storage organs and implications for dietary models of early hominins. *Evol Biol* 2008; 35: 159–175.
96. Allsop KA, Miller JB. Honey revisited: a reappraisal of honey in pre-industrial diets. *Br J Nutr* 1996 Apr; 75 (4): 513–520.
97. Crittenden AN. The importance of honey consumption in human evolution. *Food Foodwas*. 2001;19: 257–273.
98. Cordain L. Implications of plio-pleistocene hominin diets for modern humans. In: Ungar PS (ed.): *Evolution of the human diet. The known, the unknown, and the unknowable*. Oxford University Press, Oxford/New York 2007, 363–368.
99. Teuteberg HJ. War der Urmensch ein Vegetarier? *Ern/Nutr*.1999; 14: 21–22.
100. Becker M. Die natürliche Ernährung des Menschen im Verlauf der Evolution. *Qual Plant*. 1975; 25: 77–88.
101. Cordain L, Brand-Miller J, Eaton SB, Mann N. Macronutrient estimations in hunter-gatherer diets. *Am J Clin Nutr* 2000; 72: 1589–1592.
102. Carmody RN, Weintraub GS, Wrangham RW. Energetic consequences of thermal and nonthermal food processing. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2011 Nov 29; 108 (48): 19199–19203.
103. Carmody RN, Wrangham RW. Cooking and the human commitment to a high-quality diet. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*. 2009; 74: 427–434.
104. Carmody RN, Wrangham RW. The energetic significance of cooking. *J Hum Evol*. 2009 Oct; 57 (4): 379–391.
105. Organ C, Nunn CL, Machanda Z, Wrangham RW. Phylogenetic rate shifts in feeding time during the evolution of Homo. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2011 Aug 30; 108 (35): 14555–14559.
106. Wrangham R. *Catching Fire. How Cooking made us human*. Profile Books, London 2010.
107. Wrangham R, Carmody RN. Human adaptation to the control of fire. *Evol Anthropol*. 2010; 19: 187–199.
108. Gibbons A. Paleoanthropology. Food for thought. *Science*. 2007 Jun 15; 316 (5831): 1558–1560.
109. Roebroeks W, Villa P. On the earliest evidence for habitual use of fire in Europe. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2011 Mar 29; 108 (13): 5209–5214.
110. Berna F, Goldberg P, Horwitz LK, Brink J, Holt S, Bamford M, Chazan M. Microstratigraphic evidence of in situ fire in the Acheulean strata of Wonderwerk Cave, Northern Cape province, South Africa. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2012 May 15; 109 (20): E1215–1220.
111. Potts R. Environmental hypotheses of hominin evolution. *Am J Phys Anthropol* 1998; 27(Suppl):S93–136, 1998.
112. Potts R. Variability selection in hominid evolution. *Evol Anthropol* 1998; 7: 81–96.