Erscheint in: In W. Schneider & F. Wilkening (Hg.), Theorien, Modelle und Methoden. Enzyklopädie der Psychologie, Band I, Göttingen: Hogrefe.

Zur natürlichen und geschlechtlichen Selektion der menschlichen Individualentwicklung

Heidi Keller & Athanasios Chasiotis, Universität Osnabrück

Einleitung

In diesem Kapitel wird eine evolutionäre Entwicklungspsychologie vorgestellt. Zunächst wird die "prähamiltonsche" klassische Ethologie in ihren Auswirkungen auf die Entwicklungspsychologie diskutiert. Danach werden die zentralen Konzepte der natürlichen und geschlechtlichen Selektion eingeführt. Daran anschließend wird das Konzept der Anpassung kritisch beleuchtet. In diesem Rahmen werden auch verhaltensgenetische Methoden und die Implikationen für die Konzeptionalisierung des Zusammenhanges zwischen Natur und Kultur diskutiert. Anschließend wird die mit der Einführung der Konzeption der Gesamtfitness und deren Konsequenzen durch William Hamilton (1964) einsetzende Entwicklung der modernen evolutionsbiologischen Konzepte des nepotistischen und reziproken Altruismus (Trivers, 1971), des parentalen Investments (Trivers, 1972, 1974) und des Handicap-Prinzips (Zahavi, 1975) in ihren Auswirkungen auf die Entwicklungspsychologie nachgezeichnet und die menschliche Lebensspanne aus dem Blickwinkel reproduktiver Strategien charakterisiert.

1. Darwin, Bowlby und die Folgen: Klassische Ethologie und Bindungstheorie

In den 50er und 60er Jahren des letzten Jahrhunderts rückte eine neue Schnittstelle zwischen Biologie und Psychologie ins wissenschaftliche Interesse. Theorie und Methoden der Ethologie eröffneten eine Perspektive auf die Definition einer universellen menschlichen Natur. Nach den Pionierleistungen von Konrad Lorenz, Karl von Frisch und Nico Tinbergen war es Irenäus Eibl-Eibesfeldt, der die Humanethologie begründete (Eibl-Eibesfeldt, 1989). Damit wurde das basale Verhaltensrepertoire des Menschen wie z.B. Emotionsausdruck und Emotionserkennen (Izard, 1971; Ekman, 1972; vgl. auch Casimir & Schnegg, im Druck) als evolvierte Anpassungsleistung definiert. Für die Entwicklungspsychologie wurde besonders der Ansatz von John Bowlby bedeutsam, der seine Bindungstheorie evolutionsbiologisch begründete, nämlich als evolviertes Verhaltenssystem, das der Arterhaltung dient[1] (vgl. Bowlby, 1969). Die ethologische Begründung betraf sowohl die Bedeutsamkeit der

[1] Auf die systemtheoretischen, psychoanalytischen, psychiatrischen und kognitiven Wurzeln der Bindungstheorie von John Bowlby können wir hier nicht eingehen (s. dazu Cassidy & Shaver, 1999).

Bindungsbeziehung generell wie auch die der spezifischen bindungsrelevanten Verhaltensweisen (z.B. Nähesuchen). Ungefähr zeitgleich interessierte sich eine Gruppe von Psychobiologen für das Verhaltensrepertoire von Säuglingen. Mit der ethologischen Methode der (Langzeit-)Verhaltensbeobachtung und der Integration der Beobachtungen in Funktionskreise (Ethogramme) wurde eine völlig neue Sichtweise auf die Säuglingszeit möglich (Wolff, 1963; Fantz, 1963; Prechtl, 1984; vgl. Keller, 1997a). Auf diese Weise wurde eine komplexe Verhaltensorganisation der Säuglinge in psychophysiologische Zustände sowie ein reiches Repertoire angeborener sozialer Kompetenzen dokumentiert (Keller, 1997a). Komplementär dazu wurden mit mikroanalytischen Analysemethoden, die durch den Siegeszug der Videotechnik in entwicklungspsychologische Labors ermöglicht wurden, universelle Reaktionsneigungen im Umgang mit Säuglingen herausgearbeitet. Dieses intuitive Elternprogramm (Papoušek & Papoušek, 1987, 1997; Keller, Chasiotis & Runde, 1992; Keller, Lohaus, Völker, Cappenberg & Chasiotis, 1999) wurde als artspezifisches, kulturunabhängiges Anpassungssystem verstanden, das komplementär zu den Verhaltensdispositionen und entwicklungsabhängigen Möglichkeiten und Beschränkungen des kommunikativen Repertoires (wie z.B. der sehr kurzen Gedächtnisspanne in der Säuglingszeit) von Säuglingen als integratives System evolvierte (s. auch Keller, 1997b). Obwohl es nahegelegen hätte, wurde nie versucht, beide Ansätze zu integrieren (s. dazu Zach, 1997; Keller, 2001).

Beide Ansätze vertreten eine universelle und normative Sichtweise auf die frühe Entwicklung, die aus der evolutionären Begründung der Schutz- und Überlebensfunktion abgeleitet wird. Insbesondere in Bezug auf die Bindungstheorie, die sehr viel breiter rezipiert wurde als das intuitive Elternprogramm (Rauh, 2001), wurde die normative Sichtweise jedoch inzwischen sowohl aus evolutionärer wie auch kulturpsychologischer Sichtweise substantieller Kritik unterzogen. Lamb, Thompson, Gardner und Charnov (1985) haben dieses „single, normative pattern“ bereits vor ungefähr 20 Jahren in Frage gestellt. Ihre Kritik war jedoch zum damaligen Zeitpunkt isoliert. Die weite Rezeption der Evolutionstheorie innerhalb der Psychologie (s. z.B. MacDonald, 1988; Buss, 1999) verschafft dieser Kritik heute mehr Gehör. So hat Belskys Argument (1997, s. auch Belsky, Steinberg & Draper, 1991), dass es kein evolutionär begründbares Primat der sicheren Bindungsbeziehung gibt, immerhin Einzug in das „Handbook of attachment“ (Cassidy & Shaver, 1999) gehalten. Dieser Autor argumentiert, dass die von Bowlby als „environment of evolutionary adaptedness“ beschriebene stammesgeschichtliche Umwelt, für die Bowlby die Adaptivität der sicheren Bindung postulierte, nur eine von vielen anderen Variationsmöglichkeiten kontextueller

Erfahrung unserer Vorfahren darstellen könnte. Entsprechend sei ein Repertoire an Bildungsverhaltensweisen evolviert, die flexibel kombiniert werden könnten. Diese flexible Organisation sieht er in den drei hauptsächlichen Bindungstypen (sicher, unsicher-ambivalent und unsicher-vermeidend) realisiert, die jeweils als Reproduktionsstrategien verstanden werden können und damit gleichwertige Anpassungen darstellen. Eine weitergehende Auflösung in Komponenten schlagen Keller und Mitarbeiter mit dem Komponentenmodell des Elternverhaltens vor (Keller, Völker & Zach, 1997), das evolutionäre Modularitätsannahmen mit kulturpsychologischen Überlegungen verbindet (Keller & Chasiotis, im Druck). Damit wird der Kritik ethnozentrischer Voreinstellungen in der Definition von Bindungsqualitäten Rechnung getragen (s. Rothbaum, Pott, Azuma, Miyake, & Weisz, 2000; Rothbaum, Weisz, Pott, Miyake & Morelli, 2000).

2. Grundkonzepte der Evolutionsbiologie

2. 1. Die natürliche Selektion

Die Evolutionstheorie basiert auf den Prinzipien der natürlichen und geschlechtlichen Selektion, die Charles Darwin in zwei bahnbrechenden Werken niedergelegt hat (1859, 1871). Ursprünglich ging Darwin (1859) bei der Formulierung seiner Evolutionstheorie davon aus, dass der formgebende Mechanismus im Evolutionsgeschehen die *natürliche Selektion* sei, welche die einzelnen, genetisch einzigartigen Varianten (Individuen) danach ausliest, wie erfolgreich sie sich fortpflanzen. Diese Schlussfolgerung basierte auf der Beobachtung, dass innerhalb einer Art eine individuelle *Vielfalt* der Erbeigenschaften besteht. Wenn einige Eigenschaften eher überlebens- und fortpflanzungsfähig sind, breiten sich diese erblichen Eigenschaften in der Population aus, so dass sich im Laufe der Zeit die Menge der erblichen Merkmale innerhalb einer Art verändern. Diesen Prozess nannte er natürliche *Selektion* durch differentielle *Reproduktion*. Da praktisch alle erblichen Merkmale der menschlichen Anatomie, Physiologie, des Verhaltens und der Psychologie interindividuelle Unterschiede aufweisen, sind sie zugleich Selektionsdrücken ausgesetzt. Selektionsdrücke können andererseits auch erbbedingte Variabilität eliminieren, so dass diese Variabilität nicht mehr erkennbar ist (so haben alle gesunden Menschen zwei Beine). Selektionsdrücke können sich auch unterschiedlich auf unterschiedliche Generationen auswirken, geographisch variieren und in unterschiedlicher Form wirksam werden, wie z.B. Parasitenbefall, Konkurrenz mit anderen Arten und innerartliche Konkurrenz (Geary & Flinn, 2001).

Damit sind die drei zentralen Annahmen der modernen Evolutionstheorie identifiziert: Reproduktion, Vielfalt und Selektion. Die biologische Evolution erfolgt zufällig oder durch Neukombination entstehende, geringfügige und meistens unauffällige genetische Änderungen (Mutation, Gen-Drift, Migration) an der Genmenge eines Individuums beziehungsweise der Gesamtpopulation. Durch diese Selektion ist die Evolution nicht - wie noch bis Mitte der sechziger Jahre angenommen - ein art*erhaltender*, sondern ein arten*schaffender* Prozess. Kriterium dieser in der Regel individuellen Selektion ist die Güte der Anpassung neuer Merkmalsausprägungen an die Umweltbedingungen, d.h. an die ökologische Nische und beim Menschen auch in besonderer Weise an die soziale Komplexität der Umwelt (Bjorklund, 1997). Die Komplexität der sozialen Dynamiken des Menschen erforderte die Evolution kognitiver Kompetenzen und einer verlängerten Kindheits- und Jugendphase, um diese Kompetenzen zu erwerben (MacDonald, 1992; Geary & Bjorklund, 2000). Da neue, durch zufällige genetische Änderungen auftretende Eigenschaften eines Lebewesens in der Regel keine vorhandenen ersetzen, sondern den bestehenden hinzugefügt werden, zeichnen auch wir uns genauso wie alle anderen Lebewesen durch eine *"geschichtliche Natur*", d.h. durch in unserer stammesgeschichtlichen Vergangenheit erworbenen genetischen Programme aus, die unsere gegenwärtigen phänotypischen Eigenschaften bestimmen (Mayr, 1984, 2000). Chisholm (1996) spricht in diesem Zusammenhang von "alter Information über die Umwelt unserer Vorfahren", die wir durch Kopien ihrer DNS erwerben. Wie jeder andere Organismus besitzt also auch der moderne Mensch Merkmale, die sich während der vergangenen etwa *drei Milliarden Jahre* entwickelt haben. Und da alle Attribute, die sich nicht eindeutig negativ auf die Überlebens- und Fortpflanzungsfähigkeit des Menschen ausgewirkt haben, bestehen geblieben sind, liegt die zentrale Annahme evolutionspsychologischer Überlegungen darin, dass nicht nur etwa die Hirnanatomie, sondern selbst die Motivation und die Verhaltensneigungen des modernen Menschen unter dem Aspekt dieser stammesgeschichtlichen Anpassungsleistungen zu betrachten sind. Obwohl das Verhalten gewissermaßen die von den Genen am weitesten entfernte Eigenschaft der Lebewesen ist, setzt die Selektion direkt am Verhalten an, da das Verhalten für die unmittelbare Anpassungsleistung an die ökologische Umwelt zu sorgen hat. Die den Verhaltensresultaten zugrunde liegende menschliche Psyche bildet dabei das “fehlende Glied” zwischen der evolutionären natürlichen Selektion und dem Verhalten, das es durch eine “evolutionäre Psychologie” zu erforschen gilt (Cosmides & Tooby, 1987), da es nicht das „nackte Gen“ (Mayr, 1994, S. 206), sondern das „realized animal“ (Daly & Wilson, 1983, S. 32) ist, das der Selektion unterworfen ist.

Tinbergen (1963) hat vorgeschlagen, zwischen phylogenetischen („ultimaten“) Fragen („was wird von der Selektion begünstigt?“), ontogenetischen („distalen“ Fragen; „wie entwickelt sich der Organismus?“) und aktualgenetischen („proximaten“) Fragen („wie funktioniert dieser Organismus?“) zu unterscheiden. Die Differenzierung von Fragen nach den *unmittelbaren* Ursachen, die herkömmlicherweise innerhalb der Psychologie erörtert werden (z.B. "Wie kommt dieses augenblickliche Verhalten zustande?") und solchen nach den *stammesgeschichtlichen* Ursachen (z. B. "Welche stammesgeschichtliche Anpassung erfüllt dieses Verhalten?"; zur Unterscheidung s. Mayr, 1984, 2000) wurde zum zentralen Charakteristikum moderner evolutionärer Ansätze. Wie im Folgenden zu zeigen sein wird, eröffnet die Einbeziehung der Funktionslogik des Entstehens auch in proximat entwicklungspsychologischen Fragestellungen eine völlig neue Perspektive auf das Fach. Dies geschieht entweder explizit unter der Annahme sozioökologischer Konstanten („environment of evolutionary adaptedness“, Bowlby, 1969; Chasiotis & Keller, 1993; Chisholm, 1999) oder unter der Annahme kontextsensitiver Anpassungen (Chasiotis, 1998, 1999; Keller, 1997b, 2000, 2001**;** Voland, 2000; s. Abschnitt 2.3).

2.1.1 Nepotistischer Altruismus

Augenscheinlich selbstloses Verhalten stellte lange Zeit ein Grundproblem für die Erklärung der Evolution sozialen Verhaltens dar: Wie ist uneigennütziges Verhalten möglich angesichts eines immer währenden, auf Eigennutz bedachten interindividuellen Konkurrenzkampfs zur Vermehrung der eigenen Gene? Bereits Darwin (1859) hatte diesen Widerspruch erkannt, aber nicht lösen können. Erst im Jahr 1964 konnten William Hamilton und John Maynard Smith unabhängig voneinander theoretisch nachweisen, dass “altruistisches” Verhalten nur dann evolvieren kann, wenn für den Helfer die Kosten (K) seines scheinbar selbstlosen Verhaltens in Relation zum Verwandtschaftsgrad des Geholfenen (r) geringer ausfallen als der genetische Nutzen (N), den er davonträgt. Diese inzwischen im Tierreich empirisch eindeutig untermauerte sogenannte Hamiltonsche Ungleichung

$$K < rN$$

erklärt die Evolution uneigennützigen Verhaltens als Verwandtschaftsselektion: Was evolutionär zählt ist nicht die Eignung (Fitness) des einzelnen Individuums (Darwinische Fitness), also die Anzahl eigener, ins reproduktionsfähige Alter gekommener Nachkommen, sondern die Gesamtfitness (“*inclusive fitness*”), d.h. die persönliche Fortpflanzungsleistung

plus dem Anteil am Fortpflanzungserfolg seiner genetisch Verwandten, die auf seine nach dem Verwandtschaftsgrad gewichtete “altruistische” Hilfe zurückzuführen ist. Damit widerlegten Hamilton und Maynard Smith gruppenselektionistische Theorien, die arterhaltende Verhaltensneigungen zur Erklärung kooperativen Sozialverhaltens herangezogen hatten: Selbstloses Verhalten gegenüber Nichtverwandten kann sich evolutionär nicht auf Dauer behaupten, d.h. es ist evolutionär nicht *stabil*.

Im Allgemeinen hängt demnach das Ausmaß prosozialer Verhaltensweisen vom genetischen Verwandtschaftsgrad ab. Die *Hamiltonsche Regel* findet allmählich auch Einzug in die entwicklungspsychologische Forschung. So konnten unlängst Neyer und Lang (im Druck) in einer verhaltensgenetischen Studie nicht nur zeigen, dass die differentielle genetische Verwandtschaft eindeutig die emotionale Nähe und Unterstützung in sozialen Beziehungen Erwachsener vorhersagt, sondern auch durch die fehlende (Varianz in der) Heritabilität dieses nepotistischen Verhaltens ihren universellen Charakter nachweisen.

Komplementär zu dieser Argumentation folgerte der Evolutionsbiologe Robert Trivers (1974) aus dieser „sozialen Grundformel“ (Wickler & Seibt, 1990), dass nicht nur weiter entfernte Verwandte, sondern selbst Eltern ihren Kindern gegenüber sowie Geschwister untereinander nicht völlig selbstlos zu handeln bereit sind: Da bei sich sexuell fortpflanzenden Arten sowohl Eltern mit ihren Kindern als auch Geschwister nur die Hälfte ihrer Gene gemeinsam haben, liegt hier der gemeinsame Nenner phänomenologisch sehr unterschiedlicher, aber evolutionsbiologisch prinzipiell unvermeidlicher innerfamiliärer Konflikte wie der der Entwöhnung oder der Geschwisterrivalität. Dabei geht es aber nicht nur um Geschwisterliebe: Die Eltern haben im Allgemeinen nicht nur bei ihren eigenen Kindern aufgrund des gleichen genetischen Verwandtschaftsgrades das Interesse an egalitären, kooperativen Verhaltensweisen der Geschwister untereinander, auch mit den Tanten, Onkel und Großeltern der Kinder haben sie doppelt so viele Gene gemeinsam wie ihre Kinder, so dass hier bestimmte mehr oder weniger alltägliche innerfamiliäre Konfliktherde wie beispielsweise elterliche mahnende Appelle, auf (das) jüngere Geschwisterchen Rücksicht zu nehmen oder sich bei der Verwandtschaft blicken zu lassen, so erklärlich wie oft auch unvermeidlich sind (Chasiotis & Keller, 1995; Paul & Voland, 1997; Voland & Paul, 1998).

2.1.2 Reziproker Altruismus

Der evolutionäre Ansatz, bei allen Kooperationsformen von genetisch eigennützigen Motiven auszugehen, wurde ebenfalls von Robert Trivers (1971) auf Altruismus unter Nichtverwandten erweitert, indem er neben dem nepotistischen den *reziproken Altruismus*

postulierte. Der reziproke Altruismus basiert auf der Erwartung einer Gegenleistung für altruistische Handlungen zu einem späteren Zeitpunkt. Kooperatives Verhalten auch unter Nichtverwandten ist nach der evolutionären Logik dann zu erwarten, wenn die durch kooperatives Verhalten möglich werdenden komplexeren Sozialbeziehungen den einzelnen Gruppenmitgliedern individuelle Vorteile verschaffen. Darüber hinaus kann dies auch durch gleichzeitige Verhaltensweisen zum gegenseitigem Nutzen aller Beteiligten entstehen (Fellpflege, kooperatives Jagen). Letztere Kooperationsform wird als *Mutualismus* bezeichnet (Voland, 2000).

2.2 Die geschlechtliche Selektion

Etwa ein Jahrzehnt nach der natürlichen Selektion postulierte Darwin einen zweiten selektiven Prozess, den der *geschlechtlichen Selektion* (Darwin, 1871). Während eine angemessene Rezeption des natürlichen Selektionsprinzips über ein halbes Jahrhundert lang auf sich warten ließ (Mayr, 1984), wurde das Prinzip der geschlechtlichen Selektion sogar fast ein Jahrhundert lang praktisch ignoriert. Inzwischen sind sich führende Evolutionsbiologen darin einig, dass die sexuelle Selektion für die darwinische Theorie der Evolution mindestens genauso wichtig (Mayr, 2000; Voland, 2000, 2001), wenn nicht sogar wichtiger als die natürliche Selektion ist (Miller, 2001). Die dem *natürlichen* Selektionsdruck unterliegenden Eigenschaften umfassen die eher das unmittelbare Überleben betreffenden Merkmale wie die Anpassungsfähigkeit an die begrenzenden Faktoren der ökologischen Nische mit ihrem charakteristischen Nahrungsangebot, Feinddruck und ihrem Vermögen, den Nachwuchs zu reproduktiv erfolgreichen Individuen heranwachsen zu lassen (s. Voland, 2000). Die *geschlechtliche* Selektion hingegen betrifft alle Fähigkeiten eines Individuums, in Konkurrenz zu seinen gleichgeschlechtlichen Mitbewerbern/Mitbewerberinnen geeignete Geschlechtspartner/Geschlechtspartnerinnen zu finden, zu umwerben und für sich zu gewinnen und gegebenenfalls ihn oder sie auch nach der Paarung zu mehr oder weniger langfristigen Zusammenarbeit bei der Aufzucht der Nachkommen zu bewegen (s. Miller, 2001). Geschlechtliche Selektion basiert auf zwei Prozessen, dem innergeschlechtlichen Wettbewerb um den Zugang zu Geschlechtspartnern, in der Regel ein rein männlicher Konkurrenzkampf, und der zwischengeschlechtlichen Auswahlprozesse von Sexualpartnern, meist durch Frauen (Chasiotis & Voland, 1998). Weil die natürliche Selektion eher aus dem Wettstreit ums Überleben resultiert, bremst und begrenzt sie eher die Entwicklung eines sexuell selektierten Merkmals. Die geschlechtliche Selektion hingegen entstand aus dem Wettstreit um die sexuelle Fortpflanzung.

Obwohl Darwin die geschlechtliche Selektion identifizierte und definierte, hat er ihre evolutionären Grundlagen nicht beschreiben können. Erst die Arbeiten zur differentiellen parentalen Investition haben diese Mechanismen verdeutlicht (Trivers, 1972). Dabei geht es um die differentielle Bedeutung elterlicher Fürsorge für die Verfolgung der reproduktiven Interessen. Trivers (1972, p.140) führt aus, dass ".... the sex whose typical parental investment is greater than that of the opposite sex will become a limiting resource for that sex. Individuals of the sex investing less will compete among themselves to breed with members of the sex investing more." In der Geschlechtsunterschiedsforschung ist die parentale Investition vor allem deshalb interessant, weil sie den Akzent von Kompetenz- auf Performanzunterschiede verschiebt und eine schlüssige Erklärung für die motivationalen Ursachen der Verhaltensunterschiede zwischen den Geschlechtern bietet (Chasiotis & Voland, 1998). Wir kommen auf dieses Konzept bei der Vorstellung der ontogenetischen Entwicklungsphasen zurück.

Als zwei der bedeutsamsten Mechanismen der geschlechtlichen Selektion werden die Annahme der sensorischen Vorlieben („runaway selection“) und das Handicap-Prinzip („good genes“) angesehen (Übersicht s. Miller, 2001; Skamel, im Druck). Während ursprünglich die Diskussion der Bedeutung weiblicher Partnerwahl beim Menschen eher direkt mit der äußerlichen Attraktivität wie Gesichts- und körperliche Merkmale in Verbindung gebracht wurden (s. Skamel, im Druck), werden in letzter Zeit zunehmend mehr menschliche Eigenschaften wie z. B. Sprache, Moral Kunst und Kreativität ebenfalls auf geschlechtliche Selektionsmechanismen zurückgeführt (Miller, 1999, 2001). Damit werden die letzten erklärungsbedürftigen, von der Evolutionspsychologie noch nicht erstürmten Bastionen humanspezifischer Eigenschaften angesprochen.

2.2.1 Die Annahme sensorischer Vorlieben („runaway selection“)

Die Annahme sensorischer Vorlieben („sensory bias“, s. Ryan & Keddy-Hector, 1992) geht davon aus, dass weibliche Individuen durch die willkürliche Bevorzugung eines bestimmten männlichen Merkmals für seine immer stärkere Ausprägung sorgen. Dieser positive Rückkopplungsprozess kann so weit gehen, dass sexuell selektierte Merkmale zum Aussterben ganzer Arten führen können, nämlich wenn dieses sexuell selegierte Merkmal zu sehr der natürlichen Selektion zuwiderläuft. Als Beispiele des Antagonismus der natürlichen und der sexuellen Selektion aus dem Tierreich sind hier experimentell vergrößerte, von den Weibchen noch stärker bevorzugte Schmuckfedern bei einigen Vogelmännchen zu nennen, obwohl dadurch ihre Flug- und damit auch Fluchtfähigkeit enorm beeinträchtigt wird

(Moller, 1994), oder der wegen seiner sexuell selektierten enormen Geweihgröße ausgestorbene Riesenhirsch (Voland, 2000). Die sogenannte „runaway selection“ wurde besonders offensiv von Miller (1993) als wesentlich für die explosive Evolution des menschlichen Gehirns herangezogen, inzwischen jedoch von ihm relativiert (Miller, 2001). Andere Autoren weisen ihr immer noch gerade bei der Evolution menschlichen ästhetischen Empfindens eine große Rolle zu (Skamel, im Druck).

2.2.2 Das Handicap-Prinzip („good genes“)

Das Handicap-Prinzip (Zahavi, 1975) ist die elaborierteste Formulierung des „good genes“-Konzeptes und geht davon aus, dass viele scheinbar nutzlose bis ungünstige Merkmale gerade deshalb evolviert sind, weil ihre Kostenträchtigkeit die hohe Fitnessqualität ihrer Merkmalsträger signalisiert. Dieses lange Zeit als unplausibel kritisierte und deshalb weitgehend abgelehnte Konzept erfuhr in den letzten Jahren eine eindrucksvolle Renaissance (Miller, 2001; Voland, 2001; Skamel, im Druck). Im Folgenden sollen einige Beispiele das hohe Erklärungspotential des kontraintuitiven Handicap-Prinzips verdeutlichen:

Das entwicklungspsychologisch gut untersuchte Säuglingsschreien (vgl. Bensel & Haug-Schnabel, 1997) kann mit Hilfe des Handicap-Prinzips in einen neuen Bedeutungszusammenhang gestellt werden, wenn zum einen dessen enormer Energieaufwand als kostenträchtig, zum anderen dessen akustische Struktur als Indikator der phänotypischen Qualität des Säuglings angesehen wird (Brignol, Rao, Blass, Marino & Glass, 1993). Empirische Belege dafür liefern auch klinische Studien, die akustische Qualitäten des Säuglingsschreis als ein diagnostisches Kriterium für Entwicklungsabweichungen und Pathologien bei Neugeborenen aufführen (Übersicht s. Furlow, 1997), sowie einige der wenigen kulturvergleichenden Studien zum Säuglingsschreien, die darauf hinweisen, dass die elterliche Investitionsbereitschaft auch von der Qualität des Säuglingsschreiens abhängig sein kann: So erfahren eher ruhige, stille Säuglinge weniger elterliche Unterstützung (Basden, 1966) und haben unter ungünstigen ökologischen Bedingungen sogar geringere Überlebenschancen als unruhigere und lebhaftere Babys (DeVries, 1984).

Der heuristische Wert des Handicap-Prinzips für die Entwicklungspsychologie lässt sich auch am Beispiel der Moral dokumentieren, die etwa von Eckensberger (1998) sogar als außerhalb des Geltungsbereichs der Evolutionsbiologie angesiedelt wird. Miller (2001) argumentiert, dass selbstloses Verhalten aus der Sicht der natürlichen Selektion eher als Ausdruck einer „Buchhalter-Moral“ erscheint, wobei penibel darauf geachtet wird, Reziprozitätskontos ausgeglichen zu gestalten - eine dem Spektrum selbstlosen, großherzigen

Verhaltens des Menschen kaum gerecht werdende Sicht: *"(D)er Mensch (war) in der traditionellen darwinistischen Vorstellung niederträchtig und geizig, vielleicht ein wenig nepotistisch engen Verwandten gegenüber und berechnend wie ein Kredithai, der auf Gegenleistungen hofft"* (Miller, 2001, S. 363). Im Kontext von Überlegungen zur sexuellen Selektion hingegen stellt moralisches Handeln ein kostspieliges Signal dar, das deshalb einen hohen Wert bei der Partnerwerbung hat und damit als kostenträchtiger Fitnessindikator gelten kann. Während von der natürlichen Selektion ausgehend moralisches Handeln einen sei es auch nur indirekten oder langfristigen Überlebenswert haben soll (zur Diskussion vgl. Alexander, 1987, Voland & Voland, 1993, 1995), erscheint selbstloses Verhalten aus der Perspektive der sexuellen Selektion als „ehrliches Signal" für ein kostenträchtiges, weil *nicht* unmittelbar zum Überleben vorteilhaftes Merkmal. Miller (2001) legt an zahlreichen Beispielen wie karitative Tätigkeiten, Blutspenden und der menschlichen Neigung zur moralischen Selbstdarstellung (s. moralistischer Fehlschluss, Bischof, 1996) eindrucksvoll nahe, die primären Beweggründe für Mitgefühl, Wohltätigkeit, Großzügigkeit und sexuelle Treue eher in der Partnerwerbung zu suchen als im Überlebenswert (s. auch Knight, 2001). Dieser wesentliche Unterschied zwischen beiden Sichtweisen impliziert unterschiedliche, empirisch überprüfbare Vorhersagen: Eine von der natürlichen Selektion abgeleitete Sicht der Reziprozität beinhaltet eher eine vom sozioökologischen Kontext abhängige Moral. Wenn der Kindheitskontext vertrauenserweckend war, die gegenwärtige Situation sicher ist und die Zukunft vorhersehbar erscheint, kann man sich eher Großzügigkeit und nicht auf kurzfristige Vorteile ausgerichtetes Verhalten leisten (Chasiotis, 1995, 1999; Chisholm, 1999). Die Alternativerklärung philanthropischer Zuversicht und Großzügigkeit als Paarungsaufwand würde eher Geschlechts- und Altersunterschiede als ökologische Unterschiede implizieren: Wenn moralisches Verhalten eher sexuell selektiert ist und der Reproduktionswert der Frauen altersabhängiger ist als der der Männer, könnten Frauen es sich evolutionär gesehen mit dem Alter eher leisten, „unmoralischer" zu werden, während Männer bis ins hohe Alter gleich moralisch erscheinen sollten, da es ihnen für die Partnerwahl immer noch nutzen könnte. Für beide Ansätze lassen sich empirische Belege finden, sodass eine ausschließliche Ableitung der Moral über eine der beiden Selektionsarten eher unwahrscheinlich erscheint: Für die ökologische Ableitung der Moral sprechen Befunde der Lebenslaufstrategieforschung und der evolutionären Sozialisationsforschung (Chasiotis, 1995, 1999; Chisholm, 1999), während etwa die mit dem Alter ansteigenden Seitensprungraten der Frauen als Beleg einer sexuell selektierten Moralität angesehen werden könnten (Buss, 1994; Chasiotis & Voland, 1998; s. auch Power, 1999, 2001).

Auch das Konzept der „fluctuating assymetry“ lässt sich durch das Handicap-Prinzip bzw. durch das der „good genes“ beschreiben: Dieses Konzept beschreibt die möglicherweise durch die geschlechtliche Selektion entstandene adaptive Varianz in der morphologischen Achsensymmetrie des Menschen. Je achsensymmetrischer die Morphologie eines Organismus ist, desto widerstandfähiger hat es sich in seiner Ontogenese bei der Herausbildung komplexer Körpermerkmale (wie Brüste, Gesicht, Gliedmaße, s. Gangestad & Thornhill, 1997; Gangestad, Thornhill & Yeo, 1994) trotz eventuell schädlicher Mutationen und pathogenen Umwelteinflüssen gezeigt. Das Ausmaß der Achsensymmetrie korreliert mit einer ganzen Reihe sowohl von körperlicher und reproduktiver Merkmale wie Anzahl der Sexualpartner und Attraktivität als auch von psychologischen Merkmalen wie allgemeine Intelligenz (Überblick s. Gangestad & Thornhill, 1997).

Als letztes Beispiel kann schließlich die Sprache als Mechanismus der Partnerwerbung diskutiert werden. Vor dem Hintergrund der sexuellen Selektion ist die Sprache neben ihrer nepotistischen und reziproken Funktion ehrlichen Informationsaustausches über sozial relevante Sachverhalte (Dunbar, 1996) auch als Resultat des Handicap-Prinzips interpretierbar, so dass sie als aufwendiges, kostenträchtiges Signalsystem zur Partnerwerbung aufgefasst werden kann. Da eloquentes Reden mit Bildung, Intelligenz und hohem Sozialstatus einhergeht, liegt es nahe, dieses Sprachvermögen als schwer vorzutäuschenden, weil aufwendigen Fitnessindikator anzusehen (s. auch Knight, 1999, 2001). Ein weiteres Indiz dieser Aufwendigkeit ist, dass die männliche Eloquenz eher eine Rolle beim Aufbau und beim Wiederbeleben als bei der Aufrechterhaltung einer Beziehung spielt, da Männer zum Leidwesen der Frauen im Beziehungsalltag weit weniger motiviert sind, eine elaborierte Ausdrucksfähigkeit an den Tag zu legen. So wird am Beispiel der Sprache als Ausdruck der Partnerwerbung die unterschiedliche Motivation der Geschlechter besonders deutlich. Nach Miller (2001, S. 401) ist deshalb die Sprache *„die am wenigsten oberflächliche Form von Partnerwerbung, welche die Evolution je geschaffen hat“*.

2.3 Die Anlage-Umwelt-Debatte oder: Was heißt genetisch determiniert?

Die auf Aristoteles zurückgehende Annahme einer Unabhängigkeit von Anlage und Umwelt hat durch ihre alltagspsychologische Plausibilität - hier das „Angeborene“, „Natürliche“, dort das “Erlernte“, „Kulturelle“ - zu einer Reihe immer noch bestehender Missverständnisse zur Beziehung von Anlage und Umwelt beigetragen (Mayr, 1984, 2000; Eckensberger & Keller, 1998). Diese Missverständnisse haben neben theoretischen auch methodische Konsequenzen, wenn z.B. in der Entwicklungsgenetik eine additiven Beziehung zwischen genetischer Anlage

und außerorganismischen Umweltreizen angenommen wird. Ziel der Entwicklungsgenetik ist letztlich die Identifizierung der für die Verhaltensentwicklung ursächlichen Gene, also zum einen die Gene, welche für allgemeine Entwicklungsverläufe, und zum anderen die, welche für individuell unterschiedliche (Verhaltens-)Entwicklungen ursächlich sind. Die Wirkung des Genoms auf die Entwicklung und ihre Wechselwirkung mit der Umwelt ist dabei wesentlich komplexer als gemeinhin gedacht. So wird das zentrale Dogma der Molekulargenetik, dass es keine systematischen umweltbedingten Veränderungen der genetischen Information geben kann, oft derartig verstanden, dass der Einfluss und die Aktivität der Gene auf die Individualentwicklung unveränderlich ist. Gerade die Entwicklungsgenetik hat u.a. dazu beigetragen, diesem Trugschluss entgegenzutreten (Asendorpf, 1998).

Die bestehenden verhaltensgenetischen Modelle können dieser hier nur angedeuteten Komplexität des Zusammenwirkens von Genen und Umwelt jedoch kaum gerecht werden, obwohl eine Reihe methodischer Fortschritte in den letzten Jahren zu verzeichnen sind (s. Reiss, 1995; Plomin, 2000; Collins, Maccoby, Steinberg, Hetherington & Bornstein, 2000; Turkheimer & Waldron, 2000; Reiss, Neiderhiser, Hetherington & Plomin, 2001). Besonders wichtig ist dabei, dass die Verhaltensgenetik lediglich eine Methodologie zur Identifizierung genetischer Einflüsse darstellt, aber keine Theorie zur Adaptivität dieser potentiell genetisch bedingten psychischen Eigenschaften liefert. Als Beispiel sei hier das einfachste verhaltensgenetische, additive Modell aufgeführt, bei dem der Erblichkeitskoeffizient (H) der genetische Anteil $V_{(g)}$ an der phänotypischen Gesamtvarianz eines Merkmals ist. Diese setzt sich additiv aus der genetischen $V_{(g)}$ und der Umweltvarianz $V_{(e)}$ zusammen.

$$H = \frac{V_{(g)}}{(V_{(g)} + V_{(e)})}$$

Aus diesem Modell folgt unmittelbar, dass die Varianz einer Komponente reziprok zur anderen ist, d.h. wenn die Umweltvarianz steigt, sinkt die genetische und umgekehrt. Daraus ergeben sich stichprobenabhängige Varianzanteile. Diese aus methodischen Gründen bestehende Relativität der Erblichkeit führt in Kombination mit einer mangelnden evolutionstheoretischen Einbettung verhaltensgenetischer Ansätze oft zur Gleichsetzung von Erblichkeit und Vererbbarkeit menschlicher Verhaltenseigenschaften. Der Erblichkeitskoeffizient ist nämlich genau genommen gar kein Maß für die Vererbbarkeit von psychischen Merkmalen. Nehmen wir Nepotismus als Beispiel. Da praktisch jeder Mensch sich in der Regel seinen genetisch Verwandten näher fühlt und diese eher unterstützt als

Nichtverwandte, ist die Varianz dieses Merkmals gleich null. Das bedeutet, dass die Nepotismusneigung des Menschen, die als Ausdruck der universell gültigen Verwandtschaftsselektion vererbt wird, ohne genetisch zu variieren, auch einen Erblichkeitskoeffizienten von null hat, da eine etwaige Varianz dieses Merkmals ausschließlich auf Umwelteinflüsse (z.B. auf durch aversive Umstände zerrüttete Familienverhältnisse) zurückzuführen ist (vgl. auch Tooby & Cosmides, 1990; Heschl, 1998). In diesem Zusammenhang wären evolutionstheoretische Vorannahmen für die Verhaltensgenetik etwa auch bei der Zwillingsforschung wichtig, die die wegen des unterschiedlichen Grades genetischer Verwandtschaft anzunehmenden Unterschiede im nepotistischen Verhalten von eineiigen und zweieiigen Zwillingspaaren in ihren Studien erst in letzter Zeit zu berücksichtigen beginnt (Segal, 1988; MacDonald, 1988; Neyer & Lang, im Druck). Der Erblichkeitskoeffizient ist also nur ein Maß für das stichprobenabhängige Verhältnis der Varianzanteile, die umwelt- oder genetisch bedingt sind.

Eine oft übersehene Tatsache ist auch, dass Mittelwertsunterschiede unabhängig von Korrelationen sind. So sollte etwa bei fehlenden Korrelationen im IQ zwischen Adoptivkindern aus der Unterschicht und ihren Adoptiveltern aus der Mittelschicht, die als Hinweis auf das Primat genetischer Einflüsse auf den IQ interpretiert werden, nicht übersehen werden, dass diese Kinder wesentlich höhere IQ-Werte zeigen als die bei ihren Unterschichtfamilien gebliebenen Kinder (Scarr & Weinberg, 1978; vgl. auch Schiff, Duyme, Dumaret & Tomkiewicz, 1982; Collins et al., 2000). Beide Aspekte, Stichprobenabhängigkeit und Unabhängigkeit von Mittelwert und Korrelation, haben weitreichende Konsequenzen für den Kulturvergleich, da interkulturell beinah zwangsläufig schwankende Varianzanteile von Genen und Umwelt erhoben werden, ohne etwaige interkulturelle Mittelwertsunterschiede im Modell berücksichtigen zu können (Keller, 1997b).

Die über das additive Modell hinausgehende interaktive Formel (B = G + E + GE), bei der das Verhalten (B) nicht nur aus den unabhängigen Faktoren Genotyp (G) und Umwelt (E), sondern auch aus der Interaktion beider Faktoren (GE) resultiert, ist plausibler als das rein additive Modell, weil es nicht mehr von der Unabhängigkeit genetischer und Umweltfaktoren ausgeht. Methodisch ist es aber noch kaum befriedigend gelöst (Turkheimer & Waldron, 2000; Reiss et al., 2001). Bei der Interaktion von Genen und Umwelt wird davon ausgegangen, dass die Kombination genetischer und Umweltfaktoren zur Merkmalsausprägung beiträgt. So zeigten in einer typischen Studie adoptierte Kinder antisozialer Eltern nur dann eine Vulnerabilität für antisoziales Verhalten, wenn auch die

Umwelt Risikofaktoren (Probleme in der Adoptivfamilie) aufwies (Cadoret, Cain & Crowe, 1983; Collins et al., 2000).

Deutlich wird die Notwendigkeit der Integration evolutionärer Ansätze mit der Verhaltensgenetik auch im Bereich der sogenannten „nicht-geteilten“ Umwelt. In seinem Übersichtsartikel führt Plomin (2000) innerhalb der quantitativen Verhaltensgenetik neue Forschungsrichtungen jenseits einfacher Heritabilitätsschätzungen auf. Neben der Entwicklungsgenetik erscheint uns die von ihm „Umwelt-Genetik“ getaufte Perspektive am interessantesten, da sie die Identifizierung dieser nicht-geteilten Umwelt zum Forschungsgegenstand hat. Die dem Begriff der „nicht-geteilten Umwelt“ zugrunde liegende Frage wurde in dem viel beachteten Artikel zur Entwicklungsgenetik von Plomin und Daniels (1987) bereits im Titel formuliert: „Warum sind Kinder aus der gleichen Familie so verschieden?“ Ihrer Frage lag die Beobachtung zugrunde, dass ein wesentlicher Varianzanteil des Verhaltens nicht auf genetische Einflüsse, aber auch nicht auf gemeinsame Umweltbedingungen zurückzuführen ist. Bei Berücksichtigung der Erblichkeit sind Geschwister aus ein und derselben Familie oft genauso unterschiedlich wie Kinder, die aus völlig verschiedenen Familien stammen. Diese von Plomin und Daniels (1987) gemachte Beobachtung wurde von ihnen dadurch erklärt, dass das verbleibende Residual der Varianz auf Umweltfaktoren zurückzuführen sein müsste, die dem individuellen Kind eigen sind und von keinem anderen Familienmitglied geteilt werden. Während gemeinsame Umweltanteile wie Schichtzugehörigkeit gleichmäßig auf alle Kinder innerhalb der Familie wirken, zählen innerhalb der Familie bspw. das Geschlecht, der Geburtsrang und differentielles Elternverhalten, außerhalb der Familie der Freundeskreis zu den kindspezifischen, nichtgeteilten Umweltanteilen (Reiss, 1995; Turkheimer & Waldron, 2000; Reiss et al., 2001). So gewinnen nach jahrzehntelangem Nachdruck der Relevanz „rein“ genetischer Effekte in der Verhaltensgenetik zum Teil altbekannte Sozialisationsfaktoren wie der individuelle Freundeskreis (Harris, 2000), die differentielle Elternschaft (Collins et al., 2000) und der Geburtsrang (Sulloway, 1997) wieder an Bedeutung. Allerdings sind deren zugrunde liegende Wirkmechanismen wesentlich komplexer und interdependent mit der genetischen Ausstattung als in den ursprünglichen Annahmen umweltdeterministischer Sozialisationsansätze.

Die Kovarianz von Genen mit der Umwelt schließlich bedeutet, dass bestimmte Gene unter bestimmten Umweltbedingungen häufiger auftreten. Dabei wird zwischen passiven, evokativen (auch reaktiv genannten) und aktiven Kovarianz-Modellen unterschieden (s. Reiss, 1995; Keller, 1997b; Asendorpf, 1998). Die Annahmen der Kovarianz oder der Interaktion

von Genen und Umwelt ist jedoch aus evolutions- als auch entwicklungstheoretischer Sicht problematisch, da es streng genommen keine wie auch immer geartete (korrelative oder interaktive) Beziehung zwischen Genotyp und Umwelt gibt, sondern immer nur eine zwischen einem Phänotyp, d.h. einem mit der Umwelt bereits in Interaktion getretenen Entwicklungsresultat eines bestimmten Genotyps und der aktuellen Umwelt. Dies ist ein weiteres, mit dem additiven Modell zusammenhängendes Missverständnis. Wie lässt sich das Verhältnis von Anlage und Umwelt präziser beschreiben?

In der Biologie ist die Geschichte von Missverständnissen oder Vernachlässigungen der Rolle von Umwelteinflüssen auf genetische Wirkungsweisen lang und nahm mit Wolterek (1909) bereits vor fast einem Jahrhundert ihren Anfang. Die Passung zwischen Individuum und Umwelt ist auch eine der Kernfragen der Entwicklungspsychologie von den Anfängen an gewesen. Preyer (1882) z.B. sprach von der Güte der Passung zwischen Individuum und Umwelt. Damit ist ein eher statisches Konzept gemeint, das bis heute in der Temperamentsforschung (Thomas & Chess, 1977) oder der Lebensspannenforschung (Lerner, 1984) als *"goodness of fit"* diskutiert wird. Eher dynamische Aspekte drückte William Stern (1923) mit seinem Konvergenzprinzip aus als der Synthese zwischen angeborenen Anlagen und den Umgebungsbedingungen. Auch die Artspezifität der Umwelt wurde früh beschrieben (s. von Uexkuell, 1921; von Uexkuell & Krizat, 1983; Leyendecker, 1997). Aus evolutionärer Perspektive muss dabei Angepasstheit als Ergebnis von Selektionsprozessen und Anpassung als reproduktionsoptimierende Strategie unterschieden werden (vgl. Voland, 2000). Norbert Bischof (1993, 1996; Bischof-Köhler, 1998) verwendet den vermeintlich paradoxen Begriff der *"angeborenen Umwelt"*, um deutlich zu machen, dass sich der Organismus in einem alles andere als beliebigen Sinn seine Umwelt gewissermaßen selbst definiert: So lässt sich die individuelle genetische Ausstattung (*"Genotyp*") als die in seiner "angeborenen Umwelt" potentiell entstehende Ausprägung dieser genetischen Ausstattung (*"Phänotyp*") bezeichnen. Die angeborene Umwelt sind die Umweltgegebenheiten, die in der Stammesgeschichte zu individuellen genetischen Merkmalen geführt haben, die wiederum eine optimale Anpassung ermöglichten. Deshalb gibt es ebenso wenig reine genetische Effekte wie reine Umwelteffekte. Nur die "Umweltoffenheit" genetischer Programme ist überprüfbar und nicht die genetische Determiniertheit als solche (Mayr, 1978; Heschl, 1998; Tooby & Cosmides, 1990; Crawford & Anderson, 1989; Chasiotis, 1999). Diese seit längerem in der evolutionsbiologischen Literatur mit Begriffen wie „epigenetic rules" (Lumsden & Wilson, 1981) oder „darwinian algorithms" (Cosmides & Tooby, 1987) umschriebene epigenetische Perspektive (Chasiotis & Voland, 1998) hat inzwischen auch Eingang in die

verhaltensgenetische Literatur gefunden (s. Turkheimer & Waldron, 2000). Mit anderen Worten ist die methodologische Variante der Gen-Umwelt-Kovarianz in der Verhaltensgenetik dem evolutionsbiologischen Ansatz inhärent. In der Evolution gibt es nichts anderes als eine Kovarianz von Genen und Umwelt, genauer gesagt gibt der Genotyp eine phänotypische Reaktionsnorm vor, die die epigenetische Landschaft möglicher Entwicklungspfade beschreibt. Es geht eigentlich um die Beziehung zwischen Genotyp und Phänotyp (G – P) und nicht um die Beziehung Gen – Umwelt (G – E), weil genetische und Umweltkomponenten des Phänotyps wie ein endloses Möbius-Band ineinander verflochten und ununterscheidbar sind.

Komplexe physische und psychische Eigenschaften sind also als das Ergebnis epigenetischer Prozesse aufzufassen. Daher ist das Verständnis ontogenetischer Prozesse zentral für das Verständnis des Zusammenwirkens von Biologie und Kultur (Keller, im Druck). Die vielzitierte (Verhaltens- und Entwicklungs-)Plastizität des Menschen ist nichts anderes als das genetisch festgelegte adaptive Veränderungspotential bei Umweltveränderungen. Diese Plastizität phänotypischer Eigenschaften ist dabei ebenso genetisch bedingt wie genetisch fixierte phänotypische Ausprägungen. Evolutionsbiologisch macht die Frage: *„Welche ontogenetische Vorgänge sind genetisch bedingt und welche nicht?“* keinen Sinn, sondern vielmehr die Frage: *„Warum gibt es überhaupt eine aus epigenetischen Prozessen bestehende Ontogenese und nicht gleich den adulten Phänotyp?“* (Schlichting & Pigliucci, 1998; Pigliucci, 2001). Dieser Frage nach der Evolution von Lebensläufen werden wir uns nun zuwenden.

3. Die Evolution von Lebenslaufstrategien

Die Evolutionstheorie definiert einen für die Psychologie ungewöhnlichen Blickwinkel auf den menschlichen Lebenslauf, nämlich, dass die Vermehrung eigener Gene als letztlicher Zweck allen Lebens zu betrachten sei. Dieser Theorie zufolge besteht die grundlegende Aufgabe eines jeden Lebewesens darin, ”richtige” Entscheidungen zu treffen, das heißt die Verhaltensalternative auszuwählen, die unter den gegebenen Umweltbedingungen den höchsten Fortpflanzungserfolg verspricht. Da die Betrachtung der Evolution als Prozess zur Verbreitung von Genen die Sterblichkeit der Organismen impliziert, verfügt kein Organismus über unbeschränkt viel Zeit, diese fortpflanzungsstrategisch optimalen ”Entscheidungen” zu treffen. Stattdessen wurden im Laufe der Evolution innerhalb der begrenzten Zeitspanne eines Lebenslaufs optimale Entscheidungssequenzen ausgelesen. Eine der wesentlichen

Erkenntnisse der modernen Evolutionsbiologie besteht darin, dass nicht das fortpflanzungsfähige Individuum das evolutionäre ”Endprodukt” ist. Vielmehr stellt der gesamte arttypische Lebensverlauf eine evolutionäre Anpassung dar, die letztlich dem Ziel der optimalen Fortpflanzung dient. Weil der von der Geburt bis zum Tod der in Kindheits-, Jugend-, Erwachsenen- und Altersentwicklung beschreibbare menschliche Lebenslauf als ein Ausdruck stammesgeschichtlich evolvierter "Lebenslaufstrategien" (Schmidt-Hempel, 1992) anzusehen ist, muss es stammesgeschichtliche Gründe dafür geben, dass die menschliche Individualentwicklung so verläuft, wie sie es tut. Dieses zeitliche Schema von Wachstum, Überleben und Fortpflanzung betrifft Entscheidungen bezüglich des im Laufe des Lebens zu treffenden, möglichst optimalen Einsatzes der in der Regel beschränkten Ressourcen. Diese können entweder in Wachstum und Entwicklung oder zur Fortpflanzung eingesetzt werden und physischer (z.B. Nahrung), sozialer (z.B. Partnerwahl) oder emotionaler Natur (z.B. elterliche Fürsorge) sein. Es ist evolutionär gesehen nebensächlich, ob diese ”Entscheidungen” bewusst getroffen werden können oder wie etwa beim Einsetzen der Pubertät eher reifungsbedingt abzulaufen scheinen. Die evolutionäre Sicht legt also nahe, dass unsere bewussten Entscheidungsfindungsprozesse im Grunde demselben genegoistischen Zweck dienen wie unwillkürliche Vorgänge, die ohne unsere Einsicht vonstatten gehen.

Die Theorie der Lebenslaufstrategie („life history theory“, Stearns, 1992) ist die evolutionäre Entwicklungstheorie der Lebensspanne. Sie fokussiert auf das Individuum im Kontext und beschreibt jede Lebensgeschichte als einzigartig.[2] Diese Einzigartigkeit wird durch individuelle „Entscheidungen“ bezüglich lebensgeschichtlicher Abgleichprobleme („trade-offs“) von Fitnesskomponenten hergestellt. Inzwischen wurden 45 solcher „trade-offs“ identifiziert (Stearns, 1992), von denen allgemein als der wichtigste der zwischen gegenwärtiger und zukünftiger Reproduktion betrachtet wird (Charnov, 1993; Chisholm, 1996, 1999), d.h. die Entscheidung über den optimalen Zeitpunkt für den Beginn und den Verlauf des reproduktiven Verhaltens festzusetzen. Die menschliche Umweltoffenheit oder Plastizität kann daher keine indiskriminative, zufällige Beziehung zwischen dem Phänotyp und der Umwelt ausdrücken, sondern wird durch die ultimate Zielsetzung der optimalen genetischen Reproduktion begrenzt. Andererseits sind natürlich auch generelle artspezifische Anpassungen entstanden, wie eine lange Kindheit und eine lange postreproduktive Phase. Eine evolutionäre Entwicklungspsychologie beschäftigt sich demnach mit den genetischen und ökologischen Mechanismen, die die artspezifische Entwicklung sozialer und kognitiver

[2] Chisholm (1996) verweist in diesem Zusammenhang auf den Kulturanthropologen Geertz (1973) „becoming human is becoming individual.“ (S. 50)

Kompetenzen steuern, sowie mit den epigenetischen Prozessen, die diese Kompetenzen individuell für spezifische Umwelten formen.

Wird von den forschungsstrategisch fruchtbaren evolutionären (stammesgeschichtlichen) Kausalitätsannahmen abgesehen, die herangezogen werden, um die genuin entwicklungspsychologischen ("ontogenetischen") Wirkvariablen zu bestimmen, lässt sich die Lebenslaufstrategieforschung in der modernen Biologie inzwischen kaum von rein entwicklungspsychologischen Ansätzen unterscheiden (für die Primatologie bspw. s. Pereira & Fairbanks, 1993). Im Folgenden sollen einige Integrationsmöglichkeiten dieser Theorie der Lebenslaufstrategie anhand der Lebensspannenpsychologie kursorisch aufgezeigt werden.

3.1 Kindheit

Unter der lebenslaufstrategischen Perspektive zeichnet sich der Mensch in seinem Fortpflanzungsverhalten, dessen wesentlicher Bestandteil neben der Partnerwahl das elterliche Pflegeverhalten ist, durch einige besondere Merkmale aus. Dazu zählt neben einer der niedrigsten Fortpflanzungsraten und der längsten Schwangerschaft auch die längste Kindheit unter den Primaten. Diese extrem lange Kindheit der menschlichen Nachkommen machte ein unter Primaten zuvor ungekanntes Ausmaß elterlicher Fürsorge erforderlich (*"parental investment"*, s. Trivers 1972, 1974). Als *parentale Investition* ist dabei jegliche elterliche Anstrengung in Bezug auf einzelne Nachkommen anzusehen, die die Gesamtfitness steigert (*"inclusive fitness"* s. Hamilton, 1964) und gleichzeitig alternative elterliche Investitionsmöglichkeiten (z.B. in andere Nachkommen) reduziert. Diese lange Kindheitsphase wird in Zusammenhang mit der sozialen Komplexität des Gruppenlebens gebracht, das andererseits wiederum reproduktive Vorteile in der Ressourcenakquisition und Feindverteidigung mit sich brachte (Keller, im Druck). Die reproduktionsstrategischen Vorteile des Gruppenlebens können nur dann genutzt werden, wenn die Vorbereitungszeit ausreichend lang ist (Dunbar, 1996; Joffe, 1997). Kaplan, Hill, Lancaster und Hurtado (2000) haben darüber hinaus argumentiert, dass die Umstellung von leicht zugänglicher aber wenig gehaltvoller Nahrung (z.B. Früchte) auf qualitativ höherwertige Nahrung (z.B. durch Jagen) eine längere Lehrlingsphase erforderte. Die kindliche Pflegebedürftigkeit wird dabei als Voraussetzung gesehen, mit der der Mensch seine Nachkommen zu "besseren", reproduktiv überdurchschnittlich erfolgreichen Erwachsenen großzuziehen in der Lage ist (*"better adult hypothesis"*, Alexander, 1988). Damit kommt dem elterlichen Verhalten eine zentrale Bedeutung für den reproduktiven Erfolg zu (Chasiotis & Keller, 1993, 1995; Bogin, 1997; Keller, 2000).

Um dieses Ziel zu erreichen, ist in den ersten ungefähr zwei bis fünf Lebensjahren von einer sensitiven Periode auszugehen, in der das Kind die Fortpflanzungsstrategie der erwachsenen Familienmitglieder zu übernehmen lernt, indem es die familiäre Situation als exemplarisch für die soziale Umwelt ansieht, die es als Erwachsener erwartet. Diese frühkindliche Phase wird dementsprechend in entwicklungspsychologischen Konzeptionen der Lebensspanne auch Rezeptionsphase genannt (Keller & Eckensberger, 1998; Keller, 2000, 2001). Die psychologischen Entwicklungsaufgaben bestehen zunächst darin, eine grundlegende soziale Orientierung zu erwerben (Keller & Eckensberger, 1998; Keller & Greenfield, 2000), die als Beziehungsrepräsentation (Bowlby, 1969) die Folie für künftige soziale Beziehungen darstellt (Keller, 2000; Chasiotis, 1999). Die reproduktionsstrategische Relevanz früher Bindungsbeziehungen begründet Belsky (1997) u.a. damit, dass die Überlebensfunktion alleine nicht zur Selektion ausreicht. Nach seiner Auffassung übersetzen unterschiedliche Bindungsqualitäten Informationen aus der ökologischen und sozialen Umwelt in reproduktive Strategien (s. auch Belsky et al., 1991; Keller, 1997b; Chisholm, 1996, 1999).

Etwa ab dem 4. Lebensjahr besteht dann die entwicklungspsychologisch zentrale Aufgabe im Erlernen angemessener Entscheidungen darüber, wann sich eher Kooperation und wann sich eher offen kompetitives Verhalten bis hin zur Täuschung lohnt (LaFrenière, 1996). Diese zeitliche Aufeinanderfolge ist womöglich kein Zufall: Die als *”internales Arbeitsmodell”* konzipierte Verinnerlichung innerfamiliärer, in der frühen Kindheit sich etablierender Beziehungsmuster lässt sich als verallgemeinertes Gegenseitigkeitsmodell über die Kooperationsbereitschaft der sozialen Interaktionspartner auffassen (Chasiotis, 1995, 1999, 2001). Je nach Qualität dieses Reziprozitätsmodells geht das Kind im Laufe der Jahre mit bestimmten Erwartungen an seine außerfamiliäre soziale Umwelt heran, wählt oder vermeidet aktiv Interaktionspartner in außerfamiliären Kontexten wie Kindergarten, Schule und Freundeskreis und wird durch diese selektiven Interaktionserfahrungen weiter geformt (LaFrenière, 1996; Bischof-Köhler, 1998). Dieser Vorgang der ”Selbstsozialisation” bezeichnet die intra- und interindividuell unterschiedliche, aktive, selektive Wahrnehmung, Imitation und Teilnahme an bestimmten sozialen Interaktionen, die in Wechselbeziehung zur vorgefundenen sozialen Umwelt steht (Chasiotis & Voland, 1998; Chasiotis, 1998). Die Befunde der Bindungsforschung weisen daraufhin, dass sicher gebundene Kinder später auch eher reziproke und befriedigende Freundschaften aufbauen, und lassen sich dabei als

empirischer Beleg für die Übertragung der innerfamiliären Kooperationsbereitschaft auf Beziehungen außerhalb der Familie auffassen.[3]

Als eine nächste integrative Entwicklungsaufgabe der frühen Kindheit kann die Erkundung von Ressourcen und Entwicklungsnischen durch Exploration und Spiel betrachtet werden. Die Psychologie des Lernens wird hier über das Beziehungslernen (vgl. Keller, im Druck) ausgeweitet auf imitatives, instruiertes und kollaboratives Lernen (vgl. Tomasello, Krueger & Ratner, 1993; Keller & Chasiotis, 1994; Keller, 2001). Evolutionär gesehen dienen also unsere kognitiven und sozioemotionalen Entwicklungsleistungen in der frühen Kindheit der Optimierung der Fähigkeit, an begrenzte und daher begehrte Ressourcen zu gelangen (Charlesworth, 1988, 1996). Eine Integration der frühen Entwicklungsaufgaben scheint mit der Entwicklung einer Metatheorie sozialer Kognitionen („theory of mind“) als die vielleicht bedeutsamste soziale Kompetenz zu erfolgen, d.h. die Fähigkeit zu erkennen, dass andere Menschen andere Vorstellungen und Bedürfnisse haben können als man selbst. Diese „theory of mind“ entwickelt sich kulturunabhängig etwa zur gleichen Zeit (Avis & Harris, 1991), jedoch nicht unabhängig von dem jeweiligen sozialen Kontext. Die Familiengröße und damit die Anzahl verfügbarer Interaktionspartner, insbesondere aber das Vorhandensein älterer Geschwister oder gleichaltriger Freunde scheint die Entwicklung einer „theory of mind“ zu akzelerieren (Ruffmann, Perner, Naito, Parkin & Clements, 1998; Smith, 1988; Lewis, Freeman, Kyriakidou, Maridaki-Kassotaki & Berridge, 1996; Perner, Ruffman & Leekam, 1994; vgl. aber Carlson & Moses, 2001). Die Klärung der Frage, ob es neben den quantitativen Unterschieden auch qualitative Unterschiede gibt, die z.B. nach unterstützenden und vernachlässigenden sozialen Systemen differenzieren, könnte weiterhin zur Aufklärung adaptiver Gesetzmäßigkeiten beitragen (Lillard, 1998; Chasiotis, Hofer & Kiessling, 2001). Der Fähigkeit sozialer Metakognition scheint dabei wiederum evolutionär der Erwerb kognitiver und motivationaler Inhibitionsmechanismen vorangegangen zu sein (Bjorklund & Kipp, 2001). Diese Annahme der inhibitorischen Fähigkeiten als Steigbügel der „theory of mind“ sind zwar empirisch noch nicht ausreichend gestützt, werden aber auch durch motivationspsychologische Untersuchungen indirekt nahegelegt (Kuhl, 2001). Die inhibitorischen Fähigkeiten und die sozialen Metakognitionsfähigkeiten wiederum verstärken sich rekursiv und ermöglichen die Ausbildung des “metamind“ (Suddendorff, 1999), d.h. die Ausbildung der im Tierreich einzigartigen, durch Zeitwahrnehmung und langfristiger Planung

[3] Auf kulturspezifische Beziehungsmuster können wir hier nicht eingehen (s. dazu Keller & Chasiotis, in Vorb.).

gekennzeichneten einzigartigen exekutiven Handlungskontrolle des Menschen (Bischof-Köhler, 2000).[4]

Es sind jedoch nicht alle Verhaltensbereitschaften evolviert, um den "besseren Erwachsenen" zu ermöglichen. Spezifische Verhaltensbereitschaften mögen keine über die gegenwärtige Entwicklungsphase hinausgehenden adaptiven Konsequenzen haben (Bjorklund, 1995; Bjorklund & Pellegrini, im Druck) oder durch pleiotropische Effekte später schädigende Konsequenzen haben (Keller, im Druck). In Bezug auf phasenspezifische Einflüsse haben Bjorklund, Gaultney und Green (1993) nachgewiesen, dass 3- bis 4-jährige Kinder signifikant häufiger dazu neigen, ihre Fähigkeiten zu überschätzen als zu unterschätzen. (57 % vs. 5 %). Diejenigen, die sich überschätzten, zeigten bessere sprachliche Leistungen, als diejenigen, die sich unterschätzten. Die Überschätzung hilft offensichtlich, explorativer und kreativer mit der Umwelt zu interagieren.

Direkte Indikatoren für die Annahme, dass der Kindheitskontext das menschliche reproduktive Verhalten prägt, liefern bevölkerungswissenschaftliche Daten, die darauf hinweisen, dass ein demographischer Wandel dem Wandel kultureller Normen um etwa eine Generation vorauszugehen scheint. So ging in den modernen Industrieländern der kulturelle Wertewandel bezüglich der Kinderzahl *nicht* - wie man meinen könnte - dem demographischen Wandel voraus: Während der Wertewandel zur (Zwei-Kinder- bzw.) Kleinfamilie frühestens in die sechziger Jahre gelegt wird und mit dem Aufkommen wirksamerer Verhütungsmittel in Verbindung gebracht wird, weist der Bevölkerungswissenschaftler Herwig Birg (1996) darauf hin, dass das Zurückgehen der Kinderzahl bereits eine Generation früher eingesetzt hat. Die Frauen des Jahrgangs 1905, also die Müttergeneration der Frauen, die den "bewussten Wertewandel" vollzogen haben, hatten bereits weniger als durchschnittlich zwei Kinder. Auch historische Daten zur Demographie norddeutscher Gemeinden im 17. bis 19. Jahrhundert weisen auf einen "Trägheitsfaktor" von einer Generation hin. Dort wurde ein Zusammenhang zwischen der 30 Jahre zurückliegenden Bevölkerungswachstumsrate und der Geschlechtspräferenz nachgewiesen: War die Bevölkerungswachstumsrate in der Kindheit hoch, gab es eine Generation später mehr Söhne; war die Wachstumsrate in der Kindheit niedrig, wurden mehr Töchter geboren (Voland, Dunbar, Engel & Stephan, 1997; Keller & Greenfield, 2000). Weil das aktuelle reproduktive Verhalten eher mit den Kontextbedingungen der Kindheit als mit den aktuellen kontextuellen Bedingungen zusammenhängt, legen die generativen Daten also eine intergenerationelle

[4] Auf Begrenzungen zwischen sozialem Lernen, das alle Primaten beherrschen, und kulturellem Lernen, das möglicherweise spezifisch menschlich ist, können wir hier nicht eingehen (vgl. Tomasello, in Vorb.; Russon, im Druck).

Kontinuität des reproduktiven Verhaltens und damit eine Überprüfung der Annahme einer sensitiven Periode in der Kindheit nahe (s. Chasiotis, 1999). Wie jedoch die vermittelnden Mechanismen aussehen, ist bisher noch unklar. Bekannt ist allerdings bereits, dass Menschen tatsächlich in der Lage sind, unbewusst Hinweise auf relevante Variablen der Bevölkerungsentwicklung wie die Sterblichkeits- und Fruchtbarkeitsrate unserer unmittelbaren Umgebung wahrzunehmen und im Gedächtnis zu speichern (Hasher & Zacks, 1984; vgl. auch Bereczkei & Czanaky, 2001).

3.2 Die Adoleszenz

Die Kindheit wird durch das Einsetzen der Geschlechtsreife beendet. Der Zeitpunkt der Geschlechtsreife ist ein wesentlicher Knotenpunkt in der reproduktionsstrategischen Lebenslaufgeschichte. Dieser Zeitpunkt stellt einen Kompromiss dar in Bezug auf den Abgleich von reproduktiven „Entscheidungen“ über Investitionen in körperliches Wachstum (Überleben) und sexuelle Ausreifung (Fortpflanzung) innerhalb einer endlichen Lebensspanne. Da das Einsetzen der Geschlechtsreife bei Mädchen durch die erste Monatsblutung (Menarche) viel einfacher feststellbar ist als bei Jungen durch den ersten Samenerguss (Spermarche), liegen wesentlich mehr Befunde zur Variabilität des Menarchenalters vor als über das Alter der Geschlechtsreife bei Jungen. Das Menarchenalter kann dabei nicht nur innerhalb einer Population, sondern auch je nach historischem und kulturellem Kontext um bis zu 10 Jahren schwanken. So beträgt das Menarchenalter für einige Wildbeuterstämme in Neuguinea etwa 20 Jahre, im Europa des 18. Jahrhunderts lag es bei 16 Jahren, im heutigen Europa liegt es bei 12 Jahren. Diese populationsabhängigen Schwankungen werfen die nahe liegende Frage auf, ob neben genetischen Faktoren nicht auch spezifische Sozialisationsbedingungen, die dem Eintreten der Pubertät vorangehen, Auswirkungen auf das Alter bei der Geschlechtsreife haben können. Insbesondere die Kontextbedingungen der vorpubertären Kindheit wurden als differentielle Einflussfaktoren identifiziert (Belsky, Steinberg & Draper, 1991; Chisholm, 1993, 1996, 1999). Der Nachweis einer Vererbung des Pubertätseintritts würde diese Annahme scheinbar widerlegen. In letzter Zeit hat es eine Reihe von Untersuchungen gegeben, die tatsächlich zu dem Schluss kamen, dass die körperliche Entwicklung eher auf Vererbung beruht als dass sie eine Anpassung an die jeweiligen individuellen Kontextbedingungen in der Kindheit darstellt. Mit dem Nachweis der Vererbung wird also impliziert, dass keine Anpassung an die Kindheitsbedingungen vorliegt (s. Moffitt, Caspi, Belsky & Silva, 1992; Campbell & Udry, 1995). Wie im Folgenden demonstriert wird, erwiesen sich derartige Schlussfolgerungen allerdings sowohl

aus theoretischen als auch aus methodologischen Gründen als verfrüht. Bei näherer Betrachtung solcher Argumente wird zudem deutlich, dass hier unklare Vorstellungen darüber bestehen, was unter genetischer Determinierung und was unter Anpassung zu verstehen ist:

Vererbte Eigenschaften sind Anpassungen an stammesgeschichtlich aufgetretene Umweltbedingungen. Das Alter beim Pubertätseintritt wird vererbt. Also stellt das Alter beim Pubertätseintritt eine Anpassung dar. Eine Anpassung kann *per definitionem* nur nachgewiesen werden, wenn die Umwelt, an die diese Eigenschaft angepasst sein soll, mit berücksichtigt wird. Aus diesem Grund kann gar nicht bewiesen werden, dass eine Eigenschaft wie der Pubertätseintritt keine Anpassung an vorpubertäre Umweltbedingungen darstellt, indem man nachweist, dass diese Eigenschaft vererbt wird. So weisen auch Graber, Brooks-Gunn und Warren (1995) in ihrer Untersuchung, bei der sie das mütterliche Menarchenalter mit berücksichtigen, darauf hin, dass der Zusammenhang zwischen mütterlichem und töchterlichem Menarchenalter genauso gut auf ähnliche Umweltbedingungen der Mutter- mit der Tochtergeneration zurückführbar sein könnte. Ein Nachweis der Erblichkeit sexueller Ausreifung sagt somit solange *nichts* über die Adaptivität dieser Ausreifung aus, solange die Umweltbedingungen der elterlichen Generation nicht mit berücksichtigt werden. Dies wurde in bisherigen Studien, die das mütterliche Menarchenalter berücksichtigten, nicht geleistet. So muss die sozioökonomische Situation der unterschiedlichen Geburtsjahrgänge (*"Kohorten*") mit berücksichtigt werden, weil ebenso gut möglich ist, dass die Übereinstimmung zwischen Eltern- und Kindergeneration beim Pubertätseintritt auch aufgrund gleichgebliebener kontextueller Bedingungen aufgetreten sein könnte. Geschieht dies nicht, könnte es sein, dass hohe Erblichkeitswerte gar keine Hinweise auf eine fester "verdrahtete" genetische Determinierung darstellen, sondern auf eine intergenerationelle Kontextkontinuität hinweisen: Wie Ergebnisse eines Vergleichs von Eltern-Kind-Paaren von Osnabrücker und Hallenser Familien zeigen, ist von einer „umweltoffenen" Vererbung der körperlichen Entwicklung auszugehen, da eine intergenerationelle Kontext*dis*kontinuität bei den ostdeutschen Mutter-Tochter-Paaren zu einer fehlenden Übereinstimmung des Eintrittsalters in die Pubertät führt (s. Chasiotis, Scheffer, Restemeier & Keller, 1998; Chasiotis, 1999).

Empirische Belege im Humanbereich für diese evolutionsbiologische Argumentation liefert auch eine Längsschnittstudie zur Pubertätsentwicklung zwischen 13 und 16 Jahren an 708 Jugendlichen mit einem durch die Einbeziehung von Geschwistern und Stiefeltern verhaltensgenetisch einmaligen Versuchsdesign (Reiss et al., 2001). Das wesentliche Ergebnis dieser Studie zur Ermittlung nichtgeteilter Umwelteffekte ist, dass das soziale Umfeld eine

Mediatorrolle bei der Ontogenese genetischer Einflüsse spielt, so dass Anlage und Umwelt als *„inseperably intertwined“* (Reiss et al., 2001, S. 376) angesehen werden müssen. Diese Aussage geht wesentlich über die unspezifische Gen-Umwelt–Interaktionsannahme hinaus, die etwa nur von einem *„good enough-parenting“* ausgeht, um Gen-Umwelt-Interaktionen zu beschreiben (Scarr, 1992). Metaphorisch vergleichen Reiss et al. (2001) die innerfamiliären Interaktionsprozesse mit der RNA um zu verdeutlichen, dass die Wirkung genetischer Faktoren von bestimmten notwendigen sozialen Mechanismen abhängen: *„At its core this view centers on the family, not on the genes“* (Reiss et al., 2001, S. 424). Während die Verhaltensgenetik sich ursprünglich von allzu „milieutheoretisch“ angesehenen Annahmen zur Entwicklung abgrenzte, gelangt sie über den notwendigen Umweg ausgeklügelter verhaltensgenetischer Forschungsdesigns somit wieder dort an, wo sie sich aus damals verständlichen, aber nicht mehr aufrechtzuerhaltenden Gründen entfernen wollte, nämlich zur Wiederentdeckung der entwicklungspsychologischen Bedeutsamkeit der Elternschaft (Collins et al., 2000; Björklund, Yunger & Pelegrini, im Druck; s. Abschnitt 3.3).

Die gerade auch in dieser Studie deutlich gewordene epigenetische Komplexität führt zu verschiedenen Annahmen über die Natur der zugrunde liegenden Entwicklungsprozesse. So gelangen Turkheimer und Waldron (2000) interessanterweise neben der Postulierung nichtlinearer Effekte ursprünglich kleiner zufälliger Entwicklungsabweichungen auch zu evolutionspsychologischen Konzepten wie der „fluctuating asymmetry“, um nichtgeteilte Umweltvarianzanteile zu erklären (s. Abschnitt 2.2.2). Diese Konvergenz der Forschung aus evolutionspsychologischer und entwicklungsgenetischer Seite ist ein weiteres Beispiel für die heuristische Bedeutung einer adaptationistischen Perspektive auf die Entwicklungsgenetik. Bekanntlich ist es unzulässig, populationsstatistische genetische und umweltbedingte Varianzanteile auf das Individuum zu beziehen (Tooby & Cosmides, 1990; Asendorpf, 1998), d.h. es ist zwar (methodologisch) möglich, die Variabilität des Verhaltens in genetische Anteile und geteilte und nichtgeteilte umweltbedingte Anteile aufzuteilen, die Ursachen des Verhaltens lassen sich jedoch nicht derartig aufteilen (Turkheimer, 1991; Reiss et al., 2001). Letztlich geht es nämlich wie bei allen biologischen und psychologischen Vorgängen nicht um die Frage *”Ist x genetisch bedingt?”*, sondern um die Frage *”An welche Umweltbedingungen ist x angepasst?”*. So sind auch beim Pubertätsalter zwei evolutionäre Anpassungsmechanismen unterscheidbar, die beide ”genetisch bedingt” sind und sich nur darin unterscheiden, auf welcher kausalen Ebene die genetische Determinierung erfolgt: Im Falle einer ”festeren” Verdrahtung würden die Unterschiede im Alter bei der Geschlechtsreife auf genotypische, im Falle einer ”umweltoffeneren” Verdrahtung auf phänotypische

Unterschiede zurückzuführen sein, die gleichermaßen eine Anpassung darstellen (Voland, 1998). Kurz: Jede Anpassung an Umweltgegebenheiten ist unabhängig von der ”Umweltoffenheit” ihrer kausalen Mechanismen genetisch determiniert.

3.3 Erwachsenenalter: Die Phase der Elternschaft

Das Erwachsenenalter ist evolutionsbiologisch durch die Reproduktionsphase (Keller, 2000) gekennzeichnet, in der es um die Findung geeigneter Partner geht, mit denen gemeinsame Kinder großgezogen werden können. Der explikative Wert einer evolutionsbiologischen Perspektive auf das Erwachsenenalter liegt in der Kombination zweier zentraler Konzepte der natürlichen Selektion (parentales Investment und Nepotismus) mit dem zentralen Konzept der sexuellen Selektion (Partnerwerbung). Somit ist der Begriff, der die meisten mit dem Etikett „evolutionsbiologisch“ versehenen Perspektiven in der menschlichen Entwicklung auf den Punkt bringt, ironischerweise mit der aus entwicklungspsychologischer, pädagogischer und soziologischer Sicht vielleicht einflussreichsten Umweltvariable identisch, nämlich Elternschaft. Aus evolutionärer Perspektive reicht zur Definition der Familie eine Mutter aus, die die Aufzucht mindestens eines Nachkommens vornimmt, wobei die Anwesenheit des männlichen Elternteils zweitrangig ist (Emlen, 1995). Häufig sind auch, vor allem bei Arten mit hohem parentalem Investment wie beim Menschen, genetisch eng mit der Mutter verwandte weibliche Individuen an der Aufzucht der Jungen beteiligt (Chasiotis & Voland, 1998). So lässt sich auch in der heutigen BRD die zentrale Bedeutung der Lebensgemeinschaft von Müttern und Kindern daran ablesen, dass Familienumbildungsprozesse sich im Wesentlichen durch den Fortzug des leiblichen und den Zuzug eines Stiefvaters bemerkbar machen. Folgerichtig tritt Stief*eltern*schaft fast ausschließlich, sprich in etwa 80 - 90 % aller Stieffamilien (Nauck, 1993; Peukert, 1996), als Stief*vater*schaft auf.

Paternale Investition: Elterlicher Aufwand oder Paarungsaufwand?

Geschlechtsunterschiede in den Partnerwahlpräferenzen spiegeln im Allgemeinen das unterschiedliche parentale Investment der Geschlechter wider: Kulturunabhängig bevorzugen Männer eher reproduktive Erfolgsmerkmale wie Attraktivität, Jugend und potentielle Fruchtbarkeit, Frauen hingegen eher soziale Erfolgsmerkmale wie Ehrgeiz, Fleiß und gute finanzielle Aussichten (Buss, 1989; zur Diskussion weiterer Geschlechtsunterschiede in der Partnerwahl s. Chasiotis & Voland, 1998). Dass geschlechts- und kulturunabhängig die Eigenschaft der Freundlichkeit von Männern und Frauen gleichermaßen am höchsten

eingeschätzt wird (s. Buss, Abbott, Angleitner, Asherian, Biaggio, Blanco-Villasenor et al., 1990), könnte nach Miller (2001) anhand des Handicap-Prinzips als Fitnessindikator guter Gene aufgefasst werden, da Freundlichkeit gegenüber Nichtverwandten ein kostspieliges Verhalten darstellen kann. An der Diskussion zur Rolle der Väter lassen sich die Kontroversen zur Bedeutung natürlicher und sexueller Selektionsmechanismen in der evolutionären Entwicklungspsychologie besonders deutlich machen. Die Befürworter natürlicher Selektionsmechanismen wie MacDonald (1992) gehen davon aus, dass die für Säuger sehr hohe *väterliche* Investition beim Menschen durch die hohe Pflegebedürftigkeit der menschlichen Nachkommen notwendig geworden ist. Vor allem das bei Säugern erstmals anzutreffende System emotionaler Zuneigung und Liebe ist demzufolge zusätzlich zum stammesgeschichtlich älteren, Sicherheit und Schutz gewährleistenden Bindungssystem evolutionär begünstigt worden, weil es als psychologischer Mechanismus zur Förderung der familiären Stabilität durch enge Familienbeziehungen und dauerhafte Paarbindung dient (Chasiotis & Voland, 1998).

Nach Miller (2001; s. auch Power, 1999) hingegen spielt die väterliche Investition eher für die Partnerwerbung eine Rolle, weil evolutionär viele der potentiellen Partnerinnen im EEA schon Kinder hatten. Da demnach weibliche sexuelle Konkurrenz hauptsächlich sexuelle Konkurrenz zwischen Müttern ist, können sich besonders kinderliebe und fürsorgliche Männer als potentielle zukünftige Väter und kinderliebe Stiefväter anbieten und dementsprechend von den Frauen präferiert werden, wobei deren direkter Beitrag zur Aufzucht der Kinder eher zweitrangig wäre (vgl. auch Paul, 1997). Gerade die Befunde, dass Stiefvaterschaft aus Sicht der natürlichen Selektion ein Risiko für die leiblichen Kinder der Mutter darstellen können, sprechen zumindest für eine Mitberücksichtigung der Partnerwerbungshypothese bei der Bedeutung des Vaters. Diese Perspektive, die eher freundliche und kinderliebe als dominante Charakterzüge beim Mann als primäres weibliches Präferenzmerkmal nahe legt, wird durch Befunde zur größeren Attraktivität kinderlieb eingeschätzter oder wirkender Männer (La Cerra, 1994; Oubaid & Amelang, 1995; Buss, 1999) sowie von Ergebnissen neuerer Studien gestützt, die entgegen früheren evolutionspsychologischen Ergebnissen (Sadalla, Kenrick & Vershure, 1987) ergeben, dass nicht Männer mit dominanten Verhaltensmerkmalen allein, sondern eher Männer mit dominantem, aber gleichzeitig freundlichem Auftreten am attraktivsten eingeschätzt werden (Jensen-Campbell, Granziano & West, 1995; Graziano, Jensen-Campbell, Todd & Finch, 1997; Qvarnström & Forsgren, 1998).

Für die Bedeutung der sexuellen Selektion für die Bindungsmotivation junger männlicher Erwachsener sprechen auch die Daten zur männlichen Gewaltbereitschaft, die etwa bei Tötungsdelikten und Straffälligkeit allgemein um das Neunfache höher ist als die weibliche (s. Chasiotis & Voland, 1998). Daly und Wilson (1990) beschreiben in diesem Zusammenhang das *„young aggressive male syndrome“*, das die evolutionspsychologisch enge Verzahnung aggressiver und sexueller Motivation junger *Männer* verdeutlicht. Auffällig ist, dass diese risikoreichen Verhaltensweisen genau in die Altersspanne fallen, in dem zum einen der individuelle Reproduktionswert am höchsten ist und zum anderen die Suche nach Intimpartnern motivational Vorrang hat. Gerade der bei den delinquenten Altersgenossen oft zu beobachtenden Zugang zu Frauen motiviert deshalb viele der heranwachsenden Männer zur Nachahmung. Die höhere Aggressionsbereitschaft vor allem junger Männer lässt sich schließlich auch am replizierten Zusammenhang zwischen der Heftigkeit der kriegerischen Auseinandersetzungen und dem Anteil 15- bis 29-jähriger Männer an der gesamten männlichen Bevölkerung eines Landes nachweisen (Mesquida & Wiener, 1996, 1999). Den Autoren zufolge scheint der kritische Wert, der aus diesen vorläufigen Analysen ableitbar ist und der kriegerische Konflikte möglicherweise vorherzusagen vermag, bei einem Anteil von etwa 60 jüngeren Männern unter dreißig je 100 über 30jährigen Männern zu sein. Demgemäss ist für Daly und Wilson (1990) im Allgemeinen schlichtweg die „befriedende“ Wirkung der Ehe auf die Männer Ursache für den starken Rückgang delinquenter Verhaltensweisen bis zum 30. Lebensjahr.

Differentielles Elternverhalten: Warum werden nicht alle Kinder gleich behandelt?

Der von Trivers (1974) postulierte Eltern-Kind-Konflikt lässt sich teilweise an dem komplexen Muster interkultureller Lebensformen erkennen, bei dem die elterliche Bereitschaft zum Fürsorgeverhalten und die vom Kind erwartete elterliche Zuneigung nicht immer völlig in Übereinstimmung zu bringen ist. Es ist anzunehmen, dass das Kind auf eine Kombination beider Komponenten elterlicher Fürsorge, d.h. einer sicheren Bindung an die Eltern und elterliche emotionale Wärme eingestellt ist. Während eine sichere Bindung jedoch kulturübergreifend anzutreffen sein müsste, weil sie eine wichtige Überlebensfunktion für das Kind erfüllt, kann elterliche emotionale Wärme von Kultur zu Kultur schwanken und eher sozioökologisch bedingt mit einer sicheren Bindung einhergehen (MacDonald, 1992; Keller, 2000, 2001). Schließlich kann das elterliche Investment nicht nur zwischen *verschiedenen*, sondern auch *innerhalb* einer Familie unterschiedlich hoch sein und von der genetischen

Verwandtschaft, vom Geschlecht, vom Alter (Reproduktionswert) und vom Geburtsrang des Kindes abhängen (Sulloway, 1997; Chasiotis, 1998, 1999; Voland, 2000).

Die genetische Verwandtschaft

Der mit Abstand bedeutsamste Risikofaktor für sexuelle und körperliche Misshandlungen vorpubertärer Kinder stellt die fehlende genetische Verwandtschaft des Kindes zu seinen erwachsenen männlichen Erziehungsberechtigten dar (Welham, 1990; Engfer, 1996). So konnten Daly und Wilson (1988, 1994, 1998, 2001) wiederholt anhand kriminologischer Statistiken aus den Jahren 1973 – 1990 kulturunabhängig (vor allem mit Daten aus den USA, Kanada, England und Wales) feststellen, dass das Tötungsrisiko von Stiefkindern bis zu 120-mal höher ist als von leiblichen Kindern.

Das Alter

Die evolutionsbiologische Sicht schreibt dem Alter einen Erklärungswert in Bezug auf die evolutionär entstandenen menschlichen Lebenslaufstrategie zu (Eckensberger & Keller, 1998; Chasiotis, 1999; Keller, 2000), da es für den Reproduktionswert eines Individuums von besonderer Wichtigkeit ist. Der reproduktive Wert eines Individuums steigt von der Geburt bis zur Geschlechtsreife stetig an, weil die Sterblichkeitsrate in der frühen Kindheit höher ist als später. Durch diese altersabhängige Sterblichkeitsrate kann bspw. ein 12-jähriges, geschlechtsreifes Individuum im Durchschnitt potentiell mehr Kinder in seinem verbleibenden Leben bekommen als ein durchschnittliches Kleinkind. Den Höhepunkt erreicht der Reproduktionswert etwa zwischen dem 15. und dem 25. Lebensjahr, um anschließend stetig zu sinken. Bei den Frauen nach der Menopause ist er geringer als bei ihren männlichen Altersgenossen, weil letztere potentiell noch eigene Kinder bekommen können (Daly & Wilson, 1988; Voland, 2000).

Das Geschlecht

Evolutionär gesehen sollten Eltern differentiell in das Geschlecht investieren, das unter den gegebenen ökologischen Bedingungen den höheren Reproduktionserfolg verspricht. So postulierten Trivers und Willard (1973), dass bei günstiger Ressourcenlage eher in das Geschlecht mit der höheren Reproduktionsvarianz (in der Regel das männliche, s. Chasiotis & Voland, 1998) investiert werden sollte, da dieses unter günstigen Bedingungen zu einem höheren Fortpflanzungserfolg zu führen verspricht. Bei ungünstiger Ressourcenlage sollten die Eltern eher “auf Nummer sicher gehen” und in das Geschlecht mit der geringeren Varianz

investieren, da das mit der höheren unter ungünstigen Bedingungen auch das risikoreichere darstellt, weil es dann eher leer ausgehen kann. Das mit dem Geschlecht einhergehende unterschiedliche Reproduktionspotential liefert häufig eine Erklärung für die kulturell und historisch variierende unterschiedliche elterliche Fürsorge gegenüber Söhnen oder Töchtern. Weil dem Geschlechterverhältnis eine frequenzabhängige Selektion zugrunde liegt, kann sich evolutionär keine Präferenz für ein bestimmtes Geschlecht auf Dauer durchsetzen (Voland, 2000). Der bisweilen entstehende Eindruck einer kulturunabhängigen, universalen Bevorzugung von Söhnen lässt sich teilweise damit erklären, dass viele historische Daten eher von den Eliten der jeweiligen Kulturen als von den Menschen am unteren Ende der sozialen Hierarchie dokumentiert sind (Hrdy, 1993, 2000). Obwohl in den letzten Jahren wiederholt in verschiedenen kulturellen und historischen Kontexten nachgewiesen werden konnte, dass dieses mit dem Geschlecht des Kindes variierende parentale Investment tatsächlich von der sozialen Platzierung der Eltern abhängt (Voland, 2000), sind die Befunde immer noch recht uneinheitlich und scheinen von zusätzlichen kontextuellen Faktoren wie dem Bevölkerungswachstum beeinflusst zu sein (Voland et al., 1997).

Der Geburtsrang

Der seit Adler (1931) postulierte differentielle Sozialisationseffekt des Geburtsranges galt nach zwischenzeitlicher empirischer Bestätigung (Toman, 1971, 1996) lange Zeit als vernachlässigbar bis nicht nachweisbar (Ernst & Angst, 1983), bis Sulloway in seiner sowohl empirisch als auch konzeptionell aufsehenerregenden Publikation (1997) eine Renaissance des Geburtsrangs einleitete. Methodisch berücksichtigte Sulloway statt reiner Haupteffekte (Ernst & Angst, 1983) vermehrt Interaktionseffekte des Geburtsranges etwa mit Schichtzugehörigkeit und Geschlecht und führte den funktionalen statt biologischen Geburtsrang ein, der einem entwicklungspsychologisch relevanten Altersabstand der Geschwister von sechs Jahren zugrunde liegt. Inhaltlich bezog sich seine Analyse der biographischen Daten von über 10.000 Wissenschaftlern und historischen Persönlichkeiten auf das von Darwin postulierte Divergenzprinzip, das in der Evolution die Bildung von Geschwisterarten durch die wegen hohem Anpassungsdruck ursprünglich ähnlicher Arten an unterschiedliche ökologische Nischen entstehende Diversifikation bezeichnet („adaptive Radiation“, s. Mayr, 1984, 1991). Seine eindrucksvollen Hinweise darauf, dass Innovation in der Wissenschaft eher auf Spätergeborene, wissenschaftliche Ausdifferenzierungen eher auf Erstgeborene zurückzuführen sind, hat seinerseits zu einem Innovationsschub in der Entwicklungspsychologie beigetragen (Chasiotis, 1999).

Zur gegenwärtigen Bedeutung der Elternschaft

Aus evolutionsbiologischer Perspektive betrachtet, erscheinen viele in den Medien und der öffentlichen Meinung kolportierte Ansichten über das Ende der Familie und individuelle Lebensentwürfe jenseits biologischer Kategorien wie Geschlecht und genetischer Verwandtschaft zumindest als stark übertrieben: Sowohl die Partnerlosigkeit der „Singles“ als auch die wachsende Kinderlosigkeit der Paare ist eher unfreiwillig und temporär und die traditionelle Familienform, bei der Kinder bei ihren beiden leiblichen Eltern aufwachsen, in über 75 % der Haushalte mit minderjährigen Kindern zu finden (Peukert, 1996; Rost & Schneider, 1996). So ist eigentlich weder das Ende der Ehe noch das Ende der Familie oder das Abschwächen mehrgenerationeller Familienbeziehungen zu verzeichnen (Birg, 1996; Kohli & Künemund, 2000; Chasiotis, 1998). Die Gründe der Überbewertung der von „traditionellen“ Lebensformen abweichenden, geschlechts-, region- und schichtabhängigen Phänomene wie Singledasein, Kinderlosigkeit und „neue“ Väter liegen neben der verfassungsgerichtlich bescheinigten *„strukturellen Rücksichtslosigkeit der Gesellschaft gegenüber der Familie“* (Peukert, 1996) dabei möglicherweise darin, dass die journalistischen Meinungsmacher selbst in für den Bevölkerungsdurchschnitt untypischen städtischen Ballungsräumen leben, die sich eher durch familien- und kinderunfreundliche Einstellungen auszeichnen (Bertram, 1998).

3.4 Höheres Erwachsenenalter und Alter

Nachdem im Erwachsenenalter die Entwicklungsaufgaben der Partnerwahl (vgl. Buss, 1994; Belsky, 1999) und der Sozialisation der Nachkommen, d.h. die Allokation der parentalen Investitionen (Voland, 2000; Keller & Zach, im Druck) bearbeitet wurden, stellt sich die Frage nach der evolutionären Begründung der postgenerativen Phase. Durch die fortdauernde Zeugungsfähigkeit des Mannes bzw. die Abnahme der Fruchtbarkeit als fakultatives Phänomen stellt sich diese Frage besonders pointiert für die Frauen.

Der adaptive Wert der postgenerativen Phase der Frauen wird in der Literatur durchaus unterschiedlich diskutiert. Die sog. „Großmutter-Hypothese“, die in der evolutionären Anthropologie (Williams, 1957) entwickelt wurde, geht davon aus, dass eine Frau – im Durchschnitt – einen höheren Reproduktionserfolg erzielen kann, wenn sie ab einem bestimmten Alter, in dem die Risiken, die mit Schwangerschaft und Geburt sowohl für sie selbst als auch für ihren Nachwuchs verbunden sind, aufhört, eigene Kinder zu bekommen und sich stattdessen auf die Investition in die Enkelkinder konzentriert. Die Großmutter-

Hypothese beruht auf der Annahme der Verwandtenselektion. Eine rezente empirische Bestätigung wurde beispielsweise von Draper und Wandsnider (2001) vorgelegt, die bei den Kung-Buschleuten nachweisen konnten, dass die Anwesenheit maternaler Großmütter die Überlebenswahrscheinlichkeit ihrer Enkel erhöht. Aufgrund der Hypothese der Vaterschaftsunsicherheit (vgl. Voland, 2000) ist es zudem nahe liegender, in die Nachkommen zu investieren, deren genetische Verwandtschaft unbestritten ist. Aus evolutionärer Sicht sollte daher die großmütterliche Investitionsbereitschaft in die Kinder der Töchter größer sein als in die Kinder der Söhne, wie etwa Euler und Weitzel (1996) an einer deutschen Stichprobe empirisch nachweisen konnten. Die generelle Gültigkeit solcher Annahmen wird allerdings durch die Berücksichtigung kontextueller und kultureller Parameter moderiert (z.B. patrilokale Lebensformen, s. Pashos, 2000). Allerdings gibt es auch Untersuchungen, die die Großmutter-Hypothese nicht bestätigen: So konnten Voland und Beise (eingereicht) nur ein marginales Absinken der Säuglingssterblichkeit bei maternalen, aber eine signifikante *Erhöhung* der Säuglingssterblichkeit bei der Anwesenheit von Schwiegermüttern, d. h. paternalen Großmüttern nachweisen. Solche Ergebnisse würden eher eine individuelle Selektionshypothese nahe legen, die in der anthropologischen Literatur als „Mutter-Hypothese“ („mothering hypothesis“, Peccei, 2001a, b) Eingang gefunden hat und von einer stammesgeschichtlich fixierten physiologischen Beschränkung des weiblichen Reproduktionspotentials ausgeht, ohne der postgenerativen Lebensspanne einen adaptiven Wert zuzuweisen (Baltes, 1997; Keller, im Druck).

Diese Diskussion kann möglicherweise durch die Differenzierung von zwei Phasen des Alters eingegrenzt werden. Das sogenannte junge Alter von etwa 60 bis 75 Jahren weist für den modernen Menschen einen vitalen Gewinn von etwa 5 Jahren auf. Durch Fortschritte in der Medizin und der generellen Verbesserung der Lebensweise zumindest in den industrialisierten und gebildeten Teilen der Welt sind sozusagen durchschnittlich 5 Jahre gewonnen worden. Diese Phase kann möglicherweise zu aktiver Großmutterschaft genutzt werden. Auch andere Unterstützungssysteme für die Nachkommen außer der direkten Investition in die Enkelkinder sind durch neuere Ergebnisse der evolutionären Biologie denkbar. So fanden McComb, Moss, Durant, Baker und Sayialel (2001), dass alte weibliche Elefanten einen bedeutsamen Einfluss auf den Reproduktionserfolg ihrer Sippe hatten. Die Autoren vermuten, dass dieser höhere Reproduktionserfolg mit der höheren Lebenserfahrung der älteren Elefantenkühe zu tun hat, von deren „Altersweisheit“ ihre Gruppe profitiert. Es ist durchaus denkbar, dass in der evolutionären Vergangenheit die lebensgeschichtliche

Erfahrung einen nicht zu unterschätzenden Selektionsvorteil darstellte. Die Wertschätzung des Alters unter diesem Gesichtspunkt ist bis heute in traditionellen Kulturen ausgeprägt.

Auch die zweite Altersphase, das alte Alter, beginnend mit etwa 80 Jahren ist eine Funktion der angestiegenen Lebenserwartung (vgl. Baltes, 1997), allerdings sind hier große Einbussen in der Gesundheit und dem generellen Wohlbefinden zu verzeichnen. In diesem Zusammenhang werden zwei evolutionäre Prozesse diskutiert. Einerseits kann selektive Neutralität des Genoms bedeuten, dass schädigende Effekte erst zu einem späteren Zeitpunkt in der Lebensgeschichte auftreten, der wegen der kürzeren Lebenserwartung unserer Vorfahren keinen Selektionsdrücken ausgesetzt war. Antagonistische pleiotropische Genaktivität kann andererseits bedeuten, dass Gene selegiert wurden, die den Reproduktionserfolg in jungen Jahren unterstützen, deren spätere schädigende Wirkungen aus den gleichen Gründen nicht evident wurden (vgl. Keller, im Druck). Insgesamt machen menopausale Frauen heute fünfzehn Prozent der Weltbevölkerung aus. Von diesen Frauen werden zwischen 75 % (z.B. in den USA und Deutschland) und 90 % (z.B. in Frankreich) Großmütter (Kohli & Künemund, 2000). Die Erforschung des Verlaufs des Alterns und des Alters auch unter reproduktiven Gesichtspunkten eröffnet dabei eine für die Psychologie neue Zugangsweise.

4. Ausblick

In diesem Kapitel haben wir die Grundzüge einer evolutionären Entwicklungspsychologie nachgezeichnet. Deren Entwicklungskonzept der Lebensspanne folgt dabei einer für die Psychologie ungewöhnlichen Heuristik des Reproduktionserfolges. Die Rezeption evolutionsbiologischer und -psychologischer Ansätze ist in den letzten Jahren enorm angestiegen (vgl. Keller, Poortinga & Schölmerich, im Druck). Dennoch wird eines immer wieder missverstanden: der implizierte genetische Determinismus. Sowohl der Determinierung selbst als auch ihrem biologischen Ursprung widerstreben wir fast intuitiv. Diese Ablehnung ist insbesondere mit der Willensfreiheit verknüpft: Genetisch determiniert wird gleichgesetzt mit Abwesenheit von Willensfreiheit. Dies ist jedoch ein substantielles Missverständnis, das auf die falsche Gleichsetzung von Willensfreiheit mit *In*determinismus zurückgeht. Wenn Determinismus und Willensfreiheit wirklich unvereinbar sein würden, dann gäbe es keine Willensfreiheit. Keine Eigenschaft – auch nicht die Willensfreiheit – kommt zufällig zustande (Leder, 1995, 1999). In gewisser Weise besteht die natürliche Evolution gerade darin, den „genetischen Determinismus“ im Sinne einer direkten Kodierung vorprogrammierten Verhaltens zu überwinden, indem Gehirne als *„Bastionen des*

Antideterminismus“ (Miller, 2001, S. 440) angesehen werden können, weil sie durch die Verarbeitung von Sinneseindrücken dafür Sorge tragen, dass sich bei jeder Veränderung der Umwelt nicht erst die Gene mit verändern müssen, um das aus der Umwelt „Erlernte“ in adaptives Verhalten umsetzen zu können (s. auch Dennett, 1995). Scheinbar paradox ausgedrückt lautet das Fazit also: Auch unsere Willensfreiheit ist genetisch determiniert.

Aber es gibt vielleicht noch einen anderen Grund für die Ablehnung des genetischen Determinismus: An den Ausgangspunkt unserer Anlage-Umwelt-Diskussion zurückkehrend, liegt eine gewisse Ironie darin, wenn bei Kritikern evolutionstheoretischer Ansätze die empirischen Befunde einen genetischen Determinismus beim Pubertätseintritt nahe zu legen scheinen. Warum scheinen solche Skeptiker eher in Kauf zu nehmen, dass etwas genetisch determiniert ist, als dass es eine evolutionäre Anpassung darstellt? Warum wird Anpassung und genetischer Determinismus nicht nur getrennt, sondern der Determinismus bevorzugt, obwohl er ”unfrei” machen soll? Ein subtilerer Grund des Widerstandes gegen evolutionäre Erklärungen wird deutlich, wenn dieser wissenschaftsgeschichtlich betrachtet wird (Krüger, 1987; Wetz, 1994). Es ging und geht in der neueren Philosophie gar nicht darum, aufzeigen zu wollen, dass der Mensch Willensfreiheit besitzt und nicht dem Diktat der Gene ausgeliefert ist. Vielmehr wird besonders viel Wert auf den Versuch gelegt nachzuweisen, dass er nicht derselben evolutionären Logik der Fortpflanzung unterliegt wie alle anderen Organismen, sondern eine vermeintliche Sonderstellung hat, kurz: dass der Mensch ”einzigartig” ist (Voland, 2000; Chasiotis, 1995, 1998, 1999; Bischof, 1996; Heschl, 1998; Keller, 1997b, 2000)**.** In der Anlage-Umwelt-Debatte geht es in erster Linie also möglicherweise nicht um Freiheitsliebe, sondern um menschliche Eitelkeiten.

Literatur

Adler, A. (1931). *Menschenkenntnis* (4. verb. Aufl.). Leipzig: S. Hirzel (ursprünglich erschienen 1927).

Alexander, R. D. (1987). *The biology of moral systems.* New York: Aldine de Gruyter.

Alexander, R. D. (1988). Über die Interessen der Menschen und die Evolution von Lebensläufen. In H. Meier (Hrsg.), *Die Herausforderung der Evolutionsbiologie* (S. 129-171). München: Piper.

Asendorpf, J. B. (1998). Entwicklungsgenetik. In H. Keller (Hrsg.), *Lehrbuch Entwicklungspsychologie* (S. 97-118). Bern: Huber.

Avis, J., & Harris, P. L. (1991). Belief-desire reasoning among Baka children: Evidence for a universal conception of mind. *Child Development, 62*, 460-467.

Baltes, P. B. (1997). On the incomplete architecture of human ontogeny: selection, optimization, and compensation as foundation of developmental theory. *American Psychologist 52*, 366-380.

Basden, G. T. (1966). *Among the Ibos of Nigeria.* London: Frank Cass & Co.

Belsky, J. (1997). Attachment, mating, and parenting. An evolutionary interpretation. *Human Nature, 8*(4), 361-381.

Belsky, J. (1999). Interactional and contextual determinants of attachment security. In J. Cassidy & P. R. Shaver (Eds.), *Handbook of attachment. Theory, research, and clinical applications* (pp. 249-264). New York: Guilford Press.

Belsky, J., Steinberg, L., & Draper, P. (1991). Childhood experience, interpersonal development, and reproductive strategy: An evolutionary theory of socialization. *Child Development, 62*(4), 682-685.

Bensel, J. & Haug-Schnabel, G. (1997). Primär exzessives Schreien in den ersten drei Lebensmonaten. In H. Keller (Hrsg.), *Handbuch der Kleinkindforschung* (S. 719-749). Bern: Huber.

Bereczkei, T., & Czanaky, A. (2001). Stressful family environment, mortality, and child socialisation: Life-history strategies among adolescents and adults from unfavourable social circumstances. *International Journal of Behavioral Development, 25*(6), 501-508.

Bertram, H. (1998). Regionale Vielfalt und Lebensformen. In B. Nauck & C. Onnen-Isenmann (Hrsg., unter Mitarb. von H. Diefenbach), *Familie im Brennpunkt von Wissenschaft und Forschung* (S. 123-147). Berlin: Luchterhand.

Birg, H. (1996). *Die Weltbevölkerung. Dynamik und Gefahren.* München: Beck.

Bischof, N. (1993): *Bausteine einer allgemeinen Entwicklungstheorie.* Manuskript des Festvortrages zur 11. Tagung der Entwicklungspsychologie, Osnabrück.

Bischof, N. (1996). *Das Kraftfeld der Mythen. Signale aus der Zeit, in der wir die Welt erschaffen haben.* München: Piper.

Bischof-Köhler, D. (1998). Zusammenhänge zwischen kognitiver, motivationaler und emotionaler Entwicklung in der frühen Kindheit und im Vorschulalter. In H. Keller (Hrsg.), *Lehrbuch Entwicklungspsychologie* (S. 319-376). Bern: Huber.

Bischof-Köhler, D. (2000). *Kinder auf Zeitreise.* Bern: Huber.

Bjorklund, D. F. (1995). An interim evaluation of fuzzy-trace theory: Cautiousness, confirmation, and consciousness. *Learning and Individual Differences, 7*, 105-115.

Bjorklund, D. F. (1997). The role of immaturity in human development. *Psychological Bulletin*, 122, 153-169.

Bjorklund, D. F., & Kipp, K. (2001). Social cognition, inhibition, and theory of mind: The evolution of human intelligence. To appear in R. J. Sternberg & J. C. Kaufman (Eds.), *The evolution of intelligence* (pp. 29-54). Mahwah, NJ: Erlbaum.

Bjorklund, D. F., & Pellegrini, A. D. (im Druck). Evolutionary perspectives on social development. In P. K. Smith & C. Hart (Eds.), *Handbook of social development* London: Blackwell.

Bjorklund, D. F., Gaultney, J. F., & Green, B. L. (1993). "I watch therefore I can do:" The development of meta-imitation over the preschool years and the advantage of optimism in one's imitative skills. In R. Pasnak & M. L. Howe (Eds.) *Emerging themes in cognitive development, Vol. II: Competencies* (pp. 79-102). New York: Springer-Verlag.

Bjorklund, D. F., Yunger, J. L., & Pellegrini, A. D. (im Druck). The evolution of parenting and evolutionary approaches to childrearing. In M. Bornstein (Ed.), *Handbook of parenting* (2nd edition). Mahwah, NJ: Erlbaum.

Bogin, B. (1997). Evolutionary hypotheses for human childhood. *Yearbook of Physical Anthropology*, *40*, 63-89.

Bowlby, J. (1969). *Attachment and Loss, Vol. 1: Attachment*. New York: Basic Books.

Brignol, M., Rao, M., Blass, E., Marino, L., & Glass, L. (1993). Effects of crying on energy metabolism in human neonates. *Clinical Research, 41*, A597.

Buss, D. M. (1989). Sex differences in human mate preferences. Evolutionary hypotheses tested in 37 cultures. *Behavioral and Brain Sciences, 12*, 1-49.

Buss, D. M. (1994). *Die Evolution des Begehrens. Geheimnisse der Partnerwahl.* Hamburg: Kabel.

Buss, D. M. (1999). *Evolutionary Psychology. The new science of the mind.* London: Allyn & Bacon.

Buss, D., Abbott, M., Angleitner, A., Asherian, A., Biaggio, A., Blanco-Villasenor, A., Bruchon-Schweitzer, M., Hai-Yuan,C., Czapinski, J., Deraad, B., Ekehammar, B., El Lohamy, N., Fioravanti, M., Georgas, J., Gjerde, P., Guttman, R., Hazan, F., Iwawaki, S., Janakiramaiah, N., Khosroshani, F., Kreitler, S., Lachenicht, L., Lee, M., Kadi, L., Little, B., Mika, S., Moadel-Shahid, M., Moane, G., Montero, M., Mundy-Castle, A., Niit, T., Nsenduluka, E., Pienkowski, R., Pirttila-Backman, A.-M., De Leon, J. P., Rousseau, J., Runco, M. A., Safir, M. P., Samuels, C., Sanitioso, R., Serpelli, R., Smid, N., Spencer, C., Tadinac, M., Todorova, E. N., Troland, K., Van den Brande, L., Van Heck, G., Van Langenhove, L., Kuo-Shu, Y. (1990). International preferences in selecting mates. A study of 37 cultures. *Journal of Cross-Cultural Psychology, 21*(1), 5-47.

Cadoret, R., Cain, C., & Crowe, R. (1983). Evidence for gene-environment interaction in the development of adolescent antisocial behavior. *Behavioral Genetics, 13*(3), 301-310.

Campbell, B., & Udry, J. (1995). Stress and age at menarche of mothers and daughters. *Journal of Biosocial Science, 27*, 127-134.

Carlson, S. & Moses, L. (2001). Individual differences in inhibitory control and children's theory of mind. *Child Development, 72*(4), 1032-1053.

Casimir, M. J., & Schnegg, M. (im Druck). Shame across cultures: the evolution, ontogeny, and function of a ‚moral emotion'. In H. Keller, Y. H. Poortinga, & A. Schölmerich (Eds.), *Between culture and development*. London: Cambridge University Press.

Cassidy, J., & Shaver, P. R. (Eds.) (1999). *Handbook of attachment. Theory, research, and clinical applications*. New York: Guilford Press.

Charlesworth, W. R. (1988). Resources and resource acquisition behavior during ontogeny. In K. MacDonald (Ed.), *Sociobiological perspectives on human development*. (pp. 42-117). NY: Springer.

Charlesworth, W. R. (1996): Co-operation and competition: Contributions to an evolutionary and developmental model. *International Journal of Behavioral Development, 19*(1), 25-39.

Charnov, E. L. (1993). *Life history invariants: some explorations of symmetry in evolutionary ecology.* New York: Oxford University Press.

Chasiotis, A. (1995). Die Mystifikation der Homöostase. Das sozioemotionale Geneseitigkeitsempfinden als grundlegende psychische Dimension. *Gestalt Theory*, *17*(2), 88-129.

Chasiotis, A. (1998). Natürliche Selektion und Individualentwicklung. In H. Keller (Hrsg.), *Lehrbuch Entwicklungspsychologie* (S. 171-206). Bern: Huber.

Chasiotis, A. (1999). *Kindheit und Lebenslauf. Untersuchungen zur evolutionären Psychologie der Lebensspanne.* Bern: Huber.

Chasiotis, A. (2001). *Der „Rezip" – Validierungsergebnisse eines Instruments zur Messung des sozioemotionalen Gegenseitigkeitsempfindens.* Vortrag, gehalten auf der Arbeitsgruppe "Soziale Beziehungen aus evolutionspsychologischer Sicht", 15. Tagung der Fachgruppe Entwicklungspsychologie, Potsdam.

Chasiotis, A., & Keller, H. (1993). Die menschliche Kindheit und die Kindheit der Menschheit. Die ersten Lebensjahre aus psychobiologischer Sicht. In E. Voland (Hrsg.), *Evolution und Anpassung. Warum die Vergangenheit die Gegenwart erklärt* (S. 190- 209). Stuttgart: Hirzel Verlag.

Chasiotis, A., & Keller, H. (1995). Kulturvergleichende Entwicklungspsychologie und evolutionäre Sozialisationsforschung. In G. Trommsdorff (Hrsg.), *Kindheit und Jugend in verschiedenen Kulturen. Entwicklung und Sozialisation in kulturvergleichender Sicht* (S. 21-42). Weinheim/München: Juventa Verlag.

Chasiotis, A., & Voland, E. (1998). Geschlechtliche Selektion und Individualentwicklung. In H. Keller (Hrsg.), *Lehrbuch Entwicklungspsychologie* (S. 563-595). Bern: Huber.

Chasiotis, A., Hofer, J. & Kiessling, F. (2001). *Ethnopsychologies and the intergenerational transmission of the metamind: A preliminary research program.* Invited Paper for the Symposium "Human Development across cultures: Paradigms of theoretical and applied significance", VII European Congress of Psychology, London.

Chasiotis, A., Scheffer, D., Restemeier, R., & Keller, H. (1998). Intergenerational context discontinuity affects the onset of puberty: A comparison of parent-child dyads in West and East Germany. *Human Nature*, *9*(3), 321-339.

Chisholm, J. S. (1993). Death, hope, and sex: Life-history theory and the development of reproductive strategies. *Current Anthropology*, *34*(1), 1-24.

Chisholm, J. S. (1996). The evolutionary ecology of attachment organization. Human Nature, *7*(1), 1-38.

Chisholm, J. S. (1999). *Death, hope, and sex. Steps to an evolutionary ecology of mind and morality.* Cambridge: Cambridge University Press.

Collins, W., Maccoby, E., Steinberg, L., Hetherington, E., & Bornstein, M. (2000). Contemporary research on parenting. The case for nature and nurture. *American Psychologist*, *55*(2), 218-232.

Cosmides, L., & Tooby, J. (1987). From evolution to behavior: Evolutionary psychology as the missing link. In J. Dupre (Ed.), *The latest on the best: Essays on evolution and optimality.* (pp. 277-306). Cambridge: MIT Press.

Crawford, C. & Anderson, J. (1989). Sociobiology: An environmentalist discipline? *American Psychologist 44*(12), 1449-1459.

Daly, M., & Wilson, M. (1983). *Sex, evolution and behavior* (2nd ed.). Boston: PWS Publishers.

Daly, M., & Wilson, M. (1988). *Homicide.* New York: Aldine.

Daly, M., & Wilson, M. (1990). Killing the competition. *Human Nature, 1,* 83-109.

Daly, M., & Wilson, M. (1994). Some differential attributes of lethal assaults on small children by stepfathers versus genetic fathers. *Ethology and Sociobiology, 15*(4), 207-217.

Daly, M., & Wilson, M. (1998). *The truth about Cinderella*. London: Weidenfeld & Nicolson.

Daly, M., & Wilson, M. (2001). An assessment of some proposed exceptions to the phenomenon of nepotistic discrimination against stepchildren. *Annales Zoologici Fennici, 38,* 287-296.

Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection. Or the preservation of favoured races in the struggle for life.* London: John Murray.

Darwin, C. (1871). *The descent of man and selection in relation to sex.* London: Murray.

Dennett, D. C. (1995). *Darwin's dangerous idea*. New York: Simon, & Schuster.

DeVries, M. (1984). Temperament and infant mortality among the Masai of East Africa. *American Journal of Psychiatry, 141,* 1189-1194.

Draper, P., & Wandsnider, L. (2001). *Kinship and residence among Ju/'hoansi in the Kalahari: The effects of settled life on the bi-local residence rule of former foragers.* Paper presented at the Annual Meeting of the Canadian Anthropology Society, McGill University, Montreal, Quebec, Canada, May 3-6, 2001.

Dunbar, R. (1996*). Klatsch und Tratsch. Wie der Mensch zur Sprache fand.* München: Bertelsmann.

Eckensberger, L. H. (1998). On the tension between theory and practice. Wanted: A contextualized psychology. Vortrag, gehalten auf dem „4th Africa Region International Society for the Study of Behavioral Development Conference (ISSBD)“, Windhoek/Namibia, 20 – 23 Juli.

Eckensberger, L. H., & Keller, H. (1998). Menschenbilder und Entwicklungskonzepte. In H. Keller (Hrsg.), *Lehrbuch Entwicklungspsychologie* (S. 11-56). Bern: Huber Verlag.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1989). *Human ethology.* New York: Aldine de Gruyter.

Ekman, P. (1972). Universals and cultural differences in facial expressions of emotion. In J.K. Cole (Ed.), *Nebraska Symposium on Motivation* (pp. 207-283). Lincoln: University of Nebraska Press.

Emlen, S. (1995). An evolutionary theory of the family. *Proceedings of the National Academy of Science USA, 92*, 8092-8099.

Engfer, A. (1996). Sexueller Missbrauch. In R. Oerter & L. Montada (Hrsg.), *Entwicklungspsychologie* (S. 1006-1015). Weinheim: Beltz.

Ernst, C., & Angst, J. (1983). *Birth order: Its influence on personality.* Berlin: Springer.

Euler, H., & Weitzel, B. (1996). Discriminative grandparental solicitude as reproductive strategy. *Human Nature, 7*(1), 39-59.

Fantz, R. L. (1963). Pattern vision in newborn infants. *Science, 140,* 296-297.

Furlow, F. (1997). Human neonatal cry quality as an honest signal for fitness. *Evolution and Human Behavior, 18,* 175-193.

Gangestad, S., & Thornhill, R. (1997). Human sexual selection and developmental stability. In J. Simpson & D. Kenrick (Eds.), *Evolutionary Social Psychology*, (pp. 169-195). Mahwah: Erlbaum.

Gangestad, S., Thornhill, R., & Yeo, R. (1994). Facial attractiveness, developmental stability, and fluctuating asymmetry. *Ethology and Sociobiology* 15, 73-85.

Geary, D. C., & Bjorklund, D. F. (2000). Evolutionary developmental psychology. *Child Development, 71*(1), 57-65.

Geary, D. C., & Finn, M. V. (2001). Evolution of human parental behavior and the human family. *Parenting: Science and Practice, 1&2*, 5-61.

Geertz, C. (1973). *The interpretation of culture*. New York: Basic Books.

Graber, J., Brooks-Gunn, J., & Warren, M. (1995). The antecedents of menarcheal age: Heredity, family environment, and stressful life events. *Child Development, 66*, 346-359.

Graziano, W. G., Jensen-Campbell, L. A., Todd, M., & Finch, J. E.(1997). Interpersonal attraction from an evolutionary psychology perspective: women's reactions to dominant and prosocial men. In J. A. Simpson & K. D. T (Eds.), *Evolutionary social psychology* (pp. 141-167). Mahwah, N.J.: Lawrence Erlbaum.

Hamilton, W. (1964). The genetical evolution of social behaviour (I + II). *Journal of Theoretical Biology, 7*, 1 - 52.

Harris, J. (2000). *Ist Erziehung sinnlos? Die Ohnmacht der Eltern.* Reinbek: Rowohlt.

Hasher, L., & Zacks, R. T. (1984). Automatic processing of fundamental information. *American Psychologist, 39*(12), 1372-1388.

Heschl, A. (1998). *Das egoistische Genom*. Berlin: Springer.

Hrdy, S. B. (1993). Geschlechtliche Ungleichheit in Natur und Geschichte: Zum Stand der Auseinandersetzung über die „biologischen Ursprünge" am Ende der achtziger Jahre. In E. Voland (Hrsg.), *Evolution und Anpassung. Warum die Vergangenheit die Gegenwart erklärt* (S. 263-280). Stuttgart: Hirzel.

Hrdy, S. B. (2000). *Mutter Natur: Die weibliche Seite der Evolution.* Berlin: Berlin Verlag.

Izard, C.E. (1971). *The face of emotion.* New York: Appleton-Century Crofts.

Jensen-Campbell, L., Graziano, W., & West, S. (1995). Dominance, prosocial orientation, and female preferences: Do nice guys really finish last? *Journal of Personality and Social Psychology, 68*, 427-440.

Joffe, T. H. (1997). Social pressures have selected for an extended juvenile period in primates. *Journal of Human Evolution, 32*, 593-605.

Kaplan, H., Hill, K., Lancaster, J., & Hurtado, M. A. (2000). A theory of human life history evolution: Diet intelligence and longevity. *Evolutionary Anthropology, 9*, 156-185.

Keller, H. (Hrsg.) (1997a). *Handbuch der Kleinkindforschung* (2. erw., überarb. Aufl.). Bern: Huber Verlag.

Keller, H. (1997b). Evolutionary approaches. In J. Berry, Y. H. Poortinga & J. Pandey (Eds.), *Handbook of cross-cultural psychology. Volume 1: Theory and method* (pp. 215-255). Boston: Allyn, & Bacon.

Keller, H. (2000). Human parent-child relationships from an evolutionary perspective. Special Issue of the Journal „*American Behavioral Scientist*" with the topic „Evolutionary Psychology: Potential and limits of a Darwinian Framework for the Behavioral Sciences", *43*(6), 957-969.

Keller, H. (2001). *Intuitives Elternprogramm und Sensitivität. Einige konzeptionelle Überlegungen.* Vortrag, gehalten auf dem Symposium „Erinnerungen an Hanus Papoušek" auf der 15. Tagung der Fachgruppe Entwicklungspsychologie der Deutschen Gesellschaft für Psychologie, Potsdam, 2. - 5. September 2001.

Keller, H. (im Druck). Development as the interface between biology and culture: a conceptualization of early ontogenetic experiences. In H. Keller, Y. H. Poortinga, & A. Schölmerich (Eds.), *Between culture and development*. London: Cambridge University Press.

Keller, H., & Chasiotis, A. (1994). „All I really need to know I learned in kindergarten" or is "cultural learning" anthropo-, ethno-, or adultocentric? *Behavioral and Brain Sciences, 17*(4), 779-780.

Keller, H., & Chasiotis, A. (in Vorb.). Kultur und Entwicklung. In M. Hasselhorn & R. Silbereisen (Eds.), *Psychologie des Säuglings- und Kindesalters, Enzyklopädie der Psychologie*, Band CV4. Göttingen: Hogrefe.

Keller, H., & Eckensberger, L. H. (1998). Kultur und Entwicklung. In H. Keller (Hrsg.), *Lehrbuch Entwicklungspsychologie* (S. 57-96). Bern: Huber Verlag.

Keller, H., & Greenfield, P. M. (2000). History and future of development in cross-cultural psychology. In C. Kagitcibasi & Y. H. Poortinga (Ed.). Millennium Special Issue of the "*Journal of Cross-Cultural Psychology", 31*(1), 52-62.

Keller, H., & Zach, U. (2002). Gender and sibling position as determinants of maternal differential care. *International Journal of Behavioral Development.*

Keller, H., Chasiotis, A., & Runde, B. (1992). Intuitive parenting programs in German, American, and Greek parents of 3-month-old infants. *Journal of Cross-Cultural Psychology, 23*(4), 510-520.

Keller, H., Lohaus, A., Völker, S., Cappenberg, M., & Chasiotis, A. (1999). Temporal contingency as a measure of interactional quality. *Child Development, 70*(2), 474-485.

Keller, H., Poortinga, Y. H., & Schölmerich, A. (Eds.) (im Druck). *Between culture and biology*. Cambridge: Cambridge University Press.

Keller, H., Völker, S., & Zach, U. (1997). Attachment in cultural context. *Newsletter ISSBD, 1*(31), 1-3.

Knight, C. (1999). Sex and language as pretend-play. In R. Dunbar, C. Knight & C. Power (Eds.), *The evolution of culture* (pp. 228-247). NJ: Rutgers University Press.

Knight, C. (2001). *Speech: An exception to the handicap principle?* Paper presented at the Symposium "Costly signaling theory and the evolution of culture", Congress of the Human Behavior and Evolution Society (HBES), London.

Kohli, M., & Künemund, H. (Hrsg.) (2000). *Die zweite Lebenshälfte. Gesellschaftliche Lage und Partizipation im Spiegel des Alters-Survey*. Opladen: Leske & Budrich.

Krüger, L. (1987). Der Streit um das angeborene Wissen. In C. Niemetz (Hg.), *Erbe und Umwelt* (S. 10-29). Frankfurt: Suhrkamp.

Kuhl, J. (2001). *Motivation und Persönlichkeit. Interaktionen psychischer Systeme.* Göttingen: Hogrefe.

La Cerra, M. (1994). *Evolved mate preferences in women: Psychological adaptations for assessing a man´s willingness to invest in offspring.* Unpublished doctoral dissertation, University of California, Santa Barbara.

LaFrenière, P. (1996). Co-operation as a conditional strategy among peers: Influence of social ecology and kin relations. *International Journal of Behavioral Development*, *19*(1), 39-52.

Lamb, M. E., Thompson, R. A., Gardner, W., & Charnov, E. L. (1985): *Infant-mother attachment: The origins and developmental significance of individual differences in Strange Situation behavior.* Lawrence Erlbaum: Hillsdale.

Leder, M. (1995). Willensfreiheit: Zwei gute Argumente und ein schlechtes. *Zeitschrift für philosophische Forschung, 1*, 76-83.

Leder, M. (1999). *Was heißt es, eine Person zu sein?* Paderborn: Mentis Verlag.

Lerner, R. M. (1984). *On the nature of human plasticity*. New York: Cambridge University Press.

Lewis, C., Freeman, N., Kyriakidou, C., Maridaki-Kassotaki, K., & Berridge, D. (1996). Social influences on false belief access: Specific sibling influences or general apprenticeship? *Child Development, 67*, 2930-2947.

Leyendecker, B. (1997). Frühe Entwicklung im soziokulturellen Kontext. In H. Keller (Hrsg.), *Handbuch der Kleinkindforschung* (2. Aufl., S. 149-169). Bern: Huber.

Lillard, A. S. (1998). Ethnopsychologies: cultural variations in theories of mind. *Psychological Bulletin, 123,* 3-33.

Lumsden, C. J., & Wilson, E. O. (1981). *Genes, mind and culture: The coevolutionary process.* Harvard University Press, Cambridge.

MacDonald, K. B. (1988). *Social and personality development. An evolutionary synthesis.* NY: Plenum Press.

MacDonald, K. B. (1992). Warmth as a developmental construct: An evolutionary analysis. *Child Development, 63,* 753-773.

Maynard Smith, J. (1964). Group selection and kin selection. *Nature, 201*, 1145-1147.

Mayr, E. (1978). Behavior programs and evolutionary strategies. *American Scientist, 62,* 650-659.

Mayr, E. (1984). *Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt.* NY: Springer.

Mayr, E. (1991). Die Entwicklung von Artenschwärmen bei Fischen. In E. Mayr, *Eine neue Philosophie der Biologie*. (S. 300-318). München: Piper.

Mayr, E. (1994). Evolution - Grundfragen und Missverständnisse. *Ethik und Sozialwissenschaften. 5*(2), 203-209.

Mayr, E. (2000). *Was ist Biologie? Die Wissenschaft des Lebens.* Berlin: Spektrum Akademischer Verlag.

McComb, K., Moss, C., Durant, S., Baker, L., & Sayialel, S. (2001) Matriarchs as repositories of social knowledge in African elephants. *Science, 292* (April 20), 491-494.

Mesquida, C., & Wiener, N. (1996). Human collective aggression: A behavioral ecology perspective. *Ethology and Sociobiology, 17*, 247-262.

Mesquida, C., & Wiener, N. (1999). Male age composition and severity of conflicts. *Politics and the Life Sciences, 18*(2):113-117.

Miller, G. (1993). *Evolution of the human brain through runaway sexual selection: The mind as a protean courtship device.* Ph. D. Thesis, Psychology Department, Stanford University, Stanford.

Miller, G. (1999). Sexual selection for cultural displays. In R. Dunbar, C. Knight & C. Power (Eds.), *The evolution of culture* (pp. 71-91). NJ: Rutgers University Press.

Miller, G. (2001). *Die sexuelle Evolution. Partnerwahl und die Entstehung des Geistes.* Berlin: Spektrum Akademischer Verlag.

Moffit, T.E., Caspi, A., Belsky, J., & Silva, P.A. (1992). Childhood experience and the onset of menarche: A test of a sociobiological model. *Child Development, 63*, 47-58.

Moller, A. (1994). *Sexual selection and the barn swallow.* Oxford: Oxford University Press.

Nauck, B. (1993). Sozialstrukturelle Differenzierung der Lebensbedingungen von Kindern in West- und Ostdeutschland. In M. Markefka & B. Nauck (Hrsg.), *Handbuch der Kindheitsforschung* (S. 143-163). Berlin: Luchterhand.

Neyer, F., & Lang, F. (2001). Nepotismus im Erwachsenenalter. Vortrag, gehalten auf der Arbeitsgruppe "Soziale Beziehungen aus evolutionspsychologischer Sicht", 15. Tagung der Fachgruppe Entwicklungspsychologie, Potsdam.

Oubaid, V., & Amelang, M. (1995). Die Attraktivität von Personen auf dem Partnermarkt als Folge bereits vorhandenen Nachwuchses: Prüfung einer soziobiologischen Überlegung. *Gruppendynamik*, 26, 445-456.

Papoušek, H., & Papoušek, M. (1987). Intuitive Parenting: A dialectic counterpart to the infant's integrative competence. In J. D. Osofsky (Ed.), *Handbook of infant development* (2. ed., pp. 669-720). New York: Wiley.

Papoušek, M., & Papoušek, H. (1997). Stimmliche Kommunikation im Säuglingsalter als Wegbereiter der Sprachentwicklung. In H. Keller (Hrsg.), *Handbuch der Kleinkindforschung* (2. Aufl., S. 535-562). Bern: Huber.

Pashos A., (2000). Does paternal uncertainty explain discriminative grandparental solicitude? A cross-cultural study in Greece and Germany. *Evolution & Human Behavior, 21*(2), 97-109.

Paul, A. (1997). Die vergleichende Perspektive. Kindheit bei nicht.menschlichen Primaten. In H. Keller (Ed.), *Handbuch der Kleinkindforschung* (S. 97-118). Bern: Huber.

Paul A., & Voland, E. (1997). Die soziobiologische Perspektive. Eltern-Kind-Beziehungen im evolutionären Kontext. In H. Keller (Ed.), *Handbuch der Kleinkindforschung* (S. 121-147). Bern: Huber.

Peccei, J. (2001a). Menopause: Adaptation or epiphenomenon? *Evolutionary Anthropology*, *10*, 43-57.

Peccei, J. (2001b). A critique of the grandmother hypotheses: Old and new. *American Journal of Human Biology*, *13*, 434-452.

Pereira, M., & Fairbanks, L. (Eds.) (1993). *Juvenile Primates. Life history, development, and behavior.* Oxford: Oxford University Press.

Perner, J., Ruffman, T., & Leekam, S. R. (1994). Theory of mind is contagious: You catch it from your sibs. *Child Development, 65*, 1228-1238.

Peukert, R. (1996). *Familienformen im sozialen Wandel.* (2. völlig überarb. u. erw. Aufl.). Opladen: Leske, & Budrich.

Pigliucci, M. (2001). *Phenotypic plasticity. Beyond nature and nurture*. London: Johns Hopkins University Press.

Plomin, R., & Daniels, D. (1987). Why are children in the same family so different from one another? *Behavioral and Brain Sciences, 10,* 1-60.

Plomin, R. (2000). Behavioural genetics in the 21st century. *International Journal of Behavioral Development*, *24*(1), 30-34.

Power, C. (1999). "Beauty magic": the origins of art. In R. Dunbar, C. Knight & C. Power (Eds.), *The evolution of culture* (pp. 92-112). NJ: Rutgers University Press.

Power, C. (2001). *African initiation rites as mechanisms for alliance formation: reciprocity or handicap principle?* Paper presented at the symposium "Costly signaling theory and the evolution of culture", Congress of the Human Behavior and Evolution Society (HBES), London.

Prechtl, H. (1984). *Continuity of neural functions from prenatal to postnatal life.* London: Spastics International Medical Publications.

Preyer, W. (1882). *Die Seele des Kindes*. Leipzig: Grieben.

Qvarnström, A., & Forsgren, E. (1998). Should females prefer dominant males? *Trends in Ecology and Evolution*, *13*, 498-501.

Rauh, H. (2001). *Hanus Papoušeks Beitrag für die deutsche entwicklungspsychologische Forschung.* Vortrag, gehalten auf dem Symposium „Erinnerungen an Hanus Papoušek“ auf der 15. Tagung der Fachgruppe Entwicklungspsychologie der Deutschen Gesellschaft für Psychologie, Potsdam, 2. - 5. September 2001.

Reiss, D. (1995). Genetic influences on family systems: implications for development. *Journal of Marriage and the Family, 57*, 1-18.

Reiss, D., Neiderhiser, J., Hetherington, M., & Plomin, R. (2001). *The relationship code: Deciphering genetic and social patterns in adolescent development.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Rost, H., & Schneider, N. F. (1996). Gewollt kinderlose Ehen. In H. P. Buba & N. F. Schneider (Hrsg.), *Familie* (S. 245-259). Opladen: Leske, & Budrich.

Rothbaum, F., Pott, M., Azuma, H., Miyake, K., & Weisz, J. (2000). The development of close relationships in Japan and the United States: Paths of symbiotic harmony and generative tension. *Child Development, 71*(5), 1121-1142.

Rothbaum, F., Weisz, J., Pott, M., Miyake, K., & Morelli, G. (2000). Attachment and culture. Security in the United States and Japan. *American Psychologist*, *55*(10), 1093-1104.

Ruffman, T., Perner, J., Naito, M, Parkin, L., & Clements, W. (1998). Older (but not younger) siblings facilitate false belief understanding. *Developmental Psychology*, *34*, 161-174.

Russon, A. E. (im Druck). Comparative developmental perspectives on cultures: The great apes. In H. Keller, Y. H. Poortinga, & A. Schölmerich (Eds.), *Between culture and development*. London: Cambridge University Press.

Ryan, M., & Keddy-Hector, A. (1992). Directional patterns of female mate choice and the role of sensory biases. *American Naturalist*, *139*, S4-S35.

Sadalla, E. K., Kenrick, D. T., & Vershure, B. (1987). Dominance and heterosexual attraction. *Journal of Personality and Social Psychology, 52*, 730-738.

Scarr, S., & Weinberg, R. (1978). IQ test performance of black children adopted by white families. *American Psychologist*, *31*, 726-739.

Scarr, S. (1992). Developmental theories for the 1990‘s: development and individual differences. *Child Development, 63,* 1-19.

Schiff, M., Duyme, M., Dumaret, A., & Tomkiewicz, S. (1982). How much could we boost scholastic achievement and IQ scores? A direct answer from a French adoption study. *Cognition, 12,* 165-196.

Schlichting, C. & Pigliucci, M. (1998). *Phenotypic evolution: A reaction norm perspective.* Sunderland, Mass.: Sinauer.

Schmidt-Hempel, P. (1992). Lebenslaufstrategien, Fortpflanzungsunterschiede und biologische Optimierung. In E. Voland (Hrsg.), *Fortpflanzung: Natur und Kultur im Wechselspiel* (S. 74-103). Frankfurt: Suhrkamp.

Segal, N. (1988). Cooperation, competition and altruism in human twinships: A sociobiological approach. In K. MacDonald (Ed.), *Sociobiological perspectives on human development* (pp. 168-206). New York: Springer.

Skamel, U. (im Druck). *Beauty and sex appeal. Sexual selection of aesthetic preferences*.

Smith, M. (1988). Research in developmental sociobiology: Parenting and family behaviour. In K. MacDonald (Ed.), *Sociobiological perspectives on human development* (pp. 225-252). NY: Springer.

Stearns, S. (1992). The role of development in the evolution of life histories. In J. Bonner (Ed.), *Evolution and development* (pp. 237-258). New York, Berlin, Heidelberg, London, Paris, Tokyo: Springer-Verlag.

Stern, W. (1923). *Psychologie der frühesten Kindheit*. Leipzig: Quelle & Meyer.

Suddendorff, T. (1999). The rise of the metamind. In M. Corballis & S. Lea (Eds.) *The Descent of Mind. Psychological Perspectives on Hominid Evolution* (pp. 218-260). Oxford: Oxford University Press.

Sulloway, F. (1997). *Der Rebell der Familie. Geschwisterrivalität, kreatives Denken und Geschichte.* Berlin: Siedler.

Thomas, A., & Chess, S. (1977). *Temperament and development*. NY: Bruner & Maazel.

Tinbergen, N. (1963). On the aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie, 20,* 410-433.

Toman, W. (1971). The „duplication theorem“ of social relationships as tested in the general population. *Psychological Review, 78*, 380-390.

Toman, W. (1996). *Familienkonstellationen. Ihr Einfluss auf den Menschen* (6. Aufl.). München: Beck.

Tomasello, M. (in Vorb.), Kulturelle Transmission. Eine Betrachtung aus dem Blickwinkel von Schimpansen und kleinen Kindern. In H. Keller (Ed.), *Handbuch der Kleinkindforschung* (3. erw. und überarb. Aufl.). Bern: Huber.

Tomasello, M. Krueger, A. C., & Ratner, H. H. (1993). Cultural learning. *Behavioral and Brain Sciences, 16*, 495-552.

Tooby, J., & Cosmides, L. (1990). On the universality of human nature and the uniqueness of the individual: the role of genetics and adaptation. *Journal of Personality, 58*, 17-67.

Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology, 46*, 35-57.

Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. In B. G. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man: 1871 - 1971* (pp. 136-179). Chicago: Aldine de Gruyter.

Trivers, R. L. (1974). Parent-offspring conflict. *American Zoologist 14*, 249-64.

Trivers, R. L., & Willard, D. (1973). Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science, 179*, 90-92.

Turkheimer, E. (1991). Individual and group differences in adoption studies of IQ. *Psychological Bulletin, 110*, 392-405.

Turkheimer, E., & Waldron, M. (2000). Nonshared environment: A theoretical, methodological, and quantitative review. *Psychological Bulletin, 126*(1), 78-108.

Uexküll, J. von (1921). *Umwelt und Innenwelt der Tiere* (2. Aufl.). Berlin: Springer.

Uexküll, J. von, & Krizat, G. (1983). *Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen.* Frankfurt/M.: Fischer.

Voland, E. (1998). Evolutionary ecology of human reproduction. *Annual Review of Anthropology, 27*, 347-374.

Voland, E. (2000). *Grundriss der Soziobiologie* (2. erw. Aufl.). Berlin: Spektrum Akademischer Verlag.

Voland, E. (2001). *Aesthetic Preferences in the World of Artefacts- Adaptations for the Evaluation of 'Honest Signals'?* Paper presented at the conference "Evolutionary Aesthetics", Konrad-Lorenz-Institut for Evolution and Cognition, Altenberg, Austria, 25. – 28. April 2001.

Voland, E., & Beise, J. (submitted). Opposite effects of maternal and paternal grandmothers on infant survival in historical Krummhörn. *Behavioral Ecology and Sociobiology*.

Voland, E., & Paul, P. (1998). Vom „egoistischen Gen" zur Familiensolidarität – Die soziobiologische Perspektive von Verwandtschaft. In M. Wagner & Y. Schütze (Hrsg.), *Verwandtschaft. Sozialwissenschaftliche Beiträge zu einem vernachlässigten Thema* (S. 35-58). Stuttgart: Enke.

Voland, E., & Voland, R. (1993): Schuld, Scham und Schande: Zur Evolution des Gewissens. In: E. Voland (Hrsg.), *Evolution und Anpassung. Warum die Vergangenheit die Gegenwart erklärt* (S. 210-228). Stuttgart: Hirzel.

Voland, E., & Voland, R. (1995). Parent-offspring conflict, the extended phenotype, and the evolution of conscience. *Journal of Social and Evolutionary Systems, 18*(4), 397-412.

Voland, E., Dunbar, R., Engel, C., & Stephan, P. (1997). Population increase and sex biased parental investment in humans: Evidence from 18th and 19th century Germany. *Current Anthropology, 38*(1), 129-135.

Welham, C. (1990). Incest: An evolutionary model. *Ethology and Sociobiology, 11*, 97-111.

Wetz, F. J. (1994). Der Mensch in der neuzeitlichen Philosophie. In W. Schiefenhövel, C. Vogel, G. Vollmer & U. Opolka (Hrsg.), *Der Mensch in seiner Welt: Anthropologie heute, Band 3: Gemachte und gedachte Welten. Der Mensch und seine Ideen* (S. 235-261). Stuttgart: Thieme.

Wickler, W. & Seibt, U. (1990). *Männlich weiblich. Ein Naturgesetz und seine Folgen.* München: Piper.

Williams, G. C. (1957). Pleiotropy and natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution, 11*, 398-411.

Wolff, P. H. (1963). Observations on the early development of smiling. In J. L. Foss (Ed.), *Determinants of infant behavior* (pp. 113-134). Methuen: London.

Wolterek, R. (1909). Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. *Versuche der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, 19*, 110-172.

Zach, U. (1997). *Entwicklungsbedingungen von Bindungsmustern. Eine prospektive Längsschnittstudie zu ontogenetischer Kontinuität frühkindlicher Bindungsmuster und den Mechanismen des Transfers von Bindungsmustern zwischen Mutter und Kind*. Dissertation, Universität Osnabrück.

Zahavi, A. (1975). Mate selection: A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology, 53*, 205-214.

Danksagung

Wir danken Eckart Voland und Percy Rohde für wertvolle Literaturhinweise.