

Lauf­titel: Evo­lutions­psy­cho­lo­gie

Die evo­lu­tionäre Psy­cho­lo­gie von An­lage und Um­welt

Harald A. Euler

Uni­ver­si­tät Kas­sel

Sabine Hoier

Kas­sel

"The phrase 'nature and nurture' is a convenient jingle of words, for it separates under two distinct heads the innumerable elements of which personality is composed." (Galton, 1874)

Beitrag für: Neyer, F. J., & Spinath, F. M. (Hrsg.), *Anlage und Umwelt* (S. 7-25). Stuttgart: Lucius & Lucius.

Wörter (ohne Literatur): 7776

Anzahl Literaturangaben: 106

Adresse Erstautor: Prof. Harald A. Euler, Ph.D., Institut für Psychologie, Universität Kassel,
34127 Kassel. Tel. 0561-804-3577; Email: euler@uni-kassel.de

Bald nach Beginn des vergangenen Jahrhunderts geriet die noch junge evolutionäre Psychologie (James, 1890/1983; McDougall, 1908/1960) in Vergessenheit. Kulturistische und empiristische Sichtweisen dominierten fortan die Erklärungen menschlichen Verhaltens, und evolutionäre wie auch andere naturalistische und nativistische Theorien blieben marginalisiert und ignoriert. Gegen Ende des Jahrhunderts jedoch, mit dem Erstarren biologischer Paradigmen, erlebte die evolutionäre Psychologie eine Wiedergeburt (Euler & Voland, 2001). Trotz dieses durchgreifenden Aufstiegs und Niedergangs radikal milieutheoretischer Sichtweisen blieb die Anlage-Umwelt-Kontroverse bestehen. Rasante Weiterentwicklungen in Biologie und Genetik, etwa die Konzeptualisierung des Gens, die Entdeckung der DNA, die Fortschritte in der Molekulargenetik, die Formalisierungen in Populationsgenetik, quantitativer Genetik und evolutionärer Spieltheorie, und die Kartierung des menschlichen Genoms haben die Kontroverse eher wenig berührt.

Immer wieder plädierten besonnene Stimmen dafür, die Debatte zu beenden. Es sei kein Entweder-oder, sondern ein Sowohl-als-auch. Das Zusammenwirken von Anlagen und Umwelteinflüssen sei die anstehende Frage (Anastasi, 1958). Die Dichotomie Anlage gegen Umwelt sei überhaupt irreführend. Die Kontroverse blieb dennoch lebhaft. Auch die vielen soliden und übereinstimmenden Befunde der Verhaltensgenetik, die letztlich mehr zur Erkenntnis über Umwelteinflüsse beitrugen als über genetische Einflüsse, konnten die hitzigen Debatten nicht beenden. Die pauschale Anlage-Umwelt-Frage wird wohl bestehen bleiben und neue Nahrung finden, z. B. in der molekularen Epigenetik. Diese Forschung zeigt, dass entgegen der herkömmlichen Doktrin der Nicht-Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften bestimmte Umwelteinflüsse wie Nahrungsstoffe sehr wohl eine vererbare Veränderung der Genregulation und Genexpression bewirken können (Jablonka & Lamb, 2002). Damit bekommt das komplexe Wechselspiel zwischen Genom, Umwelt und Verhalten noch eine weitere Facette.

Im diesem Beitrag werden folgende Themen behandelt: (1) Die Stellung der evolutionären Psychologie zur Anlage-Umwelt-Frage, (2) das Verhältnis von evolutionärer Psychologie und Verhaltensgenetik, (3) der Widerspruch zwischen arttypisch universellen Anpassungen und erblichen individuellen Unterschieden, (4) evolutionäre Erklärungen für verhaltensgenetische Befunde, (5) Geschlecht und Verhaltensgenetik und (6) das Zusammenwirken von genetischen und umweltbedingten Einflüssen bei psychischen Mechanismen.

Evolutionäre Psychologie und die Anlage-Umwelt-Frage

Die evolutionäre Psychologie ist die konsequente Anwendung der neodarwinischen Evolutionstheorie und damit der adaptionistischen Logik auf die Untersuchung der Struktur der menschlichen Psyche. So wie die Evolutionsbiologie keine Spezialdisziplin der Biologie ist, so ist

die evolutionäre Psychologie keine Spezialdisziplin der Psychologie, wie Entwicklungspsychologie oder Persönlichkeitspsychologie. Die Evolutionsbiologie und damit auch die evolutionäre Psychologie stellen nicht die Frage nach augenblicklichen oder lebenszeitlichen Ursachen von Phänomenen (proximate Ursachen), sondern fragen nach deren Gestaltungszwecken (ultimate Ursache), also nach den evolutionären Gründen für die Entstehung eines Merkmals oder einer Eigenschaft (*trait*). Alle Merkmale eines Organismus haben sowohl proximate als auch ultimate Ursachen. Bei ultimativen Ursachen geht es ursprünglich und damit letztlich um Reproduktion während der Evolution. Nichts in der Biologie mache Sinn außer im Licht der Evolution, sagte der Biologe Dobzhansky (1937). Stearns und Hoekstra (2005) fügten hinzu, im Zentrum der Biologie stehe Reproduktion, und alles andere – Entwicklung, Physiologie, Verhalten und Gene – sei ihr zu Diensten.

Kurzfristige adaptive Evolution eines Merkmals geschieht, wenn drei Bedingungen gegeben sind: (1) Das Merkmal variiert zwischen Individuen, (2) diese Variation beeinflusst den Reproduktionserfolg (Selektion), und (3) zumindest ein Teil der Variation ist erblich, also durch Gene bedingt, die ebenfalls zwischen Individuen variieren. Natürliche Selektion ist also die Korrelation eines Merkmals mit Reproduktionserfolg. Die evolutionäre Veränderung zeigt sich in der merkmalsrelevanten genetischen Zusammensetzung der Population, und das Ausmaß der Selektionswirkung (*response to selection*) ist das Produkt aus Selektionsstärke und Erblichkeit des Merkmals. Die Selektionsstärke bemisst sich im Selektionsdifferential, definiert als Effektgröße des Merkmalunterschieds zwischen der Stichprobe selektierter Individuen und der unselektierten Population (Stearns & Hoekstra, 2005). In der Züchtersprache ist das der Erfolg einer Zuchtmaßnahme in einer Generation. Erblichkeit versteht sich hier im engeren Sinn, also als der Anteil an phänotypischer Varianz, der allein auf additive genetische Varianz zurückgeht. Das Tempo der evolutionären Veränderung bestimmt sich somit aus Selektionsstärke, Erblichkeit und Reproduktionsalter. Bei Mikroorganismen kann evolutionäre Veränderung in Stunden bemessen sein, bei langlebigen Organismen in Jahrtausenden. Die Selektion findet schnell Merkmalverbesserungen (Anpassungen), die Evolution kumuliert sie. Der Begriff der Anpassung bezeichnet dabei sowohl den Prozess als auch das Resultat.

Ein Merkmal und damit eine Anpassung kann genetisch, anatomisch, physiologisch, lebensgeschichtlich oder psychisch sein. Lebensgeschichte (*life history*) bedeutet hier die Verteilung von reproduktivem Bemühen über den Lebensverlauf (z. B. Beginn und Ende des Reproduktionsalters, Geburtsrate, Lebensspanne). Aus evolutionstheoretischer Sicht unterscheiden sich menschliche psychische Merkmale nicht kategorial von anderen, auch tierlichen, Merkmalen; sie variieren zwischen Individuen, sie können zum Reproduktionserfolg beitragen, und sie sind typischerweise auch erblich (Turkheimer, 2000). Daraus ergibt sich die

Daseinsberechtigung der evolutionären Psychologie. Es gibt keinen Grund anzunehmen, dass die Struktur der menschlichen Psyche nicht maßgeblich durch evolutionäre Prozesse gestaltet wurde.

Allerdings ist durch effektive Geburtenkontrolle sowie durch medizinischen und zivilisatorischen Fortschritt die Korrelation zwischen Merkmalsvariation und Reproduktionserfolg stellenweise gemindert oder beseitigt. Doch sind dies neuzeitliche Veränderungen, die noch keinen Einfluss auf die evolutionäre Gestaltung der psychischen Architektur hinterlassen konnten. Von wenigen Ausnahmen abgesehen verhalten wir uns nach wie vor so, als lebten wir in einer angestammten pleistozänen Umgebung (EEA, *environment of evolutionary adaptedness*). Wir führen die ancestralen Vorgaben in aktuellen Umwelten mit modernen Mitteln aus. Die Evolution gibt uns eine archaische Motivstruktur vor, die aktuelle Umwelt stellt die Mittel zur Erreichung der motivational bestimmten Ziele zur Verfügung. An diesem Punkt unterscheidet sich die evolutionäre Psychologie von dem Ansatz der menschlichen Verhaltensökologie, wie er typischerweise von evolutionären Anthropologen vertreten wird. In der evolutionären Anthropologie gilt als Beleg dafür, dass ein Merkmal tatsächlich adaptiv (eine Anpassung) ist, nur der Nachweis, dass das Merkmal nach wie vor Selektionswert hat, also relativ zu anderen Merkmalen reproduktionsvorteilig ist. Aus diesem Grund werden evolutionär-anthropologische Studien vorzugsweise an Populationen mit natürlicher Fertilität durchgeführt. Ein solcher Nachweis der fortwährenden reproduktiven Tauglichkeit (*fitness*, Selektionswert) wird in der evolutionären Psychologie nicht zwingend gefordert. Der Mensch ist nicht länger ein Fitness-Maximierer, sondern ein Anpassungs-Ausführer (Tooby & Cosmides, 1992). Als einleuchtendes Beispiel führen Tooby und Cosmides (2005) an, dass Männer für die Dienste von Prostituierten bezahlen, obwohl sie wissen, ja sogar hoffen, dass diese verhüten, wohingegen sie für eine Spermaspende Geld verlangen und von der Samenbank auch erhalten. Menschen führen Anpassungen aus, die in den Umwelten unserer evolutionären Vorfahren reproduktionsvorteilig waren, auch wenn sie es in einer modernen Umwelt nicht länger sind.

Mit ihrer Betonung auf Anpassungen an vergangene Umwelten könnte die evolutionäre Psychologie, im Unterschied etwa zur evolutionären Anthropologie bzw. Verhaltensökologie, leicht ein irreführendes Menschenbild suggerieren, dass nämlich die Evolution der menschlichen Psyche mit Ende der Steinzeit abgeschlossen sei. Einen subtilen Dualismus kann man in diesem Bild entdecken: Darwin habe Recht, wenn es um Tiere, körperliche Strukturen oder Steinzeit geht; die Seele und Vernunft des modernen Menschen jedoch habe sich über diese Niederungen erhoben und werde nun durch Kultur und Erkenntnis geprägt. Die evolutionäre Psychologie lässt jedoch diesen Dualismus nicht gelten. Alle Merkmale aller Organismen haben eine evolutionäre Geschichte, und auch die Evolution menschlichen Eigenschaften endete nicht mit der Steinzeit.

Welcher Art sind die ancestralen Verhaltensprogramme, also die Anpassungen, die in der Psychologie besonders interessieren? Es sind so genannte evolvierte psychische Mechanismen (*psychological mechanisms*, z. B. sexuelle Eifersucht) sowie die sich daraus ergebenden oder damit zusammenhängenden Eigenschaften und Entwicklungsprozesse. Psychische Mechanismen entstanden, weil sie ein spezifisches und häufig wiederkehrendes Problem des Überlebens bzw. der Reproduktion besser lösen konnten als mögliche Alternativen. Ein psychischer Mechanismus spricht auf problemrelevante Reize der Umwelt an und informiert so das Individuum über das anstehende Problem. Als informationsverarbeitender Prozess wandelt er die Reizeingabe durch Entscheidungsregeln ('Darwinsche Algorithmen') in eine Ausgabe um, die sich im Verhalten und/oder Erleben manifestiert oder als Eingabe für einen anderen psychischen Mechanismus fungiert und damit das anstehende Problem löst (Buss, 2008). Problemlösung heißt hier differentielle Reproduktivität, also höhere lebenszeitliche genetische Replikation als Individuen, die mit anderen psychischen Mechanismen ausgestattet sind. Die evolutionäre Psychologie versteht sich somit als Verbindung von Evolutionstheorie und Kognitionswissenschaft (Pinker, 1997).

Wenn eine Verhaltensweise mühelos oder gar unbemerkt erworben wird, ohne willentliche Anstrengung oder gar gegen äußere Widerstände und ohne Übung funktionsfähig auftritt, könnte es sich um eine Anpassung handeln. Wenn dieses Verhalten so konstruiert ist, dass es ein spezielles Überlebens- oder Fortpflanzungsproblem sparsam und effizient löst (Williams, 1966) oder mutmaßlich in der Vergangenheit gelöst hat, verdichtet sich die Vermutung, dass es sich um eine Anpassung durch natürliche Selektion handelt. (Anpassungen aufgrund von sexueller Selektion sind allerdings oft nicht sparsam, sondern demonstrativ verschwenderisch, um so das andere Geschlecht zu beeindrucken; Miller, 2000). Eine Fülle von psychischen Mechanismen leiten uns unbewusst und umweltsensitiv wie Autopiloten. Wir finden sie in allen Bereichen unserer psychischen Architektur, in der Wahrnehmung, beim Lernen, in Emotionen, in Motivationen und in Kognitionen. Der Mensch ist nicht instinktarm, sondern ausgerüstet mit einer geradezu bemerkenswerten Fülle von psychischen Mechanismen, eine Feststellung, auf die schon die Väter der evolutionären Psychologie hingewiesen haben.

Das Verhältnis von Evolutionärer Psychologie und Verhaltensgenetik

Die gemeinsamen Eltern von evolutionärer Psychologie und Verhaltensgenetik sind Evolutionstheorie und Populationsgenetik, die sich in den 30er Jahren des 20. Jahrhunderts vermählten, ein Ereignis, das nachträglich Moderne Synthese genannt wurde. Folglich kann das Verhältnis von evolutionärer Psychologie und Verhaltensgenetik als schwesterlich bezeichnet werden (Mealey, 2001). Von der außerfamiliären Sicht ähneln sich die Schwestern: Beide sind –

anders als diverse herkömmliche Sichtweisen in der Psychologie – biologischen Erklärungen gegenüber aufgeschlossen und sehen in der genetischen Verwandtschaft eine maßgebliche Bedeutung für soziale Interaktionen (Segal, 1993; Segal & Hill, 1995), ohne dabei die Rolle der Umwelt zu vernachlässigen.

Verwandtschaftsgrad kovariiert sowohl mit emotionaler Nähe und damit z. B. mit Hilfsbereitschaft (Neyer & Lang, 2003) als auch mit psychischer Ähnlichkeit (z. B. Persönlichkeit). So ähneln sich monozygote Zwillinge mehr als dizygote Zwillinge, wie die Verhaltensgenetik belegt, und erstere zeigen auch eine höhere Seelenverwandtschaft und damit Hilfsbereitschaft, was die evolutionäre Psychologie interessiert (Segal, Hershberger, & Arad, 2003).

Im direkten Vergleich von evolutionärer Psychologie und Verhaltensgenetik akzentuieren sich ihre Unterschiede. Beide Ansätze stellen unterschiedliche Fragen und erhalten unterschiedliche Ausbeute. Was Spreu für den einen Ansatz ist, kann Korn für den anderen sein. Die evolutionäre Psychologie richtet ihr Augenmerk vorrangig auf die arttypische menschliche Natur, deren Erklärung und deren Daseinsberechtigung im wissenschaftlichen Diskurs. Interindividuelle Unterschiede wurden bislang eher ausgeblendet oder als irritierende, theoretisch schwer fassbare Erscheinungen marginalisiert. Die Verhaltensgenetik hingegen befasst sich gerade mit individuellen Unterschieden. Die evolutionäre Psychologie handelt mit Mittelwerten und Haupteffekten, die Verhaltensgenetik mit Varianzen und Kovarianzen. Für die Verhaltensgenetik ist Erblichkeit zu quantifizieren, für die evolutionäre Psychologie ist sie bloß Ausgangsmaterial der Evolution. Hohe Erblichkeit bekümmert Verhaltensgenetiker nicht, aber sie bringt evolutionäre Psychologen in Erklärungsnöte, weil nach dem Kanon der Populationsgenetik erbliche individuelle Unterschiede durch die natürliche Selektion sozusagen aufgebraucht werden und etablierte Anpassungen deswegen nur noch geringe Erblichkeitswerte zeigen dürften (Bailey, 1997). Dieses vermeintliche Dilemma wird im nächsten Unterkapitel eingehender behandelt.

Die Unterschiede und Gemeinsamkeiten beider Ansätze wurden schon früh (Freedman, 1968) und wiederholt thematisiert (Buss, 1987, 1990; Buss & Greiling, 1998; Crawford & Anderson, 1989; Mealey, 2001; Scarr, 1995; Segal, 1993, 1997; Segal & MacDonald, 1998). Der zentrale Tenor der Beschwörungen von Gemeinsamkeiten ist, dass eine evolutionäre Fundierung der Verhaltensgenetik eine wertvolle zusätzliche Perspektive für sinnvolle Interpretationen liefern könne, etwa durch den Einbezug der Lebensgeschichtstheorie oder die Berücksichtigung evolutionär begründeter Geschlechtsunterschiede, und dass die Verhaltensgenetik ihrerseits kraftvolle Methoden zur Überprüfung evolutionspsychologischer Hypothesen bereit stellt (Segal

& Hill, 2005). Das bekannteste Lehrbuch der Verhaltensgenetik, *Behavioral Genetics*, enthält in der 2. Auflage (Plomin, DeFries & McClearn, 1990) ein Unterkapitel über Soziobiologie und in der 3. Auflage (Plomin, DeFries, McClearn, & Rutter, 1997) sogar ein eigenes Kapitel über Evolutionäre Psychologie, das in der 4. Auflage (Plomin, DeFries, McClearn, & McGuffin, 2001) noch ausgeweitet wurde. Doch dieses Kapitel ist eher ein Fremdkörper und erfüllt nicht den Anspruch auf Integration beider Herangehensweisen, obwohl in der 2. Auflage schon die Notwendigkeit einer disziplinären Annäherung festgestellt wurde. Auch die fachlichen Datenbanken zeigen diese Trennung. Die Stichwörter *behavior genetics* und *evolutionary psychology* ergeben in PsycInfo und Medline für sich jeweils viele Einträge, in Kombination aber nur vereinzelte. Beide Ansätze sind zwar nicht unvereinbar, aber nach wie vor ungleichartig.

Universelle Anpassungen und erbliche individuelle Unterschiede

Der wegweisende Evolutionsbiologe, Genetiker und Statistiker Sir Ronald Fisher (1930) belegte mathematisch, dass die Fitnesszunahme einer Population mit der genetischen Fitnessvarianz korreliert (das so genannte 'Fundamentale Theorem der Natürlichen Selektion'), insbesondere mit der additiven Varianz. Merkmale, die aus einem Anpassungsprozess der natürlichen Selektion hervorgegangen sind, sollten daher bestenfalls nur noch geringfügige erbliche Variabilität zeigen (Erblichkeit additiv; im engeren Sinn). Die Selektion hat nach und nach alle suboptimalen genetischen Varianten aussortiert und so die optimale Variante fixiert. Da man in der evolutionären Psychologie das Ensemble der optimalen Varianten als arttypische menschliche Natur ansehen kann und diese universale Natur der Fokus der Evolutionstheorie ist, konnte man anfangs die vorhandene interindividuelle Variation eines psychischen Merkmals, z. B. einer Persönlichkeitseigenschaft, als nicht-adaptive Variation abtun (Tooby & Cosmides, 1990). Die evolutionäre Psychologie beschäftigt sich besser mit Phänomenen, so Tooby und Cosmides, die zwar vererbt (*inherited*), aber nicht länger erblich (*heritable*) seien. Eigenschaften mit beträchtlicher Erblichkeit seien, weil hier kein üblicher Anpassungsprozess vorangegangen sein könne, wohl zumeist adaptiv neutral und funktional weitgehend unbedeutend, und so nur von Interesse für die differentielle Psychologie und die Verhaltensgenetik. Dieser Standpunkt blieb nicht unwidersprochen und führte zu einer Diskussion (z. B. Bailey, 1997; Buss, 1991; Buss & Greiling, 1999; Nettle, 2006; Penke, Denissen, & Miller, 2007), in deren Verlauf die Bedeutung erblicher individueller Variation wieder anerkannt und in die evolutionäre Psychologie zurück geholt wurde (vgl. Penke, Denissen & Miller, in diesem Band). Erbliche individuelle Variation kann eine Vielzahl von Ursachen haben (Buss & Greiling, 1999; Freeman & Herron, 2004; Knußmann, 1996), ist ubiquitär auch im Tierreich (Lynch & Walsh, 1998), ist oft korreliert mit Reproduktionserfolg (Houle, 1992) und gehört damit auch zur menschlichen Natur.

Fishers Fundamentales Theorem gilt nur für bestimmte Selektionsweisen, nämlich gerichtete und stabilisierende Selektion. Bei gerichteter Selektion korreliert die Fitness positiv oder negativ linear mit der Merkmalsausprägung: Je stärker ausgeprägt das Merkmal ist, desto mehr (oder weniger) Reproduktionserfolg resultiert. Bei der stabilisierenden Selektion korreliert die Fitness kurvilinear mit der Merkmalsausprägung: ein mittlerer Ausprägungsgrad erzielt die höchste Fitness. Die gerichtete Selektion zielt auf ein Extrem, die stabilisierende Selektion auf ein Optimum. Beide Selektionsweisen vermindern die Merkmalsvarianz, die stabilisierende Selektion schneller als die gerichtete Selektion (Freeman & Herron, 2004). Zwar sind diese beiden Selektionsweisen im Tierreich relativ häufig, aber nicht die einzigen (Sperlich, 1988), mutmaßlich erst recht nicht beim Menschen mit seinen facettenreichen kognitiven und Persönlichkeitsmerkmalen und einer vielgestaltigen Umwelt, in der die Selektionskräfte nicht mehr nur von der unbelebten Umwelt und von Krankheitserregern ausgehen, sondern vor allem und entscheidend von der sozialen Umwelt (*social brain hypothesis*, e.g. Byrne & Whiten, 1988; Dunbar, 2007).

Zwei variationserhaltende bzw. –erhöhende Selektionsweisen sind die disruptive Selektion und die frequenzabhängige Selektion. Bei der disruptiven Selektion werden zwei verschiedene Merkmale, beispielsweise Extremausprägungen, gleichermaßen bevorzugt und mittlere Ausprägungsgrade benachteiligt, was zu einer Diversifizierung führt. Primäre Geschlechtsmerkmale werden so selektiert. Reproduktionsvorteilig sind nur komplette, funktionstüchtige Geschlechtsorgane. Halbe Sachen bringen hier keinen Reproduktionsnutzen, sondern nur Ausstattungskosten. Bei der frequenzabhängigen Selektion hängt die Fitness des Merkmals von der Häufigkeit des Merkmals und seiner Alternativen in der Population ab. Beispielsweise haben Linkshänder bei bestimmten Zweikämpfen wie Boxen oder Tennis einfach dadurch einen Wettbewerbsvorteil, dass ihre Händigkeit die seltenere Variante ist. Ein Linkshänder ist auf den üblichen, rechtshändigen Gegner besser eingestellt als ein Rechtshänder auf den gelegentlich vorkommenden Linkshänder. Im sozialen Miteinander, vor allem in arbeitsteiligen Gesellschaften, darf frequenzabhängige Selektion als häufig angenommen werden (z. B. Mealey, 1995).

Nehmen wir an, es gäbe nur gerichtete und stabilisierende Selektion und außer Mutationen keine weiteren Bedingungen (s. unten), die genetische Variation induzieren. Selbst unter diesen restriktiven Annahmen ist genetische Variation nicht auszuschließen. Erstens kann genetische Variation in Bezug auf Selektion einfach neutral sein, also keinen positiven oder negativen Selektionswert (*fitness*) haben. Zweitens können nachteilige Mutationen noch nicht beseitigt sein, also die Selektion den Endzustand der Anpassung noch nicht erreicht haben. Da Mutationen in der Regel spontan auftreten und die Selektionsstärke gering sein kann, ist eine solches sog.

Mutations-Selektions-Gleichgewicht durchaus möglich. Es ist insbesondere dann naheliegend, wenn eine Merkmalsausprägung durch verschiedene Gene bestimmt wird (sog. Polygenie), wodurch die Auftretenswahrscheinlichkeit schädlicher Mutationen erhöht wird. Drittens können verschiedene Bedingungen bewirken, dass die Selektion selbst Variation erhält (sog. ausgleichende Selektion), beispielsweise wenn Heterozygotie (Individuum hat zwei verschiedene Allele an einem Genort) überlebensvorteilhaft ist, oder wenn ein Gen für verschiedene Merkmale mit jeweils unterschiedlichem Selektionswert verantwortlich ist (sog. Pleiotropie). Letzteres ist begünstigt, wenn die Lebensumwelt vielfältig und variabel ist. Penke et al. (2007) konnten zeigen, dass das Mutations-Selektions-Gleichgewicht geeignet ist, die genetische Varianz der Intelligenz zu erklären, wohingegen die Varianz der Persönlichkeit am besten mit ausgleichender Selektion begründet wird.

Wir sind bislang unausgesprochen von direkter Selektion ausgegangen. Dabei wird in der Genpopulation die Häufigkeit eines merkmalsrelevanten Allels beeinflusst. Die Veränderung eines solchen direkt selektierten Allels kann aber auch die Häufigkeit von Genen beeinflussen, die in der Nähe auf dem gleichen Chromosom liegen. Eine solche indirekte Selektion kann ebenfalls zur genetischen Variation beitragen. Weiterhin wurde der Einfachheit halber angenommen, dass Individuen sich zufällig begegnen und paaren. Beim Menschen jedoch ist das Gegenteil, die Paarungssiebung (Sortengleichheit der Paarung; *assortative mating*), keine seltene Ausnahme und für verschiedene somatische Merkmale und psychische Eigenschaften nachgewiesen (Botwin, Buss, & Shackelford, 1997; Mascie-Taylor, 1995; Spuhler, 1968). Paarungssiebung erhöht genetische Variation.

Genetische Variation kann also durch verschiedene Bedingungen geschaffen werden, neben Mutation auch durch sexuelle Neukombination und durch Zuwanderung von anderen Populationen, und sie kann durch weitere Bedingungen beeinflusst werden, die noch nicht einmal alle aufgeführt wurden (vgl. Knußmann, 1996). Arttypische universelle Anpassungen und erbliche individuelle Unterschiede sind theoretisch nicht unverträglich, sondern beide sind integraler Bestandteil der menschlichen Natur. Genetische Variation trennt nicht die evolutionäre Psychologie von der Verhaltensgenetik, sondern verbindet sie.

Evolutionäre Erklärungen für verhaltensgenetische Befunde

Turkheimer (2000) fasst die empirischen Erkenntnisse der Verhaltensgenetik griffig in drei "Gesetze": (1) Alle menschlichen Eigenschaften (*behavioral traits*) sind erblich. (2) In der gleichen Familie aufzuwachsen hat einen geringeren Effekt auf die Ausprägung der Eigenschaften als die gleichen Gene zu haben. (3) Ein erheblicher Anteil der Variation in komplexen menschlichen Verhaltenseigenschaften wird nicht durch die Effekte von Genen oder Familien erklärt.

Insbesondere die ersten beiden Feststellungen widersprechen eklatant einem fast 100 Jahre alten ehernen, akademischen und populären Kanon der Sozialwissenschaften. Aus evolutionspsychologischer Sicht ist das erste Gesetz, die Allgegenwart von Erbllichkeit, auf den ersten Blick keine Überraschung, weil organische Evolution Erbllichkeit voraussetzt. Nur auf den zweiten, populationsgenetisch geschärften Blick ist Erbllichkeit eines evolutionär gestalteten Merkmals erklärungsbedürftig, wie im vorigen Abschnitt dargestellt. Das zweite Turkheimersche Gesetz besagt, dass typischerweise der Beitrag der geteilten (familienspezifischen) Umwelt zur Merkmalsvariation Null oder sehr gering ist. Ausnahmen von diesem Gesetz betreffen allgemeine kognitive Fähigkeiten (Plomin et al., 2001), Liebesstile (Waller & Shaver, 1994), Wortschatz (Rowe, Jacobson, & van den Oord, 1999), Musikalität (Coon & Carey, 1989) und einige mehr (s. Euler, 2002).

Warum hat die familienspezifische Umwelt meistens einen nur geringen Einfluss auf die erwachsene Persönlichkeit? Warum schaffen Eltern es nicht, ihre Kinder dauerhaft durch Erziehungsmaßnahmen zu prägen, wo sie doch dafür so viel Zeit und Einflussmöglichkeiten haben? Für eine Antwort (vgl. Rowe, 1994; Harris, 1998) sind zwei Tatbestände die Grundlage der Argumentation, nämlich die genetische Reproduktion als lebenslange Leistung und die Frage der optimalen kulturellen Weitergabe.

Genetische Reproduktion beschränkt sich nicht auf Paarung und Sex, sondern ist eine lebenslange Aufgabe mit vier lebensalter-spezifischen Leistungen (Alexander, 1988). Im ersten Lebensabschnitt steht die somatische Leistung im Vordergrund, die dem Erwerb von reproduktiven Ressourcen dient: Essen, wachsen, Gefahren vermeiden, lernen, gesund bleiben und Bündnisse aufbauen sind einige der hier anstehenden Lebensleistungen, die auch lebenslang Bedeutung behalten. Die erworbenen Ressourcen werden für die drei verbleibenden Leistungen verwendet: Paarungsleistung (z. B. Partnersuche, Sex, Partnererhalt), elterliche Leistung und Verwandtenunterstützung. Die Verteilung der einzelnen Leistungen auf Lebensabschnitte und die sich daraus ergebenden Konflikte und Kompromisse werden in der sog. Lebensverlaufstheorie (*life history theory*, z. B. Kaplan & Gangestad, 2005) thematisiert und formalisiert. Wenn neue Lebensleistungen gefragt sind, wie nach der Pubertät oder bei anstehender Elternschaft, wandeln sich die reproduktiven Anforderungen und damit Interessen und Verhaltensweisen, bei manchen Tierarten auch die körperliche Gestalt des Organismus. Die Raupe erbringt einzig ihre somatische Leistung: fressen und vermeiden, selbst gefressen zu werden. Nach der Verpuppung erfüllt dasselbe Insekt in anderer Gestalt eine völlig andersartige Leistung mit andersartigen Anforderungen, nämlich die Paarungsleistung. Was die Raupe gelernt hat, ist ihr als Schmetterling so wenig nützlich wie ihr ehemaliges Raupenmotiv, nimmersatt bestimmte Pflanzen zu fressen.

Kulturelle Weitergabe ist arttypisch menschlich und offensichtlich nützlich für die Reproduktion. Die Fähigkeit, von Anderen zu lernen, ist daher als Anpassung zu betrachten und als solche evolutionär maximiert worden. Von wem soll das Individuum lernen? Wer soll als Vorbild genommen werden, wenn sich verschiedene Vorbilder konkurrierend anbieten? Es wäre unzweckmäßig, nur einen einzigen kulturellen Transmissionsmodus (vertikale: Kinder lernen von Eltern) vorzugeben, unabhängig von Alter und Geschlecht des Lernenden, Stabilität der Umgebung und Inhalt der Weitergabe (McElreath & Strimling, in Druck). Vorteilhafter wäre, je nach Umstand vertikale, schräge (von Erwachsenen außerhalb der Familie lernen) oder horizontale Transmission (von Gleichaltrigen) zuzulassen.

Eltern als Vorbilder zu nehmen hat mehrere Nachteile. Innerhalb der Familie geht es hauptsächlich um das Miteinander und die Organisation des Familienlebens. Wie Harris (1998) bemerkt, streben Kinder nicht danach, in dieser Familie später gute Eltern zu werden, genau so wenig wie Strafgefangene danach streben, später kompetente Aufseher zu werden. Wenn die Herkunftsfamilie verlassen wird, steht zuerst die Paarungsleistung an. Diese Aufgabe kann in der Familie schon aus Gründen der Inzesthemmung nicht geübt werden. Selbst rein informative sexuelle Aufklärung der Kinder durch Eltern wird zwar ständig propagiert, aber selten praktiziert, weil sie allen Beteiligten intuitiv widernatürlich, also unangenehm ist. Der Partnermarkt funktioniert nach anderen Regeln als das Familienleben und ist vor allem Neuerungen unterworfen, die innerhalb der Familie nicht angemessen widergespiegelt werden. Von Personen außerhalb der Familie zu lernen, insbesondere von Gleichaltrigen, ist daher immer zeitgemäßer und besser geeignet, erforderliche Neuerungen zu erwerben. Wenn Neuerungen rapide auftreten, wie derzeit in der Informationstechnologie, ist die kulturelle Transmission dem gängigen Sozialisationsmodell sogar entgegengesetzt: Jugendliche lernen von Gleichaltrigen, wie die Geräte funktionieren und bringen es in umgekehrt vertikaler Transmission ihren rückständigen Eltern bei. Wenn später eine eigene Familie gegründet wird, kann es aber durchaus zweckmäßig sein, für bestimmte innerfamiliäre Aufgaben auf elterliches Vorbild zurück zu greifen.

Wenn Sterblichkeitsraten hoch sind, haben Kinder oft keine biologischen Eltern. In anzestralen und vorindustriellen Kulturen wurden Kinder typischerweise innerhalb der Großfamilie von Verwandten adoptiert. Wären Kinder auf elterliche Vorbilder biologisch programmiert statt Vorbilder situations- und bereichsspezifisch zu wählen, hätten sie in angestammten Umwelten mit deren hohen Sterblichkeitsraten erhebliche Fitnessnachteile gehabt.

Eltern und Kinder teilen sich zwar im Mittel die Hälfte ihrer Allele, aber eben nur die Hälfte. Die Fitness-Interessen von Eltern und Kindern sind daher nicht deckungsgleich, wie Trivers (1974) am Beispiel des Eltern-Kind-Konflikts verdeutlicht hat. Eltern erziehen ihre Kinder in

ihrem eigenen elterlichen Fitnessinteresse. Sie sind typischerweise nicht bereit, dem Kind so viel Zuwendung zu geben, wie das Kind fordert, weil neben der elterlichen Zuwendung für das eine Kind auch noch andere reproduktionsrelevante Leistungen, z. B. für die anderen Kinder, zu erfüllen und abgleichend zugeteilt werden müssen. Eltern neigen daher unbewusst dazu, ihre Kinder zu "manipulieren", und Kinder tun gut daran, sich diesen Manipulationsversuchen zu widersetzen, wenn ihre eigenen adaptiv unbewussten Fitnessinteressen entgegenstehen.

So lässt sich erklären, warum familienspezifische Einflüsse auf Verhaltensmerkmale von Nachkommen nur begrenzten Einfluss haben. Wenn keine anderen Vorbilder verfügbar sind und wenn es um innerfamiliäres Verhalten geht, ist ein Einfluss der geteilten Umwelt zu erwarten. Wenn die Nachkommen das Elternhaus verlassen, nehmen sie die elterlichen Investitionen nur als Startkapital mit, aber nicht als Maßstab (Euler, 2002). Entsprechend sind die generellen verhaltensgenetischen Befunde (Plomin et al., 2001).

Aus diesen Überlegungen lässt sich ableiten, wo Abweichungen vom zweiten Turkheimerschen Gesetz am ehesten zu erwarten sind, wo also Verhaltensunterschiede auf familienspezifische Unterschiede zurück zu führen sind, nämlich beim innerfamiliären Verhalten in der eigenen Fortpflanzungsfamilie. Nahrungszubereitung und –präferenzen, Umgang mit den eigenen Kindern und Tätigkeiten im Haushalt (Wie faltet man ein Oberhemd? Wie legt man Äpfel in den Pflückkorb?) wären hier Kandidaten, möglicherweise auch, was zur Verwandtenunterstützung zählt und an Familientraditionen gepflegt wird (Euler, 2002). Diese Verhaltensmerkmale sind nach unserer Kenntnis bislang nicht ins Blickfeld der Verhaltensgenetik gerückt, vielleicht allein schon deswegen, weil familiäres Verhalten, also Elternschaft und Verwandtschaft, in der Motivations-, Persönlichkeits- und Sozialpsychologie ein Nischendasein fristet.

Schließlich ist das dritte Turkheimersche Gesetz noch aus evolutionspsychologischer Sicht zu kommentieren, also der Befund, dass in der Regel ein großer Teil der interindividuellen Varianz von Merkmalen auf nicht-geteilte, also individuelle, singuläre Umgebung zurückgeführt wird. Dieser Varianzanteil ist theoretisch schwierig zu greifen, weil er nicht direkt, sondern durch Ausschluss bestimmt wird, also eine Restvarianz ist. Es ist derjenige Varianzanteil, der nach Abzug von Erbllichkeit (bei psychischen Merkmalen häufig die Hälfte der Varianz) und geteilter Umgebung (häufig kein Varianzanteil) übrig bleibt, gegebenenfalls noch unter Einschluss von Messfehlervarianz. Die inhaltliche Unbestimmtheit dieses Varianzanteils erklärt sich aus den Ursprüngen der Genetik. In der Tierzucht war der Umwelteinfluss ein unerwünschter Störfaktor für die Bestimmung des Zuchterfolgs.

Wo ist diese individuelle Umwelt, die u. a. bewirkt, dass sich eineiige Zwillinge je nach gemessenem Merkmal durchaus unterscheiden können? Wie ist sie zu beschreiben? Biologisch gesehen ist Umwelt nicht nur das, was das Individuum sinnlich bemerkt, sondern alle Einflüsse von außerhalb des Genoms, von der intrazellulären Umwelt über die physiologisch-anatomische und uterine Umwelt zur sozialen Umwelt einschließlich der individuellen Gedankenwelt. Diese Vielfalt macht die verhaltensgenetische nicht-geteilte Umwelt schwer zu greifen und eine vorschnelle Festlegung auf mutmaßliche Aspekte der sozialen Umwelt angreifbar (Turkheimer & Waldron, 2000). Entwicklung ist ein noch weitgehend unbekanntes komplexes Geschehen, das von Genen ausgeht, die ihrerseits vielfältig interagieren und ein Netzwerk von Interaktionen in Gang setzen, mit molekularen, zellulären, physiologischen, behavioralen und umweltlichen Komponenten, und die zudem noch in vielfältigen Rückkopplungsschleifen organisiert sind (Johnston & Edwards, 2002), die ihrerseits auch die Wirkung der Gene, z. B. ihre Expression, bestimmen. Wie in einem komplexen Flipperspiel (Pinker, 2002) mögen Zufallsereignisse Entwicklungspfade öffnen, die innerhalb eines biologisch noch funktionstüchtigen Kanals selbstorganisierend zu individuellen Unterschieden führen (Molenaar, Boomsma, & Dolan, 1993). Beispielsweise unterscheiden sich eineiige wie zweieiige Zwillinge im Fingerabdruck und in der Seitigkeit beim Händefalten (rechter oder linker Daumen oben). Nicht nur Evolution, sondern auch individuelle Entwicklung bleibt innerhalb von Grenzen offen. In der nicht-geteilten Umwelt wirkt auch das Schicksal mit.

Auch wenn die nicht-geteilte Umwelt schlecht beleuchtet bleibt, so ist für viele doch ein Bereich deutlich erkennbar und als wirkmächtig identifizierbar: Personen außerhalb der Familie, die uns viel bedeuten. Besonders Harris (1995, 1998) hat eingehend – wenn auch nicht unwidersprochen – argumentiert, wie wichtig gleichgeschlechtliche Gleichaltrige (*peers*) zumindest für die Sozialisation von Kindern sind, möglicherweise auch für die Persönlichkeitsentwicklung. Aus ihrer Gruppensozialisationstheorie, die sie im übrigen auch versucht evolutionär zu begründen, ergeben sich aus evolutionstheoretischen Überlegungen bestimmte verhaltensgenetische Vorhersagen.

Geschlecht und Verhaltensgenetik

Während Geschlechterunterschiede in der evolutionären Psychologie eine zentrale Stellung einnehmen (z. B. Bischof-Köhler, 2006; Daly & Wilson, 1983; Geary, 1998), spielen sie in der Verhaltensgenetik eher eine Nebenrolle. Geschlechterunterschiede produzieren unerwünschte Varianz, und so beschränken sich verhaltensgenetische Untersuchungen aus methodischen Gründen gern auf das Geschlecht mit der höheren Prävalenz des Merkmals, z. B. bei

Homosexualität oder Stottern. Tauchen Geschlechterunterschiede auf, so werden sie in der Regel lediglich beschrieben, stehen aber nicht im theoretischen Fokus.

Homo sapiens trägt zwei evolutionäre Erbschaften in sich, die für die Entstehung von Geschlechterunterschieden maßgeblich mitverantwortlich sind: ein mammalisches und ein hominides Erbe. Das mit allen Säugetieren geteilte mammalische Erbe beruht auf dem Umstand, dass bei Säugern das weibliche Geschlecht wegen der hohen obligatorischen Investitionen in eine einzelne Reproduktion (Schwangerschaft, Laktation) reproduktionsbegrenzend ist, das männliche Geschlecht hingegen wegen der geringen erforderlichen Investitionen ein größeres Reproduktionspotential hat. Männliche Säugetiere könnten eine fast unbegrenzte Anzahl von Nachkommen zeugen, wenn sie unbegrenzten Zugang zu weiblichen Tieren bekämen. Weil so die Nachfrage nach Reproduktions-Chancen (von reproduktionswilligen Männchen/Männern) größer ist als das Angebot an Reproduktions-Chancen (von reproduktionsbereiten Weibchen/Frauen), ist der intrasexuelle Wettbewerb um Zugang zu weiblichen Artgenossen vergleichsweise hoch (z. B. Dominanz-, Rivalenkämpfe). Sich eine bessere Ausgangsposition im Zugang zu Reproduktionsmöglichkeiten zu verschaffen, etwa durch Rang/Status, Erwerb von Ressourcen (z. B. Revier) oder bestimmte Fähigkeiten (z. B. Jagdkompetenz), führt so nicht nur zu *entsprechend* höherer Nachkommenzahl, sondern zu *überproportional* mehr Nachkommen, wenn die ökologischen bzw. gesellschaftlichen Bedingungen Polygamie (z. B. Haremsbildung) zulassen. Sind diese Bedingungen gegeben, was in einer Vielzahl von Säugetierarten sowie menschlichen Kulturen der Fall war oder ist, dann ist es reproduktiv zweckmäßig, bei der Produktion von männlichen Phänotypen eine größere Bandbreite von individuellen Unterschieden zu produzieren als bei der Produktion von weiblichen Phänotypen. Ein besonders gut gelungener (reproduktionstauglicher) männlicher Nachkomme kann durch überproportionale eigene Reproduktion mehrere reproduktions-untaugliche Nachkommen wettmachen. Diese Überlegung gilt nicht in gleichem Maße für weibliche Nachkommen. Die Natur produziert so bei männlichen Nachkommen mehr Vielfalt als bei weiblichen, weil sich das Risiko wegen des potentiell hohen Reproduktionsgewinns lohnt. Die erhöhte Varianz männlicher Phänotypen bleibt aber gering und akkumuliert sich nicht über Generationen, weil wegen der vergleichsweise hohen männlichen Reproduktionsvarianz die Selektion im Vergleich zu weiblichen Phänotypen schärfer ist. Benachteiligte männliche Phänotypen werden eben auch reproduktiv überproportional benachteiligt.

Eine größere männliche als weibliche Varianz ist bei Tieren und beim Menschen dokumentiert, sowohl in morphologischen als auch in behavioralen Merkmalen, bei denen eine sexuelle Selektion, also geschlechtsspezifische Selektionsdrücke angenommen werden können (Archer & Mehdikhani, 2003). Das Phänomen ist seit dem 19. Jahrhundert bekannt (Ellis, 1894)

und gründete auf der Beobachtung, dass bei Männern sowohl Geistesgrößen als auch Schwachsinnige häufiger vorkamen als bei Frauen. Intelligenztests werden so konstruiert, dass keine Geschlechterunterschiede in zentralen Tendenzen aufkommen, aber Jungen bzw. Männer weisen eine größere Varianz in IQ-Werten auf als Mädchen bzw. Frauen, allerdings nicht drastisch und nicht bei allen Einzelleistungen (Feingold, 1992; Irwing & Lynn, 2005). Körpergröße ist ein fitness-relevantes und sexuell selektiertes Merkmal, das bei Männern eine signifikant höhere Varianz zeigt als bei Frauen, bei allen drei Großrassen (Bell, Adair, & Popkin, 2002). Beim Schulerfolg von amerikanischen High-School Schülern ist der Varianzunterschied ebenfalls belegt (Nowell & Hedges, 1998). Ein letztes Beispiel sind verbale Fähigkeiten, gemessen z. B. mit Leistungstests (Educational Testing Service, n.d.). Männer sind unter Sprachgenies anscheinend häufiger als Frauen, haben aber auch eine höhere Prävalenz von Sprach- bzw. Sprechstörungen (z. B. Stottern). Unter Männern finden wir überproportional viele Nobelpreisträger und beeindruckende Künstler, aber auch jede Menge Junkies, Obdachlose, Kriminelle und Loser. Als Fazit ergibt sich, dass bei bestimmten geschlechtstypischen Merkmalen geschlechtsgetrennte Analysen angezeigt sind, wenn Gesamtvarianzen in Bestandteile von Erblichkeit und Umweltlichkeit zerlegt werden. Allerdings ist einschränkend anzumerken, dass die geschlechtsdifferentiellen Varianzunterschiede, wie von der Theorie erwartet, typischerweise gering sind.

Unser hominides Erbe stammt aus der Arbeitsteilung unserer Vorfahren und die sich daraus ergebenden geschlechtsdifferentiellen Selektionsdrücke. Frauen hatten Kleinkinder zu versorgen und spezialisierten sich auf das Sammeln von Nahrung im begrenzten Umkreis, schon allein, weil der Tragling auf der Hüfte keine weiten Streifzüge zuließ. Männer waren beweglicher und hatten gute Gründe, sich öfters weiter vom Lager zu entfernen: Jagd, Patrouille von Territoriumsgrenzen, kriegerische Auseinandersetzung mit benachbarten Gruppen und Ausschau nach Frauen. So evolvierten geschlechtstypische Fähigkeiten und vor allem Neigungen, die individuell zumeist nicht markant sind, in ihrer Breiten- und Langzeitwirkung aber deutlich sichtbar werden. Kulturuniversal sind Frauen eher als Männer auf innerhäusliche Aufgaben eingestellt, wie alltägliche Nahrungszubereitung, Versorgung von Kleinkindern und familiäre Beziehungspflege, Männer fühlen sich eher für den Außendienst zuständig, wie Jagd, Waldarbeit und Politik (Barry & Schlegel, 1980). Für Mädchen und Frauen ist im Vergleich zu Männern die Familie wichtiger (Salmon & Daly, 1996), für Männer sind es eher außerfamiliäre Bündnisse. Die Geschlechter haben unterschiedlich ausgeprägte Raumkognitionen: Männer orientieren sich vergleichsweise gut im Gelände, verwechseln selten rechts und links, finden gut wieder heim und können sich vergleichsweise mühelos im dreidimensionalen Vorstellungsraum bewegen (Gaulin & Hoffmann, 1988); Frauen haben dafür ein besseres Platzgedächtnis für Objekte (Silverman &

Choi, 2005), anscheinend besonders gut für pflanzliche Nahrungsquellen (New, Krasnow, Truxaw, & Gaulin, 2007).

Vor dem Diskurs über Geschlechtsunterschiede stand die Behauptung, dass evolutionstheoretische Hypothesen über die geschlechtsspezifische Bedeutung von Peers und damit über geteilte Umwelteinflüsse und zumindest auch einen Teil der nicht-geteilten Umwelteinflüsse abgeleitet werden können. Dies soll nun begründet werden.

Aus evolutionspsychologischer Sicht sind die Peer-Gruppe und damit auch ihr möglicher Einfluss nicht von gleicher Bedeutung für beide Geschlechter. Da bei allen Säugetieren weibliche Individuen ihre genetische Replikation besser durch Fürsorge von Nachkommen maximieren können als männliche Individuen, suchen sie mehr als letztere den Kontakt mit Artgenossen, die dabei hilfreich sein können. In der Mehrzahl der nicht-menschlichen Primaten leben Weibchen in Gruppen mit anderen, zumeist verwandten Weibchen und betreiben kooperative Brutpflege, während adoleszente Männchen ihre Geburtsgruppe verlassen und sich Junggesellenbanden anschließen, in denen ein hoher Dominanzrang angestrebt wird (Lee & Johnson, 1992).

Ähnliche Geschlechtsunterschiede lassen sich beim Menschen beobachten und scheinen kulturuniversal zu sein, sofern soziale Umstände die Verwirklichung dieser geschlechtsdimorphen Neigung zulassen. Mädchen verbringen mehr Zeit als Jungen mit Familienmitgliedern (Troll, 1987), mit Kleinkindern (Wenger, 1989) und Haustieren (Adolph & Euler, 1994), halten sich häufiger in der Nähe von Erwachsenen auf (Maccoby, 1990) und haben auch noch als erwachsene Frauen einen ausgeprägteren Familiensinn als Männer (Salmon & Daly, 1996). Jungen suchen stattdessen eher Kontakt zu gleichgeschlechtlichen Peergruppen, die eher größer sind, häufiger gewechselt werden, strengere Normen in Bezug auf gegengeschlechtlichen Kontakt artikulieren und eine größere innere Kohärenz zeigen als die Peergruppen von Mädchen (Maccoby, 1998). Kindergarten- und Schuljungen haben am Umgang mit Geschlechtsgenossen offensichtlich mehr Spaß als Mädchen, und Jungen im Grundschulalter benennen mehr Peers als Mädchen dies tun (Benenson, Morganstein, & Roy, 1998). In Selbstberichten geben Jungen und Männer einen höheren Nutzen von Kontakten mit Peergruppen an als Mädchen und Frauen, sogar in Bezug auf sozial-emotionale Bedürfnisse (Benenson, Saelen, Markovits, & McCabe, 2008).

So können wir auch in Bezug auf das dritte Turkheimersche Gesetz eine evolutionspsychologisch begründete verhaltensgenetische Vorhersage aussprechen, unter der Annahme, dass die Peergruppe einen erheblichen Wirkbestandteil der nicht-geteilten Umgebung ausmacht: Für männliche Personen sollte der Einfluss der nicht-geteilten Umgebung auf Persönlichkeitsmerkmale stärker ausgeprägt sein als für weibliche Personen. Diese Vorhersage

ergänzt komplementär die o. a. Vorhersage, dass Einflüsse der geteilten Umgebung eher bei weiblichen Personen detektiert sein müssten. Die verhaltensgenetische Forschung scheint diese Hypothese zu bestätigen. Rowe, Rodgers und Meseck-Bushey (1992) fanden für Delinquenz einen höheren nicht-geteilten Umwelteinfluss für Brüder als für ihre Schwestern. Mädchen hingegen zeigten mehr als Jungen bei Verhaltensproblemen einen höheren Einfluss der familienspezifischen Umwelt (Braungart-Rieker, Rende, Plomin, DeFries, & Fulker, 1995). Ähnliche geschlechtstypische Gewichtungen ergaben sich in Bezug auf geschlechtstypisches Verhalten (Cleveland, Udry, & Chantala, 2001), depressive Verstimmung (Jacobson & Rowe, 1999) und Alkoholkonsum (Prescott, Aggen & Kendler, 1999).

Im ersten Teil dieses Kapitels haben wir dargestellt, warum das Verhalten, auch das des Menschen, durch evolutionäre Prozesse geprägt wurde, welche Voraussagen sich aus der Evolutionstheorie ableiten und wie sich das Verhältnis von evolutionärer Psychologie und Verhaltensgenetik darstellt. Der folgende Abschnitt behandelt, wie genetische und umweltbedingte Einflüsse bei konkreten Verhaltensweisen aus evolutionspsychologischer Sicht interagieren können. Dies ist eine überaus komplexe Fragestellung, die hier nur punktuell beleuchtet werden kann.

Das Zusammenwirken von Genen und Umwelt bei psychischen Mechanismen

Wie jeder Studierende der Verhaltensgenetik weiß, sind Erbllichkeit und Umweltlichkeit Populationskonzepte, die Varianzanteile quantifizieren. Als solche sind sie auf konkretes, individuelles Verhalten nicht als Anteilzuschreibungen anwendbar, weil jede Verhaltensäußerung sowohl biologische Anlagen als auch angemessene Umweltbedingungen voraussetzt, genau so wie ein leckeres Gericht sowohl gute Zutaten als auch eine gute Zubereitung benötigt. Nur weil wir mit der Anlage zum Spracherwerb geboren werden, konnten wir uns zu den kommunikativen Wesen entwickeln, die wir sind, aber wir bedurften dazu auch einer evolutionär vorgesehenen Sprachumwelt (Pinker, 1994). Anlage und Umwelt sind beide sowohl für den individuellen Spracherwerb als auch für die konkrete sprachliche Äußerung erforderlich, und dies gilt gleichermaßen für alle Verhaltensweisen auch außerhalb von Sprache und Sprechen. Die Anlagen sind dabei nicht nur grobe Rohware, sondern sie wirken bis in feine Verhaltensnuancen. Beispielsweise werden überall auf der Welt Babies in einer besonderen Sprechweise angesprochen, der Ammensprache (*motherese*), die quer über Sprachen konstante Merkmale hat (z. B. erhöhte Tonlage) und kleinkindlichen Spracherwerbsbedürfnissen entspricht (Fernald, Taeschner, Dunn, Papousek, Boysson-Bardies, & Fukui, 1989). Dass jedes Verhalten zumindest irgendwo und irgendwie eine biologische und damit genetische Grundlage hat, ist selbst unter

eingefleischten Milieutheoretikern wohl mittlerweile unstrittig. Nur die Reichweite der Grundlage wird angezweifelt.

Wie sieht es aber andererseits aus mit der Bedeutung, die der Umwelt bei dem Erwerb und der Ausführung von Verhalten von Anlagetheoretikern zugeschrieben wird? Für James und McDougall, die Väter der evolutionären Psychologie, stand deren Bedeutung niemals in Zweifel. Der Instinkt ist, wie die lateinische Herkunft des Wortes (*instigare*=anstoßen, antreiben) nahe legt, nur der Anstoß oder der Anlasser, der für Erwerb und Äußerung des Verhaltens Eingaben von der Umwelt benötigt. Konrad Lorenz (1973) sprach von der Instinkt-Dressur-Verschränkung der Verhaltensregulation. Die moderne evolutionäre Psychologie hat die jeweilige Unverzichtbarkeit von Anlage und Umwelt artikuliert in dem modernen Pendant zum Instinkt, dem psychischen Mechanismus, der nur auf spezifische Umweltreize anspricht und folglich für seinen ontogenetischen Erwerb (Kompetenz) und seine konkrete Aktivierung (Performanz) zwingend der Umwelt bedarf. Für evolutionäre Psychologen gilt als selbstverständlich, dass Anlage notwendig, aber nicht hinreichend ist. Die Umwelt ist nicht nur notwendig für den Erwerb und die Aktivierung/Ausführung des psychischen Mechanismus, sondern sie stellt auch den Bewertungsmaßstab für die Fitness des Mechanismus bereit und ist damit maßgeblicher Teil seiner ultimativen Entstehungsursache.

Wissenschaftliche Disziplinen verwenden fachspezifische Terminologien, und oft verstecken sich hinter unterschiedlichen Etiketten die gleichen Phänomene. Das Pendant zur Umweltvarianz aus der Verhaltensgenetik ist in der Evolutionsbiologie die Reaktionsnorm und in der evolutionären Psychologie die Fakultativität der Anpassung. Alle drei Fachbegriffe beschreiben phänotypische Plastizität. Die Reaktionsnorm bildet ab, wie sehr ein Genotyp in variierenden Umweltbedingungen unterschiedlich ausgeprägte Phänotypen hervorbringt. Die Reaktionsnorm ist dabei jeweils spezifisch für ein Merkmal und die Variation einer Umweltbedingung. In der evolutionären Psychologie kann eine Anpassung u. a. dadurch beschrieben werden, wie obligatorisch oder wie fakultativ sie ist. In Bezug auf eine bestimmte Umweltbedingung ist eine Anpassung obligatorisch, wenn sie unabhängig von diesen Umweltbedingungen auftritt; fakultativ ist sie, wenn sie empfänglich für Umweltbedingungen ist. Beispielsweise ist die Fürsorge der Großmutter mütterlicherseits für verschiedene Umweltbedingungen eine obligatorischere Anpassung als die Fürsorge des Großvaters väterlicherseits. Wohnortdistanz zwischen Großelter und Enkel oder Partnerschaftsstatus des Großeltern (zusammen oder getrennt lebend) beeinflusst die Fürsorglichkeit dieser Großmutter weniger als die eher fakultative Anpassung der Fürsorglichkeit des Großvaters väterlicherseits (Euler & Weitzel, 1996).

Die Ausführungen über die Plastizität von Anpassungen könnten nahelegen, dass der Genotyp eine feste Vorgabe mache und die Umweltbedingungen Realisierungen im Phänotyp mehr oder weniger zuließen und damit für flexible Merkmalsausprägungen sorgten. Dies ist nur eine Teilwahrheit und insofern irreführend, weil damit suggeriert wird, die Gene lieferten den Bauplan für die Konstruktion eines Körpers einschließlich Hardware (Nervensystem) und die Umwelt besorge die Programmierung nach der Geburt. Schon weil Umwelt auch die zelluläre Umwelt außerhalb des Genoms ist, stehen Umwelt und Gene von Anfang an in komplexen Wechselbeziehungen. Die Umwelt wirkt zudem auch, indem sie die Wirkung der Gene beeinflusst, und das ein Leben lang.

Auch wenn die Gene, von Spontanmutationen abgesehen, unveränderlich sind, ihre Wirkung ist es nicht. Die Anordnung und Anzahl der Basenpaare ist über das ganze Leben unveränderbar. Wesentlich für die phänotypischen Ausprägungen des Verhaltens und des Körpers ist jedoch vor allem, welche Gene abgelesen (transkribiert) werden und welche nicht. Diese Transkription kann von Zelle zu Zelle und von Zeitpunkt zu Zeitpunkt unterschiedlich sein und u. a. auch von Umweltbedingungen mitbestimmt werden.

Ein Beispiel für das Zusammenwirken von Umwelt- und genetischen Einflüssen sei hier am bevorzugten Versuchstier der experimentellen Genetik dargestellt: Wenn man Fruchtfliegen einem Geruch aussetzt und ihnen kurz darauf einen Elektroschock verabreicht, lernen sie aufzufliegen, sobald sie den speziellen Geruch bemerken und noch bevor der Boden unter Strom gesetzt wird. Dieses Vermeidungskonditionieren gelingt aber nur, wenn bestimmte Gene funktionieren. Der Lernprozess besteht hier in einer strukturellen und physiologischen Veränderung von bestimmten neuronalen Strukturen, und diese Veränderung findet statt, indem Gene an- oder ausgeschaltet werden (vgl. Fischbach, de Couet, & Hofbauer, 1998). Vereinfacht dargestellt funktioniert das in unserem Beispiel so: Die Fliege nimmt zuerst den Geruch und dann den Elektroschock wahr. Die von der Wahrnehmung ausgelösten Nervenimpulse durchlaufen komplexe interne Verrechnungsroutinen, wozu u. a. das Feuern von 'Überraschungsneuronen' gehört, wenn Reize unerwartet zusammen auftreten. Durch die neuronale Erregung wird die Zellwand der beteiligten Neurone dahingehend verändert, dass die Erregungsübertragung zwischen zwei Nervenzellen, also an der Synapse, erleichtert wird. Wird nun dieser Vorgang mehrfach wiederholt, wandern zusätzlich Stoffe in den Zellkern und sorgen dafür, dass Gene angeschaltet werden. Die Transkriptionsprodukte dieser Gene bewirken eine anatomische Veränderung, z. B. eine Vergrößerung der Synapse, womit dann die Erregungsleitung dauerhaft erleichtert wird (vgl. Miszalo, 2004). Die Umwelt, hier die Lernerfahrung im Vermeidungsparadigma, wirkt also, indem sie Gene anschaltet.

Ein häufiger Einwand gegen die Untersuchung genetischer Grundlagen für Verhalten betont, dass Gene Eiweiße produzieren und andere Gene ein- oder ausschalten, und sonst nichts bewirken. Von den Genen bis zum schwer vorhersagbaren Verhalten eines menschlichen Individuums scheint der Weg lang und verschlungen. Allerdings ist der Weg von den Umwelteinflüssen zum Verhalten nicht unbedingt kürzer und direkter, wie das Fliegenbeispiel zeigt. Es scheint uns leichter zu glauben, dass die Umwelt, z. B. in Form von sozialen Erfahrungen, unser Verhalten beeinflusst, als dass unsere genetische Ausstattung dies tut. Aber wieso eigentlich? Auch die Umwelt hat nur eine einzige Möglichkeit, auf das Individuum zu wirken, nämlich durch die Übersetzung der Sinnesempfindung in Nervenimpulse, womit die Umwelt in die Domäne der Physiologie eintritt. Die Umwelt kann nur dauerhafte Wirkung erlangen, indem die kurzzeitige elektrische Aktivität in anatomisch-physiologische Veränderungen im Gehirn übersetzt wird. Diese Veränderungen werden im Gehirn über differentielle Genexpression realisiert, also über das An- und Abschalten von Genen. Die Möglichkeiten der Genexpression werden von der jeweiligen genetischen Ausstattung vorgegeben.

Es bleibt festzuhalten, dass Verhalten immer auf sowohl genetischen als auch umweltlichen Bedingungen gründet. Genetische und nicht-genetische Einflüsse interagieren permanent, in komplexen Mustern und Rückbezügen, und dies nicht immer gleichförmig im Lebensverlauf, wie von der Theorie der Lebensgeschichte nahe gelegt. Die Formel *Anlage-oder-Umwelt* greift zu kurz. Vielmehr ist der Ausgangspunkt durch die Gleichzeitigkeit und Gleichwertigkeit von zwei Formeln bestimmt: *Anlage über Umwelt* und *Umwelt über Anlage* (Ridley, 2003).

Bislang haben wir dargestellt, wie die Umwelt die Wirkung der vorhandenen Gene beeinflussen kann. Evolution aber schlägt sich nieder in der genetischen Hardware, also in der Anzahl und Anordnung der Basenpaare selbst. Durch sie wurde festgelegt, welche Gene vorhanden sind, die dann an- bzw. ausgeschaltet werden können. Doch auch wenn das Genom über Variation und Selektion entstanden ist und über den Lebenslauf des Individuums konstant bleibt, heißt das noch nicht, dass seine Wirkung starr oder gar kontext-unabhängig ist. Die Möglichkeit der flexiblen Anpassung an veränderliche Umwelten bot in der menschlichen Phylogenese einen enormen Selektionsvorteil. So sind komplexe, konditionale Algorithmen (sog. konditionale Strategien) evolviert, die immer wieder auf spezifischen Input durch die Umwelt angewiesen sind.

Bei konditionalen Strategien werden zur Erreichung reproduktiver Ziele je nach Umweltbedingungen unterschiedliche Routen eingeschlagen und erfordern entsprechend jeweils strategiespezifische Verhaltensweisen (Taktiken). Eine bekannte konditionale Strategie ist die Reproduktionsstrategie des Mannes, der je nach Umständen die Strategie der Maximierung

väterlicher Fürsorge anwenden kann oder die Strategie der Maximierung von Frauenbeziehungen (z. B. Schürzenjäger, Haremshalter). Die zweite Strategie (Polygynie) ist nur bei Vorliegen bestimmter Bedingungen möglich, beispielsweise nur insoweit die soziale Umgebung polygyne Paarungsformen toleriert und persönliche Bedingungen (z. B. Vorhandensein von erforderlichen Ressourcen) Polygynie ermöglicht. Die entsprechenden Konditionen können kurzfristig wechseln, entsprechend dem Spruch "Wenn ich nicht bei der sein kann, die ich liebe, liebe ich die, bei der ich bin". Wichtig ist dabei zu bedenken, dass die Natur zwar verschiedene Strategien anbietet, aber nicht beliebige und nicht beliebig viele. Der Mann kann beispielsweise nicht eine Strategie von Mehrlingsgeburten wählen, oder bei seinen Nachkommen die Pubertät zum Zweck höherer Nachkommenzahl vorverlegen, oder Ableger bilden. Er kann auch nicht sein Geschlecht wechseln, was aber bei manchen Spezies, z. B. Fischen, in Abhängigkeit von Umweltbedingungen vorkommt.

Eine interessante konditionale Strategie findet sich bei männlichen Guppies (*Poecilia reticulata*). Guppies haben ein promiskues Paarungssystem mit ausgeprägter weiblicher Partnerwahl. Daneben erzwingen männliche Guppies auch Kopulationen. Ein männlicher Guppy kann beide Reproduktionsstrategien (sich wählen lassen oder vergewaltigen) anwenden, aber die relativen Häufigkeiten beider Strategien hängen vom Geschlechterverhältnis der Population ab, in welcher der Guppy aufwuchs. Je mehr Männchen in der Herkunftspopulation im Vergleich zu Weibchen waren, desto häufiger kommen erzwungene Kopulationen vor. Die Präferenz für eine Reproduktionsstrategie ändert sich auch dann nicht, wenn der Guppy als erwachsenes Männchen in eine Population mit einem anderen Geschlechterproporz überführt wird, was dafür spricht, dass die Präferenz für eine Strategie während einer frühen ontogenetischen Entwicklungsphase anhand sozialer Hinweisreize etabliert wird und dann stabil bleibt (Evans & Magurran, 1999). In Kurzform lautet der konditionale Algorithmus beim männlichen Guppy also: Je weniger Konkurrenz du als Erwachsener wahrscheinlich haben wirst, desto friedlicher kann dein Paarungsverhalten sein.

Aber es gibt auch beim Menschen subtile konditionale Anpassungen außer der offensichtlichen männlichen Reproduktionsstrategie. Betrachten wir ein Beispiel aus der weiblichen Physiologie: Mädchen, die in der Kindheit ohne eine dauerhaft anwesende Vaterfigur aufgewachsen sind, bekommen im Durchschnitt vier Monate früher ihre erste Monatsregel (Hoier, 2003). Ein früher Eintritt in die Pubertät korreliert bei Frauen nicht nur mit früher sexueller Aktivität (Ellis & Garber, 2000; Moffitt, Belsky, & Silva, 1992), sondern auch mit einem erhöhten Risiko für schulische Schwierigkeiten, Drogenmissbrauch und Depression (Stice, Presnell, & Bearman, 2001). Der konditionale Algorithmus für diese Entwicklungsbeschleunigung ist verbal so beschreibbar: Wenn es in deiner Herkunftsfamilie an

Schutz und Sicherheit mangelt, ist es zweckmäßig, schnell das Erwachsenenalter zu erreichen und bevorzugt eine eigene, von der Kultur der Kindheit auch abweichende Lebensweise zu entwickeln.

In der herkömmlichen Psychologie und zeitgenössischen Alltagspsychologie werden Instinkt und Lernen gegenübergestellt. Instinkte seien starr und beim Menschen nur noch als evolutionäre Restposten vorhanden, hauptsächlich als Reflexe bei Nahrungsaufnahme und Sex. Lernen hingegen sei das Gegenteil von Instinkten, der einzige Prozess, der flexible Anpassung an die jeweilige individuelle Umgebung ermögliche. Das Lernen ersetze beim Menschen dessen angebliche Instinktarmut. Die evolutionspsychologische Forschung über psychische Mechanismen hat William James und William McDougall bestätigt, dass der Mensch tatsächlich jedoch mit einer Fülle von bereichsspezifischen psychischen Mechanismen ausgestattet ist, die selbst schon flexible Anpassung an Umweltbedingungen vorsehen und Schnittstellen für Erfahrungseingaben vorgeben. Es ist keinesfalls abwegig, Lernen – wie im übrigen auch unsere Vernunft – als speziestypische psychische Mechanismen zu betrachten, als Produkte der Evolution, als fakultative Anpassungen (Gaulin & McBurney, 2004), mit unterschiedlichen Formen in verschiedenen Tierarten (Gallistel, 1990) und innerhalb einer Spezies in unterschiedlichen Verhaltensbereichen. Der Erwerb von Nahrungsaversionen ist eine andere Art von Lernen als der Erwerb von motorischen Vermeidungsreaktionen (Garcia & Koelling, 1966). Das Lernen ist nicht nur durch biologische Grenzen eingeschränkt (Seligman & Hager, 1972) und innerhalb dieser Grenzen frei von natürlichen Vorgaben, sondern es ist bereichsspezifisch vorstrukturiert. Instinkt und Lernen sind nicht sich gegenseitig ausschließende Kategorien, genauso wenig wie die Erkenntnis hemmenden Dualismen Natur vs. Kultur, Körper vs. Geist, Gefühl vs. Vernunft, oder das Prokrustesbett Anlage vs. Umwelt. Die psychischen Mechanismen wurden gestaltet, *um* durch Erfahrung verändert zu werden. Einige passen sich stetig an wie eine Fahne im Wind, andere rasten früh im Leben in einen dann unveränderlichen Zustand ein, wieder andere zeigen sich hier aber nicht dort, und einige haben ihren eigenen Zeitplan. Anlage und Umwelt sind nicht Rivalen, sondern Bündnispartner. Selbst in der evolutionären Psychologie wird der Anlage gegenüber der Umwelt kein hervorgehobener Rang eingeräumt.

Literatur

- Adolph, H. & Euler, H. A. (1994). Warum Mädchen und Frauen reiten - eine empirische Untersuchung. *Psychomotorik in Forschung und Praxis*, Band 19. Kassel: Gesamthochschul-Bibliothek.
- 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.
- Anastasi, A. (1958). Heredity, environment, and the question "How?". *Psychological Review*, 65, 197-208.
- Archer, J., & MehdiKhani, M. (2003). Variability among males in sexually-selected attributes. *Review of General Psychology*, 7, 219-236.

- Bailey, J. M. (1997). Are genetically based individual differences compatible with species-wide adaptations? In N. L. Segal, G. E. Weisfeld, & C. C. Weisfeld (Eds.), *Uniting psychology and biology: integrative perspectives on human development* (pp. 81-100). Washington, DC: American Psychological Association.
- Barry, H. III, & Schlegel, A. (1980) (Eds.). *Cross-cultural samples and codes*. Pittsburgh, PA: University of Pittsburgh Press.
- Bell, A. C., Adair, L. S., & Popkin, B. M. (2002). Ethnic differences in the association between Body Mass Index and hypertension. *American Journal of Epidemiology*, *155*, 346-353.
- Benenson, J. F., Morganstein, T., & Roy, R. (1998). Sex differences in children's investment in peers. *Human Nature*, *9*, 369-390.
- Benenson, J. F., Saelen, C., Markovits, H., & McCabe, S. (2008). Sex differences in the value of parents versus same-sex peers. *Evolutionary Psychology*, *6*, 13-28.
- Bischof-Köhler, D. (2006). *Von Natur aus anders. Die Psychologie der Geschlechterunterschiede* (3. Aufl.). Stuttgart: Kohlhammer.
- Botwin, M. D., Buss, D.M., Shackelford, T. K. (1997). Personality and mate preferences: Five factors in mate selection and marital satisfaction. *Journal of Personality*, *65*, 107-136.
- Braungart-Rieker, J., Rende, R. D., Plomin, R., DeFries, J. C., & Fulker, D. W. (1995). Genetic mediation of longitudinal associations between family environment and childhood behavior problems. *Development and Psychopathology*, *7*, 233-245.
- Buss, D. M. (1987). Evolutionary hypotheses and behavioral genetic methods: Hopes for a union of two disparate disciplines. *Behavioral and Brain Sciences*, *10*, 20.
- Buss, D. M. (1990). Toward a biologically informed psychology of personality. *Journal of Personality*, *58*, 1-16.
- Buss, D. M. (1991). Evolutionary personality psychology. *Annual Review of Psychology*, *42*, 459-491.
- Buss, D. M. (2008). *Evolutionary Psychology. The new science of mind* (3rd ed.). Boston, MA: Pearson Education, Inc. (dt.: Evolutionäre Psychologie. München: Pearson Studium, 2004, Übersetzung der 2. Aufl.).
- Buss, D. M., & Greiling, H. (1999). Adaptive individual differences. *Journal of Personality*, *67*, 209-243.
- Byrne, R., & Whiten, A. (Eds.).(1988). *Macchiavellian intelligence*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Cleveland, H. H., Udry, J. R., & Chantala, K. (2001). Environmental and genetic influences on sex-typed behaviors and attitudes of male and female adolescents. *Personality and Social Psychology Bulletin*, *27*, 1587-1598.
- Coon, H., & Carey, G. (1989): Genetic and environmental determinants of musical ability in twins. *Behavior Genetics*, *19*, 183-193.
- Crawford, C. B., & Anderson, J. L. (1989). Sociobiology: An environmentalist discipline? *American Psychologist*, *44*, 1449-1459.
- Daly, M., & Wilson, M. (1983). *Sex, evolution, and behavior* (2nd Ed.). Belmont, CA: Wadsworth.
- Dobzhansky, T. (1937). *Genetics and the origin of species*. New York, NY: Columbia University press.
- Dunbar, R. (2007). Evolution of the social brain. In S. W. Gangestad & J. A. Simpson (Eds.), *The evolution of mind* (pp. 280-286). New York, NY: Guilford Press.
- Educational Testing Service (n.d.). *Graduate Record Examinations® (GRE®). Factors that can influence performance on the GRE general test 2005-2006*. Retrieved January 21, 2008, from http://www.ets.org/Media/Tests/GRE/pdf/05-06_factors_final.%20pdf.pdf.
- Ellis, B. J. and J. Garber (2000). Psychosocial antecedents of variation in girls' pubertal timing: Maternal depression, stepfather presence, and marital and family stress. *Child Development*, *71*, 485-501.
- Ellis, H. (1894). *Man and woman*. London, UK: Walter Scott.

- Euler, H. A. (2002). Verhaltensgenetik und Erziehung: Über "natürliche" und "künstliche" Investition in Nachkommen. *Bildung und Erziehung*, 55, 21-37.
- Euler, H. A., & Volland, E. (2001). The reception of sociobiology in Germany psychology and anthropology. In S. A. Peterson & A. Somit (Eds.), *Evolutionary approaches in the behavioral sciences: toward a better understanding of human nature* (pp. 277-286). Amsterdam, Holland: Elsevier/JAI.
- Euler, H. A., & Weitzel, B. (1996). Discriminative grandparental solicitude as reproductive strategy. *Human Nature*, 7, 39-59.
- Evans, J. P. and A. E. Magurran (1999). Male mating behaviour and sperm production characteristics under varying sperm competition risk in guppies. *Animal Behavior*, 58, 1001-1006.
- Feingold, A. (1992). Sex differences in variability in intellectual abilities: A new look at an old controversy. *Review of Educational Research*, 62, 61-84.
- Fernald, A., Taeschner, T., Dunn, J., Papousek, M., Boysson-Bardies, B., & Fukui, I. (1989). A cross-language study of prosodic modifications in mothers' and fathers' speech to preverbal infants. *Journal of Child Language*, 16, 477-501.
- Fischbach, K.-F., de Couet, H. G., & Hofbauer, M. (1998). Neurogenetik. In W. Seyffert, H. G. Gassen, O. Hess, H. Jäckel & K.-F. Fischbach (Hrsg.), *Lehrbuch der Genetik* (S.831-931). Stuttgart: Fischer.
- Fisher, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Freedman, D. G. (1968). An evolutionary framework for behavioral research. In S. G. Vandenberg (Ed.), *Progress in human behavior genetics* (pp. 1-6). Baltimore, MD: John Hopkins University Press.
- Freeman, S., & Herron, J. C. (2004). *Evolutionary analysis* (3rd ed.). Upper Saddle River, NJ: Pearson Education, Inc.
- Gallistel, C. R. (1990). *The organization of learning*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Galton, F. (1874). *English men of science: their nature and nurture*. London, UK: MacMillan & Co.
- Garcia, J., & Koelling, R. A. (1966). Relation of cue to consequence in avoidance learning. *Psychonomic Science*, 4, 123-124
- Gaulin, S. J. C., & Hoffman, H. A. (1988). Evolution and development of sex differences in spatial ability. In L. Betzig, M. Borgerhoff Mulder, & P. Turke (Eds.), *Human reproductive behaviour. A Darwinian perspective* (pp. 129-152). Cambridge, MA: Cambridge University Press.
- Gaulin, S. J. C., & McBurney, D. H. (2004). *Psychology: an evolutionary approach* (2nd ed.). Upper Saddle River, NJ: Prentice-Hall.
- Geary, D. C. (1998). *Male, female: The evolution of human sex differences*. Washington, DC: American Psychological Association.
- Harris, J. R. (1995). Where is the child's environment? *Psychological Review*, 102, 458-489.
- Harris, J. R. (1998). *The nurture assumption: why children turn out the way they do*. New York, NY: The Free Press. (dt.: Ist Erziehung sinnlos? Die Ohnmacht der Eltern. Reinbek bei Hamburg: Rowohlt, 2000)
- Hoier, S. (2003). *Familie, Pubertät und Partnerschaft*. Lengerich: Pabst.
- Houle, D. (1992). How should we explain variation in the genetic variance of traits? *Genetica*, 102-103, 241-253.
- Irwing, P., & Lynn, R. (2005) Sex differences in means and variability on the progressive matrices in university students: a meta-analysis. *British Journal of Psychology*, 96, 505-524.
- Jablonka, E., & Lamb, M. J. (2002). The changing concept of epigenetics. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 981, 82-96.

- Jacobson, K. C., & Rowe, D. C. (1999). Genetic and environmental influences on the relationships between family connectedness, school connectedness, and adolescent depressed mood: Sex differences. *Developmental Psychology*, 325, 926-939.
- James, W. (1983). *The principles of psychology* (Vol. 1 & 2). Cambridge, MA: Harvard University Press. (Original erschienen 1890).
- Johnston, T. D., & Edwards, L. (2002). Genes, interactions, and the development of behavior. *Psychological Review*, 109, 26-34.
- Kaplan, H. S., & Gangestad, S. W. (2005). Life history theory and evolutionary psychology. In D. M. Buss (Ed.), *The handbook of evolutionary psychology* (pp. 68-95). Hoboken, NJ: Wiley.
- Knußmann, R. (1996). *Vergleichende Biologie des Menschen: Lehrbuch der Anthropologie und Verhaltensgenetik* (2. Aufl.). Stuttgart: Fischer.
- Lee, P. C., & Johnson, J. A. (1992). Sex differences in alliances, and the acquisition and maintenance of dominance status among immature primates. In A. H. Harcourt & F. B. M. de Waal. (Eds.), *Coalitions and alliances in humans and other animals* (pp. 391-414). New York, NY: Oxford University Press.
- Lorenz, K. (1973). *Die Rückseite des Spiegels*. München: Piper.
- Lynch, M., & Walsh, B. (1998). *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Maccoby, E. E. (1990). Gender and relationships: a developmental account. *American Psychologist*, 45, 513-520.
- Maccoby, E. E. (1998). *The two sexes. Growing up apart, coming together*. Cambridge, MA: The Belknap Press of Harvard University Press. (dt.: *Psychologie der Geschlechter*. Stuttgart: Klett-Cotta, 2000).
- Mascie-Taylor, C. G. N. (1995). Human assortative mating: evidence and genetic implication. In A. J. Boyce & V. Reynolds (Eds.), *Human populations. Diversity and adaptations* (pp. 86-105). Oxford, UK: Oxford University Press.
- McDougall, W. (1960): *An introduction to social psychology* (31st ed.). London: Methuen. (Original erschienen 1908; dt.: *Grundlagen einer Sozialpsychologie*. Jena: Gustav Fischer, 1928).
- McElreath, R., & Strimling, P. (in press). When natural selection favors learning from parents. *Current Anthropology*.
- Mealey, L. (1995). The sociobiology of sociopathy: An integrated evolutionary model. *Behavioral and Brain Sciences*, 18, 523-599.
- Mealey, L. (2001). Kinship: The tie that binds (disciplines). In H. R. Holcomb, III (Ed.), *Conceptual challenges in evolutionary psychology: Innovative research strategies* (pp. 19-38). Dordrecht, Netherlands: Kluwer.
- Miller, G. (2000). *The mating mind. How sexual choice shaped the evolution of human nature*. New York, NY: Doubleday. (dt.: *Die sexuelle Evolution: Partnerwahl und die Entstehung des menschlichen Geistes*. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag, 2001)
- Miszalok, V. (2004). *Lernen und Gedächtnis*. Elektronische Ressource der Technischen Fachhochschule Berlin. Gelesen 6.2.2008 unter: http://www.miszalok.de/Lectures/L15_LearningMemory/LearningMemory_deutsch.htm
- Moffitt, T. E., Belsky, J. & Silva, P. A. (1992). Childhood experience and the onset of menarche: A test of a sociobiological model. *Child Development*, 63, 47-58.
- Molenaar, P. C. M., Boomsma, D. I., & Dolan, C. V. (1993). A third source of developmental differences. *Behavior Genetics*, 23, 519-524.
- Nettle, D. (2006). The evolution of personality variation in humans and other animals. *American Psychologist*, 61, 622-631.
- New, J., Krasnow, M. M., Truxaw, D., & Gaulin, S. J. C. (2007). Spatial adaptations for plant foraging: women excel and calories count. *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 2679-2684.

- Neyer, F. J., & Lang, F. R. (2003). Blood is thicker than water: Kinship orientation across adulthood. *Journal of Personality and Social Psychology, 84*, 310-321.
- Nowell, A., & Hedges, L. V. (1998). Trends in gender differences in academic achievement from 1960 to 1994: an analysis of differences in mean, variance, and extreme scores. *Sex Roles, 39*, 21-43.
- Penke, L., Dennissen, J. J. A., & Miller, G. F. (2007) The evolutionary genetics of personality. *European Journal of Personality, 21*, 549-587.
- Pinker, S. (1994). *The language instinct. How the mind creates language*. New York, NY: William Morrow and Company. (dt.: Der Sprachinstinkt. Wie der Geist die Sprache bildet. München: Kindler, 1996.)
- Pinker, S. (1997). *How the mind works*. New York, NY: W. W. Norton & Company. (dt.: Wie das Denken im Kopf entsteht. München: Kindler, 1998).
- Pinker, S. (2002). *The blank slate: the modern denial of human nature*. New York, NY: Penguin Putnam Inc. (dt.: Das unbeschriebene Blatt. Die moderne Leugnung der menschlichen Natur. Berlin: Berlin Verlag, 2003.)
- Plomin, R., DeFries, J. C., & McClearn, G. E. (1990). *Behavioral genetics* (2nd ed.). New York, NY: W. H. Freeman.
- Plomin, R., DeFries, J. C., McClearn, G. E., & McGuffin, P. (2001). *Behavioral genetics* (4th ed.). New York, NY: Worth Publishers.
- Plomin, R., DeFries, J. C., McClearn, G. E., & Rutter, M. (1997). *Behavioral genetics* (3rd ed.). New York, NY: W. H. Freeman. (dt.: Gene, Umwelt und Verhalten. Bern: Huber, 1999).
- Prescott, C. A., Aggen, S. H., & Kendler, K. S. (1999). Sex differences in the sources of genetic liability to alcohol abuse and dependence in a population-based sample of U.S. twins. *Alcoholism: Clinical and Experimental Research, 23*, 1136-1144.
- Ridley, M. (2003). *Nature via nurture. Genes, experience, and what makes us human*. New York, NY: HarperCollinsPublishers.
- Rowe, D. C. (1994). *The limits of family influence. Genes, experience, and behavior*. New York, NY: Guilford Press. (dt.: Genetik und Sozialisation. Die Grenzen der Erziehung. Weinheim: Psychologie Verlags Union, 1997)
- Rowe, D. C., Jacobson, K. C., & van den Oord, E. J. (1999). Genetic and environmental influences on vocabulary IQ: parental education level as moderator. *Child Development, 70*, 1151-1162.
- Rowe, D. C., Rodgers, J. L., & Meseck-Bushey, S. (1992). Sibling delinquency and the family environment: shared and unshared influences. *Child Development, 63*, 1-19.
- Salmon, C. A., & Daly, M. (1996). On the importance of kin relations to Canadian women and men. *Ethology and Sociobiology, 17*, 289-297.
- Scarr, S. (1995). Psychology will be truly evolutionary when behavior genetics is included. *Psychological Inquiry, 6*, 68-71.
- Segal, N. L. (1993). Twin, sibling, and adoption methods. Tests of evolutionary hypotheses. *American Psychologist, 48*, 943-956.
- Segal, N. L. (1997). Twin research perspectives on human development. In N. L. Segal, G. E. Weisfeld, & C. C. Weisfeld (Eds.), *Uniting psychology and biology: integrative perspectives on human development* (pp. 145-173). Washington, DC: American Psychological Association.
- Segal, N. L., & Hill, E. M. (1995). Developmental behaviour genetics and evolutionary psychology: Tying the theoretical and empirical threads. In B. J. Ellis & D. F. Bjorklund (Eds.), *Origins of the social mind: Evolutionary psychology and child development* (pp. 108-136). New York, NY: The Guilford Press.

- Segal, N. L., & MacDonald, K. B. (1998). Behavioral genetics and evolutionary psychology: Unified perspective on personality research. *Human Biology*, *70*, 159-184.
- Segal, N. L., Hershberger, S. L., & Arad, S. (2003). Meeting one's twin: Perceived social closeness and familiarity. *Evolutionary Psychology*, *1*, 70-95.
- Seligman, M. E. P., & Hager, J. L. (Eds.) (1972). *Biological boundaries of learning*. New York, NY: Appleton Century Crofts.
- Silverman, I., & Choi, J. (2005). Locating places. In D. M. Buss (Ed.), *The handbook of evolutionary psychology* (pp. 177-199). Hoboken, NJ: John Wiley & Sons, Inc.
- Sperlich, D. (1988). *Populationsgenetik* (2. Aufl.). Stuttgart: Gustav Fischer.
- Spuhler, J. N. (1968). Assortative mating with respect to physical characteristics. *Eugenics Quarterly*, *15*, 128-140.
- Stearns, S. C., & Hoekstra, R. F. (2005). *Evolution: an introduction* (2nd ed.). Oxford, UK: Oxford University Press.
- Stice, E., Presnell, K., & Bearman, S. K. (2001). Relation of early menarche to depression, eating disorders, substance abuse, and comorbid psychopathology among adolescent girls. *Developmental Psychology*, *37*, 608-19.
- 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.
- Tooby, J., & Cosmides, L. (1992). The psychological foundations of culture. In J. H. Barkow, L. Cosmides & J. Tooby (Eds.), *The adapted mind* (pp. 19-136). New York, NY: Oxford University Press.
- Tooby, J., & Cosmides, L. (2005). Conceptual foundations of evolutionary psychology. In D. M. Buss (Ed.), *The handbook of evolutionary psychology* (pp. 1-67). Hoboken, NJ: John Wiley & Sons, Inc.
- Trivers, R. L. (1974). Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, *14*, 249-264.
- Troll, L. E. (1987). Gender differences in cross-generation networks. *Sex Roles*, *17*, 751-766.
- Turkheimer, E. (2000). Three laws of behaviour genetics and what they mean. *Current Directions in Psychological Science*, *5*, 160-164.
- Turkheimer, E., & Waldron, M. (2000). Nonshared environment: a theoretical, methodological, and quantitative review. *Psychological Bulletin*, *126*, 78-108.
- Waller, N. G., & Shaver, P. R. (1994): The importance of nongenetic influences on romantic love styles: A twin-family study. *Psychological Science*, *5*, 268-274.
- Wenger, M. (1989). Work, play, and social relationships among children in a Giriama community. In D. Belle (Ed.), *Children's social networks and social supports* (pp. 91-115). New York, NY: Wiley.
- Williams, G. C. (1966). *Adaptation and natural selection: A critique of some current evolutionary thought*. Princeton, NJ: Princeton University Press.