

Biosozialverhalten am Übergang Tier - Mensch⁺

Bisocial behaviour with respect to human evolution

Günter Tembrock*

Abstract

The origin of animal societies is found in two types of intraspecific cooperation: the mating system and the breeding system. In both systems interaction leads to individual recognition of partner(s). The functional context of these two systems is temporally limited. The first step to a new quality of societies was an increase in the duration of social bonding. The main steps of evolution of social behaviour may be reflected by the following classification:

1. Solitary species; no cooperation (except mating pairs).
2. Simple "societies" with communication and cooperation.
 - 2.1. Subsocial groups: social behaviour only restricted to parental care.
 - 2.2. Semisocial groups: cooperation with mutual benefit of the cooperators.
3. Complex societies: altruistic behaviour may be highly developed; a well-defined "division of labour" among the group members.
 - 3.1. Invertebrate societies with impersonal social organization; the relationships will be rigidly established on the basis of caste.
 - 3.2. Vertebrate societies; members recognize each other as specific individuals, they often structure their interpersonal relations through dominance hierarchies.

The primate societies have reached a high degree of differentiation. They have unusually varied and diverse ways of expressing themselves socially. They have evolved into many species of unusually complex societies. This is the basis for human social evolution.

Key words: Primates, social behaviour, human evolution

Wir gehen davon aus, daß die Selektion an zwei Ebenen ansetzt, die als *endogenetisch* und *exogenetisch* (King & West 1987) bezeichnet werden. Die den Verhaltensprogrammen zugrundeliegenden Informationen werden über die Generationsfolge im ersten Falle biogenetisch (an Gene gebunden) weitergegeben, im zweiten Falle dagegen tradigenetisch und damit an kommunikativ transferierte Informationen gebunden. Beide Mechanismen können in komplexer Form miteinander verknüpft sein, wie etwa im Falle des Erwerbes der Muttersprache beim Menschen. Damit soll zugleich angedeutet sein, daß diese Kennzeichnung nicht den "geschlossenen" und "offenen" Program-

men (Mayr 1963) gleichzusetzen ist. Beide Mechanismen realisieren "Vererbung", doch mit prinzipiell verschiedenen Wegen der Informationsübertragung. Die endogenetische Informationsübertragung verläuft diachron, die exogenetische dagegen synchron zwischen Sender und Empfänger. Durch genetische Vorgaben kann aber auch im zweiten Falle die Realisation ontogenetisch zeitversetzt sein. Die Muttersprache muß bereits gehört werden, bevor sie im Sprechen realisiert wird; entscheidend ist aber, daß bei dieser Form des Informationstransfers (also zwischen Mutter und Kind) Wechselwirkungen möglich sind, was bei der diachronen genetischen Informationswei-

* Paper presented at the 1988 Wittenberg Conference.

* Prof. (emer.) Dr.Dr.h.c.mult. Günter Tembrock, Institut für Verhaltensbiologie und Zoologie der Humboldt-Universität zu Berlin, Invalidenstraße 43, D-10115 Berlin, Germany

tergabe nicht gegeben ist. Auf diesem Hintergrund wird das Phänomen "Evolution" als Entwicklungsprozeß angesprochen, dem im Kontext des Verhaltens drei Ebenen zuzuordnen sind:

1. Ebene: Aktualgenese; Entstehen, Vollzug und Beendigung eines aktuellen Verhaltens.
2. Ebene: Ontogenese: Zyklen von Aktualgenesen im Verlauf der gesamten individuellen Existenz.
3. Ebene: Phylogenetische Zyklen aufeinanderfolgender Ontogenesen.

Phylogenetische Zyklen setzt damit Aktualgenesen und Ontogenesen voraus und nimmt zugleich auf ihre Verhaltensform Einfluß. Verhalten kann unter diesen Voraussetzungen als *organismische Interaktion mit der Umwelt auf der Grundlage eines Informationswechsels zur Optimierung der Entwicklung* definiert werden. Dabei wird gewöhnlich von Fitneßkriterien ausgegangen, von denen drei unmittelbar auf die Aktualgenesen und die Ontogenese eines Individuums Einfluß nehmen:

- individuelle Fitneß,
- ökologische Fitneß,
- (bio)soziale Fitneß (Reproduktion einschließend).

Sie alle konstituieren die *Gesamtfitneß* (inklusive Fitneß), definiert über den Beitrag des Individuums zum Durchsatz seiner Gene in der Generationsfolge innerhalb einer Population. Daraus lassen sich einige Folgerungen zur *Phylogenetische sozialer Systeme* ableiten (Markl 1987). Sie stellen eine Ökonomisierung von Lebensvorgängen dar und basieren auf einem kooperativen System von wenigstens zwei Individuen, wobei vermutlich die *Symbiose* den Ausgangspunkt liefert hat. Entscheidende Voraussetzung für höhere (eubiosoziale) Systeme bei Tieren sind:

- das Paarungssystem,
- das Brutpflegesystem.

Bei beiden ist primär der funktionelle Kontext zeitlich begrenzt. Daher vollzieht sich im ersten Schritt einer Erweiterung der Kooperation eine zeitliche Ausdehnung ihrer Interaktionen über den konkreten Funktionalbereich hinaus. Beim Menschen hat Beach (1976) im sexuellen Zusammenhang beide Formen als "Liaison" (nur sexuell motiviert) und "mateship" (Paarbildung) unterschieden. Evolutive Stufen der Bildung sozialer Systeme können wie folgt umschrieben werden:

1. Einzeln lebende Individuen ohne Kooperation (gegebenenfalls Verhalten im Dienst der Genenübertragung);
2. Einfache Gesellungen mit Kommunikation und Kooperation;

- 2.1. *Subsoziale Gruppierungen*, bei denen das Sozialverhalten auf Brutpflege beschränkt ist;
- 2.2. *Semisoziale Gruppierungen*, bei denen die Kooperationspartner zu wechselseitigem Nutzen kooperieren;
3. Komplexe *eubiosoziale Einheiten* mit hoch entwickeltem Beistandsverhalten und "Rollenverteilung" (Verteilung von Verhaltensfunktionen);
- 3.1. "Wirbellose": Anonyme soziale Organisation, die Beziehungen sind durch "Kästen" (Morphotypen) vorgegeben. In bezug auf diese besteht K-Selektion (wenige Typen, hohe Qualität), in bezug auf die Individuen ist r-Selektion gegeben, die Quantität ist funktionell wichtiger (hohe Verluste sind vorgesehen, die sich reproduzierenden Individuen ausgenommen, doch auch sie werden meist in großer Anzahl erzeugt);
- 3.2. Wirbeltiere: Bei den eubiosozialen Einheiten kennen sich die Angehörigen individuell (nicht-anonyme Gruppen), häufig verbinden sich damit hierarchisch strukturierte Sozialformen; es überwiegt die K-Selektion: Wenige Nachkommen, in die viel Brutpflege investiert wird.

Für die Evolution solcher Formen der Kooperation zwischen Artgenossen zeichnen sich zwei Grundprinzipien ab:

1. Mutualismus als innerartliche Form der Kooperation (Symbiose):
 - 1.1 Simultane Formen der Kooperation:
 - sexuelle Fortpflanzung,
 - Brutpflege,
 - "schützende Gemeinschaft",
 - Aufbau eines Informationspools, Ausbreitung von Nachrichten.
 - 1.2. Sukzessive Kooperation:
 - "reziprokes Beistandsverhalten" ("Altruismus"),
 - "tit-for-tat-Strategien" ("wie du mir, so ich dir").
2. Abstammungsverwandschaft (Hamilton 1964):
 - Begünstigung von Kopien eigener Erbanlagen,
 - Erfolg in der Gesamtvermehrung (inklusive Fitneß).

Für solche hier umrissenen Evolutionslinien sind einige Verhaltengemeinschaften Voraussetzung, die mit ihnen herausgebildet werden mußten: Die Partnerauslese über (1) Erkennen, (2) Unterscheiden und (3) Auswählen, die partnerspezifische Alternativentscheidung über Kooperation ("ja" - "nein"), das Erkennen von Verwandten (kin selection) etwa zur Risiko-Minderung, aber auch bei Inzesttabus: ein Trend zur Exklusivität der Gruppen innerhalb der Art wird deutlich und evolutiv wirksam, was auch als "Pseudo-Speziation" bezeichnet wird. Es besteht Grund zu der An-

nahme, daß beim Menschen hier eine Wurzel für die Evolution der Sprache zu suchen ist, die der Verwandtschaftsidentifikation und - davon abgeleitet - auch der Gruppenexklusivität dient. Sie fördert damit eine singuläre Entfaltung (Diskontinuität!) der Informationsverarbeitung in sozialen Systemen, sowohl in bezug auf Quantität, Qualität, Geschwindigkeit des Transfers, als auch

durch Effizienz und Reichtum des überindividuellen Informationspools. Dabei war der oben bereits vorgestellte exogene Vererbungsprozeß notwendige Voraussetzung. Zudem wächst in diesem Kontext das Möglichkeitsfeld für Innovationen. Damit kann dieser Evolutionstrend im Sinne der Herausbildung "sozialkognitiver" Systeme (Markl 1987) interpretiert werden.

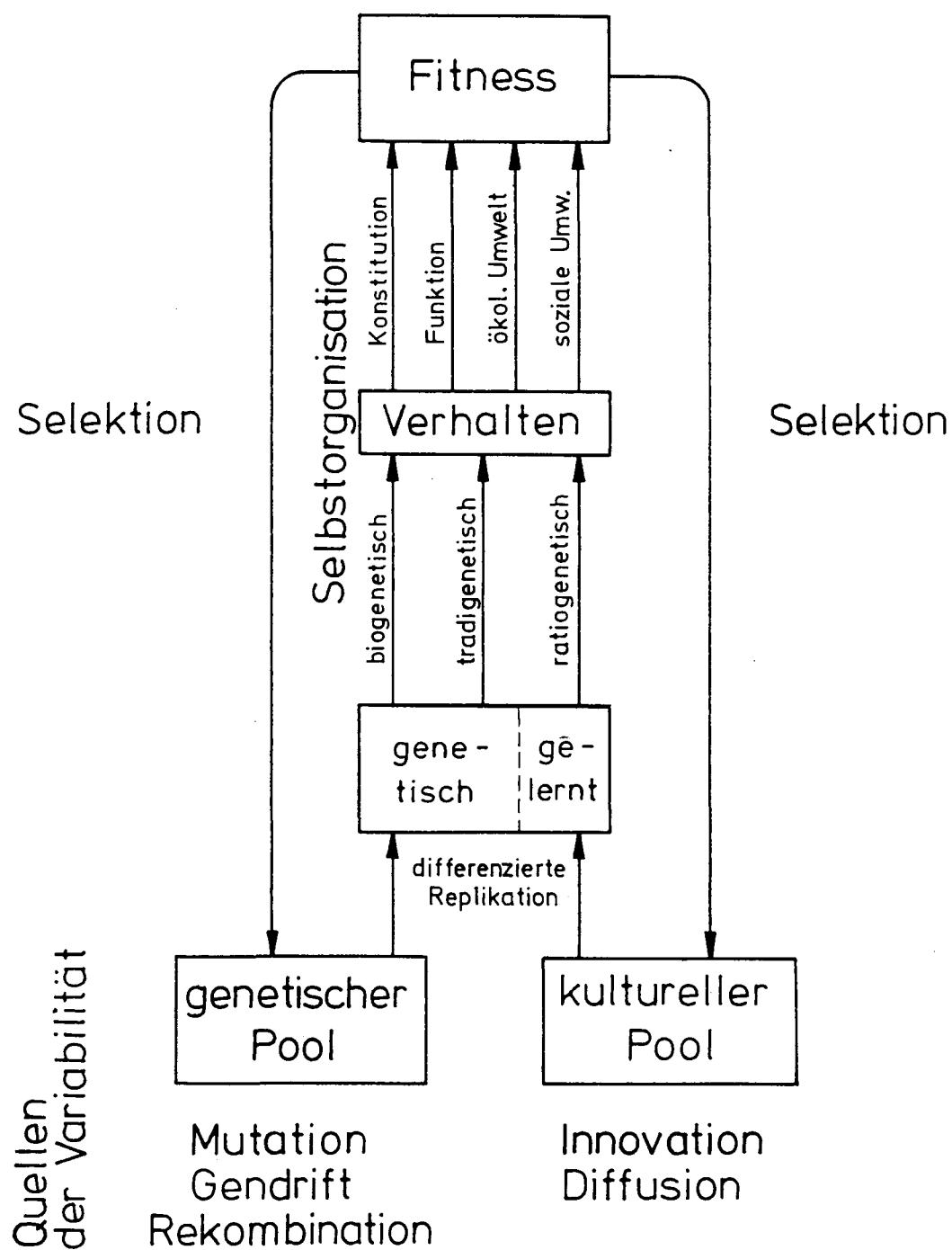


Abb. 1. Schematische Darstellung wesentlicher Voraussetzungen der Entwicklungsdynamik menschlichen Verhaltens zur Realisierung von Aktualgenesen, der Ontogenese sowie der Phylogenetese.

Das evolutive Vorfeld des Menschen kann in bezug auf die Sozialstrukturen nur mittelbar über die rezenten Primaten in Grenzen rekonstruiert werden. Hier haben sich in den letzten Jahren die Kenntnisse vor allem durch umfassende Freilandstudien entscheidend erweitert (Smuts et al. 1986). Eine wesentliche Voraussetzung ist nach der obigen Ableitung das Sozialverhalten. Eine vergleichende Betrachtung (Passingham 1982) erlaubt die Setzung einiger Akzente:

1. Beim Menschen finden sich in allen Gesellschaften Tendenzen zur Eheschließung, wobei diese zumeist auf Lebenszeit angelegt ist. Dieses Eheprinzip kann auf drei Wegen modifiziert werden:

- Eheschließung,
- sukzessiver Partnerwechsel,
- Polygamie (gewöhnlich als Polygynie) - nach Murdock (1967) tritt Polygynie bei etwa der Hälfte aller Gesellschaften als Eheform auf.

2. Bei der menschlichen Paarbindung ist im Vergleich zu anderen Primaten der väterliche Anteil an der Förderung der Nachkommen ungleich größer. Dennoch gibt es auch bei Primatenmännchen zahlreiche Besonderheiten, wie intensives Sorgeverhalten, Adoptionen, Toleranz, Nutzung, Mißbrauch und auch Infantizid.

Nur bei wenigen Primaten tritt Monogamie auf, unter den nächsten Verwandten des Menschen sind dies nur die Gibbons, bei denen entsprechend auch kein Sexualdimorphismus der Körpermasse besteht.

3. Beim Gorilla sind Langzeitbindungen zwischen einem Silberückenmann und einer Weibchengruppe nachgewiesen. Beim Mantelpavian gibt es ähnliche Befunde.

4. Das Multi-Männchen-Sozialsystem der Primaten ist für den Menschen untypisch. Aus den Primatenstudien lassen sich nur schwer Bedingungen ableiten, die zum Verständnis der für den Menschen typischen Paarbildung in ihrem Anpassungswert beitragen. Allerdings scheinen die noch unzureichend erforschten Sozialstrukturen der Zwergschimpansen einige Elemente zu enthalten, die unsere Einsicht vertiefen könnten. Man sollte hier daran erinnern, daß etwa 92 Prozent aller Vogelarten in Monogamie leben. Dies könnte den Analogschluß erlauben, daß beim Menschen der verstärkte Anteil der männlichen Individuen an der Sorge um die Nachkommenschaft in der Anzahl der Kinder, die - wenn auch altersverschieden - gleichzeitiger Zuwendung bedürfen, gesehen wer-

den könnte. Das hängt auch mit der im Vergleich zu anderen Primaten relativen "frühen" Geburt zusammen, die sich mit einer Verlängerung der Pflegephase verbindet.

5. Beim Menschen gibt es sexuelle Interaktionen über das ganze Jahr hinweg und es fehlen äußerlich erkennbare Zeichen für die Ovulation. Nach Beach (1976) unterscheidet sich das Sexualverhalten des Menschen von dem der Primaten im gleichen Grad wie seine Kommunikation.

An diese Leitgedanken seien noch einige weitere Anmerkungen zur Kennzeichnung sozialer Interaktionen bei Primaten angeschlossen. Weibchen monogamer Arten zeigen kaum morphologische Indikatoren für Rezeptivität und haben auch eine größere Flexibilität im "Timing", was mit dem Trend zur Monogamie beim Menschen, trotz noch bestehendem deutlichem Sexualdimorphismus hier ebenfalls gegeben ist. Bei Viel-Männchen-Gruppen zeigen die Weibchen ein differenziertes Verhalten und - wenn auch artlich sehr unterschiedlich - deutliche Indikationen des sexuellen Status. Der soziale Rang der Männchen korreliert oft mit der Paarungsaktivität, wobei zusätzlich auch soziale Koalitionen zur Sicherung der sexuellen Aktivität auftreten können. Dabei werden verschiedene Taktiken in Verbindung mit Alter, Rang und den demographischen Bedingungen eingesetzt. Im allgemeinen wählen die Weibchen mehr direkt ihre Sexualpartner aus, manchmal auch indirekt durch Wahl der Gruppe, der sie sich anschließen. Dabei lassen sich bei höheren Primaten vielfach starke individuelle Präferenzen nachweisen, über deren Verhaltensgrundlagen noch wenig bekannt ist. Beim Gorilla sind Allianzen zwischen Weibchen aufgrund ihrer Verwandtschaft weniger bedeutsam als bei Makaken und Pavianen. Dennoch kommen auch bei ihnen Allianzen vor. Durch Auswanderung wird eine Paarung mit dem Vater verhindert. Die Gruppengröße erweist sich als ein Faktor, der über Emigrationen von Weibchen mit entscheidet, aber auch über Zuwanderungen. Beim Gorilla, von dem hier die Rede ist, wählen gewöhnlich nahe verwandte Weibchen dasselbe Männchen als Sexualpartner. Es können auch Langzeitbindungen auftreten. Die Verwandtenattraktion entscheidet bei Weibchen ab deren Zeitdauer und möglichen Transfer in anderen Gruppen.

Der Verwandtschaftsgrad wirkt sich auf die Intensität zahlreicher sozialer Interaktionen bei Primaten aus, dazu gehören:

- wechselseitige Körperpflege (mutuelles Grooming),
- Hilfe bei agonistischen Auseinandersetzungen,
- Stellung in der sozialen Hierarchie,
- Partnerwahl,
- Ontogenese des Sozialverhaltens.

Anscheinend liefert die enge Bindung während der frühen postnatalen Ontogenese entscheidende Voraussetzungen für das Erkennen des Verwandtschaftsgrades.

Für die Mutter-Kind-Beziehungen lassen sich zahlreiche auch innerartliche Unterschiede nachweisen, die vor allem durch den sozialen Rang der Mutter und ihr Alter bestimmt werden. Der Zeitverlauf der kindlichen Entwicklung wird evolutiv durch zwei Bedingungen stark beeinflußt: (1) die künftige Reproduktion der Mutter und (2) die Überlebenschance des Kindes. Verhaltensinterferenzen zwischen Mutter und Kind resultieren vor allem aus der Entwicklung der unabhängigen Nahrungsaufnahme und Lokomotion des Kindes. Bei allen höheren Primaten besteht jedoch eine längere Kontaktphase zwischen beiden nach der Säugeperiode, die für die Ontogenese der sozialen Kompetenzen des Kindes sehr wesentlich ist. Dabei haben Interaktionen mit anderen Verwandten der Mutter einen hohen Stellenwert:

- Grooming,
- Spielverhalten (Sozialspiele),
- Schutz,
- Transport bei größerem Ortswechsel.

Das Spielverhalten heranwachsender Primatenkinder zeigt einen deutlichen Sexualdimorphismus und ist bei männlichen Nachkommen wesentlich stärker ausgeprägt und länger anhaltend als bei weiblichen Jungtieren. Eine wichtige Quelle dieses Verhaltens ist in der "Freiheit" vom reproduktiven Energieaufwand zu sehen. Im allgemeinen interagiert nur das Geschlecht, das später in der Gruppe verbleibt, häufiger mit nicht-verwandten Individuen. Die weiblichen "Kinder" der Primaten zeigen eine stärkere Zuwendung zu anderen weiblichen Individuen sowie zu Jungen, die kleiner sind als sie selbst. Bei den Hamadryas, Schimpansen und Gorillas, bei denen die Weibchen später die Gruppe verlassen, interagieren sie intensiver mit unmittelbaren Familienangehörigen.

In den Gruppen der Primaten sind Verhaltensweisen der Konkurrenz und der Kooperation in vielfältiger Weise ineinander verwoben, so daß sich nicht selten komplizierte "Sozialstrategien" daraus herleiten lassen. Es gibt bei ihnen subtile

Mechanismen, die den physischen Abstand regulieren, also "affin" (= abstandsvermindernd) oder "diffug" (abstandsvergrößernd) wirken. Nicht selten können, besonders durch Männchen, gefährliche Verletzungen durch Bisse hervorgerufen werden, die Beeinträchtigungen des Verhaltens zur Folge haben. Generell gilt allerdings, daß sich viele Auseinandersetzungen im "Nahfeld" vollziehen, also ohne physischen Kontakt in Gesten und mimische sowie akustische Ausdrucksbewegungen umgesetzt werden. Am Rande sei erwähnt, daß beim Menschen die männlichen Individuen häufiger unter Körperkontakt physisch "kämpfen", während weibliche Individuen stärker mimisch-gestisch-akustische Mittel ("Beschimpfen" = mit Worten "verletzen") einsetzen. Das ist sicher auch der höheren "biologischen Wertigkeit" des weiblichen Körpers zuzuschreiben. In Primatengruppen werden individuelle Bedingungen als "Allianzen" und durch intensive "Körperpflege" manifest. Die Stellung in der sozialen Hierarchie in der Gruppe wird bei Weibchen weitgehend durch den sozialen Status der Mutter vorgegeben, kann sich aber bei Abwandern ändern; bei den männlichen Individuen nehmen auf diese Rangposition Alter, Geschlecht, Kampffähigkeit, Dauer der Gruppenbindung und Anwesenheit von Allianzpartnern Einfluß.

Ganz allgemein gilt aber, daß nicht so sehr Einzelaktionen, als vielmehr die "Ontogenese-Trajektorien", beschrieben über die sozialen Interaktionen des heranwachsenden Individuums, auf die soziale Integration Einfluß haben. Bei Schimpansen können Männchen den Alpha-Status zwischen dem 20.-25. Lebensjahr erreichen, und ihn dann über 10-15 Jahre beibehalten. Wichtige Indizien für die Dominanz sind Körpergröße, physischer Status sowie Individualeigenschaften, darunter die Bereitschaft zur Kooperation mit anderen Männchen. Das Alpha-Männchen adressiert an keinen Gruppenangehörigen seine "Grüße" (pant grunts) und zeigt eine hohe Aggressionsbereitschaft, wobei Erregungsphasen auftreten können, bei denen die Tiere den Eindruck erwecken, als hätten sie etwas von ihrer Selbstkontrolle verloren, was zu Angriffen auf Individuen, beispielsweise Weibchen, führen kann, denen gegenüber nach Abklingen dieser Phase Gesten der "Versöhnung" (Handreichen) gezeigt werden. 80 Prozent aller Kopulationen, die in einer Sozialeinheit der Schimpansen beobachtet werden, vollzieht das Alpha-Männchen. In kleinen Gruppen findet sich

eine lineare Hierarchie der Männchen. Bygott (1979) fand in 15 Männchengruppen vier hierarchische Klassen:

- 1 Alpha-Individuum,
- 3 hochrangige Männchen,
- 6 mittelrangige Männchen,
- 5 tiefrangige Männchen.

Langzeitstudien zeigten, daß bei Schimpansen Allianzen zwischen "Männern" Monate bis Jahre bestehen können.

Es gibt bei Primaten Hinweise darauf, daß visuelle Signale tradiert werden können. Für ihren Einsatz in der Kommunikation lassen sich Motive und Strategien unterscheiden. Sie können den inneren Status anzeigen, aber auch Richtung, Umfang und Qualität äußerer Objekte (Nahrung) bezeichnen. Schimpansen bilden Gruppen von 20-105 Individuen. Sie können sich in Teilgruppen zeitweise differenzieren, die meist eingeschlechtlich sind, oft unter sechs Individuen umfassen und manchmal einige Tage lang bestehen bleiben. Starke Bindungen bestehen zwischen adulten Männchen in Form von Allianzen, sowie zwischen Weibchen und Infantilen; es gibt keine anhaltende

sexuelle Bindung. Ein Trend zur Promiskuität ist erkennbar; das bedeutet "Konkurrenz der Spermen" in den Weibchen, daher liegt ein Selektionsdruck auf Vergrößerung der männlichen Keimdrüsen. Die Kopulation erfolgt stets a tergo, also ventro-dorsal, dauert etwa 7-8 Sekunden und umfaßt im Mittel 8,8 Stöße. Beim *Zwergschimpanse* (Bonobo) umfassen die Gruppen 20-120 Individuen, Teilgruppen bestehen gewöhnlich aus mehr als sechs Tieren und weisen ein Geschlechtsverhältnis von annähernd 1:1 auf. Diese Gruppen sind matri-fokal organisiert und können auch adulte Söhne einschließen, wobei die Mütter Dominanz-Interaktionen fördern. Bei der Paarung gibt es ein stärkeres kommunikatives Vorspiel, das beim Schimpansen weitgehend fehlt. In 26-30 Prozent der beobachteten Kopulationen erfolgten diese ventro-ventral; sie dauern im Mittel 12-15 Sekunden mit 43,8 Stößen. Die Männchen der Bonobos zeigen untereinander nur schwache Bindungen, dagegen gibt es starke heterosexuelle Bindungen erwachsener Tiere, auch die Weibchenbindungen sind stark. Bonobos suchen übrigens mehr Nahrung am Boden als Schimpansen (vgl. Kano 1992).

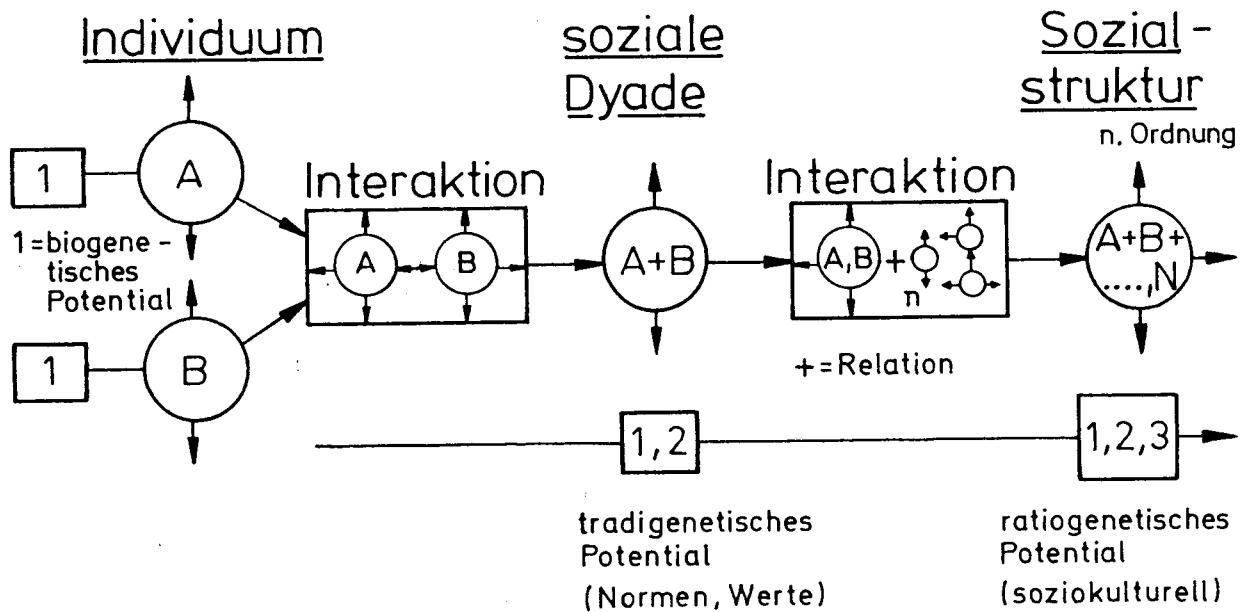


Abb. 2. Entwurf zur Darstellung elementarer Zusammenhänge in der Herausbildung sozialer Strukturen bei Primaten und beim Menschen. Erste Ebene: "Individuum", Abgrenzung gegenüber der Umwelt bei gleichzeitiger Interaktion mit dieser. Daraus leiten sich interindividuelle Interaktionen ab, die zu einer "sozialen Dyade" führen können, die sich als Ganzes gegenüber der Umwelt abgrenzt und mit ihr interagiert (Zunahme der Komplexität durch Selbstähnlichkeit). Durch Interaktionen mit anderen Individuen, z. B. auch eigenen Nachkommen, entstehen Sozialstrukturen höherer Ordnung, die sich wieder als Ganzes gegenüber der Umwelt abgrenzen und mit dieser interagieren. Voraussetzung (1) bilden biogenetische Prozesse, die auch den Artstatus manifestieren sowie die damit verbundenen artspezifischen Verhaltensmuster. Durch Tradigenese können Normen und Werte (Präkultur, Kultur) im Interaktionsprozeß weitergegeben werden. Schließlich entstand beim Menschen ein sozio-kulturell (gesellschaftlich) fundiertes ratiogenetisches Potential bewußter Aneignung von Wissen und Können, das den Sozialstrukturen eine neue Qualität verlieh (Diskontinuität!).

In diesem Beitrag wurde bereits auf die Emigrationen heranwachsender Individuen verwiesen. Während bei den meisten Primatenarten die Männchen die Geburtsgruppe oder deren Areal verlassen, zeichnet sich bei den Menschenaffen ein anderer Trend ab; bei Schimpansen wandern im Normalfall nur die Weibchen ab. Das vollzieht sich gewöhnlich mit Erreichen der Geschlechtsreife. Es wäre interessant, von Soziologen zu erfahren, welches Geschlecht beim Menschen in diesem Alter häufiger die Familie verläßt oder zu verlassen versucht. Aus verhaltensbiologischer Sicht zeichnen sich drei Gründe für dieses Verhalten ab:

- Begrenztheit von Ressourcen (räumlich, zeitlich),
- Vermeiden intrasexueller Konkurrenz,
- Vermeiden von Inzucht.

Im Zusammenhang damit sind auch die artlich sehr unterschiedlichen Tendenzen zu geschlechtsspezifischen Beziehungen zu sehen. Bei den Männchen der Schmalnasen (Catarhini) lassen sich bei Vielmännchengruppen generell kaum Kooperationen zwischen Männchen nachweisen; so wurden beim Japan-Makaken bei 109 Beobachtungen nur viermal Allianzen zwischen Männchen festgestellt. Hier sind die Männchen oft nicht näher miteinander verwandt. Dies ist aber beim roten Guereza der Fall, und hier bestehen kooperative Männchengruppen oft über Jahre hinweg. Beim Gorilla hat man Silberrücken-Männchen kooperierend beobachtet, so weit bekannt, waren es "Vater" und "Sohn", wobei der letztgenannte bei der Jungenaufzucht hilft. Bei Schimpansen tritt wechselseitiges Körperpflegen bei Männchen viermal so häufig auf wie bei Weibchen, und Kommunikation zwischen ihnen ist sogar zwanzigmal häufiger. Neunmal häufiger wurden die "Gruß-Rufreihen" zwischen Männchen beobachtet als zwischen Weibchen, und Männchen teilen auch häufig Fleischnahrung untereinander (vgl. de Waal 1991).

Für die Evolution des Sozialverhalten bei Primaten sind auch zwischenartliche Beziehungen von Interesse. Leben nahe verwandte Arten im selben Gebiet, also sympatrisch, dann erweist sich die größere Art in bezug auf die Nahrung eher als Spezialist, die kleinere eher als Generalist. Dieser

Zusammenhang könnte für den Vergleich der *Australopithecus*-Formen interessant sein, ein Konkurrenzdruck, der in der Humanevolution den Typ der Generalisten bei der Ressourcennutzung gefördert hat. Eine solche Relation besteht auch zwischen Gorilla (Spezialist) und Schimpanse (Generalist). Dagegen lassen die vielfältigen Freilandstudien keine Hinweise erkennen, daß predatorialer Feinddruck (Raubfeinde) einen nennenswerten Einfluß auf die Evolution der Primatensozietäten ausgeübt hat. Demgegenüber zeigen die umfassenden ethökologischen Studien der letzten Jahre, daß bei der Evolution der Primatensozietäten ökologische Faktoren auf verschiedene Trends Einfluß genommen haben:

- Grad der Vergesellschaftung,
- demographische Prozesse,
- interne Struktur der Gruppen,
- Art der sozialen Interaktionen,
- Verteidigungsmöglichkeiten für Nahrungsressourcen, speziell durch Weibchenallianzen,
- periodische demographische Prozesse aufgrund der raumzeitlichen Ressourcenverteilung,
- Gruppengröße und Verteilung der Geschlechter.

Die vorstehenden Umrisse lassen eine Vielfalt von sozialen Phänomenen erkennen, die zum Verständnis der sozialen Evolution des Menschen beitragen können. Dabei wird aber immer deutlicher, wie lückenhaft unsere Kenntnisse beim Menschen selbst gerade in Hinblick auf "soziale Universalien" immer noch sind. Es wäre wohl sinnvoll (im Anschluß an Vogel 1986), drei Wirkungsebenen für die Evolutionsmechanismen beim Menschen zu postulieren:

- die biogenetische Ebene (genetische Informationsübertragung),
- die tradigenetische Ebene (ohne bewußte Reflexion vollzogene Informationsübertragung mittels Tradition),
- die ratiogenetische Ebene (bewußte Übernahme tradierten oder neu entstandenen Wissens und Könnens).

Gezielte Längsschnittstudien zur "biopsychosozialen Einheit Mensch" könnten tiefere Einsichten in die hier angesprochenen Zusammenhänge geben, die aber auch voraussetzen, daß die Primateforschung weiter gefördert wird.

Literatur

- BEACH, F. A., 1976: Sexual activity, proceptivity and receptivity in female mammals. *Horm. Behav.* 7, 105 - 138.
- BYGOTT, J. D., 1979: Agonistic behaviour, dominance, and social structure in wild chimpanzees of the Gombe National Park. In: D. A. Hamburg & E. R. McCown (eds.), *The great apes*, 405 - 427. Menlo Park.
- DE WAAL, F., 1991: *Wilde Diplomaten*. München.
- HAMILTON, W. D., 1964: The genetical evolution of social behavior. *J. Theor. Biol.* 7, 1 - 51.
- KANO, T., 1992: *The last ape*. Stanford.
- KING, A. P. & WEST, M. J., 1957: The experience of experience: an exogenetic program for social competence. In: P. P. G. Bateson & P. H. Klopfer (eds), *Perspectives in ethnology*, vol. 7, 153 - 182.
- MARKL, H., 1987: Soziale Systeme als kognitive Systems. Zur Anpassungsleistung sozialer Organisation bei Tieren. *Rheinisch-Westfälische Akademie der Wissenschaften, Vorträge N* 354, 35 - 71.
- MAYR, E., 1963: *Animal species and evolution*. Cambridge.
- MURDOCK, G.P., 1967: *Ethnographic atlas*. Pittsburgh.
- PASSINGHAM, R. E., 1982: *The humane primate*. Oxford, San Francisco.
- SMUTS, B., CHENEY, D. L. & SEYFARTH, R. M. (eds.), 1986: *Primate societies*. Chicago, London. (Soweit nicht anders vermerkt, sind alle Angaben zum Sozialverhalten der Primaten diesem Sammelband entnommen).
- VOGEL, C., 1986: Von der Natur des Menschen in der Kultur. *Studium Generale. Vorträge zum Thema "Mensch und Tier"*. Bd. III/IV, 23-31 (Tierärztliche Hochschule Hannover).