

# *Stufen des Erkennens im Verlauf der Stammesgeschichte*

**GERHARD MEDICUS**

Organismen werden im Laufe der Evolution, auf Grund von phylogenetischen »Erfahrungen« und darauf basierenden ontogenetischen Erfahrungsmöglichkeiten, zu immer umfassenderen Erwartungen (Prognosen) über ihre Wechselwirkung (Korrespondenz) mit der Umwelt fähig. Das wird auf der Basis der Theorie von KONRAD LORENZ zur Verhaltensphylogenese von »niederen« Organismen bis herauf zum Menschen ausgeführt. LORENZ (1973) hat seine Theorie als »*Naturgeschichte menschlichen Erkennens*« veröffentlicht. Es wird gezeigt, daß das höher Entwickelte mit einem Fundament aus alten Vorbedingungen in die Welt kommt. Zusammen mit der immer umfassenderen Prognostik wird der ursprünglich angeborenermaßen relativ starr vorgegebene Verhaltensablauf immer variabler. Schließlich lassen sich Handlungsziele zusehends freier, manchmal auf sehr verschiedene Weise erreichen (Abb. 1). Dabei spielen aufkeimende Bewußtseinsleistungen eine immer größere Rolle. Wie bereits JAKOB VON UEXKÜLL (zitiert nach LORENZ, 1944-48) erkannte, sind höhere Organismen nicht besser an ihre Umwelt angepaßt als niedere. Es stehen z. B. den hohen physiologischen Kosten bei der Fortpflanzung niederer Organismen hohe Kosten im Rahmen des Sozialverhaltens höherer Organismen gegenüber (WIESER, 1998). Nach dem Vorbild der LORENZ'schen Theorie (1973) werden in diesem Beitrag auch phylogenetische Schritte in der Evolu-

tion der Geschlechterdifferenz des Menschen und Vorbedingungen seiner Besitznormen vorgestellt. Durch diese Ansätze wird verdeutlicht, daß beim Artenvergleich und beim Tier-Mensch-Vergleich berücksichtigt werden muß, welche Leistungen bei welchem Organismus im Verlauf der Evolution entstanden sind.

## Theoretische Voraussetzungen

Die folgenden Prämissen sind die Grundlagen für ein Verständnis der vorgestellten drei Modelle zur Verhaltensphylogenese (Abb. 1–3). Die ersten beiden Prämissen basieren auf Ergebnissen der vergleichenden morphologischen Forschung (vgl. MEDICUS, 2000c).

- (1) Die Stammesgeschichte ist eine Abfolge von Vorbedingungen: Viele Fossilien zeigen Merkmale, die Vorbedingungen von phylogenetisch jüngeren Merkmalen waren.
- (2) Stammesgeschichte ist konservativ: Viele Merkmale bleiben z.T. in abgewandelten Formen während weiterer stammesgeschichtlicher Entwicklungen bestehen. Die Wahrscheinlichkeit des Verlustes eines bestehenden Merkmals sinkt mit seinem stammesgeschichtlichen Alter (RIEDL, 1975). Das Neue kommt also mit einem Fundament aus alten Vorbedingungen in die Welt. Ähnliche Merkmale, die einen gemeinsamen (phylo-)genetischen Ursprung haben, werden als homolog bezeichnet; kommt es durch konvergente Entwicklungen, das heißt unabhängig voneinander, zu ähnlichen »Lösungen« als Anpassung an bestimmte gleiche oder ähnliche Umweltbedingungen, so spricht man von analogen Entwicklungen.
- (3) Verhalten, Emotion und Intellekt sind Leistungen, die auf physiologischen Prozessen in anatomischen Strukturen des Nervensystems basieren. Die ersten beiden Prämissen gelten deshalb in gleicher Weise für die Anatomie des Nervensystems wie für seine Leistungen.
- (4) Im Verlauf der Phylogenese haben die Vorfahren des Menschen immer komplexere Stadien von Verhaltensleistungen durchlaufen, die in manchen Aspekten mit Leistungen heute noch lebender Organismen vergleichbar sind.

Auf diesen Grundlagen hat nun KONRAD LORENZ in »*Die Rückseite des Spiegels*« (1973) Begriffe der Ethologie in eine empirisch begründete und logisch konsistente Beziehung zueinander gestellt. Er hat unterschiedliche Leistungsstufen des Verhaltens in Bezug auf die Großsystematik (also in Bezug auf

Stämme, Klassen und Ordnungen) so geordnet, daß sich daraus eine vermutliche Reihung von stammesgeschichtlichen Vorbedingungen menschlichen Verhaltens, Fühlens und Denkens ergibt. Sie sind, um einige Begriffe erweitert, in Abbildung 1 dargestellt.

basale Histozoa	Wirbeltiere Fische, Amphibien, Reptilien	Affen	Menschenaffen	Menschen
	einige Weichtiere viele Gliedertiere	andere höhere Säuger höhere Vögel	Delphine?	
				verantwortliche Moral, Gewissen Wollen Überindividuelles Wissen Lernen Wortsprache objektunabhängige Tradition
			Nachahmung, objektlos	
			Beobachtungslernen mit Willkürbewegung	
		Einsicht		
		Beobachtungslernen mit Objekt, ohne Willkürbewegung		
				begriffliches Denken Reflexion, das eigene Denken wird zum Objekt
			Selbstexploration, das Ich wird zum Objekt	
			Handeln im Anschauungsraum	
		soziale Funktionen des Intellekts Neugier und Spiel		
		operantes Erwerben bedingter Aktionen		
		operantes Erwerben bedingter Reaktionen		
	EAM			
AAM				
Appetenzverhalten	bedingte Appetenz hoch selektives Erkennen der optimalen Afferenz während der triebbefriedigenden Endhandlung			
Endhandlung		Erbkoordinationskomponenten werden immer kürzer		
			Willkürbewegung	
ungefähres Alter in Millionen Jahren: 800; Zentralisation: 600; Wirbeltiere: 550 (200 - 100) 50 15 (Homologien?) 1 - 0,5				

Abb. 1 Idealisiertes und vereinfachtes Schema eines hypothetischen Stammbaumes psychischer Leistungen, basierend auf LORENZ, 1973; nach MEDICUS, 1985, 1987a. Erläuterungen zur Abbildung im Text.

## Stammesgeschichtlicher Schichtenbau von Verhalten, Fühlen und Denken

Abbildung 1 zeigt idealisiert und vereinfacht eine hypothetische stammesgeschichtliche Reihung von Vorbedingungen menschlichen Denkens und Verhaltens. Von der linken Spalte ausgehend sind Spalte für Spalte immer komplexere Leistungsqualitäten zugeordnet. Die Unterscheidung von Homologien und Analogien erfolgt aus anthropologischer Sicht: In den oberen beiden Zeilen ist ein Stammbaum so eingezeichnet, daß in der ersten Zeile in Bezug auf die Spalten vermutliche Homologien aufgezeigt werden und durch die fünf Äste, die in die zweite Zeile weisen, analoge Entwicklungen. Das bedeutet, daß z. B. individuelles Lernen bei Wirbeltieren, Gliedertieren und Weichtieren drei Mal unabhängig entstanden ist. Die Altersangaben beziehen sich auf die Homologien, die Altersangabe zu Spalte 3 bezieht sich auf die jüngere bedingte Aktion bei terrestrischen Wirbeltieren.

Von links nach rechts entstehen im Rahmen der Höherentwicklung Leistungen, durch die immer mehr Information verarbeitet werden kann und die immer umfassendere Prognosen ermöglichen. Dadurch ergeben sich Stufe für Stufe neue Freiheitsgrade (MEDICUS, 2000a). Die grau hervorgehobene Stufenfolge zeigt eine Vorbedingungsreihe, durch die exemplarisch das Prinzip der Abbildungen 1–3 verdeutlicht wird. Entsprechend der stammesgeschichtlichen Beständigkeit vieler Merkmale kann man davon ausgehen, daß Stufe 2 = 1+2; Stufe 3=1+2+3 usw. ist. Ein Austausch zweier aufeinanderfolgender Begriffe ist in der Abbildung 1 rein logisch ausgeschlossen: AAM ist eine Vorbedingung von EAAM, EAAM von operantem Erwerben bedingter Reaktionen. Letztere sind stammesgeschichtlich älter als das operante Erwerben bedingter Aktionen, aber keine stammesgeschichtliche Vorbedingung dieser jüngeren Leistung (HASSENSTEIN, 1973). Das operante Erwerben bedingter Aktionen ist eine Vorbedingung von Spielverhalten, das stammesgeschichtlich zugleich mit Neugier entsteht. Neugier und Spiel sind zusammen mit den sozialen Funktionen des Intellekts Vorbedingungen vom Handeln im Anschauungsraum und von der Selbstexploration. Diese können als Vorbedingungen der Reflexion gesehen werden. Da die Begriffe funktionell definiert sind, erlauben sie keine voreiligen Schlüsse auf neuroanatomische Homologien. Einzelne Leistungen aus Abbildung 1 waren auch Voraussetzung für die Evolution von Leistungen aus Abbildung 2 und 3.

Durch ein Absetzen einzelner Begriffe vom Spaltenrand soll angedeutet werden, daß die dazugehörigen Leistungen in Bezug auf die Spalten etwas älter

oder jünger sind, Leerfelder, »aufsteigende« oder »fallende« Reihungen ergeben sich durch graphische Zwänge.

Begriffe der Abbildung 1, die im folgenden Text zum ersten Mal erörtert werden, werden kursiv gedruckt. Quellenangaben zu den Begriffen der Abbildung 1 und Hinweise auf »Schwächen« dieser Theorie finden sich in *MEDICUS*, 1987 a; ein Modellvergleich in *MEDICUS*, 1987 b. Zwischen den Begriffen der Abbildung und Begriffen der Lerntheorie (operantes und klassisches Konditionieren) und Tiefenpsychologie (z. B. Ich, Es, Überich) bestehen Überlappungen, ferner können von Begriffen der Abbildung Bezüge zu den psychotherapeutischen Wirkprinzipien hergestellt werden (*MEDICUS*, 2000b).

### Ausschließlich stammesgeschichtlich »gelerntes« Verhalten (Spalte 1)

Diese Spalte bezieht sich stammesgeschichtlich auf basale Histozaa (Eumetazoa) als Vorfahren der in der Abbildung im weiteren genannten Tiergruppen. Verhaltensleistungen von denjenigen Arten, die nur der ersten Spalte zuzuordnen sind, sind genetisch festgelegt und können nicht durch Konditionierung verändert werden.

Ein einfaches Beispiel soll die Begriffe der ersten Spalte verdeutlichen: Ein Tier, das Appetenz nach Nahrung, also Hunger hat, begibt sich auf Nahrungssuche (Appetenzverhalten), erkennt die Nahrung mit seinem Auslösemechanismus (AM) und frißt sie (Endhandlung). Appetenzverhalten ist eine Art Suchverhalten, das die Wahrscheinlichkeit hebt, auf eine Reizsituation zu treffen, in der der Reizfilter, genannt angeborener Auslösemechanismus (AAM), den Ablauf der Endhandlung auslöst. Die Leistungen, die Spalte 1 zugeordnet sind, können als Vorbedingungen für später entstandene Leistungen betrachtet werden.

Die Begriffe Auslösemechanismus, Appetenz und Endhandlung sind nicht nur bei der Beschreibung einfachen Instinktverhaltens, sondern auch in Bezug auf Verhaltensleistungen von höheren Organismen nützlich. Sie beziehen sich mitunter auf unterschiedliche stammesgeschichtliche Leistungsstufen.

Äquivalente von Appetenzen sind beim Menschen z. B. Hunger, bzw. im Verlauf der Evolution gewachsene Verhaltensziele. Äquivalente von AAMs sind angeborene Anteile bei der Interpretation des mimischen Ausdrucks und anderen sozialen Interpretationen und Bewertungen hinsichtlich Alter, Rang und Geschlecht, aber auch angeborene Komponenten bei der Interpretation räumlicher Verhältnisse (z. B. »visuelle Klippe«: GIBSON & WALK, 1960) und

im weiteren Sinne z. B. das hoch selektive Erkennen der optimalen Afferenz während der triebbefriedigenden Endhandlung (Spalte 2).

### Individuelles Lernen (Spalte 2)

Mit der zweiten Stufe tritt eine neue Leistungsqualität in die Welt, die den individuellen Kenntniserwerb durch Lernen im Leben ermöglicht. Eine Zentralisation von Nervenzellen zu Ganglien oder dem Neuralrohr war wahrscheinlich eine Voraussetzung für das Entstehen individuellen Lernens. Der Anpassungswert des individuellen Lernens besteht darin, daß die damit (meist) verbundene »*adaptive Modifikation des Verhaltens*« (LORENZ, 1973) viel rascher erfolgt als beim äonenlangen phylogenetischen »Lernen« durch Mutation und Selektion.

Auf dieser Stufe lösen neu gelernte Reize (konditionierte Stimuli) Verhaltensweisen aus, die bisher (in Spalte 1) nur durch Ansprechen eines AAM ausgelöst werden konnten. Die angeborenermaßen hohe Selektivität liegt nun nicht mehr ausschließlich beim AAM. »Angeborene Lehrmeister« gewährleisten, daß der Lernprozeß (meist) zu einer Anpassungsverbesserung führt: Das erfolgt z. B. durch Rückmeldungen während der Endhandlung, die positiv oder negativ erlebt werden. LORENZ (1973) spricht im Falle von positiven Rückmeldungen vom hoch selektiven Erkennen der optimalen Afferenz während der triebbefriedigenden Endhandlung, das ist etwa der gute Geschmack einer bestimmten Nahrung. Wenn ein AAM durch Erfahrung ergänzt bzw. vervollständigt wird, spricht man von einem durch Erfahrung ergänzten angeborenen Auslösemechanismus (= EAAM). Ab dieser Entwicklungsstufe kann es zu einem Vorteil werden, wenn der AAM weniger selektiv wird.

Einem Tier der zweiten Stufe stehen bis jetzt Reizfilter, Appetenzverhalten, Endhandlungen, hochselektives Erkennen der optimalen Rückmeldungen während der triebbefriedigenden Endhandlungen und individuelles Lernen hinsichtlich neuer Reize zur Verfügung.

### Bedingte Reaktion und Aktion (Spalte 3)

Eine Art kann nun, unter der Motivation einer Appetenz stehend, dazugehörige Bewegungsweisen an verschiedenen Objekten und Situationen in erkundender Weise durchprobieren und damit vielfältige Erfahrungen über Objekte und Situationen sammeln, die eine Triebbefriedigung ermöglichen. Ein dieser Spalte

zuordenbarer Organismus hat durch einen eigenen Antrieb zum sogenannten »Erkunden« neue verbesserte Lernmöglichkeiten entwickelt: In der Ethologie spricht man dabei auch von operantem Erwerben bedingter Reaktionen (siehe Abb. 1; vgl. HASSENSTEIN, 1973; LORENZ, 1973).

Mit dem operanten Erwerben bedingter Aktionen ist die Fähigkeit entstanden, Bewegungsmuster, die ursprünglich nur in einem Triebbereich ausgelöst werden konnten, nach einem Lernprozeß auch in einem anderen Triebbereich zu verwenden. Wenn, wie zum Beispiel in der Spanischen Hofreitschule in Wien die Kapriole, ein Abwehrverhalten von Pferden durch Nahrung verstärkt wird, wird sie ein Teil des Appetenzverhaltens nach Nahrung. Bemerkenswert ist bei der bedingten Aktion, daß dabei eine Erbkoordination unabhängig von der ursprünglichen Motivation bzw. Appetenz verwendet werden kann. In vielen Situationen treten Kombinationen von bedingten Reaktionen und bedingten Aktionen auf. Die gut entwickelte Fähigkeit, bedingte Aktionen bilden zu können, gibt es unter terrestrischen Bedingungen erst relativ spät, nämlich nur bei manchen Vögeln und manchen Säugern.

#### Neugier- und Spielverhalten (Spalte 4)

Beim operanten Erwerben bedingter Reaktionen untersucht das Tier verschiedene Objekte, wobei es unter der Motivation eines bestimmten Triebbereiches Bewegungsmuster dieses Verhaltensbereiches verwendet. Beim Neugier- und Spielverhalten wird eine Abfolge von Erbkoordinationen verschiedener Instinktbereiche an einem Objekt durchprobiert. So wechseln z. B. spielende Hunde zwischen Fliehen und Verfolgen und zwischen Verhaltensweisen des Rankämpfens und des Beuteschlagens. Der Wechsel erfolgt dabei viel rascher als dies im Ernstfall möglich wäre und bestimmte Verhaltensweisen werden natürlich »spielerisch« abgeschwächt, etwa das »Totschütteln«.

Das operante Erwerben bedingter Aktionen ist eine phylogenetische Vorbedingung, beim Spiel rasch zwischen verschiedenen Triebbereichen wechseln zu können. Unter den Selektionsbedingungen dieses operanten Lernens werden die Kombinationsmöglichkeiten umso vielfältiger, je kürzer die Elemente der Erbkoordinationen und je flexibler die orientierenden Taxiskomponenten werden (LORENZ, 1973); dies mündet in das Entstehen der Willkürbewegung. Sie ist im Vergleich zu den »formkonstanten« Erbkoordinationen sehr variabel. Daher bedarf es zu ihrer Steuerung besonderer Leistungen auf der Seite der Verarbeitung von Sinnesreizen. Das sind: (1) Rückmeldungen des Organismus über Bewegung und Stellung der Glieder im Raum (epikritische Sensibilität)

als Voraussetzung für neue Kommandos und Korrekturen; (2) ein zunehmendes Maß an »Einsicht« über ihre Wechselwirkung (bzw. Korrespondenz) mit der Umwelt, die über die Bewegungssteuerung durch einfache Taxien hinausgeht; (3) die Wahrnehmung der Ökonomie der Bewegung: Indem die Bewegungsökonomie durch subjektiv wahrgenommene »Funktionslust« optimiert ist, wird vor allem bei häufig gebrauchten Willkürbewegungen mit der zunehmenden Übung mit immer weniger Aufwand eine immer bessere Wirkung erzielt (LORENZ, 1973, 1978).

### Stammesgeschichtliche Stufen der Tradition

Das individuelle Lernen erlangt für eine Art dann eine besonders große Bedeutung, wenn das erlernte Wissen nicht mit dem Tod des Individuums verlorengeht, sondern an die nächste Generation weitergegeben wird: dies ist Tradition. Sie ist zunächst von der Anwesenheit eines erfolgreich handelnden Vorbildes, das an einem bestimmten Objekt manipuliert, abhängig (objektabhängige Tradition). Beispiele sind Wegetraditionen bei marinen Fischen und Beobachtungen an Blaumeisen in England (HINDE & FISHER, 1951; siehe auch KOTHBAUER-HELLMANN, 1990). Blaumeisen haben gelernt, Milchflaschen zu öffnen. Blaumeisen müssen nur den Ort der Manipulationen durch Beobachtung kennenlernen, weil angeborene Bewegungsmuster (Erbkoordinationen) zum Öffnen der Milchflaschen ausreichen. Meisen suchen auch sonst Nahrung durch Picken an Rindenstücken oder, wie in unserem Beispiel, an Verschlüssen aus Alufolien.

Falls Willkürbewegungen beobachtend gelernt werden (Beobachtungslernen) ist dazu Einsicht in die Handlung erforderlich, eine kognitiv relativ hohe Entwicklungsstufe. Zur Nachahmung (Spalte 5) von Bewegungen, bei denen keine Objekte manipuliert werden, sind schließlich erst in Ansätzen Schimpansen und Delphine fähig (z. B. die »Zeichensprache« von Schimpansen unter Laborbedingungen). Sie müssen dabei das Körperschema eines anderen auf sich selbst übertragen können; das stellt bereits eine sehr komplexe Form von Einsicht dar.

Obwohl es viele Beispiele für Traditionen im Tierreich gibt, sollte der Begriff *Kultur* dem Menschen vorbehalten bleiben, denn in allen menschlichen Kulturen gibt es vielfältige Beispiele für Besonderheiten der menschlichen Traditionen, die seine Sonderstellung begründen (z. B. MEDICUS, 2000a).



## Soziale Funktionen des Intellekts

Mit der Evolution sozialer Gruppen werden mit neuen sozialen Verhaltensmöglichkeiten auch die innerartlichen Selektionsbedingungen immer komplexer. In der Folge entsteht stammesgeschichtlich immer mehr Intellekt als situationsbezogene Entscheidungshilfe zwischen verschiedenen sozialen Antrieben und Hemmungen (soziale Funktionen des Intellekt, HUMPHREY, 1983). Komplizierend wirkt, daß jedes Gruppenmitglied seine eigene Strategie hat, und daß häufig mehr als zwei Partner interagieren (DUNBAR, 1988). Das Gehirn wurde im Laufe der sozialen Evolution bei höheren Primaten und Delphinen enorm leistungsfähig, manche Autoren sprechen von einem Extremorgan.

## Selbstexploration, Handeln im Anschauungsraum (Spalte 5)

Vorbedingungen der Selbstexploration (Spalte 5) finden sich in Neugier, Spiel und Einsicht, aber auch in Leistungen, die als soziale Funktionen des Intellekts mit der Evolution von Sozialverhalten entstanden sind (vgl. BYRNE & WHITEN, 1988, FRANK, 1988). GALLUP (1970) beobachtete bei Schimpansen und LETHMATE (1977) bei Orang-Utans, daß sie sich in einem Spiegel erkennen können: Sie zeigten dem Spiegelbild gegenüber immer weniger und schließlich gar keine sozialen Signale, also z. B. Mimik mehr, sondern untersuchten immer öfter Körperteile, die sie ohne Spiegel nicht zu sehen bekommen, etwa ihr Gebiß. Anthropomorph ausgedrückt, erkennen die Schimpansen und Orang-Utans sich selbst. Das »Ich« wird bewußt zum Objekt. Ich-Vorstellungen und die zweifellos ältere Wahrnehmung eigener Stimmungen und Gefühle waren Vorbedingungen für ein bewußtes Einschätzungsvermögen der Stimmungen des anderen und damit auch für kognitiv empathisches Handeln (BISCHOF-KÖHLER, 1989; siehe auch DE WAAL, 1983, 1997, GOODALL, 1986, 1991).

HUMPHREY (1983) glaubt zu Recht, daß auch ein gerüttelt Maß an sozialem Intellekt Vorbedingung für Handeln im Anschauungsraum war. Erste Untersuchungen dazu gehen auf WOLFGANG KÖHLER (1921) zurück. Er hat für Schimpansen – so wie LETHMATE (1977) für Orang-Utans – nachgewiesen, daß sie in der Lage sind, im Anschauungsraum zu handeln. Die Versuchstiere konnten eine an der Decke hängende Banane nach einer Denkpause dadurch erreichen, daß sie mehrere Kisten aufeinanderstellten.

## Reflexion und Sprache (Spalte 6)

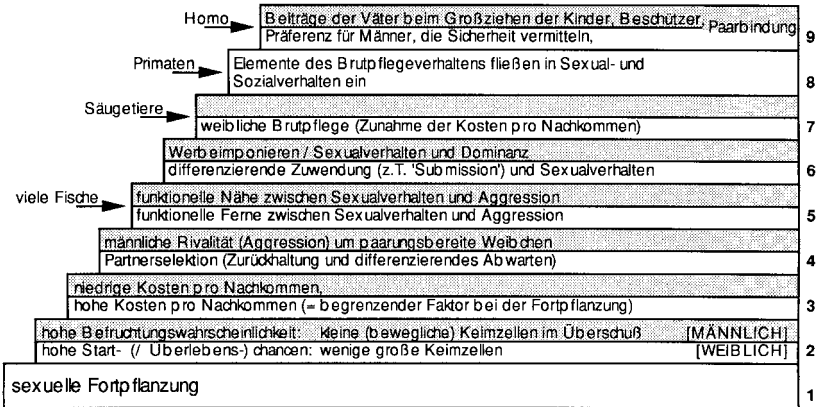
Man darf annehmen, daß die sozialen Funktionen des Intellekts mit Selbstexploration und Handeln im Anschauungsraum Vorbedingungen der menschlichen Reflexion und der Sprache waren. Der Mensch kann sein Wissen mittels der Sprache objektfrei weitergeben (objektunabhängige Tradition). Sie ist eine Grundlage der menschlichen Kultur. Mit Hilfe der Wort-Sprache kann die Wirklichkeit der realen Welt (die *Welt 1* bei POPPER, 1974) in der subjektiven Welt (*Welt 2*) abgebildet werden; mit Hilfe der Sprache kann auf der Ebene der subjektiven Welt die Welt der Theorien (*Welt 3*) mit der realen Welt verglichen werden. Wir handeln im Anschauungsraum mit »Gegenständen« aus der Welt der Theorien, erfinden und entdecken dabei Probleme, die in der realen Welt untersucht werden können und finden neue Anwendungsmöglichkeiten. Der Mensch ist schließlich in der Lage, auch seine eigenen Gedanken zum Objekt der Reflexion zu machen. Mit Hilfe der menschlichen Reflexion kann die den Überlegungen zugrundeliegende Logik hinterfragt werden (RIEDL, 1980).

Gemäß ihrer stammesgeschichtlich gewachsenen Funktion werden unsere Denkinhalte von angeborenen Stimmungsqualitäten, Bewertungen, Antrieben und Hemmungen beeinflusst. LORENZ (1973) spricht hier von einem »scanning mechanism«: Stimmungen geben Denkinhalten eine Richtung.

Wenn bestimmte Denkinhalte affektiv sehr hoch besetzt sind, dann werden diese manchmal affektiv »gesperrt« bzw. entsprechende theoretische Alternativen ausgeklammert. Unser Denkvermögen zeigt unter Umständen eine von der Psychoanalyse erkannte Anfälligkeit darin, daß sich gewisse einseitige und fehlleitende Entscheidungspräferenzen im Laufe des Lebens entwickeln können, um unangenehme Affekte (z. B. Angst) zu vermeiden. Scheinbare Eindeutigkeit im »Entweder–oder« wird dann vielfach einer Sicht auf die systemisch verschränkte Vielfalt der Aspekte der Wirklichkeit (im »Sowohl–als auch«) affektologisch vorgezogen. Das kann bei Personen mit gewissen Vulnerabilitäten und affektiven Einengungen zu kontrastierenden Weltbildern und Theorienbildungen führen (BISCHOF, 1996). Die Wahrheitsähnlichkeit des Inhaltes (Erkenntniswert) und affektive Bewertungen vielfältiger Anwendungsmöglichkeiten (Anwendungswert) werden dann häufig nicht unterschieden. So kommt es immer wieder vor, daß eine Theorie wegen ihrer mißbräuchlichen Verwendung als falsifiziert hingestellt wird: z. B. instinktiv-biologische Grundlagen menschlicher Aggression oder psychischer Unterschiede zwischen den Geschlechtern. Von theoretischen Soll-Vorstellungen wird auf den biopsychischen Ist-Zustand geschlossen, und der biologischen Forschung wird zugleich unterstellt, sie schließe vom biologischen Ist auf das moralische Sollen.

## Stufen in der Evolution der Geschlechterdifferenz

Verhaltensunterschiede zwischen den Geschlechtern sind quantitativer, nicht qualitativer Natur (PLOOG & HOPF, 1967). Die Wurzeln von Geschlechtsunterschieden ergeben sich stammesgeschichtlich mit der Evolution der Geschlechter bei Vielzellern durch die Entstehung von unterschiedlich großen Keimzellen.



**Abb. 2** In der Übersicht werden zu den Aspekten Sexualität und Dominanz hypothetische phylogenetische Schritte im Rahmen der Evolution des *menschlichen* biopsychischen Geschlechtsdimorphismus gezeigt. Sie sind von unten nach oben, bzw. von links nach rechts, als eine phylogenetische Abfolge von Vorbedingungen dargestellt; männliche Bedingungen und Merkmale sind grau gekennzeichnet. Beim Sexualdimorphismus sind große Unterschiede zwischen nah verwandten Arten möglich. Die Entwicklung bis zum Menschen erfolgte deshalb nicht in der klaren und unidirektionalen Weise, wie es in dieser idealisierten Darstellung gezeigt wird, so sind z.B. auch einzelne Stufen stammesgeschichtlich eng miteinander verbunden (z.B. 2 und 3; z. T. auch 4 und 5, sowie 7 und 8) und nicht so klar und gleichwertig gegeneinander abgrenzbar wie in der Übersicht. Auch die Einteilung in neun Stufen stellt natürlich eine Vereinfachung dar. Durch die Art der graphischen Darstellung soll angedeutet werden, daß im Verlauf der Stammesgeschichte viele alte Merkmale im Rahmen von Neuentwicklungen bestehen bleiben (Stufe 2 = 1+2, Stufe 3 = 1+2+3 usw.). Zu einzelnen Aspekten der Stufen 7, 8 und 9 gibt es analoge Entwicklungen bei Vögeln (tabellarische Übersicht nach MEDICUS & HOPF, 1995). Nähere Erklärungen finden sich im Text.

Folgende zwei Bedingungen müssen bei der Vereinigung von zwei Keimzellen erfüllt sein: *Erstens* muß die Wahrscheinlichkeit hoch sein, daß zwei Keimzellen aufeinandertreffen, und *zweitens* muß nach der Vereinigung eine bestimmte Mindestgröße der Zelle erreicht sein, damit entsprechende Startchancen ins Leben gegeben sind. Diese Bedingungen sind am besten erfüllt, wenn ein Geschlecht große Keimzellen und wenn das andere Geschlecht kleine Keimzellen in großer Zahl produziert (Abb. 2, Stufe 2; WICKLER & SEIBT, 1983, 1991). Die großen nährstoffreichen Keimzellen oder Eizellen, so definiert als die weiblichen Eizellen, sichern den Start ins Leben. Die kleinen, zahlreichen und z. T. zur Lokomotion fähigen Spermien erhöhen die Trefferwahrscheinlichkeit. Durch die unterschiedlich großen Keimzellen ergeben sich für Mutter- und Vatertiere unterschiedliche Kosten pro Nachkommen (Abb. 2, Stufe 3). Die minimal möglichen Kosten pro Nachkommen sind bei den Weibchen vieler Arten durch erhebliche Aufwendungen an Zeit und für Nahrungssuche und -aufnahme bestimmt (z. B. für Schwangerschaft und Stillen), bei den Männchen vieler Arten durch ein Ejakulat. Die weiblichen Kosten sind damit in der Regel viel höher als die männlichen (dazu gibt es im Tierreich Ausnahmen). Bei vielen Tiergruppen kommen demzufolge auf jedes paarungswillige Weibchen mehrere paarungswillige Männchen. Die Verfügbarkeit von fruchtbaren und paarungsbereiten Weibchen begrenzt den männlichen Fortpflanzungserfolg. Für Männchen dieser Arten ist es vorteilhaft, wenn sie intensiv nach fortpflanzungsfähigen Weibchen suchen, Rivalen vertreiben und rasch zwischen Rivalenkampf und Balz wechseln können (Abb. 2, Stufe 4; z. B. SYMONS, 1979). So gehören beim männlichen Geschlecht vieler Tiergruppen die Motivationen für Werbe- und Sexualverhalten sowie für den Rivalenkampf zum Verhaltensbereich der Fortpflanzung. Es handelt sich dabei um sogenannte »funktionell nahe« Verhaltensweisen (Abb. 2, Stufe 5).

Auf der evolutionären Basis des Drohimponierens gegen Rivalen hat sich durch weibliche Vorlieben in einigen Entwicklungslinien eine neue Facette männlichen Werbeverhaltens entwickelt: Weibchen, die bei der Paarung starke und beim Werbeverhalten imponierende Männchen bevorzugen, können dadurch einen Selektionsvorteil haben. Wenn die Merkmale erblich sind, ist bei diesen Weibchen die Chance hoch, über ihre Söhne mehr Nachkommen auf mehrere Generationen hin zu bekommen, weil viele der Söhne dann wieder von Weibchen bevorzugt und viele von ihnen auch anderen männlichen Rivalen überlegen sein werden. Demgemäß wurde Werbeimponieren bei vielen Arten zu einem Bestandteil männlichen Balzverhaltens, auch wenn es sich stammesgeschichtlich vom Drohimponieren gegen Rivalen herleitet (Abb. 2, Stufe 6; LORENZ, 1963). Demnach sind bei mehreren Arten (z.B. viele Fische)

Paarungen dann unwahrscheinlich, wenn Weibchen Männchen gegenüber körperlich überlegen sind (OEHLERT, 1958). Ob ein Weibchen beim Balzverhalten einem stärkeren Männchen gegenüber sexuelle Bereitschaft signalisiert oder nicht, ist bei den entsprechenden Arten nicht nur eine Frage der relativen Stärke. Das Weibchen kann Partnerselektion betreiben, indem es sich entweder wegbewegt oder bleibt.

Das Werbeimponieren der Männchen ist bei vielen Wirbeltieren, anthropomorph interpretiert, oft »bedrohlich« gegen die Partnerin gerichtet: die Männchen einiger Fisch- und Schwanzlurcharten etwa zeigen bei der Werbung kräftige Flossenschläge und die Männchen mancher Reptilien- und Katzenarten Nackenbiß während der Kopulation (bei einzelnen paarbindenden Arten gibt es erhebliche Abweichungen von diesem Muster, siehe unten; GRAY, 1971, EIBL-EIBESFELDT, 1978, SCHIEFENHÖVEL, 1992, GRAMMER, 1993).

Bei einigen Arten, die Brutpflege treiben, werden neben dem Imponierverhalten, auch Elemente des Brutpflegeverhaltens im Rahmen des Werbe-, Sexual- und Sozialverhalten verwendet (z.B. Balzfüttern und soziale Fell- und Gefiederpflege; Abb. 2, Stufe 8; EIBL-EIBELFELDT, 1970). Tiere und Menschen, die diese Verhaltensweisen aus dem Brutpflegerepertoire im sozialen und sexuellen Kontext verwenden, sind in diesen Situationen nicht zur Brutpflege gestimmt.

Bei vielen Primatenarten hat sich während der Phylogenese noch ein weiterer Funktionswandel des Verhaltens ergeben: Elemente des Sexualverhaltens sind zu sozial kommunikativen Gesten geworden. Sowohl das genitale Imponieren (z.B. Totenkopffaffen) als auch das Wutaufreiten (z. B. Pavian) sind vom männlichen Sexualverhalten herleitbar. Sie sind Gesten der Dominanz geworden (WICKLER, 1966, PLOOG, 1972). Im Gegensatz dazu können bei Mantelpavianen Individuen soziale Bedrohungen beenden, indem sie die Geste der weiblichen Kopulationsaufforderung, als ein Signal des Einlenkens, an den Bedroher richten. Diese Verhaltensweisen werden unabhängig von einer sexuellen Motivation und können von beiden Geschlechtern eingesetzt werden (bez. anthropologischer Relevanz siehe z. B. SYMONS, 1979; EIBL-EIBESFELDT, 1978, 1984; FEIERMAN, 1990).

Unter den Selektionsbedingungen, die sich bei einigen Arten durch Paarbindungen ergeben, ist es in einzelnen Entwicklungslinien zu einer Richtungsänderung des Werbeimponierens gekommen; es wird von der Partnerin wegorientiert (LORENZ, 1963): Ein beim Werben imponierender Ganter führt Scheinangriffe ins Leere aus und kehrt dann triumphierend zu seiner »Angebeteten« zurück. Hier steht der Imponieraspekt im Vordergrund, der gelegentlich gebrauchte Begriff Dominanzsexualität sollte dann nur mit Vorbehalt verwendet

werden. Bezüglich der Umorientierung des Werbeimponierens gibt es analoge (konvergente) Entwicklungen z.B. beim Menschen (Abb. 2, Stufe 9). Dieses Verhalten kann dann – je nach Geschlecht des Empfängers – zwei geradezu konträre Funktionen erfüllen: Rivalen auf Distanz zu halten und, potentiell beschützend, Frauen anzuziehen.

### Stammesgeschichtliche Stufen beim Umgang mit Ressourcen und Besitz

Besitz und das Streben danach gehören zu den menschlichen Universalien. Wir leben mit großer Selbstverständlichkeit damit und bedenken kaum, welche Normen jenes Verhalten beeinflussen, das mit Eigentum und Besitzstreben in Zusammenhang steht. Ein Teil der Normen entstammt unserem biopsychischen Programm. Die Abbildung 3 folgt den Arbeiten von HAMMERSTEIN (1981) und KUMMER (1991). Sie zeigt hypothetisch, welche stammesgeschichtlichen Entwicklungsstufen notwendig waren, bevor die komplexen Besitznormen des Menschen entstehen konnten. Die neuen Stufen repräsentieren jeweils neue Entwicklungsschritte, enthalten aber meistens auch Verhaltenselemente aus den früheren Stufen.

BESITZVERHALTEN	ZUORDNUNG	BEZÜGE	
Besitzanspruch wird meistens auch bei Abwesenheit des Besitzers respektiert	<b>Menschen</b>	<i>Nahrung, Territorien, viele Ressourcen</i>	<b>5</b>
Besitz wird z.T. zurückgegeben, abgegeben; Betteln	<b>Anthropoide</b>	<i>Nahrung</i>	<b>4</b>
Ressourcenbesitz des zuerst Gekommenen wird respektiert	<b>Primaten u.a. Säuger, z.T. Gliedertiere</b>	<i>Nahrung, z.T. Territorien, z.T. weibliche Sexualpartner</i>	<b>3</b>
Ressource fällt an den Ranghöheren	<b>viele Säuger, viele Vögel</b>	<i>Nahrung</i>	<b>2</b>
Ressource fällt an den Stärkeren	<b>vermutlich bis zu niederen Säugern</b>	<i>Nahrung</i>	<b>1</b>

**Abb. 3** Die Abbildung zeigt (basierend auf KUMMER, 1991 und HAMMERSTEIN, 1981) hypothetische Vorbedingungen der menschlichen Besitznormen. Bei der Entwicklung neuer Leistungsstufen bleiben alte Verhaltensmerkmale zum Teil erhalten: Menschenaffen z. B. können auch das Besitzverhalten der Stufen 1, 2, und 3 hinsichtlich Nahrung, Territorien und z.T. weiblichen Sexualpartnern zeigen. Bemerkenswerterweise gibt es analoge Entwicklungen zur 3. Stufe auch schon bei vergleichsweise weniger hoch entwickelten Tieren als Primaten, nämlich z. B. bei einigen Gliedertieren, die Stufe 1 und 2 vermutlich nicht zeigen (Abb. nach MEDICUS, 1993).

Stammesgeschichtlich betrachtet gibt es bei Tier und Mensch verschiedene Formen des Umganges mit Ressourcen und Besitz. Die stammesgeschichtliche Reihung wurde hypothetisch für die menschliche Ahnenreihe vorgenommen. In anderen Entwicklungslinien sind auch andere Reihungen wahrscheinlich; es gibt sogar Gliedertiere, bei denen als einziges Besitzverhalten der »Ressourcenbesitz des zuerst Gekommenen« (Stufe 3) beobachtet werden kann.

Beobachtungen zur ersten Stufe der Abbildung [Ressource fällt an den Stärkeren] können häufig bei der Fütterung von Fischen und Schwanzlurchen, Beobachtungen zur zweiten Stufe [Ressource fällt an den Ranghöheren] z. B. auf dem Hühnerhof gemacht werden. Erwachsene Affen respektieren mitunter nur dann den Ressourcenbesitz des zuerst Gekommenen (Stufe 3), wenn der Besitzer des Gegenstandes ihnen im Rang ähnlich ist. Auch Kleinkinder zeigen bereits diese Regel der Priorität, d.h., wer sich zuerst mit einem bestimmten Gegenstand beschäftigt, erwirbt damit einen vorübergehenden Besitzanspruch.

Im Tierreich kommt es normalerweise nicht vor, daß Nahrung freiwillig an erwachsene Individuen abgegeben wird. Eine Ausnahme bilden jedoch Schimpansen und möglicherweise auch die anderen Menschenaffen (Stufe 4). JANE GOODALL berichtet von einer altersschwachen und invaliden Schimpansenfrau, die von ihrer Tochter Futter bekam. Bei Menschenaffen und Menschen sind Geben und Nehmen Bestandteile sozialer Strategien, sie helfen u.a., Bindungen zu stiften und zu erhalten.

Nur beim Menschen wird Besitz auch in Abwesenheit des Besitzers respektiert (Stufe 5). Beim Menschen bezieht sich der Besitzanspruch auf eine große Anzahl von Gegenständen, aber auch auf funktionelle Äquivalente materiellen Besitzes und auf ideelle Werte. Beispiele dafür sind etwa vererbte Rechte und geistiges Eigentum. Ein Äquivalent des Abgebens von Dingen sind »verbale Geschenke« wie Komplimente und gute Wünsche. Mit diesen Geschenken sind wir vor allem dann besonders großzügig, wenn es gilt, beim Abschied vor einer längeren Trennung die Bindung zu bekräftigen. In manchen Kulturen kann Geben und Nehmen auch die Funktion einer Sozialversicherung haben (SCHIEFENHÖVEL, 1986).

EIBL-EIBESFELDT und andere Humanethologen haben dokumentiert, daß bei vielen menschlichen Kulturen mitunter Verhaltensweisen aller fünf Stufen auftreten können. Diese Programme sind selbst durch ausgekugelte Propaganda nicht beliebig veränderbar, wie der Zusammenbruch der sozialistischen Staaten gezeigt hat. Einer ihrer Kardinalfehler war, die Durchschlagskraft des individuellen Strebens nach Besitz zu verkennen. Normen, die mit Besitz in Zusammenhang stehen, werden von manchen Wissenschaftlern noch immer ausschließlich als Ergebnis soziokulturellen Lernens angesehen, obwohl die

humanethologische Forschung belegt, daß die menschlichen Besitznormen Verschränkungen aus biologischem Erbe und kulturell Erlerntem sind. Es wird vermutlich weder durch Erziehung noch durch politische Beeinflussung gelingen, Kinder so aufwachsen zu lassen, daß sie kein Besitzstreben zeigen.

## **Rekapituliert die Verhaltensontogenese die Verhaltensphylogogenese?**

Die Frage, »wie das Neue in die Welt kommt«, kann und soll im folgenden auch in Bezug auf die Ontogenese gefragt werden. Die bisher vorgestellten drei Modelle (Abb. 1–3) legen die Frage nahe, ob während der psychomotorischen Entwicklung die Phylogenese in ähnlicher Weise wiederholt wird wie während der morphologischen Embryogenese (wie HALL, 1904 postulierte, vgl. MEDICUS, 1992). Während der morphologischen Ontogenese werden entsprechend der biogenetischen Regel stammesgeschichtlich alte Merkmale ausgebildet, die das adulte Individuum z. T. nicht mehr zeigt (BAER, 1828, HAECKEL, 1866). Diese ontogenetische Wiederholung von phylogenetisch alten Merkmalen erfolgt, weil aus stammesgeschichtlichen Vorbedingungen (Metaphänen) im Laufe der Stammesgeschichte formative Voraussetzungen für die Induktionsfolgen der Ontogenese (Interphäne) geworden sind (RIEDL, 1975). Dabei wird die Phylogenese (meist) nicht wegen ihrer ursprünglichen Metaphänfunktion wiederholt, sondern wegen ihrer stammesgeschichtlich neueren Interphänfunktion. Es bilden sich z. B. bei Reptilien, Säugern und Vögeln während der Embryogenese Kiemenbögen aus, die nie der Atmung dienen, aber die Voraussetzung für die Ausbildung neuerer Strukturen sind (z. B. sind bei Säugtieren der Nervus Facialis und die dazugehörigen Muskeln für die Mimik Abkömmlinge des zweiten Kiemenbogens; sowie Unterkiefer des 1. Kb., Gehörknöchelchen des 1.+2. Kb., Zungenbein des 2.+3. Kb., Kehlkopf des 4.+6. Kb. usw.). Wenn ein Merkmal in der Stammesgeschichte eine Funktion als Interphän bekommen hat, sinkt die Wahrscheinlichkeit für sein Verschwinden, auch wenn seine ursprüngliche (Metaphän-) Funktion (bzw. Außenanpassung) verloren gegangen ist.

In Bezug auf stammesgeschichtlich verschieden alte Merkmale des Verhaltens stellt sich nun die Frage, ob die psychomotorische Ontogenese die Phylogenese in ähnlicher Weise rekapituliert wie die morphologische? Die Morphogenese des menschlichen Gehirns erfolgt nach der biogenetischen Regel. Bei der Geburt sind alle Strukturen grob anatomisch ausgebildet, aber wegen ihrer Unreife teilweise noch nicht funktionsfähig. Die postnatale Reifung erfolgt im



wesentlichen durch Myelinisierung von Nervenzellen und durch Dendritenwachstum. Wann in Bezug auf die Phylogenese sollte nun wann in der Ontogenese die psychomotorische Rekapitulation beim Neugeborenen beginnen? Nach einer Morphogenese des Nervensystems gemäß der biogenetischen Regel ist jedenfalls ein zeitlich getrennter zweiter Abschnitt einer funktionell-psychischen Reifung entsprechend dieser Regel unwahrscheinlich, denn sonst müßten »Verhaltensinterphäne« oder »Psychointerphäne« die Bildung von Strukturen induzieren, die grob anatomisch bei der Geburt bereits entwickelt sind. Ein Nacheinander einer morphologischen und dann funktionellen Rekapitulation erscheint undenkbar. Nur ausnahmsweise zeigt ein morphologisches Interphän seine ursprüngliche Funktion, die es auch in der Stammesgeschichte als Metaphän hatte. Ein Beispiel wäre das Endostyl als »Metaphän« beim Lanzettfischchen (*Amphioxus*) und als »Interphän« bei Larven der Kieferlosen (z. B. Neunauge). Möglicherweise kann *Amphioxus* als »lebendes Fossil« betrachtet werden, das den Vorfahren der Wirbeltiere ähnelt.). Bei beiden Tiergruppen ist die ursprüngliche Funktion des Endostyl, das als »Flimmerrinne« hilft Nahrung einzustrudeln, eine zweckmäßige Außenanpassung. Die funktionelle Umwandlung zu einem rein endokrinen Organ erfolgt bei den Kieferlosen synchron mit der morphologischen. Die induktive Funktion geht hier zweifellos vom morphologischen Substrat aus und nicht von der Flimmerfunktion. Beim Verhalten gibt es bisher keinen empirisch gesicherten Hinweis dafür, daß der neurophysiologische Funktionsablauf selbst eine Bedeutung als Interphän hätte. Es konnte bisher kein »Verhaltensinterphän« gefunden werden, wie auf Grund von vielen Deprivationsversuchen während der Ontogenese abgeleitet werden kann (MEDICUS, 1992).

## Ausblick

Jeder Organismus besteht aus stammesgeschichtlich verschieden alten Merkmalen. Das gilt sowohl für morphologische Merkmale, z. B. für die Neuroanatomie, als auch für Leistungen des Nervensystems. Es ergeben sich daraus einige Fragen. Eine wurde in diesem Beitrag vorrangig behandelt, nämlich welche Verhaltensleistungen in der Phylogenese Vorbedingungen von welchen neuen waren. Für die Anthropologie wurde dieser Fragenkomplex z. B. von LORENZ (1973; siehe Abb. 1) mit der »Rückseite des Spiegels«, von PLOOG (z. B. 1972), WICKLER (1966) und EIBL-EIBESFELDT (1984) mit der Deutung der Auswirkungen des Sexualverhaltens für die Kommunikation von Primaten und von EIBL-EIBESFELDT (z. B. 1970) mit der Entdeckung der Zusammenhänge

zwischen Brutpflege und sozial freundlichem Verhalten (z. B. Balzfüttern) behandelt. Dies impliziert ferner, daß Brutpflege auch eine Vorbedingung des reziproken Altruismus war. Diesen Beispielen lassen sich auch die Zusammenhänge zur Evolution der Geschlechterdifferenz (Abb. 2) und der Evolution des menschlichen Besitzverhaltens (Abb. 3) hinzufügen. Die vielfältigen Beispiele stützen die Gültigkeit der in der Einleitung formulierten Prämissen, bzw. vieler von LORENZ in der »Naturgeschichte menschlichen Erkennens« getroffenen Annahmen.

Diese Rekonstruktion der Vorbedingungen kann hilfreich sein, das »so-und-nicht-anders-Sein« von Merkmalen besser zu verstehen; etwa warum manche freundlichen Verhaltensweisen Brutpflegehandlungen ähneln oder warum Aspekte der Dominanz in Werbung (Balzverhalten) und Sexualität Eingang gefunden haben. Dabei gilt es nicht nur, die Chronologie ihrer Entstehung zu hinterfragen, sondern auch zu fragen, welche Konsequenzen junge Leistungssqualitäten in bezug auf bestehengebliebene ältere Merkmale haben. Als ein Beispiel wurde die Umorientierung des Dominanzaspektes bei Werbung und Sexualität ab der Evolution der Paarbindung erwähnt (siehe Abschnitt IV).

Die Reihungen der Vorbedingungen (Abb. 1, 2 und 3) sollen die Orientierung innerhalb der Vielzahl von ethologischen Daten der verschiedenen Stämme, Ordnungen und Familien des Tierreiches erleichtern. Im Kontext der Stufenfolgen von Vorbedingungen stellt sich die Frage, welche Schlüsse von einer Art auf eine andere möglich sind. Dabei muß (neben der Unterscheidung zwischen Homologien und Analogien) berücksichtigt werden, welche Leistungen einem bestimmten Organismus zur Verfügung stehen und welche nicht. Die drei stammesgeschichtlichen Modelle sind nützlich, um beim Tier-Mensch-Vergleich Fehlschlüsse zu vermeiden. Es gilt, den unreflektierten direkten Schluß vom Tier auf den Menschen (und vice versa) zu vermeiden. Die Reihungen von Vorbedingungen (z. B. Abb. 1) liefern z. B. eine Erklärung dafür, warum ein Tier, das die Fähigkeit zur Perspektivenübernahme und Selbstexploration nicht hat, nicht absichtlich einem anderen etwas zuleide tun kann. Mit den Modellen zur Verhaltensphylogenese soll verdeutlicht werden, daß vor allem beim Verhalten und bei der Diskussion psychischer Leistungen beim Artenvergleich und beim Tier-Mensch-Vergleich stammesgeschichtlich alte Merkmale auch im Kontext ihres jüngeren Überbaues gesehen und diskutiert werden müssen. Das stammesgeschichtlich Neue kommt nicht nur mit einem soliden Fundament an alten Leistungsstufen in die Welt, sondern das Neue ermöglicht auch die Erweiterung der individuellen Freiräume.

## Literatur

- BAER, K.E. v., 1828: *Entwicklungsgeschichte der Thiere: Beobachtung und Reflexion*. Königsberg: Bornträger.
- BISCHOF, N., 1996: *Das Kraftfeld der Mythen*. München: Piper.
- BISCHOF-KÖHLER, D., 1989: *Spiegelbild und Empathie*. Bern: Hans Huber.
- BYRNE, R. & WHITEN, A. (Hrsg.), 1988: *Machiavellian intelligence, social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes and humans*. Oxford: Clarendon.
- DARWIN, Ch., 1859: *On the origin of species by means of natural selection*. London: Murray.
- DUNBAR, R.I.M., 1988: *Primate social systems*. London: Croom Helm.
- EIBL-EIBESFELDT, I., 1978: *Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung*. München; Piper.
- EIBL-EIBESFELDT, I., 1970: *Liebe und Haß*. München: Piper.
- EIBL-EIBESFELDT, I., 1984: *Die Biologie des menschlichen Verhaltens*. München: Piper.
- FEIERMAN, J. (Hrsg.), 1990: *Pedophilia, biosocial dimensions*. New York: Springer.
- FRANK, R.H., 1988: *Passions within reason, the strategic role of the emotions*. New York: Norton.
- GALLUP, G., 1970: Chimpanzees: Self-recognition. *Science*, 167: 86-87.
- GIBSON, E.J. & WALK, R.D., 1960: The visual cliff. *Scientific American*, 202: 64-71.
- GOODALL, J., 1986: *The chimpanzees of Gombe*. Cambridge: Harvard Univ Press.
- GOODALL, J., 1991: *Ein Herz für Schimpansen*. Reinbeck: Rowohlt.
- GRAMMER, K., 1993: *Signale der Liebe*. Hamburg: Hoffmann & Campe.
- GRAY, J.A., 1971: Sex differences in emotional behavior in mammals including man: Endocrine bases. *Acta Psychologica*, 35: 29-46.
- HAECKEL, E., 1866: *Generelle Morphologie der Organismen*. Berlin: Georg Reimer.
- HALL, G.S., 1904: *Adolescence: Its psychology and its relations to physiology, anthropology, sociology, sex, crime, religion and education* (2 Vol.). New York: Appleton.
- HAMMERSTEIN, P., 1981: The role of asymmetries in animal contests. *Animal Behavior*, 29: 193-205.
- HASSENSTEIN, B., 1973: *Verhaltensbiologie des Kindes*. München: Piper.
- HINDE, R.A. & FISHER, J., 1951: Further observations on the opening of milk bottles by tits. *British Birds*, 44: 393-396.
- HUMPHREY, N., 1983: *Consciousness regained*. Oxford: Oxford University Press.
- KÖHLER, W., 1921: *Intelligenzprüfungen an Menschenaffen*. Berlin: Springer.
- KOTHBAUER-HELLMANN, R., 1990: On the origin of a tradition: milk bottle opening by titmice (Aves, Paridae). *Zoologischer Anzeiger*, 225 (5/6): 353-361.
- KUMMER, H., 1991: Evolutionary transformations of possessive behavior. In: F.W. RUDMIN (Hrsg.): *To have possessions: A handbook on ownership and property [special issue]*. *Journal of Social Behavior and Personality*, 6: 75-83.
- LETHMATE, J., 1977: *Problemverhalten von Orang-Utans (Pongo pygmaeus)*. *Fortschritte der Verhaltensforschung, Beiheft 19 zur Zeitschrift für Tierpsychologie*. Berlin: Parey.

- LORENZ, K., 1944-48: Das »Russische Manuskript«: Die Naturwissenschaft des Menschen, eine Einführung in die Vergleichende Verhaltensforschung. In: A. v. CRANACH (1992, aus dem Nachlaß herausgegeben). München: Piper.
- LORENZ, K., 1963: *Das sogenannte Böse*. Wien: Borotha-Schoeler.
- LORENZ, K., 1973: *Die Rückseite des Spiegels, Versuch einer Naturgeschichte menschlichen Erkennens*. München: Piper.
- LORENZ, K., 1978: *Vergleichende Verhaltensforschung*. Wien: Springer.
- MEDICUS, G., 1985: Evolutionäre Psychologie. In: J.A. OTT, G.P. WAGNER & F.M. WUKETITS (Hrsg.): *Evolution, Ordnung und Erkenntnis*. S. 126-150. Berlin: Parey.
- MEDICUS, G., 1987 a: Toward an etho-psychology: A phylogenetic tree of behavioral capabilities proposed as a common basis for communication between current theories in psychology and psychiatry. In: J.R. FEIERMAN (Hrsg.): *The Ethology of Psychiatric Populations. Ethology and Sociobiology* 8 (3S): 131-150.
- MEDICUS, G., 1987 b: Psychologie und evolutionäre Theorie. In: R. RIEDL & E.M. BONET (Hrsg.): *Entwicklung der Evolutionären Erkenntnistheorie*. S. 99-111. Wien: Verlag der Österreichischen Staatsdruckerei.
- MEDICUS, G., 1992: The inapplicability of the biogenetic rule to behavioral development. *Human Development*, 35: 1-8. Mit einem Kommentar von W.R. CHARLESWORTH: S. 9-11.
- MEDICUS, G., 1993: Zur Ethologie des Besitzes. In: W. SCHIEFENHÖVEL, J. UHER & R. KRELL (Hrsg.): *Im Spiegel der anderen; Aus dem Lebenswerk des Verhaltensforschers Irenäus Eibl-Eibesfeldt*. S. 166-173. München: Realis.
- MEDICUS, G., 2000a: Biologie und Kultur. In: Ch. SÜTTERLIN & F. SALTER (Hrsg.): *Bibliotheca Aurea, Locorum Amoenorum Librorum Numinosorum Virorum Illustrum: Eibl-Eibesfeldt ad Personam et Operam*. Wien: Lang
- MEDICUS, G., 2000b: Zur Entstehung psychischer Leistungen in der Evolution; Ein Beitrag zu den Biologischen Grundlagen der Psychotherapie. Herausgegeben von M. FASTERDING & W. NELLEN (Hrsg.) im Rahmen der Ringvorlesung der Universität Kassel. Edition Archaea.
- MEDICUS, G., 2000c: Die Ethologie zwischen Spezialisierung und Interdisziplinarität. In: K. KOTRSCHAL, G. MÜLLER & H. WINKLER (Hrsg.): *Konzepte der Verhaltensforschung. Konrad Lorenz und die Folgen*. Fürth: Filander Verlag.
- MEDICUS, G., & HOPF, S., 1995: Der natürliche Unterschied; Zur Biopsychologie der Geschlechterdifferenz. *Sexuologie*, 3: 148-165.
- OEHLERT, B., 1958: Kampf und Paarbildung einiger Cichliden. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 15: 141-174.
- PLOOG, D., 1972: Kommunikation in Affengesellschaften und deren Bedeutung für die Verständigungsweisen des Menschen. In: H.G. GADAMER & P. VOGLER (Hrsg.): *Neue Anthropologie, Band 2*. S. 98-178. Stuttgart: dtv.
- PLOOG, D., HOPF, S. & WINTER, P., 1967: Ontogenese des Verhaltens von Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*). *Psychologische Forschung*, 31: 1-41.
- POPPER, K., 19742: *Objektive Erkenntnis. Ein evolutionärer Entwurf*. Hamburg: Hoffmann & Campe.
- RIEDL, R., 1975: *Die Ordnung des Lebendigen, Systembedingungen der Evolution*. Hamburg: Parey.
- RIEDL, R., 1980: *Biologie der Erkenntnis*. Berlin: Parey.

- SCHIEFENHÖVEL, W., 1986: Wer teilt, hat Teil an der Macht: Systeme der Yams-Ver-  
gabe auf den Trobriand Inseln, Papua-Neuguinea. *Mitteilungen der Anthropolo-  
gischen Gesellschaft in Wien*, 116: 19-39.
- SCHIEFENHÖVEL, W., 1992: Zwischen Patriarchat und Matrilinearität – melanesische  
Antworten auf ein biopsychologisches und soziokulturelles Problem. In: K.F.  
WESSEL & H.A.G. BOSINSKI (Hrsg.): *Interdisziplinäre Aspekte der Geschlech-  
terverhältnisse in einer sich wandelnden Zeit*. S. 144-164. Bielefeld: Kleine Verlag.
- SYMONS, D., 1979: *The evolution of human sexuality*. Oxford: University Press.
- DE WAAL, F., 1983: *Unsere haarigen Vettern, neueste Erfahrungen mit Schimpansen*.  
München: Harnack.
- DE WAAL, F., 1987: *Der gute Affe*. München: Carl Hanser.
- WICKLER, W., 1966: Ursprung und biologische Deutung des Genitalpräsentierens  
männlicher Primaten. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 23: 422-437.
- WICKLER, W., & SEIBT, U., 1983: *Männlich – weiblich*. München: Piper.
- WICKLER, W., & SEIBT, U., 1991: *Das Prinzip Eigennutz, zur Evolution sozialen Ver-  
haltens*. München: Piper.
- WIESER, W., 1998: *Die Erfindung der Individualität, oder Die zwei Gesichter der Evo-  
lution..* Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.