

## VON DER ARTERHALTUNG ZUM EGOISTISCHEN GEN – GRUNDBEGRIFFE UND KONZEPTE DER EVOLUTIONSTHEORIE

Heinz- Ulrich Reyer

**Abstract** -- Dieses Kapitel behandelt zunächst die historische Entwicklung des Evolutionsgedankens, beginnend mit der Auffassung, alle Pflanzen- und Tierarten hätten von Anbeginn der Erde unverändert bestanden, über die Transformismustheorie Lamarks bis zum Neodarwinismus, einer Synthese aus der ursprünglichen Evolutionstheorie Darwins und den Erkenntnissen der Genetik. Es beschreibt die wesentlichen Begriffe, Überlegungen und Unterschiede in den Konzepten und hebt Probleme in der Argumentation hervor sowie Widersprüche zwischen ursprünglichen Theorien und neueren Befunden. Am Beispiel eines dieser Probleme – der Erklärung sozialen Verhaltens – wird erläutert, welche die Verfeinerung die Evolutionstheorie in den letzten ca. 40 Jahren erfahren hat, vom Konzept der Gruppen- zu dem der Genselektion.

### 1. Historische Entwicklung

Die Vielfalt der Organismen ist überwältigend. Wir kennen heute mehr als 400'000 Pflanzen und weit über 1 Million Tierarten, darunter allein etwa 800'000 Insektenarten. Diese Vielfalt hat den Menschen schon immer fasziniert. Er hat versucht sie zu *ordnen*, ihre *Entstehung* zu erklären und zu verstehen, warum Lebewesen so gut an die Anforderungen ihrer Umwelt *angepasst* sind. Das Ordnungssystem, welches wir heute für Pflanzen und Tiere benutzen geht auf den schwedischen Naturforscher *Carl von Linné* (1707-1787) zurück, die Erklärung für die Entstehung der Arten und ihre Anpassung an die Umwelt auf den englischen Naturforscher *Charles Darwin* (1809-1882).

Darwins Evolutionstheorie ist das Thema dieses Übersichtsartikels. Bevor jedoch die Grundzüge der Theorie vorgestellt werden, fasse ich kurz zusammen, wie vor seiner Zeit die Vielfalt von Tieren und Pflanzen erklärt wurde. Das lässt sich am besten mit einer graphischen Darstellung veranschaulichen (Abb. 1), bei der die senkrechte Achse die Zeitskala von den Anfängen der Erde bis heute angibt, die waagrechte Achse verschiedene Formen von Organismen. Eine gängige Hypothese war die *Konstanz der Arten* (Abb. 1a). Nach ihr waren alle heute existierenden Organismen in der gleichen Form von Anfang an

unverändert vorhanden. Diese Idee war nicht nur bei der Kirche populär, weil sie mit der Schöpfungsgeschichte in Einklang stand, sie wurde bis etwa 1800 auch von den meisten Wissenschaftlern bevorzugt. Sie stand allerdings zunehmend im Widerspruch zur biologischen Realität. Fossile Funde in unterschiedlich alten Ablagerungen belegten, dass verschiedene Organismen in verschiedenen Zeitepochen erstmals aufgetreten waren. Auch Züchter widerlegten die Konstanz der Arten, denn sie konnten ja neue Pflanzen- Rinder-, Hunde- oder Taubenrassen hervorbringen.

Solche Befunde erforderten eine Theorie der Veränderungen. Die Anfang des 19. Jahrhunderts populärste Theorie stammt von dem französischen Naturforscher *Jean-Baptiste Lamarck* (1744-1829). Seine Vorstellungen (Lamarck 1809) glichen der Hypothese der Konstanz der Arten insofern, als auch für Lamarck Unterschiede zwischen Organismen-Linien von Anfang an nebeneinander vorhanden waren; sie unterschieden sich von den bisherigen Auffassungen jedoch darin, dass Lamarck innerhalb dieser Linien Formveränderungen über die Zeit annahm. Deshalb beginnen die parallelen Geraden in Abb. 1b zwar ebenfalls alle zum selben Zeitpunkt, liegen aber schräg, im Gegensatz zur Abb. 1a. Mit anderen Worten: ein Fisch war zwar schon immer ein Fisch, ein Vogel schon immer ein Vogel, aber ein Vogel zu einem früheren Zeitpunkt der Erdgeschichte sah anders aus als ein Vogel heute. Lamarcks Erklärung ist im Prinzip eine Theorie zur *Evolution der Arten* - denn Evolution heisst ja nichts anderes als "Entwicklung". Aber um sie von der späteren Evolutionstheorie Darwins abzugrenzen, bezeichnet man Lamarcks Konzept heute in der Regel als *Transformismustheorie*, weil jede Art sich innerhalb ihrer eigenen Linie von frühen zu späteren Formen umwandelt oder transformiert.

Lamarcks Erklärung bestand aus zwei Schritten: 1) Die Veränderung erklärte er durch eine "innere Kraft", welche das Individuum veranlasst, Nachkommen zu produzieren, die sich etwas von ihren Eltern unterscheiden. 2) In einem zweiten Schritt versuchte er zu erklären, warum die heutigen Formen in ihrer Ausstattung so gut an die Anforderungen ihrer Umwelt angepasst sind, warum z.B. schnelle Schwimmer eine Torpedoform haben, ganz gleich ob sie Fische, Pinguine oder Robben sind; warum fliegende Organismen leichte Knochen besitzen, ganz gleich ob es sich um Vögel oder Fledermäuse handelt; oder - Lamarcks berühmtes Beispiel - warum Giraffen so lange Häse haben, mit denen sie an Blätter hoher Bäume gelangen. Er glaubte, dass frühere Giraffenformen mit kürzeren Hälsen sich gestreckt hätten, um an hohe Blätter zu kommen, dadurch einen etwas längeren Hals bekommen hätten, den an ihre Kinder vererbt hätten, die sich dann noch etwas höher streckten, dadurch wieder einen längeren Hals bekamen, den an ihre Kinder vererbten u.s.w.; bis die Länge erreicht war, die wir heute sehen. Nach Lamarck waren also die eigenen Bemühungen der Organismen der Motor für die Weiterentwicklung der Linie. Diese Erklärung war unbefriedigend, zum einen, weil diese obskure "innere Kraft" nie näher

definiert wurde und damit auch nicht mit der biologischen Realität verglichen werden konnte; zum anderen weil Eigenschaften, die das Individuum erwirbt, also z.B. mehr Muskeln, einen schlankeren Körper oder einen etwas längeren Hals, nicht an die Nachkommen vererbt werden. Das wusste man allerdings zu Lamarcks Zeiten noch nicht, und selbst Darwin hat 50 Jahre später noch an die Vererbung erworbener Eigenschaften geglaubt.

Ansonsten unterschied sich jedoch die Idee von der *Evolution der Arten*, die *Charles Darwin* in seinem Buch "On the Origin of Species" entwickelte (Darwin, 1859), von den bisherigen Konzepten sowohl in der Beschreibung der Entwicklung als auch in ihrer Erklärung. Nach Darwin existierten nicht alle heutigen Formen von Anfang an sondern entstanden aus einer Ursprungsform, die sich in verschiedene neue Formen aufspaltete, die sich wieder aufspalteten u.s.w., aber auch zugrundegehen konnten (Abb. 1c). Die Idee für diesen Stammbaum der Arten kam ihm nicht zuletzt als er das Material aufarbeitete, das er von seiner Reise mit dem Schiff "Beagle" mitgebracht hatte. Seine Sammlung von Vogelbälgen z.B. zeigte, dass die Finkenvögel des Galapagos-Archipels sich zwar von Insel zu Insel unterschieden, über die gesamte Inselgruppe gesehen aber doch mehr oder weniger grosse Ähnlichkeiten aufwiesen. Da lag es nahe, anzunehmen, dass sie aus einer gemeinsamen Ursprungsform entstanden waren. Darwins Leistung bestand nun darin, eine Theorie zu entwickeln, die nicht nur diese Veränderung in der Zeit, dieses Aufspalten und Aussterben erklärte, sondern auch verständlich machte, warum die heutigen Formen in ihrer Ausstattung so gut an die Anforderungen ihrer Umwelt angepasst sind. In den folgenden Kapiteln wird zunächst Darwins Argumentationskette kurz skizziert, dann auf Probleme der Argumentation eingegangen und daraus die weitere Entwicklung der Evolutionstheorie bis heute abgeleitet.

## 2. Darwins Argumentationskette

Die Pfeiler von Darwins Evolutionstheorie sind die folgenden (Darwin, 1859):

**Variation:** Individuen derselben Art unterscheiden sich in zahlreichen Merkmalen, z.B. in Körpergröße, Toleranz gegenüber Extremtemperaturen, aber auch in Verhaltensweisen wie Geschicklichkeit bei der Jagd oder Erfolg bei Paarung und Jungenaufzucht. Diese Feststellung ist eine tausendfach belegte Tatsache, die hier nur durch ein Beispiel veranschaulicht werden soll. Bei manchen Amphibien, Vögeln und Säugetieren versammeln sich zur Balzzeit zahlreiche Männchen auf engem Raum. Die Weibchen suchen diese sogenannten „Arenen“ auf, paaren sich, verschwinden wieder und „überlassen“ die Männchen weiteren ankommenden Weibchen. In diesem System ist der Fortpflanzungserfolg der Männchen sehr unterschiedlich. Während manche Arenamitglieder zu überhaupt keiner Paarung kommen, entfällt die Mehrzahl der Kopulationen auf ein einziges Männchen. In einer Untersuchung an Schnurrvögeln (*Manacus trinitatis*) z.B.

wurden 327 von 438 Weibchen (=75%) von dem „Spitzen(auf)reiter“ begattet; schon der Zweitplatzierte kam nur auf 12% (Krebs und Davies 1978).

**Mutation:** Die Entstehung dieser Unterschiede beruht auf Zufallsprozessen. Darwin hat sie nicht näher definiert. Heute wissen wir, dass es sich dabei vor allem um Mutationen und andere zufällig auftretende genetische Veränderungen handelt (z.B. Rekombination des Erbmateri als in der Meiose).

**Erblichkeit:** Ein Teil der Unterschiede ist erblich, d.h. wird von Eltern an ihre Kinder weitergegeben; die Söhne der erfolgreichen Arenamännchen sind also selbst wieder erfolgreich.

**Ressourcenmangel:** Es werden mehr Nachkommen gezeugt als die begrenzten Ressourcen eines Gebietes tragen können. Fische oder Frösche z. B. produzieren hunderte, ja tausende von Eiern und Jungen, von denen jedes wieder hunderte und tausende von Nachkommen erzeugt. Bei diesen Mengen kann man sich leicht vorstellen, dass Nahrung, Brutplätze und andere Ressourcen schnell knapp werden.

**Konkurrenz:** Dadurch entsteht Konkurrenz unter den Individuen um diese begrenzten Ressourcen. Diese Idee der Konkurrenz um Ressourcen entnahm Darwin einem Essay des englischen Nationalökonomen und Historikers *Thomas Malthus* (1766-1834) über den Existenzkampf in menschlichen Gesellschaften (Malthus 1798).

**Natürliche Selektion der Tauglichsten ("natural selection of the fittest"):** Jene, die in dieser Konkurrenz am erfolgreichsten sind ("the fittest") werden besser überleben und mehr Nachkommen hinterlassen als solche, die weniger erfolgreich sind. Da die Eigenschaften, die ihnen diese Fitness verleihen, zumindest teilweise erblich sind (s. oben), werden auch ihre Kinder wieder erfolgreich sein, sowie deren Kinder und deren Kinder u.s.w. Auf längere Sicht werden daher die weniger erfolgreichen Linien aussterben, und nur die tauglichsten (engl.: "the fittest") überleben ("survive"). Daher "*survival of the fittest*". Der Massstab für diese *Tauglichkeit* (oder *Fitness*) ist die natürliche Umwelt der Organismen. Sie trifft gewissermassen die Auswahl (= *Selektion*), wer überlebt und sich fortpflanzt und wer nicht. Daher der Begriff "*Natürliche Selektion der Tauglichsten*".

**Adaptation und Radiation:** Das Ergebnis der Selektion ist Anpassung (= *Adaptation*). Die Eigenschaften, die sich durchsetzen, sind solche, die am besten in die jeweilige Umwelt passen. Die Organismen, die wir vorfinden sind also solche, die unter den Bedingungen ihres typischen Lebensraumes am besten Nahrung finden, Feinden entkommen, Geschlechtspartner erobern, Junge aufziehen - kurz: am besten angepasst sind. Da aber die Umwelten - und auch die Individuen (s. Variation) - sich unterscheiden, können ähnliche Organismen einer Ausgangsform sich in verschiedenen Umwelten in verschiedene Richtungen entwickeln. Robben und Geparden z.B. gehen beide auf gemeinsame Raubtiervorfahren zurück und müssen schnell sein, um ihre Beute zu erwischen. Aber der

Lebensraum Wasser hat bei den Robben die Stromlinienform herausgezüchtet, der Lebensraum Savanne bei den Geparden, den schlanken Sprinter mit langen Beinen.

In gleicher Weise können weniger extreme Umweltunterschiede zu anderen Merkmalsunterschieden führen; Unterschiede in der Nahrung z.B. zu unterschiedlichen Schnäbeln bei Vögeln. Abbildung 2 zeigt völlig verschiedene Schnabelformen, aber gewisse Grundmuster tauchen immer wieder auf. Lange, dünne und spitze Schnäbel finden sich bei Arten, die nach kleiner Beute stochern, sei es nach Insekten hinter der Rinde von Bäumen wie der Lappenhopf (Abb. 2 C), sei es nach Würmern, kleinen Krebsen u.a. Nahrung im Boden, wie Limicolen (Abb. 2 L) oder Kiwis (Abb. 2 M). Kurze kräftige Schnäbel hingegen findet man bei Arten, die Samen knacken, wie z.B. Papageien (Abb. 2 F), Kreuzschnäbel (Abb. 2 E) u.a. Finken (Abb. 2 D). Eine solche immer wiederkehrende Passung zwischen einem Umweltfaktor und einem Merkmal ist ein starker Hinweis, dass der Umweltfaktor (hier die Art der Nahrung) zur Selektion des Merkmals (hier des Schnabels) geführt hat. Derartige Anpassungen führen auf lange Sicht zur Aufspaltung in neue Arten oder - wie man auch sagt - zur *adaptiven Radiation*.

### 3. Probleme mit Darwins Argumentation

Auf den ersten Blick erscheint diese Argumentationskette einleuchtend und zwingend; bei genauerem Nachdenken stösst man jedoch auf verschiedene Probleme. Drei sind unten aufgeführt, weil sie eine wichtige Rolle in der weiteren Entwicklung der Evolutionstheorie gespielt haben.

**Tautologie:** Eine der bis heute nicht verstummen, grundlegendsten Kritiken lautet wie folgt: Tauglichkeit wird daran gemessen, wer überlebt. "Überleben der Tauglichsten" heisst also nichts anderes als "Überleben derjenigen, die überleben". Und das ist zweifellos eine Tautologie, eine Aussage desselben Sachverhalts mit verschiedenen Worten. Es ist aber keine Erklärung. Wenn dieser Vorwurf stimmt, wäre die ganze Evolutionstheorie ein Zirkelschluss. Aber der Vorwurf stimmt nicht. Die Kritiker übersehen nämlich einen wichtigen Punkt: Die Evolutionstheorie sagt ja nicht, dass sich irgendwelche Merkmale gegenüber anderen durchsetzen. Sie sagt, dass sich solche durchsetzen, die eine bessere Anpassung an eine bestimmte Umwelt darstellen; dass man unter denselben Umweltbedingungen immer wieder dieselben Merkmale finden sollte, wie dies für Schnabelform von Vögeln in Abbildung 2 dargestellt ist.

Ausserdem kann man Evolution, Selektion und Anpassung im Experiment nachweisen, z.B. den sogenannten "Industriemelanismus" bei Birkenspannern (*Biston betularia*) und ca. 70 anderen Schmetterlings- sowie einigen Spinnenarten (Kettlewell 1973). Bis zur industriellen Revolution gab es in England nur die hellen Birkenspanner mit dunklen Flecken. 1848

tauchte in einem Kohleabbaugebiet bei Manchester die erste dunkle Form auf. Sie breitete sich so stark aus, dass ca. 100 Jahre später über 90% der gesamten Population dunkel war - aber nur in Gebieten mit industrieller Verschmutzung. In unverschmutzten Gebieten dominierte weiterhin die helle Form. Die Erklärung für diese unterschiedlichen Häufigkeiten lieferte ein Experiment: auf der normalerweise hellen Birkenrinde ist die helle Form besser getarnt, auf den verschmutzten Bäumen in Industriegebieten die dunkle Form. Setzt man helle Tiere auf dunkle Birken und dunkle Tiere auf helle Birken werden sie viel häufiger von Vögeln erbeutet. Die Vögel üben also in unverschmutzten Gebieten einen Selektionsdruck gegen dunkle Formen aus und die hellen setzen sich durch; in verschmutzten Gebieten richtet sich der Selektionsdruck gegen die hellen Formen und die dunklen dominieren. Eine schöne Bestätigung erfuhr diese Interpretation, nachdem Massnahmen zur Schadstoff-Verringerung den Anteil heller Birken auch in Industriegebieten wieder erhöhte: seit ca. 1960 wächst dort wieder der Anteil an hellen Birkenspannern.

In solchen Fällen, wo man Umweltfaktoren verändert, damit einen gerichteten Selektionsdruck auf neue Anpassung schafft und die Organismen sich dann tatsächlich in der erwarteten Richtung verändern, in solchen Fällen hat man sich aus der scheinbaren Tautologie befreit. Wir definieren den Tauglichsten ja nicht mehr im Nachhinein durch sein Überleben. Wir sagen ihn vorher und überprüfen unsere Vorhersage - und damit unsere Theorie - anhand der Befunde. Und diesen Test hat die Evolutionstheorie inzwischen unzählige Male bestanden.

**Vererbung:** Ein zweites Problem mit Darwins Argumentation lag in der Erbllichkeit der Merkmale. Darwin glaubte - wie die meisten seiner Zeitgenossen - an einen Vererbungsmechanismus, bei dem sich die Eigenschaften der Eltern in ihren Kindern mischen. In unserem Sprachgebrauch hat sich diese Auffassung bis heute gehalten, wenn wir von einem "Mischling", von "Mischehen" oder von "Blutvermischung" sprechen. Ein solcher Mechanismus würde aber gar keine Selektion erlauben; ja er würde ihr sogar entgegenwirken. Ein Beispiel mit zwei Flüssigkeiten soll dies veranschaulichen. Eine gelbe Flüssigkeit möge die Eigenschaften symbolisieren, die in einer Population vorherrschen, eine grüne stehe für ein Individuum, das dank einer Mutation zufällig etwas besser ist, z.B. grösser, stärker, resistenter, geschickter u.s.w.. Bei der Paarung dieses besseren Individuums mit irgendeinem anderen Populationsmitglied vermischen sich die Eigenschaften (=Flüssigkeiten) der beiden zu Hellgrün. Die "hellgrünen Kinder" sind dann zwar besser als der schlechte Elternteil (gelb), aber schlechter als der gute (grün). Und wenn Tiere mit diesen Eigenschaften sich dann weiter untereinander paaren, dann bleiben die guten Eigenschaften verwässert; eine rein grün Farbe kann nicht wieder entstehen. Bei Vererbung durch Vermischung von Eigenschaften würden die zufällig entstehenden besseren Merkmale also nicht durch Selektion von Generation zu Generation angereichert.

Darwin war sich dieses Problems wohl bewusst und er half sich, indem er - genau wie Lamarck - annahm, dass auch erworbene Eigenschaften vererbt werden. Das aber ist, wie wir heute wissen, falsch.

Die Lösung dieses konzeptionellen Problems bahnte sich schon zu Lebzeiten Darwins an und zwar durch die Experimente des Mönches *Gregor Mendel* (1822-1884), der verschiedenen Erbsenrassen miteinander kreuzte. Für die Evolutionstheorie war Mendels wichtigster Befund der folgende: Die Individuen können zwar in ihrem Erscheinungsbild (= *Phänotyp*) eine Mischung aus den Erscheinungsbildern der beiden Elternteile darstellen, die Erbanlagen (= *Genotypen*) der Eltern vermischen sich aber nicht. In unserem Beispiel mit den beiden Farben, kann man das so veranschaulichen, dass der gelbe und der grüne Genotyp auch nach der Mischung (d.h. in den Kindern) unverändert nebeneinander bestehen, z.B. in Form von verschiedenfarbigen Sandkörnern. Nur ihre Auswirkungen überlagern sich und geben nach aussen hin ein vermischtes Erscheinungsbild, hier einen hellgrünen Sandhaufen. Wenn sich aber die Erbanlagen nicht vermischen, dann können einmal aufgetretene bessere Eigenschaften (grün) von Generation zu Generation weitergegeben werden. Ja sie können sich sogar verstärken. Wenn sich nämlich zwei Individuen paaren, die jedes nur eine der besseren Erbanlagen haben, können sie Kinder zeugen, die derer zwei haben und dadurch noch besser sind. Und wenn jetzt alle Individuen mit einem Grünanteil besser überleben und mehr Junge hinterlassen als solche ohne Grün, dann wird sich Grün nach und nach in der Population anreichern. Es erfolgt, wie von Darwin postuliert, eine Selektion des Merkmals Grün oder - allgemein - der besseren Eigenschaften. Mendel berichtete über seine Befunde zwar schon zu Lebzeiten Darwins. Er tat das allerdings nur vor dem Naturforschenden Verein in Brünn, im heutigen Tschechien (Mendel, 1865). Durchgesetzt hat sich die Mendelsche Vererbungslehre erst ca. 60 Jahre später, also lange nach Darwins Tod. Diese Synthese aus den ursprünglichen Ideen Darwins und moderneren Erkenntnissen der Genetik bezeichnet man als "*Neodarwinismus*", im englischen Sprachgebrauch oft auch als "*The Modern Synthesis*", die moderne Synthese.

**Soziales Verhalten:** Ein drittes Problem seiner Evolutionstheorie hatte Darwin selbst erkannt, und es hat ihm zeitlebens Kopfschmerzen bereitet. Es war der Befund, dass manche Organismen offenbar nicht alles dran setzen, möglichst viele Nachkommen zu hinterlassen sondern anderen helfen, deren Nachkommen aufzuziehen. Das krassste Beispiel sind die sozialen Insekten, also Bienen, Hummeln, Ameisen u.a. Bei ihnen werden alle Nachkommen von einer Königin (oder manchmal einigen wenigen Königinnen) produziert, und es gibt ein Heer von Tausenden und Millionen Arbeiterinnen, die - statt sich selbst fortzupflanzen - alle scheinbar selbstlos bei der Aufzucht von diesen Nachkommen helfen. Derartigen *Altruismus* darf es nach der damaligen Vorstellung von Selektion nicht geben. Denn, nehmen wir an, es tritt zufällig ein Individuum mit den Erbanlagen für

derartiges Helferverhalten auf, dann schadet es sich in doppelter Weise: zum einen hilft es seinen Konkurrenten, mehr Nachkommen in die Welt zu setzen, als sie ohne diese Hilfe gehabt hätten; zum anderen verringert es seinen eigenen Beitrag zum Genpool der nächsten Generationen. Damit verschwinden die altruistischen Eigenschaften ebenso schnell aus der Population, wie sie aufgetaucht sind. Individuen, die auf Kosten ihrer eigenen Fortpflanzung für andere etwas tun dürfte es nach Darwins Konzept es nicht geben. Aber es gibt sie, und das gar nicht selten.

Ein weiteres Beispiel sind die sogenannten "*Kommentkämpfe*". Damit bezeichnet man Kämpfe, die so geführt werden, dass sie zwar erlauben, die Stärke des Gegners einzuschätzen, die aber in der Regel nicht zum Tod führen. Das wird - wie bei einem Ritterturnier - durch Einhalten bestimmter Regeln gewährleistet. Antilopen z.B. fechten mit ihren Waffen, anstatt sich aufzuspiessen; Hunde beißen dem unterlegenen Gegner nicht die Kehle durch, obwohl dieser sie dem Sieger entgegengestreckt. Diese Schonung ist eigentlich unverständlich, denn die sicherste Methode, einen Konkurrenten ein für allemal auszuschalten, wäre, ihn umzubringen.

Solche Fälle von Hilfe und Rücksichtnahme stellen eine echte Knacknuss für Darwins ursprüngliche Evolutionstheorie dar. Und da praktisch jede soziale Organisation, einschliesslich unserer menschlichen, nur funktionieren kann, wenn die eigenen Interessen bis zu einem gewissen Grad zurückgestellt werden, wenn Rücksicht genommen und Hilfe geleistet wird, stellt sich die Frage: Kann soziales Verhalten durch Evolution entstehen? Mit dieser Frage wird sich der Rest dieses Kapitels beschäftigen, denn sie blieb auch noch unbeantwortet, nachdem um 1930 durch die Verschmelzung von Evolutionstheorie und Vererbungslehre die moderne Synthese geboren war und die Evolutionstheorie ihren endgültigen Durchbruch geschafft hatte.

#### **4. Die Entwicklung vom Neodarwinismus bis heute**

**Gruppenselektion:** Ein wichtiger Versuch, Diskrepanzen zwischen den Vorhersagen der Evolutionstheorie und manchen Befunden zu erklären, stammt aus den 50er und 60er Jahren dieses Jahrhunderts. Er geht vor allem auf den Engländer *V. C. Wynne-Edwards* (1962, 1986) zurück. Der folgt weitgehend Darwins Argumentation, mit dem wichtigen Unterschied, dass für ihn die Einheit, an der die Selektion ansetzt, nicht das Individuum ist sondern die Gruppe. Nach Wynne-Edwards Vorstellung besteht die Konkurrenz in vielen Fällen nicht zwischen verschiedenen Individuen sondern zwischen verschiedenen Gruppen. Und die Eigenschaften der schlechter angepassten Gruppen sterben aus, so wie bei Darwin die Eigenschaften der schlechter angepassten Individuen aussterben. Man spricht deshalb in



diesem Fall von *Gruppenselektion*, bei Darwins ursprünglichem Konzept von *Individualselektion*.

Schlechte Gruppen sind nach Wynne-Edwards solche, die aus lauter Individuen bestehen, welche ihren eigenen Fortpflanzungserfolg maximieren, dadurch eine Überbevölkerung hervorrufen und längerfristig ihre Ressourcen (z.B. Nahrung) so stark erschöpfen, dass keiner mehr genügend hat und alle sterben. Gute Gruppen sind solche, in denen sich nicht alle Individuen fortpflanzen, sondern einige z.B. anderen bei der Aufzucht von deren Jungen helfen. Die Arbeiterinnen, welche die Jungen der Bienenkönigin aufziehen, sind ein typisches Beispiel. Der Begriff "Gruppe" ist hier nicht auf kleine räumlich zusammenhängende Gruppen beschränkt. Man kann ihn ohne weiteres auf Populationen oder ganze Arten anwenden und dann argumentieren: die besser angepassten Populationen oder Arten setzen sich gegen die schlechter angepassten durch. Mit dieser Idee hat man auch die Evolution von Kommentkämpfen erklärt. Die Erklärung lautet: Gegner halten sich im Kampf an bestimmte Regeln, anstatt sich umzubringen, damit nicht das Überleben der Art gefährdet wird. Diese Idee, etwas ist zum besten einer Gruppe oder einer ganzen Art, hat das evolutionäre Denken bis etwa Ende der 60er Jahre beherrscht, und es zieht sich z.B. durch fast alle Arbeiten des berühmten Verhaltensforschers und Nobelpreisträgers *Konrad Lorenz* (1903-1989), auch durch sein Aggressionsbuch "Das sogenannte Böse" (Lorenz 1963).

Die Idee, dass Gruppenselektion Eigenschaften fördert, die dem Wohl der Gruppe und der Erhaltung der Art dienen, war nicht nur deshalb so attraktiv, weil sie scheinbar das bisher so schwer verständliche Sozialverhalten erklärte. Sie kam wohl auch dem Wunsch der meisten Menschen entgegen, Harmonie und Kooperation wenigstens in der Natur zu finden. Diese Wunschdenken dürfte auch dafür verantwortlich sein, dass Interpretationen, etwas sei zum Besten der Gruppe oder der Art, sich so hartnäckig in den Köpfen (auch mancher Wissenschaftler) und in Büchern (einschliesslich Schulbüchern) hält, obwohl das Konzept seit nunmehr ca. 30 Jahre wissenschaftlich überholt ist. Kritik am Konzept der Gruppenselektion entstand ab Mitte der 60er Jahre, sowohl aus theoretischen Überlegungen als auch aufgrund von neuen empirischen Befunden.

Auf empirischer Seite fand man immer mehr Beispiele, die keineswegs Verzicht und Schonung von Artgenossen belegten. Sie selbst haben vielleicht schon einmal die Fortpflanzung von Erdkröten im Frühjahr beobachtet. Da umklammern oft mehrere Männchen gleichzeitig dasselbe Weibchen, hängen oben, unten und seitlich an ihm, mit dem Effekt, dass ca. 20% der so umkämpften Krötenweibchen bei der Paarung sterben (Davies & Halliday 1979). Das ist sicher nicht zum Wohle der Art. Oder ein anderes Beispiel: Bei Löwen, Languren (asiatische Affen) und einer Reihe anderer Säugetiere gibt es den sogenannten Infantizid, die Kindstötung (Bertram 1975, Hrdy 1977). Es sind alles Arten, bei

denen Männchen um einen Harem mit mehreren Weibchen kämpfen. Und wenn ein Männchen den früheren Haremsbesitzer besiegt und vertrieben hat, beisst es alle Jungen tot. Die Folge: die von der Jungenpflege "befreiten" Weibchen kommen wieder in Östrus und paaren sich nun mit dem neuen Männchen; für dieses Individuum sicher ein Vorteil, aber ebenso sicher wieder nicht zum Wohle der Art.

Die theoretischen Einwände gegen das Konzept der Gruppenselektion können wir mit einer einfachen Rechnung veranschaulichen. Nehmen wir an, 99% der Mitglieder einer Population seien sozial und selbstlos ("Altruisten"). Das heisst z.B., sie betreiben sparsame Fortpflanzung, welche die Ressourcen nicht übernutzt, oder sie schonen einen unterlegenen Gegner im Kampf. Nehmen wir weiter an, dass in dieser Population durch Mutation ein Individuum auftritt, welches sich nicht an die Regeln hält, oder dass solche Individuen von aussen in die Gruppe einwandern ("Egoisten"). Sie sind zwar anfangs selten, aber da sie sich stärker fortpflanzen als die anderen oder diese nach gewonnenen Kampf umbringen, setzen sich ihre Erbanlagen nach und nach durch und verdrängen die der Altruisten. Altruismus wäre gegenüber Egoismus keine *evolutions-stabile Strategie*.

Das Konzept der Gruppenselektion bot also auch keine allseits befriedigende Lösung. Wie aber lässt sich soziales Verhalten dann erklären? Die heute gängigsten Erklärungen sind Kooperation, reziproker Altruismus und Verwandten-Selektion.

**Kooperation:** In einigen Fällen scheint eine Erklärung sozialen Verhaltens nicht so schwierig zu sein. Das sind die Fälle, in denen alle Beteiligten von einer Kooperation profitieren, etwa bezüglich Nahrung oder Schutz vor Feinden. Wenn z.B. Hyänen in Rudeln jagen, können sie grössere Beute erlegen, als wenn sie allein jagen. Wenn Beutetiere in Gruppen leben, laufen sie aus verschiedenen Gründen weniger Gefahr gefressen zu werden: mehr Augen sehen den Feind früher als zwei; wehrhafte Tiere können den Räuber in Gruppen leichter vertreiben; der Räuber wird durch die nach allen Seiten davontreibenden Beutetiere verwirrt; das Risiko erwischt zu werden, verteilt sich auf viele. Das Problem ist jedoch: nicht alle profitieren in gleichem Masse. Bei der Jagd von Hyänen und anderen sozial jagenden Fleischfressern wird die Beute nicht gleichmässig unter allen Gruppenmitgliedern geteilt. Beim Schutz vor Raubfeinden sind die Tiere am Rand einer Herde stärker gefährdet als die in der Mitte. D.h. Kooperation beruht zwar auf Gegenseitigkeit, aber sie ist nicht identisch mit "gleiches Recht für alle". Manche Individuen ziehen bei ähnlichem Aufwand an Zeit, Energie und Risiko weniger Nutzen aus dem Gruppenleben als andere, z.B. weil sie auf einer niedrigeren Hierarchiestufe stehen. Wie können solche Ungleichheiten entstehen und sich halten?

Eine Erklärungsmöglichkeit ist in Abbildung 3a schematisch dargestellt. Überleben, Nahrungsaufnahme, Fortpflanzungserfolg - kurz: die genetische Fitness - eines rangtiefen Beta-Tieres ist durch die Kooperation geringer als die eines ranghohen Alpha-Tieres. Aber

dennoch lohnt es sich für Beta, zu kooperieren, denn die Alternative, allein (=Solitär) zu leben, erbringt einen noch schlechteren Fitnessgewinn, vielleicht weil sie zu höherem Feinddruck, weniger Nahrung oder gar keiner Fortpflanzung führt. Tiere, die trotz der Ungleichheit kooperieren, werden dann ihr Erbgut stärker in die nächsten Generationen ausbreiten als solche, die allein leben. Kooperation wird sich in der Evolution durchsetzen, weil die Alternativen noch weniger Erfolg versprechen.

**Reziproker Altruismus:** In vielen Fällen scheinen diese Fitness-Verhältnisse aber nicht gegeben zu sein (Abb. 3b). Einer in der Gruppe (Alpha) ist durch die Kooperation zwar wieder besser dran als beim Alleinleben, der andere (Beta) aber schlechter. Beta sollte also eigentlich die Zusammenarbeit aufgeben und den Sozialverband verlassen ... tut es aber nicht. Eine Erklärung für diese scheinbare Diskrepanz findet man oft erst in Langzeitstudien. Die Ungleichheit besteht nämlich nur zu einem bestimmten Zeitpunkt. Der Aufwand, den Beta treibt, führt zunächst zu einem Nutzen für Alpha (1 in Abb. 3b), bei einer späteren Gelegenheit (2) aber hat Alpha die grösseren Kosten und Beta den Nutzen. In der Endabrechnung gewinnen dadurch beide. Sie müssen wiederum nicht in gleichem Masse profitieren; Voraussetzung ist nur, dass über ihr ganzes Leben beide durch Sozialverhalten besser abschneiden als in der Alternative des Alleinlebens. Solche Beziehungen beschreibt man heute meist mit dem Begriff "*reziproker Altruismus*". Altruismus, weil zunächst einer scheinbar selbstlos einem anderen hilft; reziprok, weil der andere bei einer späteren Gelegenheit, die Hilfe zurückzahlt.

Zur Illustration ein Beispiel von reziprokem Altruismus, das ich gemeinsam mit einem früheren Doktoranden, Hussein Adan Isack in Kenya untersucht habe (Isack & Reyer 1989). Dort gibt es einen Vogel, den grossen Honiganzeiger (*Indicator indicator*), der sich von Bienenwaben und den darin enthaltenen Larven ernährt, aber allein an die Nester der wilden Bienen nicht herankommt. Im gleichen Gebiet gibt es Honigsammler vom Stamme der Gabbra, welche die Bienen austräuchern und die Nester mit Äxten öffnen können; aber die Gabbra kennen die Lage der Nester nicht, denn sie ziehen als viehzüchtende Nomaden von Ort zu Ort. In dieser Situation haben der Vogel mit seiner Ortskenntnis und der Mensch mit seinen technischen Fähigkeiten eine einzigartige Zusammenarbeit entwickelt. Der Vogel lockt den Menschen durch bestimmte Rufe und Flugmuster auf einer recht geradlinigen Strecke zum Bienennest, der Mensch öffnet es und hinterlässt Wabenstücke für den Vogel als Belohnung. Es hilft also erst der Vogel dem Menschen, das Nest zu finden, und dann - reziprok - der Mensch dem Vogel, an seine Nahrung zu kommen.

**Verwandten-Selektion (Das egoistische Gen):** In vielen Fällen ist aber auch längerfristig kein Vorteil für die eigene Fortpflanzung des scheinbar Benachteiligten festzustellen. Zur Illustration ein weiteres Beispiel aus meiner eigenen Forschung (Reyer 1990a,b). Bei afrikanischen Graufischern (*Ceryle rudis*), einer Eisvogelart, gibt es - wie bei vielen

Vogelarten - sogenannte "Helfer am Nest". Das sind geschlechtsreife Vögel, die sich nicht fortpflanzen, sondern anderen Paaren bei der Aufzucht von deren Jungen helfen, vor allem in dem sie diese Jungen füttern. Es ist also ähnlich wie in Insektenstaaten, nur mit dem Unterschied, dass die Vögel meist nur als Ein- oder Zweijährige dieser "Helferkaste" angehören, sich später aber selbst fortpflanzen, während Insektenarbeiterinnen das in der Regel nie tun. Verglichen mit einem Graufischer, der bereits im Alter von einem Jahr mit der eigenen Fortpflanzung beginnt, holen die Helfer den Vorsprung in der Nachkommenzahl nie wieder auf. Und verglichen mit den Artgenossen, die nicht helfen, haben Helfer auch noch eine höhere Sterberate. Warum also sind Helfer so blöd, sich für andere zu verausgaben? Sind sie echte Altruisten?

Um diese Fragen zu beantworten, müssen wir einen kurzen Ausflug in die Genetik machen. Ob sich kooperatives Verhalten in der Evolution durchsetzt, hängt allein davon ab, ob das Erbgut, das dieses Verhalten verursacht, erfolgreich in die nächsten Generationen weitergegeben werden kann. Das Erbgut eines Tieres wird aber nicht nur in den eigenen Kindern weitergegeben sondern auch in anderen Verwandten. Der Verwandtschaftskoeffizient ( $r$ ) gibt ja gerade an, wie wahrscheinlich es ist, dass zwei Individuum dank gemeinsamer Vorfahren das gleiche Erbgut haben. Zwischen Vollgeschwistern ist diese Wahrscheinlichkeit 50% oder  $r = 1/2$ , d.h. genauso gross wie zwischen Eltern und Kindern. Zwischen Halbgeschwistern ist sie 25% oder  $r = 1/4$ ; zwischen Cousinen und Cousins 12,5% oder  $r = 1/8$  u.s.w. Das bedeutet: um einen Satz des eigenen Erbgutes an die nächste Generation weiterzugeben, kann man zwei eigene Kinder in die Welt setzen ( $2 \times \frac{1}{2} = 1$ ). Man kann aber auch ebenso gut durch Hilfe bei Eltern oder anderen Verwandten dazu beitragen, dass zwei zusätzliche Vollgeschwister ( $2 \times \frac{1}{2} = 1$ ) überleben oder vier zusätzliche Halbgeschwister ( $4 \times \frac{1}{4} = 1$ ) oder acht zusätzliche Cousinen und Cousins ( $8 \times \frac{1}{8} = 1$ ) u.s.w. In allen Fällen wird ein vollständiger Satz des eigenen Erbgutes in die nächste Generation weitergegeben.

Diese, hier nur grob skizzierte Überlegung, die vor über 30 Jahren erstmals von *William D. Hamilton* vorgestellt wurde, ist die Grundlage für eine sehr wichtige Erklärung sozialen Verhaltens (Hamilton, 1963; 1996). Sie kann nämlich auch jene Fälle erklären, in denen sich Kooperation selbst langfristig für ein Individuum nicht zu lohnen scheint, wie etwa für die Graufischerhelfer oder die Bienenarbeiterinnen. Die Erklärung ist, dass die scheinbar selbstlosen oder altruistischen Helfer nahe Verwandte aufziehen, in der Regel jüngere Geschwister oder Halbgeschwister. Indem sie dazu beitragen, dass mehr von diesen Verwandten überleben, als das ohne ihre Hilfe der Fall gewesen wäre, tragen sie auch zur Ausbreitung ihres eigenen Erbgutes bei, das ja mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit in diesen Verwandten steckt. In der graphischen Darstellungsweise von Abbildung 3c bedeutet das: Wenn Alpha und Beta verwandt sind, muss ein Teil des Erbgutes, das Alpha in seinen

Jungen weitergibt, Beta zugeschlagen werden - nämlich der Teil, der ohne die Hilfe von Beta nicht überlebt hätte. Das, was uns als Altruismus auf der Ebene des Individuums erscheint, erweist sich als *Egoismus auf der Ebene der Gene* (Dawkins, 1989). Dabei dürfen die Begriffe "Altruismus" und "Egoismus" nicht moralisch wertend verstanden werden; sie sollen nur beschreiben, ob ein Merkmal anderen oder sich selbst dient.

Nach diesem Konzept breiten sich in der Evolution solche Eigenschaften aus, welche am erfolgreichsten die zugrunde liegenden Erbanlagen weitergeben. Das kann durch die Aufzucht von möglichst vielen eigenen Kindern geschehen; das entspricht Darwins ursprünglichen Konzept der *Individual-Selektion*. Es kann aber auch durch Verbesserung der Chancen von nahen Verwandten geschehen, die auch Kopien meiner Gene tragen. Dann spricht man von *Genselektion* oder *Verwandten-Selektion*.

Damit stellt sich natürlich die Frage, ob auch bei uns Menschen Selbstlosigkeit, Grossmütigkeit, Hilfsbereitschaft und soziales Verhalten letztlich nur ein Egoismus der Gene ist. Vordergründig sind die Parallelen zum Tierreich offensichtlich: auch wir arbeiten bereitwilliger zusammen, wenn wir direkt profitieren (*Kooperation*), handeln nach dem Motto "wie Du mir, so ich Dir" (*reziproker Altruismus*) und sind eher bereit, Hilfe nahen Verwandten zukommen zu lassen (*Verwandten-Selektion*). Damit investieren wir potentiell in die Ausbreitung unserer Gene. Solche u.a. Ähnlichkeiten in der *Form* von tierischem und menschlichem Verhalten sind zwar interessant und können zu neuen Hypothesen über die *Ursachen* unseres Verhaltens führen, deren wissenschaftliche Überprüfung erfordert aber viel mehr als blosse Korrelationen und eine ausschliesslich biologische Betrachtung. Darauf einzugehen, würde den Rahmen dieses Kapitels über die grundlegenden Konzepte der Evolutionstheorie sprengen. Wer sich für diese "Grenzüberschreitung" interessiert, findet eine neuere Darstellung und weitere Literatur in Sober & Wilson (1998).

## Literatur

### 1. Im Text zitierten Arbeiten:

- Bertram B. C. R. (1975) - Social factors influencing reproduction in wild lions. *J. Zool. Lond.* 177: 463-482.
- Darwin C. (1859) - *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life.* London, J. Murray.
- Dawkins R. (1989) - *The selfish gene* (2<sup>nd</sup> edition). Oxford, Oxford Univ. Press.  
Deutsche Uebersetzung (2. Ausgabe): *Das egoistische Gen.* Spektrum, Heidelberg (1994).
- Davies N. B. & Halliday T. R. (1979) - Competitive mate searching in common toads, *Bufo bufo*. *Anim. Behav.* 27: 1253-1267.
- Hamilton W. D. (1963) - The evolution of altruistic behavior. *Am. Nat.* 97: 354-356.
- Hamilton W. D. (1996) - *The narrow roads of gene land.* Oxford, W. H. Freeman.
- Hrdy S. B. (1977) - Infanticide as a primate reproductive strategy. *Am. Sci.* 65: 40-49.
- Isack H. A. & Reyer H.-U. (1989) - Honeyguides and honey gatherers: Interspecific communication in a symbiotic relationship. *Science* 243: 1343-1346.
- Kettlewell H. B. D. (1973) – *The evolution of melanism.* Oxford, Clarendon.
- Krebs J. R. & Davies N. B. (1978) - *Behavioural ecology. An evolutionary approach* (1<sup>st</sup> edition). Oxford , Blackwell Scientific Publications.
- Lamarck J. B. (1809) - *Philosophie zoologique, ou exposition des considérations relative à l'histoire naturelle des animaux.* Paris.
- Lorenz K. (1963) - *Das sogenannte Böse.* Wien, Borotha-Schoeler.
- Mathus T. R. (1798) - *An essay on the principle of population.*
- Mendel J. G. (1865) - *Versuche über Pflanzenhybriden.* *Verh. Natur. Vereins Brünn* 4: 3-57.
- Reyer H.-U. (1990a) - The Pied Kingfisher: Ecological causes and reproductive consequences of cooperative breeding. In: P. Stacey & W. Koenig (Hrsg.), *Cooperative breeding in birds: long-term studies of ecology and behavior.* Cambridge, Cambridge University Press. S. 529-557.
- Reyer H.-U. (1990b) - Die Evolution von kooperativer Jungenaufzucht. In: B. Streit (Hrsg.), *Evolutionsprozesse im Tierreich.* Basel, Birkhäuser Verlag. 125-141.
- Ridley M. (1993) - *Evolution.* Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Sober E. & Wilson D. S. (1998) - *Unto others. The evolution and psychology of unselfish behavior.* Cambridge (Mass.), Harvard Univ. Press.
- Wynne-Edwards V. C. (1962) - *Animal dispersion in relation to social behaviour.* Edinburgh, Oliver & Boyd.

Wynne-Edwards, V.C. (1986) - Evolution through group selection. Oxford, Blackwell Scientific Publications.

Ziswiler V. (1976) - Spezielle Zoologie: Wirbeltiere, Band 2. Stuttgart, G. Thieme.

2. Uebersichten, die für ein vertieftes Studium nützlich sein können (mit deutscher Uebersetzung, wo vorhanden):

Alcock J. (1998) – Animal behavior. An evolutionary approach (6<sup>th</sup> edition). Sunderland (Mass.), Sinauer Associates, Inc.

Deutsche Übersetzung (5. Ausgabe): Das Verhalten der Tiere aus evolutionsbiologischer Sicht. Stuttgart, Fischer (1996).

Cronin H. (1991) – The ant and the peacock. Altruism and sexual selection from Darwin to today. Cambridge, Cambridge University Press.

Dawkins R. (1986) - The blind watchmaker. Harlow, Longman.

Deutsche Übersetzung: Der blinde Urmacher. Kindler, München (1987).

Futuyma D. J. (1998) - Evolutionary biology (3<sup>rd</sup> edition). Sunderland (Mass.), Sinauer Associates, Inc.

Deutsche Übersetzung (2. Ausgabe): Evolutionsbiologie. Basel, Birkhäuser (1989).

Greenwood P. J., Harvey P. H. & Slatkin M. (1985) – Evolution. Essays in honor of John Maynard Smith. Cambridge, Cambridge University Press.

Krebs J. R. & Davies N. B. (1993) – An Introduction to behavioural ecology (3<sup>rd</sup> edition). Oxford, Blackwell Scientific Publications.

Deutsche Übersetzung (1. Ausgabe): Einführung in die Verhaltensökologie. Stuttgart, G. Thieme (1984).

Krebs J. R. & Davies N. B. (1997) - Behavioural ecology. An evolutionary approach (4<sup>th</sup> edition). Oxford, Blackwell Scientific Publications.

Maynard Smith J (1989) – Evolutionary genetics. Oxford, Oxford univ. Press.

Deutsche Übersetzung: Evolutionsgenetik. Stuttgart, G. Thieme (1992).

Mayr E. (1988) – Evolution: Die Entwicklung von ersten Lebensspuren bis zum Menschen. Spektrum, Heidelberg.

Mayr E. (1991): One long argument. Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought. Cambridge (Mass.), Harvard Univ. Press.

Deutsche Uebersetzung: Und Darwin hat doch recht. Charles Darwin, seine Lehre und die moderne Evolutionsbiologie. Münnchen, Piper (1994).

Streit B. (1990) – Evolutionsprozesse im Tierreich. Basel, Birkhäuser.

Wickler W. & Seibt U. (1991) - Das Prinzip Eigennutz. Zur Evolution sozialen Verhaltens (überarbeitete Neuausgabe). München, Piper.

Wilson E. O. (1975) - Sociobiology. Cambridge (Mass.), The Belknap Press of Harvard Univ. Press. Nachdruck 1982.



## Legenden

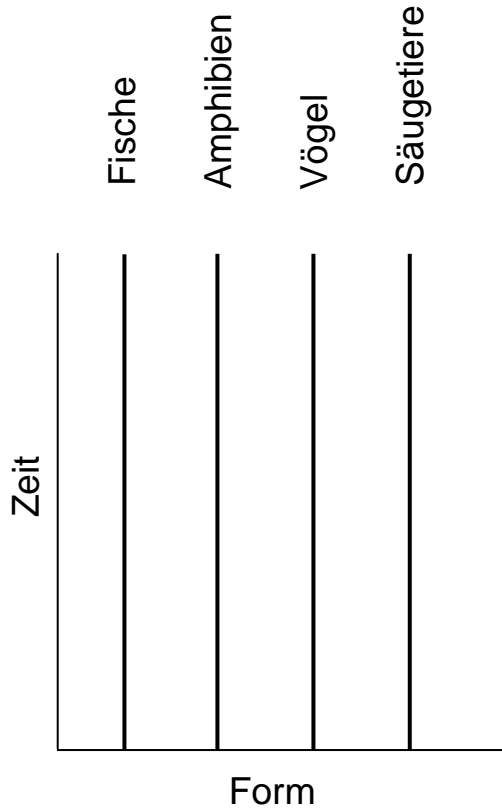
**Abb. 1:** Schematische Darstellung von drei Vorstellungen zur Entwicklung der Arten. Nähere Erklärungen im Text. Nach Ridley (1993), verändert.

**Abb. 2:** Vogelschnäbel sind an die spezifische Art der Nahrungssuche angepasste Werkzeuge.

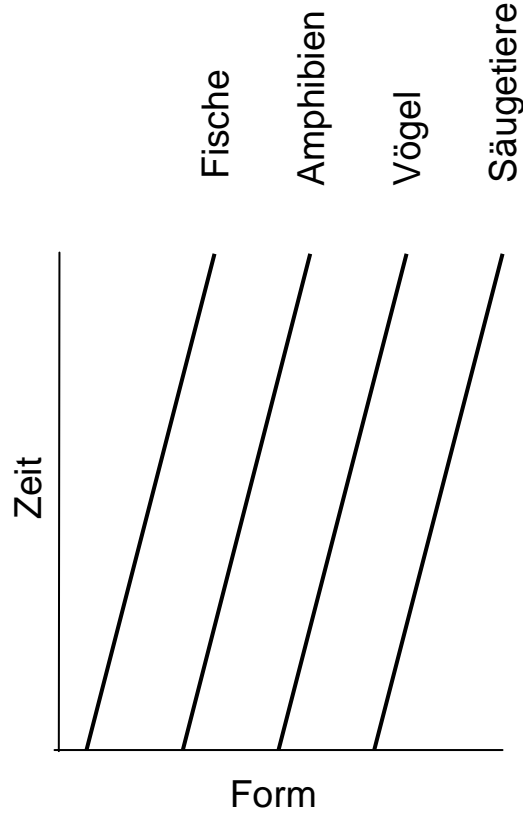
**A** Mauersegler (*Apus apus*), **B** Specht (*Picus*), **C** Lappenhopf (*Heralocha acutirostris*), **D** Kirschkernebeisser (*Coccothraustes coccothraustes*), **E** Fichtenkreuzschnabel (*Loxia curvirostra*), **F** Hyazinthara (*Anodorhynchus hyacinthinus*), **G** Fischertukan (*Rhamphastos sulfuratus*), **H** Schwertschnabelkolibri (*Ensifera ensifera*), **I** Adlerkolibri (*Eutoxeres aquila*), **K** Weissibis (*Eudocimus albus*), **L** Säbelschnäbler (*Recurvirostra*), **M** Kiwi (*Apteryx australis*). Nach Ziswiler (1976), verändert.

**Abb. 3:** Schematische Darstellung von drei möglichen Erklärungen zur Evolution sozialen Verhaltens. Der gesamte genetische Beitrag (Fitness) zur nächsten Generation ist durch die Höhe der Säulen angegeben; die Farben kennzeichnen eigenen Fortpflanzungserfolg von sozial lebenden Alpha- (schwarz) und Beta- (grau) sowie von solitär lebenden Tieren (weiss). Nähere Erklärungen im Text.

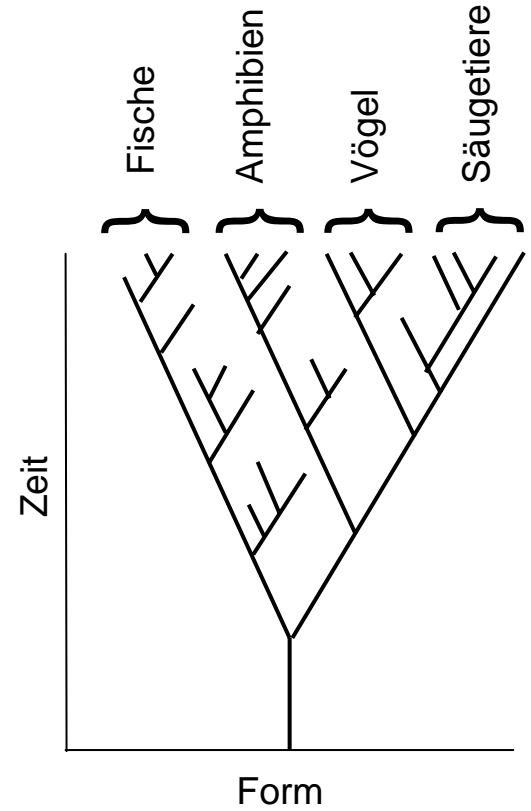
a) Konstanz der Arten  
(bis ca. 1800)

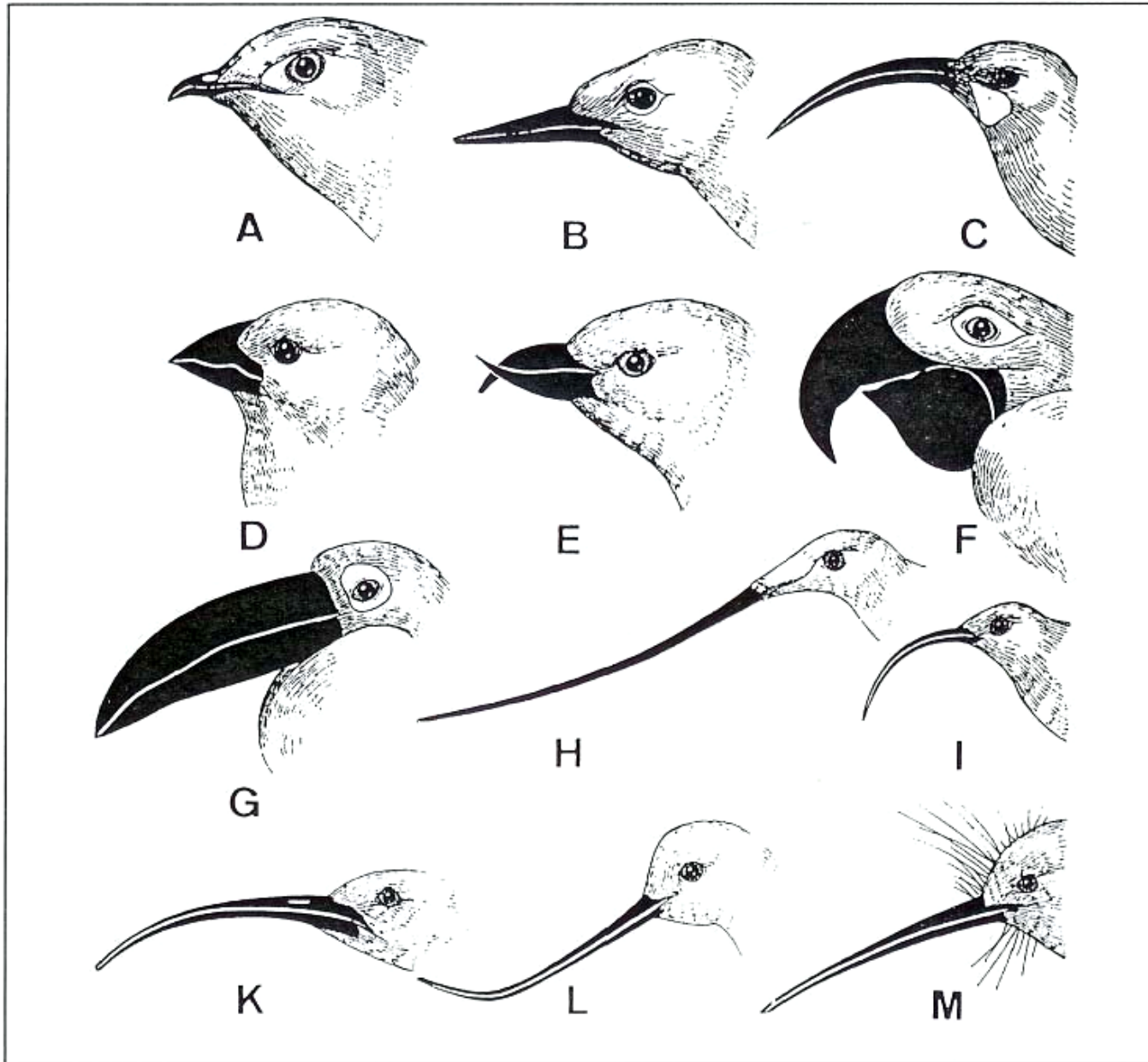


b) Transformismustheorie  
(Lamarck, 1809)

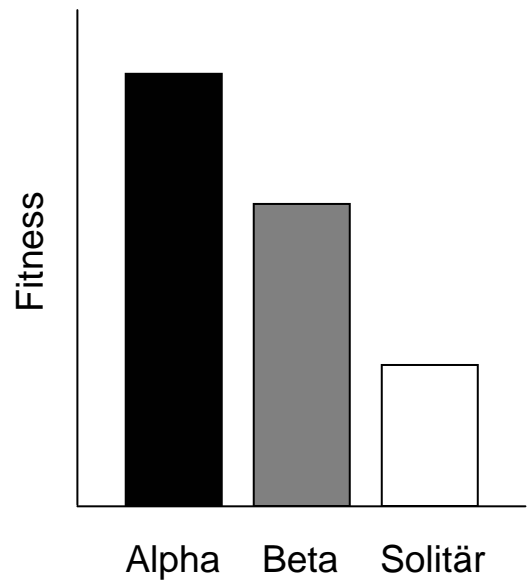


c) Evolutionstheorie  
(Darwin, 1859)

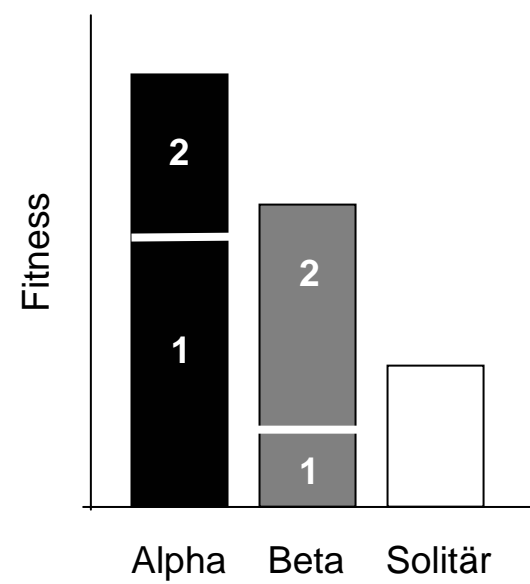




a) Kooperation



b) reziproker Altruismus



c) Verwandten-Selektion

