Zuerst ersch. in : Zeitschrift für Semiotik ; 12 (1990), 4. - S. 307-321

Zur Naturgeschichte der Kultur: Gene und Meme

Juan D. Delius, Universität Konstanz

Summary. The similarities between biological and cultural evolution are investigated. A brief chapter sketches the most important types of processes underlying biological evolution. Observational learning is discussed as the essential basis for cultural evolution. This kind of learning is quite common among animals. A song culture based on observational learning is particularly well developed among birds. Memes, neurally coded memory contents, are, analogous to genes, identified as the fundamental protagonists of cultural evolution. The similarity of memes with genes of symbiont organisms is emphasized. Some of the more striking parallels between biological and cultural evolution are discussed on this basis.

Zusammenfassung. Den Ähnlichkeiten zwischen biologischer und kultureller Evolution wird nachgegangen. In einem kurzen Abriß werden die Prozesse der biologischen Evolution dargestellt. Das Nachahmungslernen wird als die Grundlage der kulturellen Evolution hervorgehoben. Solches Lernen ist auch bei Tieren verbreitet. Insbesondere bei Singvögeln kann von einer auf Nachahmungslernen fußenden Gesangskultur gesprochen werden. In Analogie zu Genen werden Meme, neural kodierte Gedächtnisinhalte, als die fundamentalen Protagonisten der kulturellen Evolution dargestellt. Auf die Ähnlichkeit von Memen mit Genen von Symbionten wird hingewiesen. Auf dieser Grundlage werden auffällige Parallelen zwischen Vorgängen der biologischen und kulturellen Evolution besprochen.

1. Einleitung

Das Wort „Kultur" ist im Deutschen vieldeutig. Für die Zwecke dieses einführenden kurzen Essays[1] ist es notwendig, seine Definition auf das Elementare zu beschränken. Kultur soll hier verstanden werden als das Ensemble der traditionsbestimmten Verhaltensweisen, die einer Population eigen sind. Traditionsbestimmt sind solche Verhaltensweisen, die ein Individuum aufgrund irgendeiner Art von Nachahmungs-, Beobachtungs- oder Instruktionslernen von anderen Individuen übernimmt. Natürlich können auch Sprach- und Schriftäußerungen solches Verhalten sein. Beispiele traditionsbestimmter Handlungen sind das Anbeten eines besonderen Gottes, das Bauen von besonderen Behausungen, das Sprechen eines besonderen Dialektes, das Essen von besonderer Nahrung, das Tragen besonderer Kleidung, das Lesen besonderer Bücher, das Lehren besonderer Gesetze und dergleichen mehr. Die interindividuelle Verhaltensübertragung kann selbstverständlich auch von Medien (z.B. Büchern, Fern-

Konstanzer Online-Publikations-System (KOPS)
URN: http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:352-206044

sehen) vermittelt werden. Ausgeschlossen sind aber Verhaltensweisen, die durch biologische Vererbung übertragen werden (angeborene Verhaltensweisen[2], z.B. Lachen, Weinen) und solche, die allein durch individuelles Lernen zustande kommen (z.B. Nasebohren, Onanieren), es sei denn, letztere werden später von anderen Individuen per Nachahmungslernen übernommen. Ausgeschlossen sind auch sogenannte Kulturgüter oder -gegenstände (z.B. Barockkirchen, Automobile, Spielkarten), die aber natürlich stellvertretend für das kulturelle Verhalten stehen, das sie erzeugt hat oder das sie eventuell auslösen können. Selbst Bücher sind, wenn ihr Inhalt nicht verhaltenswirksam von jemandem aufgenommen wird, nur Spielbälle kulturellen Verhaltens (z.B. Verkauf, Schenken).

Das kulturelle Verhaltensrepertoire, das einer Population zu eigen ist oder war, seien es die Friesen, Yanomami, Azteken, Börsianer, Militärs, Schickimickis oder Rocker, ist unbestritten das Produkt eines historischen Prozesses. Die Urprimaten vor 40 Millionen Jahren, von denen die Menschen abstammen, besaßen mit Sicherheit keine Kultur. Homo habilis, der vor etwa einer Million Jahren lebte, besaß eine sehr rudimentäre Kultur. Erst vor etwa 10 000 Jahren differenzierte und beschleunigte sich die Kulturentwicklung bei einigen Völkern. Das Thema dieses Essays ist die Analogie zwischen der Kulturgeschichte, dem kulturellen Evolutionsprozeß, und der Stammesgeschichte, dem biologischen Evolutionsprozeß. Daß es Ähnlichkeiten zwischen den beiden Vorgängen gibt, ist bereits mehrfach in den letzten 200 Jahren bemerkt worden. Eine genauere Analyse der Analogie hat aber erst in den letzten Jahrzehnten begonnen. Veranlaßt wurde diese Analyse insbesondere durch wesentliche Fortschritte, die die biologische Evolutionstheorie, die vor etwas mehr als einem Jahrhundert von Charles Darwin begründet wurde, in dem gleichen Zeitraum machte. Vor der Darstellung der Parallelen ist es zweckmäßig, die wesentlichen Züge des biologischen Evolutionsprozesses, des zweifelsohne besser verstandenen der beiden, kurz darzustellen. Dies ermöglicht auch, die Entstehung der fundamentalen Voraussetzungen für den kulturellen Evolutionsprozeß zu skizzieren. Dieser bedarf ja ohne Frage als Grundlage geeigneter kulturfähiger Organismen. Die kulturelle Evolution ist prinzipiell der biologischen Evolution nachgeschaltet, sie wurde erst durch diese ermöglicht.

2. Biologische Evolution

Nach allgemeinen Vorstellungen begann der biologische Evolutionsprozeß auf Erden vor etwa 3,5 Milliarden Jahren mit dem zufälligen Aufkommen von Molekülen, oder besser von Molekülsystemen, die zu einer nicht ganz perfekten Selbstvermehrung (Replikation mit gelegentlichen Mutationen) fähig waren. Jede Molekülvariante, die durch diese Vermehrung entstand, aber selbst nicht hinreichend beständig war oder gar nicht mehr replikationsfähig war, entzog sich automatisch dem Spiel. Solche Molekülvarianten, die sich besonders häufig und schnell zu vermehren vermochten, die also mehr Nachkommen hinterließen, konnten über Generationen hinweg weniger effiziente Varianten verdrängen. Dies, weil alle replikationsfähigen Moleküle in Konkurrenz um dieselben Umweltressour-

cen (Energie, Materie) traten, die für die Vermehrung notwendig sind. Nicht alle Varianten waren im Fortbestand und der Vermehrung gleich potent. Einige waren in dieser Hinsicht erfolgreicher als andere (Selektion). In verschiedenen lokalen Umweltbedingungen (Nischen) setzten sich allerdings verschiedene Molekülspezies durch (Artenbildung). Welche am effizientesten in der Ressourcenausnützung war, hing nämlich von den jeweiligen besonderen Bedingungen ab.

Solche replizierenden Moleküle oder Gene, wie sie fortan genannt werden sollen, die es vermochten, sich mit einer Hülle zu umgeben, und die fähig waren, ein Soma zu synthetisieren (Instruktion), waren gegen örtliche und zeitliche Umweltvariationen besser abgesichert. Sie schafften sich mit der Hülle ein milieu intérieur und wurden zu echten Organismen. Genmutanten, die wiederum, etwa durch Instruktion eines Flagellums, die Fähigkeit der Fortbewegung (Mobilität) erlangten, konnten optimale Bedingungen aufsuchen, insbesondere dann, wenn die Bewegungen von ebenfalls instruierten Sinnesorganellen gesteuert wurden. Damit war Verhalten entstanden, dessen Vorteil die Fähigkeit zum gezielten Auffinden von günstigen Umweltbereichen war. Solange diese Organismen in einigermaßen gleichbleibenden Umweltbedingungen lebten, genügten Reaktionen, die genetisch festgelegt auf bestimmte Reize folgten (angeborenes Verhalten). In ökologischen Nischen, die räumlich-zeitlich variabel waren, bestand aber ein Selektionsvorteil für Mutanten, denen es möglich war, die Reiz-Reaktionsverbindungen wechselnd aufgrund vorausgegangener individueller Erfahrung festzulegen. Im einfachsten Falle geschah dies vermittels der Pawlowschen Konditionierung. Reize, die nur durch beständigen zeitlichen oder örtlichen Zusammenhang annäherungs- oder vermeidungsauslösende Bedingungen anzeigen, erhalten bei dieser Art des Lernens selber die Funktion, die geeigneten Handlungen auszulösen.

Der nächste bioevolutionäre Schritt mag das Aufkommen von Mechanismen, die die Thorndikesche Konditionierung ermöglichten, gewesen sein. Durch diese Form des Lernens werden solche Verhaltensvarianten, die erstrebens- oder auch ablehnenswerte Ereignisse herbeiführen, vom Organismus immer häufiger bzw. seltener gezeigt. Solches Lernen führt, wenn es vielfältig genug ist, dazu, daß der Organismus sich im Gedächtnis eine Art symbolische Repräsentation der Umwelt und des Selbst aufbaut. Von der genaueren Natur dieser mentalen (im Gehirn verankerten) Repräsentation wird später noch die Rede sein. Ein weiterer Schritt in der Anpassungsfähigkeit war getan, als Genmutanten auftraten, die es vermochten, diese Repräsentation zur internen Simulation von Handlungsabläufen, in anderen Worten zum Einsichtslernen, zu nutzen. Bei diesem spielen sich die Vorgänge, die zum Lernen führen, nicht in der realen Welt, sondern eben in dem Gedächtnisabbild derselben ab. Ob ein Verhalten zum Erfolg führen könnte oder nicht, kann gewissermaßen im Geiste (d.h. im Gehirn) ausprobiert werden, bevor es in die Tat umgesetzt wird. Solches geistiges Ausprobieren/Umordnen ist aber auch einem elementaren Denken äquivalent.

Die Akkumulation von potentiell verhaltenssteuerndem Wissen im Gedächtnis durch individuelles Lernen ist jedoch ein verhältnismäßig langwieriger Prozeß. Mutationen, die Individuen mit der Fähigkeit ausstatten

konnten, Wissen zu übernehmen, das andere Individuen bereits erworben hatten, besaßen unter gewissen Umständen einen Selektionsvorteil. Das darin implizierte B e o b a c h t u n g s - und Nachahmungslernen war gleichzeitig die wesentliche Grundlage für das Aufkommen von kulturellen Evolutionsprozessen.

3. Nachahmungslernen

Obwohl nicht so allgemein bekannt, ist die Fähigkeit zum Nachahmungslernen bei Wirbeltieren recht weit verbreitet. Einige wenige Beispiele müssen hier als Beleg dafür genügen. Sie sollen auch gleichzeitig die Vielfalt der Nachahmungslernformen dokumentieren. In einem Versuch wurden einige Stadttauben eines Schwarmes gefangen und im Labor darauf dressiert, das Papier, mit dem ihre körnergefüllten Tröge bespannt wurden, zu durchpicken. Sie kehrten, nachdem sie das gelernt hatten und freigelassen worden waren, zu ihrem Schwarm zurück. Das Verhalten ihrer Schwarmkumpanen gegenüber in natürlicher Umgebung angebotenen papierbespannten Futtertrögen wurde anschließend beobachtet. Innerhalb weniger Tage hatten die meisten der zuvor naiven Tauben des Schwarmes das Papierdurchstoßverhalten nachgeahmt. Ein Kontrollschwarm, dem keine kundigen Vorführtauben zur Verfügung standen, hatte im gleichen Zeitraum das Durchstoßverhalten noch nicht entwickelt. Später lernte dann aber auch bei ihnen eine Taube dieses Verhalten individuell. Anschließend verbreitete sich das besagte Verhalten im Kontrollschwarm ähnlich schnell wie im Experimentalschwarm.

Im Labor ist mehrfach demonstriert worden, daß Tauben durch Beobachten schon kundiger Tiere das Bedienen von Futterautomaten deutlich schneller erlernen. Sorgfältige Analysen haben gezeigt, daß das Beobachten mehrere lernförderliche Komponenten vermittelt. Der Nachahmer lernt zunächst einmal, daß es im Automaten überhaupt Futter gibt und wo genau dieses Futter angeboten wird. Er lernt auch, daß auf den Bedienungsschalter ausgerichtetes Handeln Futter produziert. Es ist ebenfalls nachgewiesen worden, daß es z.B. hilfreich ist, wenn sich Modell und Beobachter schon von vorher kennen und wenn beide geeignet motiviert, sprich hungrig sind, und daß es besser ist, wenn das Modell nicht allzu perfekt bei der Lösung der Aufgabe ist. Natürlich handelt es sich bei diesem Nachahmungslernen um eine Abwandlung des Thorndikeschen (instrumentellen) Konditionierens.

Wildaufgewachsene Amseln zeigen gegenüber einer Eule, wie auch gegenüber anderen Raubtieren sogenanntes Haßverhalten: sie umflattern die Eule und geben Alarmlaute von sich. Amseln zeigen andererseits gegenüber einer Plastikflasche normalerweise keine besondere Reaktion. Wird es aber so eingerichtet, daß naive handaufgezogene Amseln es erleben, daß eine Wildamsel anscheinend auf eine solche Flasche haßt (tatsächlich haßt sie auf eine Eule, die die naiven Beobachteramseln nicht sehen können), dann beginnen die Beobachteramseln ebenfalls auf die Flasche zu hassen. Sie behalten auch später (ohne Modellamsel) dieses Verhalten bei und können weiteren naiven Jungamseln als flaschenhassende Vorführer dienen. Der Grundstein einer Flaschenhaßtradition ist

gelegt. Man geht davon aus, daß die Räubererkennung bei Amseln auch in freier Wildbahn wesentlich von Nachahmungslernen bestimmt wird. Bei dieser Art Nachahmungslernen handelt es sich übrigens um eine Abwandlung des Pawlowschen oder klassischen Konditionierens.

Freilebende, wilde Affen in Japan werden in ihren inzwischen sehr beengten Naturreservaten mit ungesäuberten Süßkartoffeln zugefüttert. Jahrelang haben die Tiere die Erdfrüchte so gefressen. Dann begann eine Äffin, die Kartoffeln in Tümpeln zu waschen, bevor sie sie aß. Sie hatte zunächst nur versehentlich Knollen ins Wasser fallen lassen und wieder aufgefischt. Ihre kleine Tochter beobachtete das gewohnheitsmäßige Waschen, das sich daraus entwickelte, und übernahm es. Jüngere Tiere begannen sie und wiederum einander nachzuahmen. Nach einiger Zeit hatte sich die Waschkultur auf beinahe alle Truppenmitglieder ausgebreitet. Dieselbe Truppe beherrscht auch eine Körneraufschwemmtechnik, die sich auf ähnliche Weise durch Nachahmung verbreitet hat. Bei anderen Japanaffentrupps kommen diese besonderen Traditionen nicht vor, obwohl sie ihnen ebenfalls nützlich wären. Offenbar hat bisher noch keines ihrer Mitglieder das adäquate Verhalten entdeckt.

Beim Menschen ist die auffällige Nachahmungsneigung selbst jüngster Babies in mehreren neueren Untersuchungen hervorgehoben worden. Die ausgesprochene Neigung Erwachsener, aktiv und überdeutlich vor Kleinkindern zu agieren, ist wohl auch angeboren. Solches Lehrverhalten ist vereinzelt übrigens auch bei Tieren beschrieben worden. Gut bekannt ist das Spieljagen, das Katzenmütter ihren Jungen mit Mäusen vorführen. Beim Vormenschen haben die genetischen Nachahmungslernveranlagungen sicherlich im Zusammenhang mit Werkzeug- und Waffenherstellung erhebliche Ausweitung erfahren. Am auffallendsten ist jedoch die Rolle des Nachahmens beim Erlernen der Sprache durch das Kleinkind. Das Sprachvermögen wiederum potenziert die Möglichkeiten der interindividuellen Wissensübertragung in ganz bedeutendem Maße. Es ist zu vermuten, daß die Sprachfähigkeit bei Hominiden sich zumindest zum Teil wegen der dadurch erweiterten Möglichkeiten des Instruktionslernens entwickelte. Eine Demonstration, wie man etwa Antilopen zu jagen hat, ist nicht jederzeit ohne weiteres durchführbar. Eine mündliche Anweisung ist da wesentlich einfacher. Die Informationsübertragung vom „Vorführer" zum „Nachahmer" findet hierbei beinahe wie per Gedächtniskurzschluß statt, in einem Kode, der wahrscheinlich dem Speicherkode sehr verwandt ist. Die Wissensinjektion kann räumlich und zeitlich getrennt von der korrespondierenden Handlungsausführung erfolgen. Das spätere Hinzukommen der Schrift hat dann zusätzlich noch die Notwendigkeit eines räumlich-zeitlichen Zusammentreffens von Modell und Beobachter aufgehoben.

4. Kultur bei Tieren

Die Annahme, daß Kultur ein Phänomen sei, das nur bei der menschlichen Spezies vorkomme, ist weit verbreitet. Wie eingangs definiert, gibt es aber Kultur auch bei Tieren. Beispiele haben wir schon im vorausgegangenen Abschnitt andeutungsweise erwähnt. Zugegebenermaßen sind es

sehr rudimentäre Kulturen, kaum mehr als Protokulturen. Bei einer Gruppe von Tieren, den beinahe 4000 Singvogelarten, die die ganze Welt bevölkern, hat aber das Phänomen eine schon komplexere Stufe erreicht. Echte Singvögel (nicht aber die allermeisten anderen Vögel) lernen in der Regel ihren Gesang durch Nachahmung ihrer Eltern. Die Ergebnisse eines Versuches belegen dies gut. Vom Ei an handaufgezogene Gimpel bekamen, kurz nachdem sie flügge wurden, von ihrem Pfleger mehrfach eine einfache Flötenmelodie vorgespielt, die sich deutlich vom normalen Gimpelgesang unterschied. Als die männlichen Tiere ausgewachsen waren, sangen sie diese vom Ziehvater gelernte Melodie. Mehr noch, sie gaben später diesen Kunstgesang an ihre eigenen Nachkommen weiter.

Auffallend ist bei dem eben beschriebenen Gesangsnachahmungslernen, daß in der Zeit, in der die Jungvögel die gehörte Melodie speichern, sie selber noch gar nicht singen können. Erst wenn ihr Stimmapparat Monate später voll entwickelt ist, beginnen sie allmählich einen Gesang zu produzieren, der immer mehr der Vorlage ähnelt. Versuche haben erwiesen, daß der gehörte Gesang zunächst im auditorischen Gedächtnis aufgenommen wird (per Prägungslernen) und daß der Vogel später durch einen Versuch-und-Irrtum-Vorgang lernt, den Klang seiner Vokalisationen dieser Vorlage anzupassen. Für gewöhnlich singen die Weibchen nicht, aber mittels männlicher Hormone können sie dazu gebracht werden. Es zeigt sich, daß sie dann ebenfalls den Gesang produzieren, den sie als Jungvögel gehört haben. Das auditorische Modell, das sie ja offensichtlich gespeichert haben, führt bei den Weibchen normalerweise zur Bevorzugung der entsprechend singenden Männchen. Das Partnerwahlverhalten der Weibchen ist also zumindest teilweise ebenfalls kulturell bestimmt.

Da Jungvögel auch dann, wenn sie im Winter über große Entfernungen abwandern, in der Regel wieder in die unmittelbare Nähe ihres Geburtsortes zurückkehren, bilden sich lokale Dialekte aus. Singammern aus den verschiedenen Bezirken um San Francisco, Kalifornien singen zum Beispiel jeweils deutlich verschieden. Baumläufer in Süddeutschland singen anders als solche in Norddeutschland. Bei manchen Arten ist der kulturell bestimmte Gesang sehr komplex. Ein Individuum einer solchen Art beherrscht etliche hundert Gesangselemente gleichzeitig. Bei mehreren Arten ahmen die einzelnen Vögel nicht nur ihren Vater nach, sondern auch Nachbarn, die sie erst als Erwachsene hören. Bei einigen Singvögeln – in Mitteleuropa ist der Star dafür bekannt – erstreckt sich das Nachahmen auch auf Laute, die Artfremde produzieren.

Man geht davon aus, daß der Ursingvogel, von dem alle heutigen echten Singvögel abstammen und der vor etwa 40 Millionen Jahren lebte, ebenfalls schon einen traditionsbestimmten Gesang besaß. Traditionsbestimmtes Verhalten kommt nur bei einigen modernen Affen vor, nicht aber bei Halbaffen. Die ersten Affen vor etwa 20 Millionen Jahren, die Ahnen der zukünftigen Menschen, mögen bereits nachahmungsgelerntes Verhalten gezeigt haben. Darauf könnten die ersten Hominiden vor etwa 5 Millionen Jahren aufgebaut haben. Auf jeden Fall ist aber die Gesangskultur der Singvögel viel älteren Datums und erstreckt sich auf sehr viele verschiedene Arten.

Außer bei den echten Singvögeln gibt es auch bei anderen Vogelordnungen eine tradierte Stimmgebung. Die Kulturfähigkeit ist demnach bei

den Vögeln aller Wahrscheinlichkeit nach mehrfach im Laufe ihrer Phylogenese „erfunden" worden. Allgemein bekannt ist die Nachahmungsbegabung der Papageien. Einige von ihnen können unter künstlicher menschlicher Obhut auch satzweise sprachliche Äußerungen nachahmen lernen. Neuerdings ist außerdem der wissenschaftliche Nachweis gelungen, daß sie Wörter adäquat zur Beschreibung von Objekten und Tätigkeiten benutzen können und diese Bezeichnungen auch sachgemäß neu kombinieren können, um zum Beispiel den Pfleger zu erwünschten Handlungen zu veranlassen. Die tradierten Vokalisationen der Vögel haben insgesamt viele Ähnlichkeiten mit der ebenfalls tradierten Sprache des Menschen, deren Gebrauch gewissermaßen als Prototyp des kulturellen Verhaltens gilt. Das geht sogar so weit, daß, genau wie die Sprache, der Vogelgesang vorwiegend von der linken Vorderhirnhälfte gesteuert wird.

5. Meme

Gene sind molekulare Informationsträger, die sich, gelegentlich etwas fehlerhaft, replizieren können. Sie sind die maßgeblichen Elemente des biologischen Evolutionsprozesses. Die biologische Evolution ist eine Konsequenz des Spieles, das sich zwangsweise aus dieser fundamentalen Eigenschaft der Gene ergibt. Die Vielfalt der Mikroorganismen, Pflanzen, Tiere und Menschen ist das Produkt dieses selbständigen Prozesses. Angesichts der zentralen Rolle der Gene gebietet die bestehende Analogie zwischen der kulturellen Evolution und der biologischen Evolution dringend die Identifikation eines kulturellen Genäquivalents.

Der Gesang der Vögel bietet sich für solche Überlegungen geradezu an. Es ist experimentell gezeigt worden, daß er besonders in einer Struktur des linken Vorderhirns eingespeichert ist, wie bereits erwähnt. Lädiert man operativ dieses Gebiet, dann können z.B. Kanarienvögel ihren durch Nachahmung gelernten Gesang nicht mehr produzieren. Ein mikroskopischer Vergleich dieses Hirngebietes bei Tieren, die gehalten worden waren, ohne jemals einen Gesang zu Ohr zu bekommen, mit demjenigen von Tieren, die etliche verschiedene Gesänge gehört und auch gelernt hatten, wies deutliche strukturelle Unterschiede nach. Nachahmungslernen, welcher Art auch immer, muß wie andere Formen des Lernens zur Speicherung von Informationen im Gedächtnis, also zu Änderungen im Gehirn führen.

Anderweitige neurobiologische Untersuchungen zeigen, daß Gedächtnisspuren aus Änderungen an ausgewählten Synapsen bestehen. Dies sind punktuelle informationsübertragende Kontaktstellen zwischen Nervenzellen, von denen das menschliche Gehirn z.B. etwa 10^{15} enthält. Sie können durch Lernvorgänge von einer inaktiveren in eine aktivere Form (manchmal vielleicht auch umgekehrt) überführt werden. Verschiedene Gedächtnisinhalte sind als verschiedene Konstellationen von aktivierten Synapsen zu rekonstruieren, die die Konnektivität von Nervenzellverbänden verändern. Man hat berechnet und auch empirisch gezeigt, daß in Netzwerken mit genügend vielen veränderlichen Synapsen, sogenannten assoziativen Netzen, eine Vielfalt von Informationen in hochorganisierter Form effizient gespeichert werden kann. Anders als bei den besser

bekannten Computermemories ist in diesen Speichern die Information nach Inhaltsverwandtschaft angeordnet. Darüber hinaus haben besondere Versionen solcher Assoziationsnetze komplexe Fähigkeiten, z.B. die der Selbstorganisation oder die der Reizkategorisierung.

Die Inhalte einer Kultur, so wie sie am Anfang dieses Essays definiert wurden (Elemente der Grußgebräuche, der Tanzkunst, der Kleidungsmode, des Aberglaubens, der Autotechnik, der Düngepraxis, des Dorfklatsches, der Existenzphilosophie, oder was auch immer) sind als Gedächtnisinhalte, also als Konstellationen aktivierter Synapsen, die das traditionsbestimmte Verhalten der einzelnen Kulturgemeinschaftsmitglieder kodieren, aufzufassen. Diese informationstragenden Strukturen können sich vermehren, wenn auch etwas umständlicher als Gene. Durch die eine oder andere Form von Nachahmungslernen übertragen sie sich von einem Individuum auf mehrere. Genau wie Gene replizieren sie sich nicht immer perfekt: Nachahmungslernen ist naturgemäß fehleranfällig. Neue Kulturinhalte werden zudem laufend durch individuelles Lernen kreiert. Traditionskodierende Synapsenkonstellationen, ab hier „Meme" genannt, mutieren also. Dadurch, daß sie neuronale Konnektivitäten festlegen, sogar etwas direkter als das Gene können, instruieren sie Verhalten.

Nicht alle Meme sind gleich beständig und vermehrungsfähig. Wie noch näher zu erläutern sein wird, unterliegen Memmutanten einer kulturellen Selektion. Neue Traditionen verdrängen alte, manche Gebräuche setzen sich kulturell durch, andere sterben aus. Verschiedene Meme haben offensichtlich verschiedene kulturelle Fitness. Damit sind die wesentlichen Voraussetzungen für ein evolutionäres Spiel gegeben, das dem der biologischen Evolution notwendigerweise ähneln muß.

6. Symbiosen

Der Vergleich zwischen Genen und Memen könnte dennoch als hinkend empfunden werden, weil die Besonderheit besteht, daß Meme für gewöhnlich nur in Gehirnen existieren können, die von Genen instruiert werden. Das ist aber auch bei manchen Genen durchaus der Fall. Gene von Symbionten sind ebenfalls bei Organismen zu Gast, die von anderen Genen synthetisiert werden. Nicht selten bewohnen sie auch insbesondere das Gehirn ihrer Wirte und beeinflussen das Verhalten ihrer Gastgeber. Ein klassisches Beispiel ist das parasitäre Tollwutvirus, das neben den Speicheldrüsen auch das Stammhirn von Hundeartigen infiziert und dort beim Wirt aggressives Verhalten induziert. Der Phänotyp des infizierten Tieres wird ingesamt so beeinflußt, daß es nicht mehr im Dienste seiner eigenen Gene steht, sondern gewissermaßen zum Sklaven der Gene der Viren wird und für deren Vermehrung sorgt.

Ähnlich verhält es sich bei einer Schafsleber-Egelart. Die Eier dieser Symbionten gelangen mit dem Kot des Wirtes ins Freie und infizieren Schnecken, die sich von den Exkrementen ernähren. Die dann schlüpfenden Egellarven dringen in die Schleimdrüsen der Schnecken ein. Der ausgesonderte Schleim wird gerne von Ameisen gefressen, in deren Darm sich dann die Egellarven weiterentwickeln. Einzelne finden aber den Weg in das Gehirn der Ameise und veranlassen diese zu einem ungewöhnlichen

Verhalten. Anstatt wie normal abends zum Nest zurückzukehren, steigen die egelmanipulierten Ameisen an Pflanzenhalmen hoch und beißen sich fest. Sie werden von äsenden Schafen mitgefressen, die sich so mit den Egellarven infizieren. Diese gelangen in die Schafsleber und entwickeln sich dort zu ausgewachsenen, eierlegenden Egeln.

Symbionten können aber außer Parasiten auch Kommensale und Mutualisten sein, abhängig davon, ob sie dem Wirt schaden, für ihn indifferent sind, oder ihm sogar helfen. Ein frappierendes Beispiel für Mutualisten stellen die Mitochondrien dar, die bei höheren Lebewesen regelmäßige, für die Zellatmung verantwortliche Zellbestandteile sind. Sie sind aber unabhängig von den Genen ihrer Wirte sich vermehrende Organismen. Das Zytoplasma der Eizelle infiziert sich schon bei ihrer Entstehung mit Mitochondrien. Spermien enthalten keine Mitochondrien. Alle Zellen eines höheren Organismus sind somit mit mütterlichen Mitochondrien infiziert, auch die Nervenzellen. Diese sind sogar besonders abhängig von der energieliefernden Tätigkeit der Symbionten. Gehäuft kommen sie in den sehr stoffwechselaktiven Synapsen vor, die ja als Memsubstrate hier von Wichtigkeit sind.

Man kann gewisse Gene, die Introns, als Kommensale bezeichnen, da sie in den Genomen der meisten etwas komplexeren Organismen vorkommen, dort aber keine Funktion erfüllen. Sie instruieren keine Proteinsynthese, vermehren sich aber mit den übrigen Genen mit. Sie sind gewissermaßen harmlose Mitläufer, die keinen Schaden anrichten. Geläufiger als Kommensale dürfte den Lesern die Darmflora sein, einige hundert verschiedene Mikroorganismenarten, die in riesigen Zahlen regelmäßig beim Menschen vorkommen, ohne daß sie ihm normalerweise wesentlich nutzen oder schaden.

Für unsere Zwecke ist, wie schon bemerkt, wichtig, daß Gene ähnlich wie Meme regelmäßig als Gäste bei Organismen auftreten, die andere Gene synthetisiert haben. Wichtig ist ebenfalls, daß sich Gäste und Wirte, zumindest teilweise, unabhängig voneinander entwickeln. Obwohl sie in natura verwoben sind, ist es konzeptuell dienlich, penibel zwischen der Darwinschen Fitness der Wirte und der der Symbionten zu unterscheiden. Am deutlichsten wird das am sogenannten evolutionären „Wettrüsten", das bei Parasiten und deren Wirten abläuft. Letztere perfektionieren im Zuge ihrer Anpassung laufend die Abwehr gegen erstere, diese steigern wiederum im Interesse ihres Fortkommens ständig ihre Infektiosität. Parasiten riskieren andererseits, wenn sie ihre Virulenz extrem steigern, daß sie ihre Wirte und damit sich selbst ausrotten. Es kommt somit zu einem doppelten Selektionsdruck dahingehend, daß die Parasiten sich zu Kommensalen, ja sogar zu Mutualisten wandeln. Davon, daß das dennoch keine zwingende Entwicklung sein muß, zeugt allerdings die Vielzahl der real existierenden Parasiten.

7. Meme als Symbionten

Meme können, in Anlehnung an die obigen Ausführungen, als Analoga zu symbiotischen Genen aufgefaßt werden, die die Gehirne ihrer Gastgeber infizieren[3] und deren Verhalten beeinflussen. Sind nun Meme im

Rahmen dieser Analogie im Einzelfall Mutualisten, Kommensale oder Parasiten? In anderen Worten, tragen sie zu der Fitness der Gene ihrer Wirte bei, sind sie in dieser Hinsicht neutral oder beeinträchtigen sie sogar deren Überleben und Vermehrung? Genauer gesagt, muß zwischen der Fitness der Gene und der Fitness der Meme unterschieden werden – unter Beachtung der Tatsache, daß sie gegensinnig aufeinander wirken könnten.

In den frühesten Stadien der Kultur, als das Nachahmungslernen sich gerade erst entwickelte, müssen Meme gezwungenermaßen Mutualisten gewesen sein. Selektionsdruck für Nachahmungslernfähigkeiten, also für Genmutanten, die es vermochten, in den Gehirnen der relevanten Tiere Nischen (durch Nachahmungslernen auffüllbare Gedächtnisnetzwerke) für Meme zu installieren, kann nur dann wirksam geworden sein, wenn das Verhalten, das die Meme schließlich instruierten, tatsächliche Vermehrungsvorteile für die relevanten Genvarianten brachte. Diese Sachlage trifft sicher für das traditionelle Kartoffelwaschen der Japanaffen oder die kulturelle Werkzeugherstellung der Vormenschen zu. Die entsprechenden Meme sind hier gewissermaßen Diener, die im Auftrag der Gene wirken. Da Genome von der Mehrung solcher servilen Meme Vorteile haben, sollten sich die organischen Fähigkeiten zum Nachahmungslernen im Laufe der Zeit erweitern. Wenn das nicht bei allen höheren Tierarten geschehen ist, dann deswegen, weil auch Fitnesskosten entstehen, nämlich diejenigen, die mit einem größeren Hirn verbunden sind. Mehr Meme brauchen mehr synaptischen Raum. Größere Hirne müssen ernährt werden, bedeuten zusätzliches Gewicht, erschweren die Fortbewegung.

Da Gene das Habitat für Meme schaffen, sollten sie auch fähig sein, die Qualität dieser Symbionten in dem Sinne zu überprüfen, daß sie genfitness-steigernd sein sollten. Derartige angeborene Memzensurmechanismen gibt es zweifelsohne. Teilweise wirken so dieselben Prozesse, die sicherstellen, daß das beim individuellen Lernen entstehende Wissen biologisch adaptiv ist. Ein verhältnismäßig einfacher Mechanismus besteht darin, daß solche Reize, die im Laufe der Artgeschichte konsistent Fitnessgewinne (z.B. Wasser bei Durst, Futter bei Hunger, Sexualpartner in Paarungsbereitschaft) oder Fitnessverluste (z.B. Übelkeit, Schmerz, Feind) signalisiert haben, vom Wahrnehmungsapparat der jeweiligen Art mit einem besonderen Etikett versehen werden, das sie zum angeborenen appetitiven oder aversiven Verstärker macht. Wissen, das mit dieser besonderen Reizklasse zusammenhängt, wird dann beim Lernen bevorzugt zur Gedächtnisspeicherung zugelassen. So werden bei der klassischen Konditionierung nur solche Reize behalten, die diesen Verstärkern unmittelbar vorangehen. Bei der instrumentellen Konditionierung werden nur Verhaltensreaktionen festgehalten, auf die diese Verstärker folgen. Da Meme ihren Ursprung häufig in einer der etlichen Arten von indivduellem Lernen haben[4], müssen sie gleich zu Beginn eine Kontrolle dieser Art überstehen. Später, wenn andere Individuen das Mem über den Weg irgendeiner Form von Nachahmungslernen übernehmen und ihm gemäßes Verhalten zeigen, wird der Test auf genbezogene Nützlichkeit wiederholt. Diese Prüfung braucht aber nicht unbedingt mit der tatsächlichen Ausführung des meminstruierten Verhaltens verbunden zu sein, sie kann auch aufgrund einer internen Simulation, durch Einsicht wirksam werden.

Gene bedienen sich aber auch weiterer Mechanismen, um die Güte von Memen im Rahmen von Nachahmungslernen möglichst sicherzustellen. Einer besteht darin, daß Organismen Meme bevorzugt von Eltern, oder höchstens von Verwandten übernehmen. Verwandtschaft fördert nämlich einen genetisch bestimmten Altruismus, der mit der Vermittlung von gennachteiligen Memen kaum verträglich ist, wie noch zu besprechen sein wird. Tatsächlich werden bei primitiveren Kulturen, ob tierischen oder menschlichen, die allermeisten Meme von den allernächsten Verwandten akquiriert. Ebenso werden Meme vorzugsweise von solchen Individuen übernommen, die offensichtlich biologisch erfolgreich sind, etwa von den ranghöchsten Tieren einer Gruppe. Meme, die von vielen Individuen angeboten werden, scheinen ähnlich favorisiert zu werden, vermutlich, weil Verbreitung einer Eigenschaft meistens für biologische Qualität bürgt. Wenn Singvögel den Gesang von Nachbarn nachahmen, dann bevorzugen sie in der Regel die populärsten Gesangsvarianten. Sprichwörtlich ist darüberhinaus die vermutlich angeborene Tendenz der Menschen, immer das nachzuahmen, was alle bereits tun. Inwieweit die menschlichen Gene es mit diesen Strategien tatsächlich schaffen, sich gegen für sie nutzlose Meme zu wehren, muß jetzt noch beurteilt werden.

8. Kulturelle Evolution

In den Anfängen sind Kulturen wie dargelegt nichts anderes als eine Strategie, mit der Gene über die Instruktion von Nachahmungslernfähigkeiten ihre biologische Fitness erhöhen. Meme ähneln in diesem Stadium den Mitochondrien, Mutualisten par excellence. Ihre eigene kulturelle Fitness, ihre Fähigkeit sich zu verbreiten, ist im höchsten Maße davon bestimmt, inwieweit sie die biologische Fitness der Gene, bei denen sie zu Gast sind, fördern. Die Gene ihrer Wirte gestalten die Umwelt der Meme so präzise und damit die Auswahl der zugelassenen Varianten so einschneidend, daß die Selektion der Meme ausschließlich nach dem Kriterium der Folgevorteile für die Gene wirkt. Die Frage ist, ob sich Meme im Laufe der weiteren Evolution von den zensierenden Einflüssen der Gene zumindest teilweise befreien konnten, so daß die kulturelle Evolution sich zum eigenständigen Prozeß wandeln konnte. Anders formuliert: ist es denkbar, daß sich Meme durchsetzen konnten, die nicht Mutualisten, sondern Kommensale und eventuell sogar Parasiten der Gene waren?

Zumindest bei einigen Tierarten, aber besonders bei den Vormenschen, hat eine Ausweitung der Memaufnahmekapazität (der Fähigkeit zur Übernahme von mehr Wissen von anderen) trotz der oben erwähnten Kosten offensichtlich einen bedeutenden biologischen Vorteil gebracht. Die Erweiterung des Memhabitats, die Vergrößerung neuronaler Assoziationsnetze, die Vermehrung der Zahl plastischer Synapsen, dürfte als rein quantitativer bioevolutionärer Schritt kaum wesentliche Schwierigkeiten gemacht haben. Die damit verbundene Notwendigkeit einer Ausweitung der Memzensurmechanismen dürfte aber genetisch-evolutionär eine bedeutend komplexere Anforderung gewesen sein. Das gelegentliche Sich-Einschleichen von biologisch nutzlosen, aber nicht wesentlich nachteiligen

Memvarianten zwischen den vielen zweckmäßigen Memen scheint eine unvermeidliche Entwicklung gewesen zu sein. In der Tat sind Moden und Launen, die mit Sicherheit nicht zur Darwinschen Fitness ihrer Träger beitragen, in der menschlichen Kultur gang und gäbe. Aber auch bei Singvögeln ist es zweifelhaft, ob diese oder jene Gesangsvariante immer mit biologischen Vorteilen verbunden ist.

Das Aufkommen von parasitären Memen wäre der nächste logische Schritt. Dafür ist an sich nur notwendig, daß die genetisch bedingte Memzensur etwas weniger als unfehlbar ist. Das Immunsystem der Wirbeltiere, das den entsprechenden Zensurmechanismus für Symbionten darstellt, zeugt davon, daß Perfektion auf diesem Gebiet wohl kaum zu erreichen ist. Es vermag Wirte nicht immer gegen alle infektiösen Mikroorganismen zu schützen. Die rezente und rasante Verbreitung von Aidsviren bei Menschen ist dafür ein schlagender Beweis. Wesentlich für diese Fehlbarkeit ist, daß gewöhnlich das Ansteckungspotential der parasitischen Symbionten schneller evoluiert als die nachziehenden Abwehrmechanismen bei den Wirten. Meme haben vergleichbar hohe Mutations- und Vermehrungsraten, so daß sie dazu prädestiniert sind, die doch umständlichen, zudem noch vergangenheitsbezogenen Zensurmechanismen ihrer langsamer evoluierenden Wirte zu überlisten. Tatsächlich kommen zumindest in der menschlichen Kultur Meme vor, die eindeutig mit einer Minderung der genetischen Fitness ihrer Träger einhergehen. Epidemieartig haben sich Meme, die mit dem Einnehmen von Drogen zusammenhängen, in den letzten Jahrzehnten weltweit ausgebreitet. Sie vermögen die Zensur der Gene auszutricksen, weil die Drogen den vorher beschriebenen hedonistischen Verstärkermechanismus, der normalerweise angepaßtes Lernen sicherstellt, täuschen. Eine kulturell bestimmte Geburtenbeschränkung hat sich inzwischen bei vielen Völkern durchgesetzt. Wieder ist wesentlich, daß die technisch-medizinischen Verhütungsmittel, die daran beteiligt sind, die anderweitig wirksame Kopplung zwischen Vermehrung und Genuß künstlich auflösen. Das schon ältere, den Zölibat bei Priesterschaften bewirkende Mem ist ebenfalls in der hier definierten Weise parasitär. Es scheint, als ob in diesem Falle das Mem die biologische Vermehrung des Wirtes mindert, um ihn anstelle dessen in den Dienst einer verstärkten Vermehrung des Memkomplexes, zu dem es gehört, zu stellen. Das erinnert an die Umpolung, die das Tollwutvirus bei seinem Wirt bewerkstelligt. In mindestens einer religiösen Gemeinschaft trachtet dann aber interessanterweise eines der mit dem Zölibat gekoppelten Meme danach, die ungehemmte Vermehrung der Gefolgschaft zu bewirken.

Diese wenigen Anmerkungen und Beispiele müssen hier genügen, um die zumindest teilweise Unabhängigkeit des kulturellen Evolutionsprozesses zu belegen. Im folgenden sollen einige der Parallelen zwischen biologischer und kultureller Evolution aufgezeigt werden. Der biologische Evolutionsprozeß ist stark von einem Konkurrenzkampf um die Umweltressourcen geprägt, die für Überleben und Vermehrung notwendig sind. Diese Konkurrenz äußert sich nicht selten in aggressivem Verhalten. Meme sind ähnlich wie Gene auf solche Ressourcen angewiesen. In der Hauptsache ist das der Gedächtnisraum in den Gehirnen ihrer Wirte, aber u.a. auch ein Anteil ihres Verhaltens. Tatsächlich rufen Meme im

Rahmen der Konkurrenz um diese Ressourcen ebenfalls häufig Aggression bei ihren Wirten hervor. Über Mord und Totschlag zwischen Andersgläubigen, seien es Mitglieder von verschiedenen religiösen Sekten, politischen Parteien oder Sportvereinen, wird täglich in den Nachrichten berichtet. Bei Singvögeln setzen sich Anderssingende nicht selten der gewaltsamen Verfolgung aus.

Andererseits kann die biologische Evolution auch altruistisches Verhalten zuwege bringen. Besonders wird dies durch die sogenannte Verwandtenselektion bewirkt. Verwandte tragen naturgemäß einen zu ihrem Verwandtschaftsgrad proportionalen Anteil gemeinsamer Gene. Nun ist es für den Evolutionsprozeß gleichgültig, welches der identischen Gene sich vermehrt. Daraus ergibt sich die Aufopferungsbereitschaft gegenüber Verwandten als eine evolutionär mögliche Strategie. Die Aufopferung der Eltern für ihre Nachkommen ist verbreitet; selbst bei Tieren sind aber auch z.B. Onkel und Tanten oft bereit, einiges für das Fortkommen ihrer Nichten und Neffen zu leisten, auch dann wenn ihnen daraus eigene Fitnessnachteile erwachsen. Extreme Beispiele sind die Arbeiterinnen bei Bienen. Analog dazu haben Individuen, die zur gleichen kulturellen Gruppe gehören, definitionsgemäß einen großen Anteil gemeinsamer Meme. Sie sind memetische Verwandte. Und in der Tat ist helfendes Verhalten zwischen solchen kulturell Zusammengehörigen die Regel: Freimaurer helfen sich gegenseitig, Rotarier bevorteilen Rotarier, Korpsbrüder halten zueinander, usw.

Allgemein gesprochen scheinen die Selektionskräfte, die auf die Memvarianten wirken, mit fortschreitender Komplizierung und Anreicherung der Kultur immer weniger von den Genen gestaltet zu werden. Es sind vielmehr die anderen Meme, die vornehmlich die Nischen der Meme gestalten. Hat sich in dem Gehirn eines Individuums irgendwie ein Satz Meme eingenistet, so ist dieser weitgehendst bestimmend dafür, welche weiteren Meme dort noch Chancen haben. Dies ist von der biologischen Evolution her ein bekanntes Phänomen. Im tropischen Regenwald etwa gehen die Selektionsdrücke, die auf Genmutanten ihrer Bewohner wirken, kaum mehr von der anorganischen Umwelt aus, sondern vorwiegend von den anderen Genen der Lebensgemeinschaft, genauer von den durch sie instruierten Organismen. Das ist ein prinzipiell instabiles Arrangement, das durchaus fähig ist, Extravagantes zu produzieren, so z.B. Schmetterlingsraupen, die wie Schlangen aussehen, Orchideenblüten, die wie Schmetterlinge aussehen, Schmetterlinge, die genau wie andere unverwandte Schmetterlinge aussehen. Kulturelle Extravaganzen, wie z.B. Pyramidenbau, Tulpomanie oder Opernaufführungen, gehen aller Wahrscheinlichkeit nach auf analoge Aufschaukelungsprozesse zwischen Memen zurück. Genau diese Bereiche der Kultur bedürfen aber noch einer eingehenderen Analyse im Rahmen des Evolutionsmodells. Vielleicht ist der eine oder andere Leser jetzt angeregt, sich dieser Aufgabe anzunehmen. Dann hätte dieser kurze einführende Essay zur Naturgeschichte der Kultur viel geleistet.[5]

Anmerkungen

1 Dieser Essay ist die Niederschrift eines bebilderten Vortrages, der erstmals anläßlich des Symposiums „The Nature of Culture" (Organisation Prof. W.A. Koch) im Oktober 1986 an der Ruhr-Universität Bochum gehalten wurde. Eine wesentlich ausführlichere Ausarbeitung erscheint auf englisch unter dem Titel „Of Brain Bugs and Mind Memes, a Natural History of Culture" in W.A. Koch (ed.), *The Nature of Culture*, Studienverlag Brockmeyer, Bochum. Vorabdrucke des Beitrages sind beim Verfasser J.D. Delius, Allgemeine Psychologie, Universität Konstanz, D–7750 Konstanz, kostenlos erhältlich. Um den vorliegenden Text flüssiger zu halten, wurde auf Literaturzitate verzichtet. Dem Leser sei aber versichert, daß nur wenige der vorgestellten Ideen und Fakten vom Verfasser selbst stammen. Die am Ende aufgelistete Literatur stellt einige der wesentlichen Quellen zusammen. Eine umfangreichere Bibliographie ist im oben genannten Beitrag enthalten.

2 Die Unterscheidung zwischen Angeborenem und Erlerntem ist schwierig und oft sogar unzweckmäßig. Hier wird „angeboren" zur groben Charakterisierung von Verhaltenseigenschaften benutzt, die sich beim Individuum ohne nennenswertes und spezielles Lernen entwickeln. Ähnlich kann es aus prinzipiellen und/oder praktischen Gründen im Einzelfall schwierig sein, zwischen kulturell und nicht-kulturell bestimmtem Verhalten zu unterscheiden. Dennoch ist hier verständlicherweise aus didaktischen Gründen eine dichotome konzeptuelle Differenzierung sinnvoll.

3 Obwohl der Kontext es schon deutlich machen sollte, sei hier ausdrücklich betont, daß etliche Termini in diesem Essay abweichend von der Umgangssprache in einem ethisch und gnostisch wertungsfreien technischen Sinne verwendet werden. Zum Beispiel kann es vorkommen, daß ein Mem als täuschender Parasit bezeichnet wird, obwohl es vom Inhalt her möglicherweise faktisch wahr und moralisch gut ist.

4 Weil Memmutanten anders als Genmutanten zumindest teilweise nicht zufällig entstehen, sondern durch zielstrebiges individuelles Lernen zustandekommen, wird gelegentlich argumentiert, daß das in der Biologie mittlerweile widerlegte Lamarcksche Evolutionsmodell (das die Vererbung von individuell erworbenen Eigenschaften annimmt) besser als das Darwinsche Modell auf die kulturelle Evolution passe. Es gibt gute Gründe dafür, diesem Vorschlag nicht zu folgen. Sie können aus Platzmangel hier nicht näher dargestellt werden, es muß der Hinweis genügen, daß auch individuelles Lernen schon als evolutionärer Prozeß verstanden werden kann.

5 Für wesentliche und prompte Hilfe bei der Fertigstellung des Manuskripts bin ich Gabriele Fröhlich und Julia Delius sehr dankbar. Meine Tochter hat mit Einwänden und Vorschlägen viel zur konzeptuellen Klärung und besseren Darstellung beigetragen. Der Essay wurde verfaßt, während die anderweitige Forschung des Verfassers von der Deutschen Forschungsgemeinschaft großzügig gefördert wurde.

Literatur

Ball, I.A. (1984), „Memes as Replicators". *Ethol. Sociobiol. 5*: 145–161.

Barker, M.C. und M.A. Cunningham (1985), „The Biology of Bird Song Dialects". *Behav. Brain Sci. 8*: 85–133.

Biederman, G.B., H.A. Robertson und M. Vaughan (1986), „Observational Learning of Two Visual Discriminations by Pigeons: a Within-subject Design". *J. Exper. Anal. Behav. 46*: 45–49.

Bonner, J.T.(1980), *The Evolution of Culture in Animals*. Princeton, N.J.: Princeton University Press. Deutsch von J. Horn: *Kulturevolution bei Tieren*. Stuttgart: Parey 1983.

Boyd, R. und P.J.V. Richerson (1985), *Culture and the Evolutionary Process*. Chicago: The University of Chicago Press.

Cavalli-Sforza, L.L. und M.W. Feldman (1981), *Cultural Transmission and Evolution: a Quantitative Approach*. Princeton, N.J.: Princeton University Press.

Curio, E., E. Ernst und W. Vieth (1978), „Cultural Transmission of Enemy Recognition: One Function of Mobbing". *Science 202*: 899–901.

Dawkins, R. (1976), *The Selfish Gene*. London: Oxford University Press. Deutsch von S. Fereira: *Das egoistische Gen*. Berlin: Springer 1982.
Delius, J.D. (1988), „Sapient Sauropsids and Hollering Hominids". In: W.A. Koch (ed.), *Geneses of Language*. Bochum: Brockmeyer.
Delius, J.D. (1989), „Of Mind Memes and Brain Bugs. A Natural History of Culture". In: W.A. Koch (ed.), *The Nature of Culture*. Bochum: Brockmeyer.
Devoogd, T.J., B. Nixdorf und F. Nottebohm (1985), „Synaptogenesis and Changes in Synaptic Morphology Related to Acquisition of a New Behaviour". *Brain Res. 329*: 304–308.
Futuyama, D.J. und M. Slatkin (1983), *Coevolution*. Sunderland, Mass.: Sinauer.
Hewlett, B.S. und L.L. Cavalli-Sforza (1986), „Cultural Transmission among Aka Pygmies". *Amer. Anthropol. 88*: 922–934.
Kroodsma, D.E. und E.H. Miller (eds.) (1982), *Acoustic Communication in Birds*. New York: Academic Press.
Lefebvre, L. (1986), „Cultural Diffusion of a Novel Food-finding Behaviour in Urban Pigeons: an Experimental Field Test". *Ethology 71*: 295–304.
Lumsden, C.J. und E.O. Wilson (1981), *Genes, Mind and Culture: The Coevolutionary Process*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
Minkhoff, E.C. (1983), *Evolutionary Biology*. Reading,Mass.: Addison Wesley.
Moore, J. (1984), „Parasites That Change the Behaviour of Their Host". *Sci. Amer. 250*: 82–89.
Morris, R.G.M., E.R. Kandel und L.R. Squire (eds.) (1988), „Learning and Memory". *Trends Neurosci. 11*: 125–179.
Nishida, T. (1987), „Local Traditions and Cultural Transmission". In: B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfahrt, R.W. Wrangham und T.T. Struhsaker (eds.), *Primate Societies*. Chicago: The University of Chicago Press.
Palm, G.(1982), *Associative Memory*. Berlin: Springer.
Slater, P.J.P. (1986), „The Cultural Transmission of Bird Song". *Trends Ecol. Evol. 1*: 94–97.
Smith, D.C. und A.E. Douglas (1987), *The Biology of Symbiosis*. London: Arnold.
Vogel, C. und E. Voland (1988), „Evolution und Kultur". In: K. Immelmann, K.R. Scherer, C. Vogel und P. Schmoock (eds.), *Psychobiologie: Grundlagen des Verhaltens*. Stuttgart: Gustav Fischer.

Prof. Dr. Juan D. Delius
Allgemeine Psychologie
Universität Konstanz
Postfach 5560
W–7750 Konstanz 1