

Eckart Voland

Warum altern wir? – Die biologische Evolution der Vergänglichkeit

1. Das Rätsel der Seneszenz

Man könnte geneigt sein, die Frage dieses Aufsatzes, nämlich die nach den Gründen der individuellen Endlichkeit, als trivial abzutun, denn schließlich scheint es auf die Frage, warum wir und alle anderen höher entwickelten Organismen altern und schließlich sterben, eine ganz unkomplizierte Antwort zu geben: Alles ist vergänglich, und irgendwann ist auch der Mensch verbraucht und ausgezehrt. Dies sei unvermeidlich, weil eine Wirkung der Zeit. Unter ihrem unbestechlichen Einfluss entkommt nichts Irdisches der Vergänglichkeit. Der schottische Philosoph David Hume verglich den menschlichen Lebenslauf mit der Geschichte eines Hauses, das früher oder später, in jedem Fall aber naturnotwendigerweise in sich zusammenbrechen müsse.

Dass die Frage nach den Gründen der Vergänglichkeit tatsächlich aber alles andere als trivial ist, sondern auf ein nach wie vor nicht endgültig geklärtes biologisches Forschungsproblem verweist, wird durch eine einfache und allgegenwärtige Beobachtung deutlich. Schließlich beginnt der menschliche Lebenslauf mit einer circa 20 Jahre währenden Phase des Wachstums, während der ein sich entwickelnder Phänotyp nach genetisch kodierten Regeln und auf der Grundlage evolutionär bewährter Strategien gegen die Fährnisse des Lebens ankämpft. Grob geschätzt (genaue Zahlen liegen nicht vor) werden aus rund 25 – 35 % aller befruchteten menschlichen Eizellen junge Erwachsene. Dann, im Alter von rund 20 bis 25 Jahren, setzt die Seneszenz ein, und biologische Verfallsprozesse nehmen ihren Lauf. Wieso gelingt es einem genetischen Programm, aus einer einzigen, Stecknadelkopf großen Zelle einen - sagen wir - 60 kg schweren, entwickelten, ausdifferenzierten, überaus komplexen, lebensstüchtigen Phänotyp zu konstruieren, um dann – so sollte man meinen – bei einer viel einfacheren Aufgabe zu versagen? Die Aufgabe bestände darin, das erfolgreich konstruierte Individuum lediglich zu erhalten, zu schützen, zu reparieren. Aber genau das geschieht nicht. Die genetischen Programme scheinen dies nicht vorzusehen, obwohl sie bewährte Konstruktions- und Reparaturanleitungen bevorraten. Die Reparaturleistung der Programme nimmt stattdessen ab, bis schließlich der Tod über das Leben siegt. In diesem Widerspruch besteht das paradoxe Rätsel der Seneszenz. Es muss Gründe dafür geben, dass alle Organismen ihren individuellen Lebenskampf letztlich doch verlieren, obwohl genetische Information vorliegt, die dies eigentlich verhindern könnte.

„Damit die Art ihren Lebenskampf gewinnt“ könnte der Grund für das Rätsel der Seneszenz lauten. „Abgenutzte Individuen sind wertlos für die Art, ja sogar schädlich, indem sie Besseren den Platz wegnehmen. Nach dem Selektionsprinzip muß sich deshalb das Leben der Individuen ... auf diejenige Länge reduziert haben, welche die günstigste Aussicht für die möglichst große, gleichzeitige Existenz lebenskräftiger Individuen bot“. So argumentierte August Weismann (1892), der deutsche Physiologe, der mit dieser Antwort die Sterblichkeit der Organismen in einen evolutionären Kontext stellte. Allerdings – mehr als 100 Jahre nach dem Weismannschen Argument ist klar, dass diese Antwort so nicht stimmen kann. Zwar sieht die moderne „life history theory“ (Hill, K. / Kaplan, H. 1999; Mace, R. 2000; Stearns, S.C. 1992) tatsächlich die durchschnittliche Lebenslänge der Organismen als eine evolutionär selektierte Variable an, womit Vergänglichkeit als Ergebnis evolutionären Designs und nicht etwa als naturnotwendiger Ausfluss einer ständigen Entropiezunahme verständlich wird; aber der vermutete Mechanismus, auf den Weismann abstellte, nämlich das Prinzip der Arterhaltung, hat aus theoretischen wie empirischen Gründen in der modernen Biologie keine Erklärungskraft mehr. Das Darwinische Evolutionsgeschehen ist kein arterhaltendes, sondern ein „gen-egoistisches“ Prinzip. Nur die Genprogramme, die ihre eigene Replikation best

möglich bewerkstelligen, sind evolutionär erfolgreich. An sich ist die Untauglichkeit des Weismannschen Arguments leicht einsehbar: Einmal angenommen, ein Gen würde tatsächlich so, wie Weismann es sieht, das Leben eines Individuums verkürzen, damit sich „die günstigste Aussicht für die möglichst große, gleichzeitige Existenz lebenskräftiger Individuen“ einstellt. Ein solches, die Selbstaufgabe einleitendes Gen würde Nachteile im Darwinischen survival of the fittest eingehen, während die Mitbewerber um genetische Fitness, die gar nicht „daran denken“, das eigene Leben zu Gunsten der Art zu verkürzen, reproduktive Vorteile hätten. Aller Darwinischen Logik zu Folge würde das „Arterhaltungsgen“ aus dem Genpool der Art verschwinden. Dass wir dennoch in der Natur Arterhaltung beobachten, ist nach neuerem Verständnis ein bloßes Epiphänomen der natürlichen Selektion, aber keineswegs „Selektionsziel“, wie Weismann angesichts des Wissens seiner Zeit noch vermuten musste.

Auf die Frage nach den Gründen des Alterns muss es also eine Antwort geben, die im Einklang mit der „Theorie vom egoistischen Gen“ die Vergänglichkeit der Organismen mit selektiven Vorteilen ausgerechnet derjenigen Gene in Beziehung setzt, auf deren Wirkung biologischer Verfall zurückgeht. Es war der US-amerikanische Biologe *Peter Medawer* (1952), der als erster das Rätsel der Seneszenz als evolutionäres Paradox formulierte. Mit seiner Idee der „*antagonistischen Pleiotropie*“ schlug er dafür zugleich eine Lösung vor, die den meisten Fachleuten bis heute als die plausibelste erscheint. Im Zentrum dieser Idee steht die Überlegung, dass ein Gen evolutionär erfolgreich sein kann, das den jungen Körper auf Kosten des alten optimiert. Ein einfaches Gedankenexperiment mag den Zusammenhang verdeutlichen. Einmal angenommen, ein Organismus sei potenziell unsterblich, Alterungsprozesse seien ihm unbekannt. Dieser Organismus reproduziert in bestimmter Frequenz. Er wäre zweifellos ein Erfolgsmodell der biologischen Evolution, und tatsächlich finden wir unter den einfachen Organismen wie Bakterien und Einzellern Beispiele für diese Strategie. Allerdings sind dem biologischen Erfolg des ewig jung Bleibens Grenzen gesetzt, denn die Unsterblichkeit dieser Organismen ist nur eine potenzielle, aber keineswegs eine faktische. Auf Grund extrinsischer Faktoren geht jedes Leben früher oder später zu Ende, sei es wegen ökologischer Fluktuationen oder wegen des ewigen Kreislaufs des Fressens und gefressen Werdens. Auch potenziell unsterbliche Organismen erleiden das, was Biologen den Katastrophentod nennen.

Nun stelle man sich eine Gen-Mutation vor, die den evolutionären Erfolg des Individuums erhöht, indem sie seine Durchsetzungsfähigkeit in Darwinischen „struggle for life“ verbessert und auf diese Weise seine Fortpflanzung vermehrt. Gemäß aller Darwinischen Logik müsste diese Mutation das Vorläufer-Modell verdrängen. Allerdings: nichts ist umsonst, und nirgends gilt dieser Satz so unbarmherzig wie in der Biologie. Die Erhöhung der Fortpflanzungsleistung muss deshalb bezahlt werden. Medawers grandiose Idee war nun, dass es Geneffekte geben könnte, die früh im Leben vorteilhaft sind, deren Kosten aber erst später fällig werden. Und je später die Kosten fällig werden, desto relativ billiger wird der Vorteil in jungen Jahren, denn es könnte ja sein, dass der Katastrophentod eintritt, bevor die Kosten bezahlt sind. Die Welt ist unsicher, weshalb es gute Gründe für die Diskontierung der Zukunft gibt. Ein Vorteil im Hier und Heute ist mehr wert, als derselbe Vorteil später. Wenn nun aber der frühe Katastrophentod ausbleibt, werden die Kosten unvermeidlich: sichtbar an verminderter Vitalität im Alter. Das Prinzip der antagonistischen Pleiotropie sieht die Möglichkeit vor, dass Gene sich trotz nachteiliger Effekte im fortgeschrittenen Alter in der Population ausbreiten können, wenn sie in jungen Jahren mit nur genügend großen Vorteilen verbunden sind. Und genau dies sei das Geheimnis hinter dem Paradox der Seneszenz.

Das männliche Sexualhormon Testosteron gibt ein anschauliches Beispiel für antagonistische Doppeleffekte ab (*Roberts, M.L. et al. 2004*). Es erhöht die Aggressivität, nicht zuletzt auch die Durchsetzungsfähigkeit in der männlichen Sexualkonkurrenz, zugleich verkürzt es aber wegen nachteiliger Interferenzen mit dem Immunsystem die Lebenserwartung. Je nach ökologischer Einnischung wird nun die natürliche Selektion entweder ein hohes oder niedriges Testosteronniveau fördern – je nachdem ob mehr Fitnessvorteile aus einem

verlängerten Leben oder aus einer hohen Rangposition erwachsen. Wo eine hohe extrinsische Mortalität kein langes Leben erwarten lässt, wie beispielsweise bei der australischen Beutelratte *Antechinus*, gibt es keinen Grund, im Hinblick auf ein langes Leben Testosteron nur sparsam zu synthetisieren. Entsprechend aggressiv sind bei der genannten Art die Rivalenkämpfe. Die Kosten der „hormonellen Überdosis“ werden schlichtweg nicht fällig.

Aus all diesen Überlegungen folgt, dass die Seneszenzgeschwindigkeit der Arten ein direktes Abbild ihrer extrinsischen Mortalität ist (*Stearns, S.C. 1992*). Von relativ kurzlebigen Organismen, wie den oben erwähnten Beutelratten oder auch den uns vertrauteren Hausmäusen lässt sich deshalb behaupten, dass sich deren Lebenslaufentwicklung unter starkem extrinsischen Mortalitätsdruck abgespielt haben muss – unter Bedingungen also, unter denen sich hohe Investitionen in ein langes Leben nicht lohnen. Und umgekehrt können wir von relativ langlebigen Arten, wie Riesenschildkröten, Walen, Elefanten und schließlich auch von uns Menschen vermuten, dass sich deren Stammesgeschichte unter Bedingungen relativer ökologischer Stabilität mit vergleichsweise nur geringem extrinsischen Mortalitätsdruck abgespielt haben muss.

2. Das Rätsel der Menopause

Damit scheint das Rätsel der Seneszenz gelöst: Altern und letztlich der Tod sind der Preis früher Fitness. Mit dieser Feststellung mag zwar das Phänomen des Alterns evolutionär verständlich werden, auch mögen mit Hilfe evolutionsökologischer Modelle artspezifische Unterschiede in den Alterungsgeschwindigkeiten verständlich werden, aber zumindest ein Charakteristikum des menschlichen Lebenslaufs bleibt damit unverstanden: die ausgedehnte postgenerative Lebensspanne. Menschen können rund doppelt so alt werden wie ihre äffischen Vorfahren. Während unsere tierlichen Ahnen – etwa den heutigen Menschenaffen vergleichbar – unter günstigen Umständen vielleicht 40 bis 50 Jahre alt werden konnten, hat uns die Evolution mit rund noch einmal soviel möglichen Lebensjahren versorgt. Die Verdoppelung der Lebensspanne würde sicherlich kein sonderliches Theorieproblem darstellen, wenn sie nicht mit dem im sonstigen Tierreich so äußerst ungewöhnlichen Merkmal der obligaten Alterssterilität der Frauen nach der Menopause verbunden wäre. Der Alterungsprozess läuft in allen Organen des Menschen gleich schnell ab – mit einer geradezu paradox erscheinenden Ausnahme: Ausgerechnet das reproduktionsphysiologische System der Frauen altert deutlich schneller. Es ist von der Verdoppelung der Lebensspanne ausgespart geblieben. Man könnte sagen, dass es mit seinem Funktionsverlust in der fünften Lebensdekade gleichsam auf Schimpansenniveau evolutionär eingefroren blieb. Dies ist ohne Zweifel erklärungsbedürftig, denn nach aller Darwinischen Logik sollte man erwarten, dass evolutionäre Vorteile reproduktive Vorteile sind. Wieso also hat die Evolution zwar das Leben insgesamt verlängert, aber ausgerechnet die fruchtbare Lebenszeit nicht?

In seiner klassischen Arbeit von 1957 hat der amerikanische Zoologe *George Williams* vermutet, dass die Menopause eine biologische Angepasstheit ist. Fruchtbar bis ans Lebensende zu sein, lohne sich nicht für Menschen, denn angesichts der mit dem Alter der Mütter wachsenden Risiken jeder weiteren Geburt sei es vorteilhafter, im fortgeschrittenen Alter ganz auf Reproduktion zu verzichten und stattdessen die verbleibende Lebenskraft in das Wohlergehen der schon geborenen Kinder zu stecken. Im Unterschied zu anderen Primaten sind bei uns Menschen Kinder verschiedenen Alters von ein und derselben Mutter abhängig. Deshalb gefährdet der Tod einer Mutter unter Umständen die Fortpflanzung ihres ganzen Lebens. Früh mit der Reproduktion aufhören und alles für die Aufzucht der bereits geborenen Kinder tun, sei deshalb für uns Menschen die bessere Strategie.

So intuitiv einleuchtend diese Überlegung auch ist – inzwischen sind Zweifel laut geworden, ob die Rechnung wirklich aufgehen kann. Nach allen Modellen scheint, unter Zugrundelegung realitätsnaher Annahmen über die direkten und indirekten Risiken später Fortpflanzung, Reproduzieren bis zum Lebensende im Mittel evolutionär vorteilhafter zu sein als der Verzicht darauf. Danach sieht es ganz so aus, als ob die Beendigung der Fruchtbarkeit

in der Mitte des Lebens entgegen Williams' Annahme keine strategische Anpassung zur Steigerung des Lebensreproduktionserfolgs ist. Eine andere Erklärung scheint stattdessen plausibler. Sie geht von der Beobachtung aus, dass Mädchen schon vorgeburtlich ihren gesamten Lebensvorrat an Oozyten mitbekommen. Wollte die Evolution die fruchtbaren Jahre einer Frau verlängern, müsste dieser Vorrat enorm vergrößert werden, und es sieht ganz so aus, als ob eine entsprechende evolutionäre Umkonstruktion des Ovars nicht so ohne weiteres möglich wäre. Danach hätten wir es mit der Menopause nicht als eine funktionale Anpassung zu tun, sondern als dysfunktionale, aber praktisch unveränderliche Vorgabe aus der Stammesgeschichte der Säuger. Das Leben insgesamt konnte zwar evolutionär verlängert werden, nicht aber der fertile Anteil. Für Männer übrigens hat sich kein vergleichbares Problem gestellt: Spermien werden nicht auf Vorrat, sondern „on demand“ produziert, und es war offenbar keine größere Herausforderung für die Evolution, die männlichen Keimdrüsen im Einklang mit allen anderen Organen langlebiger werden zu lassen.

Damit hat sich der Erklärungsbedarf verlagert von der Menopause, die nun kein evolutionäres Paradoxon mehr darstellt, hin zur Zunahme der Lebensspanne, die das eigentliche evolutionäre Rätsel aufgibt. Wieso gibt es eine postreproduktive Lebensspanne? Worin liegt der evolutionäre Nutzen des Altwerdens für Frauen, wenn die Menopause eine fortgesetzte Fortpflanzung ausschließt (vgl. *Voland, E. et al. 2004*)? Immer wieder ist in Zweifel gezogen worden, ob eine solche Frage überhaupt gut begründet ist. Unter Verweis auf paläodemographische Datensätze, die ein postmenopausales Überleben als historisch angeblich seltenes Ereignis ausweisen, könnte man die Auffassung vertreten, dass erst die modernen Zeiten mit ihren Verbesserungen in Nahrungsversorgung, Medizin und Hygiene diesen Lebensabschnitt möglich werden lassen. Das postmenopausale Überleben sei also relativ jungen Datums, keinesfalls älter als die agrarische Lebensweise (oder gar die industrielle) und von daher keiner evolutionären Erklärung bedürftig. Allerdings zeigen Daten aus rezenten Jäger- und Sammlergesellschaften, dass 45-jährige Frauen noch rund 20 weitere Lebensjahre zu erwarten haben (*Blurton Jones, N. et al. 2002*). Die durchschnittlich 20 postgenerativen Lebensjahre sind demnach keineswegs als neue Errungenschaft der Zivilisation anzusehen, sondern als genetisch programmierter Bestandteil der typisch menschlichen Lebensgeschichte. Altwerden ist also kein rezentes Phänomen (*Hawkes, K. / Blurton Jones, N. 2005*).

Dies muss aber nicht bedeuten, dass das postmenopausale Überleben eine biologische Anpassung ist. Es könnte ja auch sein, dass postgenerative Langlebigkeit als nicht-funktionales Nebenprodukt einer Selektion für erhöhte prämenopausale Vitalität zu verstehen ist. Wer von der natürlichen Selektion eingerichtet wurde, mit einiger Wahrscheinlichkeit die fünfte Lebensdekade zu überleben, um die fruchtbare Lebensspanne voll ausschöpfen zu können, hat – so die Annahme – eine gute Chance, noch älter zu werden. Eine Raumsonde, die dazu eingerichtet wurde, Pluto zu erreichen, wird weiter ins All hinausschießen, wenn sie ihren eigentlichen Zweck erfüllt hat. Einen Selbstzerstörungsmechanismus einzubauen, wäre teurer, als die Raumsonde ihrem Schicksal zu überlassen. Postmenopausales Überleben wäre demnach als Überschuss, gleichsam als „fly-by“-Phänomen, Nebenprodukt einer Selektion, die das Überleben vor der Menopause favorisiert hat (*Wood, J.W. et al. 2001*). Eine solche nicht-funktionale Interpretation schließt freilich keineswegs die Möglichkeit aus, dass die hinzugewonnenen Lebensjahre sekundär durch adaptive Verhaltensstrategien, etwa durch typisches Großmutterverhalten, in Beschlag genommen werden. Es wird nur bezweifelt, dass die adaptiven Möglichkeiten, die durch eine Zunahme der Lebensspanne entstanden sind, auch tatsächlich den Motor der evolutionären Lebensverlängerung gebildet haben. Die typisch menschliche Langlebigkeit wäre demnach ein ursprünglich funktionsloses evolutionäres Nebenprodukt, das sekundär mit der „Erfindung“ der Großmutterrolle evolutionäre Bedeutung gewonnen hätte.

Freilich existieren auch Modelle, die der Langlebigkeit einen ganz direkten, primären biologischen Nutzen zuweisen. Aufgrund der Alterssterilität bedarf es zur Erklärung der menschlichen Langlebigkeit allerdings demografischer Modelle, in denen der evolutionäre

Vorteil nicht über eine Erhöhung der Fertilität, sondern anders erreicht wird. Für die US-amerikanische Anthropologin Kristen Hawkes war die Unterstützung der bereits erwachsenen und selbst reproduzierenden Nachkommen der evolutionäre Motor für die Zunahme der Lebensspanne (Hawkes, K. 2003; Hawkes, K. / Blurton Jones, N. 2005). Kristen Hawkes nimmt an, dass die evolutionsgenetischen Effekte der großmütterlichen Hilfeleistungen im Durchschnitt so effizient für die familiären Selbsterhaltungs- und Fortpflanzungsbemühungen gewesen sind, dass sie zu einem Selektionsdruck zum Älterwerden geführt haben. Die Idee ist, dass ältere Frauen, die, obwohl noch einigermaßen vital, keine eigenen Kinder mehr bekommen konnten, durch produktive Zuarbeit etwa bei der Nahrungsbeschaffung ihre erwachsenen Töchter ein wenig von deren Subsistenzaufgaben entlasteten. Die jungen Mütter konnten so dank großmütterlicher Unterstützung ihre Kinder wesentlich früher abstillen als ihre menschenaffenähnlichen Vorfahren, was wiederum die Fruchtbarkeit und letztlich den Lebensreproduktionserfolg erhöhte. Zum Vergleich: Zwischen zwei Schimpansengeburten liegen im Mittel fünf bis sechs Jahre, während in tropischen Wildbeutergesellschaften die Zwischengeburtenabstände nur drei bis vier Jahre betragen. Verdanken wir also die Zunahme unserer Lebensspanne jenen älteren Damen der Urgeschichte, die ihre „Gene für Langlebigkeit“ durch produktive Unterstützung ihrer erwachsenen Kinder und Enkel verbreitet haben?

3. Rekonstruktionsversuche evolutionärer Szenarien

Leider kann diese Frage nicht so ohne weiteres beantwortet werden, denn die Geschichte der Menschwerdung ist nicht unter Beobachtung. Sie muss mühsam rekonstruiert werden. Und weil Verhalten nicht fossilisiert, bleibt kein anderer als der zugegebenermaßen riskante Weg, aus der Beobachtung moderner Menschen auf evolutionäre Szenarien zu schließen. So machen sich Anthropologen auf, um aus aller Welt Daten über die Effekte großmütterlicher Hilfe zu sammeln. Erste Ergebnisse liegen vor: Von den in den Wäldern Paraguays lebenden Aché (Hill, K. / Hurtado, M. 1996), den Hadzabe in den Savannen Tansanias (Blurton Jones, N. et al. 2005), gambianischen Gartenbauern (Sear, R. et al. 2000), ungarischen Zigeunern (Berezkei, T. 1998), skandinavischen Sami (Lahdenperä, M. et al. 2004), französischen Siedlern in Quebec (Beise, J. 2005), der vormodernen japanischen Landbevölkerung (Jamison, Ch. et al. 2005), den Trobriandern (Schiefenhövel, W. / Grabolle, A. 2005) und der Bevölkerung des indischen Assam (Leonetti, D. et al. 2005) weiß man inzwischen, wie und in welchem Umfang Großmütter zur familiären Reproduktion beitragen. Teilweise erhöhen sie die Fruchtbarkeit ihrer Töchter oder sorgen für eine verbesserte Ernährung ihrer Enkel und verringern so deren Sterblichkeit.

Zu dieser Datensammlung wollte unsere Arbeitsgruppe beitragen. Wir beschäftigen uns mit den reproduktionsstrategischen Entscheidungen unserer Vorfahren des 18. und 19. Jahrhunderts, so wie sie den Kirchenbucheinträgen und anderen historischen Quellen zu entnehmen sind. Dazu haben wir aus ungezählten Einzeleinträgen über Geburten, Hochzeiten und Todesfälle in den Kirchenregistern individuelle Lebensläufe von Tausenden von Menschen nachgezeichnet, die in vormoderner Zeit in der ostfriesischen Küstenmarsch nordwestlich von Emden, in der Krummhörn, wie dieser Landstrich genannt wird, gelebt haben. Aus diesen Einzelschicksalen haben wir – mit massivem Computereinsatz – ganze Familiengeschichten rekonstruiert, und so haben wir auch Daten von Großeltern und dem Lebensverlauf ihrer Kinder und Enkel.

Zu aller erst ging es um die Frage, ob Großmütter, wenn sie denn noch lebten, die Fruchtbarkeit ihrer Töchter und Schwiegertöchter erhöhten und auf diese Weise für mehr eigene Enkel sorgten. Das Ergebnis war ernüchternd. In der ostfriesischen Krummhörn des 18. und 19. Jahrhunderts spielte es für die Fruchtbarkeit von Frauen praktisch keine Rolle, ob Mutter und/oder Schwiegermutter noch lebten und auf die eine oder andere Weise helfend in das eigene Lebensgeschick eingreifen konnten. Die Zwischengeburtenabstände – ein gängiges Maß für Fruchtbarkeit – blieben davon gänzlich unberührt. Ganz offensichtlich machten die

damaligen Ehepaare in Pilsun, Pewsum, Rysum und in den anderen Dörfern der Krümmhörn ihre Entscheidung für eine eher kleine oder große Kinderschar nicht davon abhängig, ob eine Großmutter anwesend war oder nicht. Nur in überdurchschnittlich fruchtbaren Familien mit bereits über vier noch lebenden Kindern erhöhte sich ein wenig die Wahrscheinlichkeit für ein weiteres Kind, wenn beide Großmütter noch am Leben waren. Ein gemessen an der Häufigkeit seines Auftretens vergleichsweise geringer Effekt, so dass wir schlussfolgern müssen: Großmütter haben die Fruchtbarkeit ihrer Kinder nicht nennenswert erhöht. Fehlanzeige also für die helfende Oma, die ihre eigene Existenz gleichsam genetisch legitimiert.

4. Helfende Mütter – hinderliche Schwiegermütter

Nun mag es natürlich sein, dass Hilfe eher in Krisenzeiten Wirkung zeigt. Man sollte deshalb eher auf die Säuglings- und Kindersterblichkeit achten als auf die Fruchtbarkeit. Der biologische Reproduktionserfolg vieler Familien war sicherlich eher dadurch begrenzt, dass damals im Mittel rund 12 % der neugeborenen Kinder nicht einmal ihren ersten Geburtstag erlebten. Wenn großmütterliche Hilfe überhaupt von evolutionsgenetischer Bedeutung sein sollte, dann vielleicht eher in ihrem Beitrag zur Senkung der Säuglings- und Kindersterblichkeit als in der Erhöhung der Fruchtbarkeit, die in der keineswegs armen Region möglicherweise nie einen begrenzenden Faktor für Fortpflanzung darstellte. Um diese Frage zu klären, haben wir die Überlebenswahrscheinlichkeiten der Krümmhörner Kinder berechnet, je nach dem, ob eine und, wenn ja, welche Großmutter bei der Geburt noch gelebt hat oder nicht. Das Ergebnis ist einigermaßen überraschend. Zwar haben, wie vermutet, Kinder mit einer Großmutter bessere Überlebenschancen, aber nur – und diese Einschränkung war von uns vollkommen unerwartet – wenn es sich dabei um die Großmutter mütterlicherseits handelte (*Voland, E. / Beise, J. 2002*). War hingegen nur die Großmutter väterlicherseits bei der Geburt eines Kindes am Leben, verringerte sich sogar dessen Überlebenswahrscheinlichkeit! Es wäre besser gewesen, überhaupt keine Großmutter zu haben, als nur die väterliche.

Um die Zusammenhänge besser verstehen zu können, haben wir ein statistisches Verfahren angewendet, das den Zeitverlauf der Ereignisse in Beziehung zu einander setzt und auf diese Weise die relativen Sterberisiken je nach Alter der Kinder ermittelt (*Beise, J. / Voland, E. 2002*). Dabei stellte sich heraus, dass der sterblichkeitsverringende Einfluss der mütterlichen Großmutter vor allem in der zweiten Hälfte des ersten Lebensjahres des Säuglings zum Tragen kommt. War sie bereits gestorben, war das Sterberisiko des Kindes etwa um 50 % erhöht. Das von der väterlichen Großmutter ausgehende Risiko war hingegen nur im ersten Lebensmonat messbar. Dann betrug das Sterberisiko, wenn die väterliche Großmutter nicht mehr am Leben war, nur rund Dreiviertel der statistischen Erwartung, wenn sie noch lebte.

Wenn die Vermutung richtig sein sollte, dass die je unterschiedlichen relativen Sterberisiken mit innerfamiliären Transaktionen zu tun haben, dann müsste es eine Rolle spielen, wie nah die Familien beieinander wohnten. Vernünftigerweise wird man erwarten müssen, dass eine eventuelle Hilfe der Großmutter umso spürbarer wird, je räumlich näher sie bei ihrer Tochter lebt, und umgekehrt sollte der letale Einfluss der Schwiegermutter mit der Distanz der Wohnplätze abnehmen. Unsere Daten geben leider keine Auskunft darüber, ob die Familien im selben Haus oder sogar im selben Haushalt gelebt haben. Wohl aber wissen wir, ob die Familien in derselben Gemeinde gelebt haben oder nicht. Die Berücksichtigung der Wohnverhältnisse spitzt die bisherigen Ergebnisse noch einmal deutlich zu. In fünf von sechs der untersuchten Altersklassen der Kinder ist der positive Einfluss der Großmutter mütterlicherseits größer, wenn sie in derselben Gemeinde lebt wie ihre Tochter, als wenn sie entfernter wohnt. Besonders ausgeprägt ist aber der Effekt räumlicher Nähe für den schädlichen Einfluss der Großmutter väterlicherseits: Lebt sie in demselben Dorf wie ihre Schwiegertochter, steigt das relative Sterberisiko ihres Enkels im ersten Lebensmonat um fast

150 %! Wohnt sie hingegen in einem der Nachbardörfer, erhöht sich dieses Risiko „nur“ noch um 59 % gegenüber der Situation, dass sie nicht mehr lebt.

Wie ist das alles zu verstehen, und vor allem, wie fügt sich das zu einer stimmigen evolutionären Psychologie des Großmutterverhaltens? Was die Hilfe der Großmutter mütterlicherseits betrifft, ergibt sich ein recht plausibles Bild: Ganz offensichtlich gab es eine Bereitschaft zur solidarischen Unterstützung der Töchter, und die zeigte auch Wirkung. Allerdings nicht im Hinblick auf eine Steigerung der Fruchtbarkeit, wie vor dem Hintergrund der eingangs besprochenen Theorien über die Evolution der menschlichen Langlebigkeit vielleicht zu erwarten gewesen wäre. Dies mag mit einem Mangel an Gelegenheit zu tun gehabt haben, denn in der landwirtschaftlich ziemlich ertragreichen Küstenmarsch waren Hungersnöte eher selten, so dass die Fruchtbarkeit auch der unterbäuerlichen Bevölkerung durch Ernährungsprobleme wohl kaum nachhaltig gefährdet gewesen sein dürfte. Im Gegenteil: Die langen Geburtenabstände von durchschnittlich fast drei Jahren sprechen eher dafür, dass die Paare verhütet haben. Man wollte nicht mehr Kinder, und wenn doch, bedurfte es dafür keiner Unterstützung von außen.

In Bezug auf die Säuglingssterblichkeit hatten die Großmütter offensichtlich mehr Möglichkeiten, hilfreich zur Seite zu stehen. Interessanterweise kommt dieser positive Einfluss aber in einem recht engen Zeitfenster zum Tragen, nämlich vor allem in der zweiten Hälfte des ersten Lebensjahres. Wir können natürlich nicht wissen, welcher Art die innerfamiliären Transaktionen waren, die zu diesen Ergebnissen geführt haben, aber die Zeitstellung lässt vermuten, dass die Hilfe besonders nützlich während des Abstillens gewesen sein könnte. Vielleicht war es nur das in einem langen Leben gesammelte Wissen und der sich daraus speisende kluge Rat für den richtigen Umgang mit frisch entwöhnten und deshalb besonders gefährdeten Kindern, der half.

Ganz anders stellt sich die Situation auf Seiten der Großmütter väterlicherseits dar. Es scheint gerade so, als ob die Lebenshilfe nicht gegeben wurde. Vielleicht wurde sie verweigert, vielleicht wurde sie aber auch gar nicht nachgefragt, jedenfalls ist ein die Säuglingssterblichkeit senkender Effekt nicht messbar. Im Gegenteil: Die Großmütter väterlicherseits hatte einen deutlich schädlichen Einfluss in den ersten Tagen und Wochen eines neuen Lebens. Auch hier können wir nicht wissen, auf Grund welcher innerfamiliärer Transaktionen dieses merkwürdige Phänomen zu Stande kam. Wir vermuten aber, dass die erhöhte Sterblichkeit der betroffenen Säuglinge auf das zurückgeht, was man in der Mortalitätsforschung „endogene Verursachung“ genannt hat: vorgeburtlich begründete Beeinträchtigungen der Lebensfähigkeit. Das Verhältnis Schwiegermutter/Schwiegertochter war möglicherweise dermaßen spannungsgeladen, dass die werdenden Mütter Schwierigkeiten hatten, gesunde Kinder zur Welt zu bringen. Diese Interpretation gewinnt angesichts der Statistiken zur differentiellen Totgeburtlichkeit weiter an Plausibilität.

Aus der eingangs erwähnten Datenbank der rekonstituierten Krummhörner Familien haben wir aus der Zeit von 1750 bis 1874 insgesamt 6206 eheliche Geburten extrahiert. Davon waren 202 (= 3,3 %) Totgeburten. Nach der statistischen Kontrolle des Alters der Mütter und der Kohorteneffekte zeigte sich interessanterweise, dass die Existenz der eigenen Mutter keinen Einfluss auf das Risiko einer Totgeburt ausübte, während aber die Existenz der Schwiegermutter das relative Risiko einer Totgeburt um 34,9 % erhöhte (*Voland, E. / Beise, J. 2004*).

Der Einfluss der Schwiegermutter auf die Totgeburtlichkeit war über die Ehedauer nicht gleichmäßig verteilt. Zunächst zeigt sich, dass die Inzidenz der Totgeburtlichkeit über die Ehedauer eine J-Form aufweist. Zu Beginn einer Ehe und vor allem nach längeren Ehejahren ist die Totgeburtenrate überdurchschnittlich erhöht. Dies dürfte die bekannte Altersverteilung des Totgeburtenrisikos spiegeln. Interessanterweise nimmt aber auch das relative Risiko der Schwiegermutter einen ähnlichen Verlauf. Es ist zwar in allen Phasen einer Ehe erhöht, zu Beginn aber besonders hoch und dann wieder nach zwölf und mehr Ehejahren. Der hohe Wert zu Beginn einer Ehe ist an sich gut nachzuvollziehen. Die soziale Konstellation nach der

Eheschließung ist neu und entsprechend belastend für die jungen Frauen. Größeres Interesse verdient allerdings der erhöhte Wert nach langen Ehejahren. Diese Beobachtung spricht nicht dafür, dass die Schwiegermütter mit der Zeit ihren Druck reduzierten oder die Schwiegertöchter eine entlastende Gewöhnung erreicht hätten. Stattdessen scheinen die Stress induzierten Effekte zu akkumulieren.

Dass der hier vorgestellte Zusammenhang zwischen der Existenz der Schwiegermutter und dem Risiko einer Totgeburt tatsächlich Ausdruck eines Verhaltenskonflikts ist, wird durch die Beobachtung unterstrichen, dass auch hier die räumliche Nähe zwischen Schwiegermutter und –tochter diesen Effekt modelliert, ähnlich den oben geschilderten Befunden zur Neonatalsterblichkeit. Wenn nämlich die Wohnorte von Schwiegermutter und Schwiegertochter identisch waren, erhöht sich im Fall einer lebenden Schwiegermutter das relative Risiko einer Totgeburt um 45 %. Waren hingegen die Wohnorte verschieden, verschwindet der Effekt unter die Signifikanzgrenze. Ein zeitgenössisches Sprichwort lautet: „Twee Wiefen over een Deel, is een to vööl“. Stimmt! – können wir nun mit historischer und analytischer Distanz zum Geschehen feststellen. Und das Volkswissen hatte auch die Schuldige für diese Situation ausgemacht: „Mann’s Moo’r is de Düvel over de Floo’er“. Dass das Schwiegermutter/Schwiegertochter-Verhältnis nicht unproblematisch war, sondern latent spannungsgeladen, scheint demnach in der Krummhörn und überhaupt in Ostfriesland eine verbreitete Volksweisheit gewesen zu sein.

5. Konflikte worüber?

Es gibt mehrere Konfliktfelder, in denen unterschiedliche Interessen von Schwiegermüttern und Schwiegertöchtern aufeinander treffen, wobei aufgeklärte Soziobiologen zunächst an das *pater semper incertus* denken. Um die Vaterschaftsunsicherheit zu verringern, sollten Mütter daraufhin selektiert worden sein, die sexuellen Monopolisierungsversuche der Söhne zu unterstützen. Aus soziobiologisch leicht einsichtigen Gründen ist man mehr an der Aufzucht und dem Wohlergehen der eigenen Kinder und Enkel als an fremden interessiert. Danach wäre vorstellbar, dass die „mobbenden“ Schwiegermütter der vormodernen Krummhörn im Interesse ihres Sohnes – und damit letztlich auch in ihrem eigenen Interesse – Druck auf die Schwiegertöchter ausgeübt haben, um eheliche Treue und Tugendhaftigkeit zu erzwingen. Aus dieser Sicht hätten wir es gleichsam mit einem evolutionär eingebauten Misstrauen zu tun – einem Sensor, der einem Rauchmelder vergleichbar Gefahren sensibel erkennt und prompt reagiert (Nesse, R. 2005). Solch ein Sensor kann nun zweierlei Fehler machen: Er kann zu schnell anschlagen und häufig „Fehlalarm“ geben, oder er kann zu unsensitiv eingestellt sein und ein tatsächliches Risiko nicht bemerken. Welcher Fehler ist gemessen an den Folgen gravierender? Im Fall des Rauchmelders ist die Antwort klar: Häufiger Fehlalarm ist zwar nervig, bleibt aber letztlich folgenlos. Ein nicht erkannter Brand hingegen kann tödlich sein, weshalb Rauchmelder hypersensitiv eingestellt sein sollten (und es auch sind). Vielleicht verhält es sich mit dem schwiegermütterlichen Misstrauen ähnlich. Zu schneller Fehlalarm belastet zwar die Familienbeziehungen und kann, wie die Krummhörner Statistiken lehren, auch gelegentlich Kosten verursachen; Gleichgültigkeit bezüglich des Sexualverhaltens der Schwiegertöchter und ihrer familiären Loyalität wird hingegen im Mittel noch teurer werden, denn ein Teil der Enkel wären nicht die eigenen.

Es ist nicht ausgeschlossen, dass die Krummhörner Schwiegermütter Opfer ihrer eigenen Moralität geworden sein könnten. Die überaus strenge calvinistisch geprägte Sexualmoral des 18. und auch noch 19. Jahrhunderts hat ungeklärte Vaterschaftsverhältnisse zu verhindern gesucht und dies wohl auch mit recht großem Erfolg. Der eingebaute „Schwiegertochterüberwachungs-Sensor“ musste der vorherrschenden Moral entsprechend immer sensibler reagieren, was zu dem Ergebnis geführt haben könnte, dass in einigen Fällen krankmachender „Daueralarm“ gegeben wurde. „Böse Schwiegermütter“ sind so gesehen übertriebene Exekutoren jenes an sich adaptiven Misstrauens, das ihrer Rolle evolutionär eigen ist.

Die zu Beginn einer Ehe besonders hohe Belastung der Schwiegertochter durch die Schwiegermutter spricht dafür, dass der Krummhörner Schwiegerkonflikt im Dienst der Erhöhung der Vaterschaftswahrscheinlichkeit steht, schließlich bestehen gerade zu Beginn einer Ehe möglicherweise noch Unklarheiten über die Tugendhaftigkeit der jungen Ehefrau. Schwiegermütter könnten in dieser Phase besonders motiviert sein zu disziplinieren, um von Anfang an klare Verhältnisse zu schaffen. Mit zunehmender Ehedauer und Sicherheit der Beziehungen sollte der Druck spürbar nachlassen. Dass das offensichtlich nicht nachhaltig passiert, sondern dass das relative Risiko einer Schwiegermutter mit der Ehedauer wieder zunimmt, lässt vermuten, dass die Schwiegerkonflikte in der Krummhörn nur teilweise der Logik des „Monopolisierungs-Szenarios“ entsprechen.

Ein weiterer Konflikt entsteht über der Frage, wie viel die Schwiegertochter zur Familien-Ökonomie beitragen soll. Eine Schwiegermutter könnte, sofern ihre soziale Stellung in der Familie stark genug ist, motiviert sein, ihre Schwiegertochter über Gebühr zur Arbeit anzutreiben, um die so erwirtschafteten Überschüsse in die eigene Deszendenz einfließen zu lassen. Dies könnte konkret bedeutet haben, dass die Schwiegermütter ihre Schwiegertöchter mehr als die eigenen Töchter zur Arbeit in Haus, Garten oder Betrieb angetrieben haben. Dass die Arbeitsbelastung der Schwangeren die Risiken der Totgeburtlichkeit und der Neonatalsterblichkeit beeinflusst, ist vielfach gut belegt. Eine Schonung der Schwiegertöchter immerhin während der Schwangerschaft oder nach einer Niederkunft mag sich in den unsentimentalen Bilanzen des Darwinischen Geschehens letztlich nicht gerechnet haben. Selbst wenn die ökonomische Ausbeutung der Schwiegertochter hin und wieder mal einen noch nicht oder erst gerade geborenen Enkel kostete, könnte die Strategie unter bestimmten sozio-ökonomischen Rahmenbedingungen netto aufgehen, denn gestorbene Enkel waren in der Regel schnell zu ersetzen. Selbst eine gestorbene Schwiegertochter wäre nicht unersetzbar gewesen. Wir haben es hier mit einem Ausbeutungssystem zu tun, in dem die Arbeitsleistung der Schwiegertochter ebenso selbstverständlich eingefordert wurde wie ihre Fruchtbarkeit.

Dieses zunächst aus evolutionärer Perspektive skizzierte Ausbeutungs-Szenario findet gleichsam unverändert eine psychologische Entsprechung. Historische Familiensoziologen haben immer wieder herausgearbeitet, dass in den agrarischen Gesellschaften Westeuropas die Beziehungen auch unter Familienmitgliedern fast nur vom Besitzdenken geprägt sind. Emotionale Distanz in bäuerlichen Familien gilt geradezu als Binsenweisheit der historischen Familienforschung (*Rosenbaum, H. 1984*). Keine Frage – in einem pragmatisch versachlichten und emotional unterkühlten Familienkontext, in dem ökonomische Bilanzen höher bewertet werden als emotionale, können krank machende Schwiegerkonflikte gut gedeihen. Doch zurück zur Ausgangsfrage:

6. Warum altern wir also?

Vorausgesetzt, unsere Ergebnisse sind keine singuläre Zufälligkeit und nur typisch für einen kleinen, abseits zwischen Moor und Meer gelegenen Flecken auf der Erdkugel, sondern angenommen, sie spiegeln die evolvierte motivationale Ausstattung aller historischen und zeitgenössischen Großmütter dieser Welt wider, dann hat das Bild von der bedingungslos helfenden Oma und ihrer uneingeschränkten Solidarität mit den nachwachsenden Familienmitgliedern einen Knacks bekommen, denn die Unterstützung wird nur differenziert und konditional gewährt: in der weiblichen Deszendenz ja, in der männlichen vielleicht. Eine nicht-funktionale Interpretation dieses Befundes könnte etwa folgende Argumentationsstruktur annehmen: Menschen haben das adaptive Motiv, andere, vor allem Nichtverwandte sozial zu dominieren. Aufgrund einer aus welchen Gründen auch immer verlängerten Lebensspanne und patrilokaler Lebensweise überschneiden sich die Lebenssphären von Müttern und den Partnerinnen ihrer erwachsenen Söhne. In der Folge kommt es aufgrund des in anderen sozialen Kontexten evolvierten adaptiven Dominanzmotivs auch hier im innerfamiliären Zusammenhang zum Konflikt. Der Konflikt verursacht Kosten, und zwar für alle Beteiligten, und ist deshalb nicht adaptiv. Als Neben-

Produkt eines biologisch evolvierten allgemeinen sozialen Dominanzstrebens ist er aber nur sehr schwer zu unterdrücken.

Wenngleich diese nicht-funktionale Interpretation nicht ausgeschlossen werden kann, erscheint eine funktionale Interpretation wahrscheinlicher. Nach Darwinischer Logik ist es nicht unwahrscheinlich, dass Verhaltensstrategien, die Kosten verursachen, nur deshalb persistieren, weil sie auch Vorteile einfahren, die im Durchschnitt und auf Dauer die entstandenen Kosten mehr als kompensieren. Es erscheint von daher nicht *a priori* ausgeschlossen, dass es sich im Mittel für die historischen Schwiegermütter gelohnt hat, ihre Schwiegertöchter sozial und reproduktiv zu manipulieren. Je mehr es den älteren Frauen gelang, im eigenen Interesse Einfluss auf das Produktions- und Reproduktionsverhalten ihrer Schwiegertöchter zu nehmen, desto größer war die genetische Belohnung fürs Altwerden.

Während Hilfe das Mutter/Tochter-Verhältnis kennzeichnet und die Grundlage für Kristen Hawkes' Version der Großmutterhypothese darstellt, tritt beim Mutter/Sohn-Verhältnis die soziale Manipulation hinzu (Voland, E. / Beise, J. 2005). Nicht dass Hilfe hier keine Rolle spielt, aber sie ist nicht die einzige Möglichkeit postgenerativer Frauen, ihre reproduktive Fitness zu maximieren. Durch Erhöhung des Reproduktionserfolgs des Sohnes eventuell auch zu Lasten der Schwiegertochter hat die ausbeutende Manipulation der Schwiegermutter das Potenzial, „Gene für Langlebigkeit“ zu transportieren. In welchem historischen und quantitativen Verhältnis die beiden Strategien der Hilfe und der Manipulation zu einander stehen, hängt von den vorherrschenden Familienformen ab. Die Hilfe-Strategie ist eine Anpassung an die matrilocale Lebensweise, bei der ältere Frauen und ihre erwachsenen Töchter einen gemeinsamen Lebensraum teilen. Matrilocalität kann geradezu als evolutionäres Ergebnis der Helfen-Strategie verstanden werden (Holden, C.J. et al. 2003). In patrilocalen Gesellschaften besteht für eine Unterstützung der erwachsenen Töchter kaum die Möglichkeit, weil wegen weiblicher Exogamie ältere Frauen eher mit ihren Schwiegertöchtern als mit ihren eigenen Töchtern zusammenleben. Die Hilfe-Strategie kann sich hier nicht nachhaltig manifestieren. Stattdessen wird soziale Manipulation zur vorherrschenden Strategie der Fitnessmaximierung im Alter. Aus alledem folgt, dass die Evolution der Großmutter nicht ohne die Evolution der Schwiegermutter gedacht werden kann, mithin zwei soziale Strategien, nämlich „Helfen“ und „soziale Manipulation“ die Evolution der postgenerativen Lebensspanne begünstigt haben könnten. In dem gleichen Maße, wie die postgenerativen, sozialen Fitnessmaximierungsstrategien in den frühen Milieus der Menschheitsgeschichte erfolgreich waren, haben sie zur evolutionären Verlängerung der Lebensspanne beigetragen.

Fassen wir zusammen: Altern müssen wir wegen der adaptiven Effekte antagonistischer Pleiotropie. Im Vergleich zu anderen Arten altern wir aber relativ langsam, weil die Menschheitsgeschichte sich unter ökologisch vergleichsweise stabilen Bedingungen mit vergleichsweise geringem extrinsischen Mortalitätsdruck vollzog. Indem wir uns im Unterschied zu allen anderen Arten eine lang ausgedehnte postgenerative Zeit „leisten“, altern wir zudem besonders langsam. Dies wurde möglich, weil uns das biologische Evolutionsgeschehen zu effizienten sozialen Strategien geformt hat, denen sich zunehmend Optionen der Fitnessmaximierung bieten, die nicht auf direkte Fortpflanzung zielen, sondern auf soziale Unterstützung und Einflussnahme.

7. Literatur

BEISE, Jan (2005): *The helping and the helpful grandmother – The role of maternal and paternal grandmothers in child mortality in the seventeenth and eighteenth century population of French settlers in Québec, Canada.* – In: Voland, E. / Chasiotis, A. / Schiefenhövel, W. (eds.), *Grandmotherhood – The Evolutionary Significance of the Second Half of Female Life.* – Rutgers University Press, Piscataway NJ (im Druck).

- BEISE, Jan / VOLAND, Eckart (2002): A multilevel event history analysis of the effects of grandmothers on child mortality in a historical German population (Krummhörn, Ostfriesland, 1720-1874). – In: *Demographic Research*, Bd. 7, 469-497.
- BERECZKEI, Tamas (1998): Kinship network, direct childcare, and fertility among Hungarians and gypsies. – In: *Evolution and Human Behavior*, Bd. 19, 283-298.
- BLURTON JONES, Nicholas G. / HAWKES, Kristen / O'CONNELL, James F. (2002): Antiquity of postreproductive life: Are there modern impacts on hunter-gatherer postreproductive life spans? – In: *American Journal of Human Biology*, Bd. 14, 184-205.
- BLURTON JONES, Nicholas G. / HAWKES, Kristen / O'CONNELL, James F. (2005): Hadza grandmothers as helpers: Residence Data. – In: Voland, E. / Chasiotis, A. / Schiefenhövel, W. (eds.), *Grandmotherhood – The Evolutionary Significance of the Second Half of Female Life*. – Rutgers University Press, Piscataway NJ (im Druck).
- HAWKES, Kristen (2003): Grandmothers and the evolution of human longevity. – In: *American Journal of Human Biology*, Bd. 15, 380-400.
- HAWKES, Kristen / BLURTON JONES, Nicholas (2005): Were grandmothers in the past around to help? Human age structures, paleodemography, and the grandmother hypothesis. – In: Voland, E. / Chasiotis, A. / Schiefenhövel, W. (eds.), *Grandmotherhood – The Evolutionary Significance of the Second Half of Female Life*. – Rutgers University Press, Piscataway NJ (im Druck).
- HILL, Kim / HURTADO, A. Magdalena (1996): Ache Life History - The Ecology and Demography of a Foraging People. – Aldine de Gruyter. Hawthorne NY.
- HILL, Kim / KAPLAN, Hillard (1999): Life history traits in humans: Theory and empirical studies. – In: *Annual Review of Anthropology*, Bd. 28, 397-430.
- HOLDEN, Clare Janaki / SEAR, Rebecca / MACE, Ruth (2003): Matriliney as daughter-biased investment. – In: *Evolution and Human Behavior*, Bd. 24, 99-112.
- JAMISON, Cheryl Sorenson / JAMISON, Paul L. / CORNELL, Laurel L. (2005) : Human female longevity : How important is being a grandmother? – In: Voland, E. / Chasiotis, A. / Schiefenhövel, W. (eds.), *Grandmotherhood – The Evolutionary Significance of the Second Half of Female Life*. – Rutgers University Press, Piscataway NJ (im Druck).
- LAHDENPERÄ, Mirkka / LUMMAA, Virpi / HELLE, Samuli / TREMBLAY, Marc / RUSSELL, Andrew F. (2004): Fitness benefits of prolonged post-reproductive lifespan in women. – In: *Nature*, Bd. 428, 178-181.
- LEONETTI, Donna L. / NATH, Dilip C. / HEMAM, Natabar S. / NEILL, Dawn B. (2005): Kinship organization and grandmother's impact on reproductive success among the matrilineal Khasi and patrilineal Bengali of N. E. India. – In: Voland, E. / Chasiotis, A. / Schiefenhövel, W. (eds.), *Grandmotherhood – The Evolutionary Significance of the Second Half of Female Life*. – Rutgers University Press, Piscataway NJ (im Druck).
- MACE, Ruth (2000): Evolutionary ecology of human life history. – In: *Animal Behaviour*, Bd. 59, 1-10.
- MEDAWAR, Peter B. (1952): *An Unsolved Problem in Biology*. - Lewis. London.
- NESSE, Randolph M. (2005): Natural selection and the regulation of defenses: a signal detection analysis of the smoke detector principle. – In: *Evolution and Human Behavior*, Bd. 26, 88-105.
- ROBERTS, M.L. / BUCHANAN, K.L. / EVANS, M.R. (2004): Testing the immunocompetence handicap hypothesis: A review of the evidence. – In: *Animal Behaviour*, Bd. 68, 227-239.
- ROSENBAUM, Heidi (1984): *Formen der Familie – Untersuchungen zum Zusammenhang von Familienverhältnissen, Sozialstruktur und sozialem Wandel in der deutschen Gesellschaft des 19. Jahrhunderts*. - Suhrkamp. Frankfurt/M.
- SCHIEFENHÖVEL, Wulf / GRABOLLE, Andreas (2005): The role of maternal grandmothers in Trobriand adoptions. – In: Voland, E. / Chasiotis, A. / Schiefenhövel, W. (eds.), *Grandmotherhood – The Evolutionary Significance of the Second Half of Female Life*. – Rutgers University Press, Piscataway NJ (im Druck).

In: Heller, H. (2006), *Gemessene Zeit – Gefühlte Zeit*, LIT-Verlag, Wien

- SEAR, Rebecca / MACE, Ruth / MCGREGOR, Ian A. (2000): Maternal grandmothers improve nutritional status and survival of children in rural Gambia. – In: *Proceedings of the Royal Society London*, B Bd. 267, 1641-1647.
- STEARNS, S.C. (1992): *The Evolution of Life Histories*. - Oxford University Press. Oxford.
- VOLAND, Eckart / BEISE, Jan (2002): Opposite effects of maternal and paternal grandmothers on infant survival in historical Krummhörn. – In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Bd. 52, 435-443.
- VOLAND, Eckart / BEISE, Jan (2004): Schwiegermütter und Totgeburten - Eine evolutionspsychologische Analyse von Kirchenbuchdaten aus der ostfriesischen Krummhörn des 18. und 19. Jhs. – In: *Zeitschrift für Sozialpsychologie*, Bd. 35, 171-184.
- VOLAND, Eckart / BEISE, Jan (2005): „The Husband’s Mother is the Devil in House“ – Data on the impact of the mother-in-law on stillbirth mortality in historical Krummhörn (C18-C19) and some thoughts on the evolution of postgenerative female life. – In: Voland, E. / Chasiotis, A. / Schiefenhövel, W. (eds.), *Grandmotherhood – The Evolutionary Significance of the Second Half of Female Life*. – Rutgers University Press, Piscataway NJ (im Druck).
- VOLAND, Eckart / CHASIOTIS, Athanasios / SCHIEFENHÖVEL, Wulf (2004): Warum gibt es Großmütter? – In: *Biologie in unserer Zeit*, Bd. 34, 366-371.
- WEISMANN, August: *Über Leben und Tod: Eine biologische Untersuchung*. - Fischer. Jena.
- WILLIAMS, George C. (1957): Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. - In: *Evolution*, Bd. 11, 398-411.
- WOOD, James W. / O'CONNOR, Kathleen A. / HOLMAN, Darryl J. / BRINDLE, Eleanor / BARSOM, Susannah H. / GRIMES, Michael A. (2001): The evolution of menopause by antagonistic pleiotropy. – In: *Center for Demography and Ecology, Working papers, Working paper 01-4*.