

Unverkäufliche Leseprobe aus:

**Weber, Thomas P.
Soziobiologie**

Alle Rechte vorbehalten. Die Verwendung von Text und Bildern, auch auszugsweise, ist ohne schriftliche Zustimmung des Verlags urheberrechtswidrig und strafbar. Dies gilt insbesondere für die Vervielfältigung, Übersetzung oder die Verwendung in elektronischen Systemen.

© S. Fischer Verlag GmbH, Frankfurt am Main

SOZIOBIOLOGIE

GRUNDRISS

Geschichte, Konzepte und Methoden der Soziobiologie	3
Die Grundlagen der darwinistischen Evolutionsbiologie	9
Optimalität, Spieltheorie und experimentelle Tests	13
Die vergleichende Methode	19
Ein kurzer Blick in die Zukunft der Soziobiologie	22
Sexuelle Auslese und Fortpflanzungsstrategien	24
Die beiden Geschlechter	25
Sexuelle Auslese	27
Paarungssysteme und elterliche Pflege	38
Gefährliche Liebschaften – Konflikte zwischen Männchen und Weibchen	46
Soziale Evolution	48
Kosten und Nutzen des mutualistischen Gruppenlebens	50
Verwandtenauslese und Reziprozität	53
Eusoziale Tiergemeinschaften	58
Kooperative Fortpflanzung bei Wirbeltieren	64
Humansoziobiologie und ihre Alternativen	70
Bonobos sind von der Venus und Schimpansen vom Mars	
– Zur Soziobiologie zweier Primatenarten	70
Sexuelle Auslese und menschliche Paarungssysteme	76
Elterlicher Aufwand	79
Kritik an der Soziobiologie des Menschen	82
Evolutionäre Psychologie, Memetik und Gen-Kultur-Koevolution	87

VERTIEFUNGEN

Erblichkeit	94
Fitness	96
Evolutionär stabile Strategien	98
Das Gefangenendilemma	100
Die Evolution der Sexualität	103
Spermienkonkurrenz	106
Ehrliche Signale	110
Kontroversen um die sexuelle Auslese	112
Leks	114
Konflikte zwischen Eltern und Nachwuchs	116
Insektengesellschaften als »Polizeistaaten«	118
Zeitgenössische Jäger und Sammler – ein Modell prähistorischer menschlicher Gesellschaften?	120

ANHANG

Glossar	123
Literaturhinweise	127

GESCHICHTE, KONZEPTE UND METHODEN DER SOZIOBIOLOGIE

Wer als Ökologe oder Verhaltensforscher keine Abenteuer in entlegenen Winkeln der Erde sucht, kann üblicherweise damit rechnen, ein recht sicheres Leben führen zu können. In den siebziger Jahren galt dies jedoch nicht für einige Vertreter einer jungen und ehrgeizigen Disziplin, der Soziobiologie. Neben heftigsten Attacken in der Presse kamen auch vereinzelte physische Angriffe vor. In diesem Jahrzehnt erlebten amerikanische Universitäten die letzten Höhepunkte eines radikalen politischen Aktivismus, der mit dem Widerstand gegen den Vietnam-Krieg begann. Seither hat sich die Lage um die Soziobiologie weitgehend entspannt, aber diese Disziplin und verwandte Denkschulen sind ab und zu immer noch für Kontroversen gut. Wie konnte eine wissenschaftliche Disziplin in einen derartigen Strudel von Kontroversen geraten?

Der Begriff »Soziobiologie« wurde erstmals Ende der vierziger Jahre des vergangenen Jahrhunderts von den beiden Biologen John P. Scott und Charles F. Hockett unabhängig voneinander benutzt. Hockett beschrieb die Soziobiologie schon damals recht ehrgeizig als eine Disziplin, die Biologie, Psychologie und Soziologie miteinander vereinen sollte. Von 1950 bis in die siebziger Jahre tauchte der Begriff ab und zu in Fachzeitschriften und im Titel von Fachkongressen auf, hinterließ aber zunächst keinen großen Eindruck innerhalb und außerhalb der Wissenschaftswelt. Dies sollte sich 1975 jedoch grundlegend und dauerhaft ändern: Im Frühsommer dieses Jahres veröffentlichte nämlich der an der renommierten Harvard University tätige Ameisenspezialist Edward O. Wilson (geb. 1929) ein nahezu drei Kilogramm schweres Werk mit dem Titel *Sociobiology: The New Synthesis*.

Wilson bot darin einen groß angelegten Überblick über die Evolution des Sozialverhaltens im Tierreich. Besondere Aufmerksamkeit – und scharfe Kritik – richtete sich vor allem auf das kurze, aber kühne letzte Kapitel des Werkes. Dort nahm sich Wilson des menschlichen Sozialverhaltens an und deutete es vollständig aus einer biologischen Perspektive. Wilson spekulierte vor allem über Erscheinungen wie Inzuchtvermeidung, sexuelle Promiskuität, Geschlechterrollen, Kindstötung und Xenophobie. Er brach damit einen liberalen Nachkriegs-Konsensus, der in Reaktion auf die eugenischen Bewegungen des frühen 20. Jahrhunderts und die Exzesse des Nazismus menschliches Verhalten und Fähigkeiten vor allem als Folge sozialer Prozesse und Prägungen betrachtete. Jegliche Form des genetischen Determinismus und Biologismus galt als verpönt und politisch reaktionär.

In der Psychologie war ein Bruch mit diesem Konsensus allerdings schon einige Jahre vorher geschehen: 1969 hatte der Psychologe Arthur R. Jensen im angesehenen »Harvard Educational Review« einen umfangreichen Aufsatz mit dem Titel »How much can we boost IQ and scholastic achievement?« veröffentlicht. Jensen glaubte in dem Aufsatz nachzuweisen, Intelligenzunterschiede zwischen ethnischen Bevölkerungsgruppen seien zu einem großen Ausmaß auf genetische Unterschiede zurückzuführen. Alle Versuche, beispielsweise die schlechten schulischen Leistungen von sozial benachteiligten Schwarzen in den Vereinigten Staaten durch Förderprogramme zu verbessern, seien daher zum Scheitern verurteilt. Jensens Arbeit, obwohl sie auch auf nachweislich gefälschten Daten des britischen Psychologen Sir Cyril Burt beruhte, legitimierte in der Folge eine Renaissance genetischer Studien zu komplexen menschlichen Verhaltensformen. Wilsons Spekulationen über menschliche Verhaltenselemente als evolutiv geformte Merkmale wurden sofort mit Jensens wissenschaftlich und politisch umstrittener Arbeit in Verbindung gebracht. Denn eine notwendige Voraussetzung biologischer Evolution, und somit auch der Evolution von Sozialverhalten,

ist die **Erblichkeit** von Merkmalen. Wilsons provokanter Vorstoß erlangte eine besondere Bedeutung aber nicht nur durch seine Verbindung mit einer oft als eugenisch verurteilten Verhaltensgenetik, sondern auch vor dem Hintergrund einer Entwicklung, in deren Verlauf die Evolutions- und Verhaltensbiologie einen enormen konzeptuellen Wandel erfuhr. Dieser Wandel wurde verursacht vom offenbar unaufhaltsamen Aufstieg des »egoistischen Gens« in der Biologie. Verhaltensgenetik und Soziobiologie gingen in den Augen von Kritikern eine unheilige Allianz ein: Nicht nur waren angeblich zahlreiche sozial bedeutsame Verhaltensweisen genetisch determiniert, die verantwortlichen Gene waren auch noch durch und durch »egoistisch«! Dieses neue Bild von der »Natur« des Menschen drohte in den Augen von Humanwissenschaftlern viele politische und soziale Theorien zu untergraben. Und in ihrem Eifer machten Edward O. Wilson und viele seiner Anhänger bei der Deutung menschlichen Verhaltens nicht immer eine klare Unterscheidung zwischen Erklärung und Rechtfertigung. Sozial zweifelhafte und unerwünschte Verhaltensweisen erschienen in soziobiologischen Theorien häufig als »natürlich«, »angeboren« und implizit als nicht abänderbar. Abseits von den öffentlichen Schlachtfeldern, auf denen der Kampf um die Deutungshoheit im Hinblick auf den Menschen ausgetragen wurde, entwickelte sich die neue Verhaltensbiologie jedoch lebhaft weiter und zahlreiche empirische und theoretische Forschungsprogramme wurden auf den Weg gebracht.

Die Theorie des egoistischen Gens ist von zentraler Bedeutung für das Verständnis der Soziobiologie und ihrer Entwicklung. Richard Dawkins' (geb. 1941) Bestseller *The Selfish Gene* erschien zwar erst 1976, also ein Jahr nach Wilsons Werk, aber die Ursprünge des von Dawkins außerordentlich wirksam popularisierten gen-egoistischen Denkens lagen schon einige Jahre zurück. Die außerhalb der Biologenzunft nur wenigen bekannten, jedoch außerordentlich einflussreichen Evolutionsbiologen John Maynard Smith (geb. 1920) und

George C. Williams (geb. 1926) hatten in den sechziger Jahren erkannt, dass Gene eine besondere Rolle in der Evolution spielen sollten. Die Kernaussage lässt sich so resümieren: In Individuen zusammengefasste Gene sind die wichtigsten Einheiten und Nutznießer der Evolution. Nur sie – und nicht instabile Gruppen von Organismen – können aufgrund ihrer Fähigkeit zur Selbstvermehrung dauerhafte Abstammungslinien bilden und Nutznießer von sich im Verlauf vieler Generationen unter ihrer Kontrolle langsam und schrittweise ausbildenden Anpassungen sein. Individuelle Organismen sind dagegen nur ein zeitweiliger Ausdruck einer Koalition von Genen, die einen Organismus als »Vehikel« zur Durchsetzung ihrer Interessen gegen die Umwelt und andere in Individuen zusammengefasste Genkoalitionen gestalten. Anpassungen bestanden nur vordergründig zum Wohl des Organismus, tatsächlich setzen sie die »Fortpflanzungsinteressen« der Gene durch

In der Biologie war es bis zu dieser Zeit gang und gäbe gewesen, von Merkmalen zu sprechen, als seien sie zum Wohl der Art gestaltet. Vögel legten angeblich pro Gelege nie so viele Eier wie sie eigentlich konnten, um dadurch die Nahrungsgrundlage der Population zu schonen. Ritualisierte Kämpfe, bei denen keiner der Widersacher ernste Verletzungen erlitt, galten ebenso als Hinweis, dass das Wohl der Art im Mittelpunkt der Evolution von Verhalten stand. John Maynard Smith zeigte, dass solche Argumente inkonsistent sind: So ist beispielsweise eine Vogelpopulation, deren Mitglieder sich zum Wohl der Gruppe bei der Fortpflanzung zurückhalten, nicht immun gegen die Ausbreitung von egoistischen Abtrünnigen, die sich nicht an diese Selbstbeschränkung halten und nur den eigenen Fortpflanzungsinteressen folgen. Ein egoistisches Gen, das dieses abtrünnige Verhalten bestimmt, kann sich problemlos ausbreiten und die Altruisten verdrängen. Anpassungen, die zum Wohle der Gruppe bestehen, sollten sehr selten sein, denn anders als Gene können sich Gruppen nicht zuverlässig von einer Generation zur nächsten kopieren.

ren. Aber selbst Organismen waren nicht immer die richtige Ebene der Betrachtung. Unter vielen Umständen ist das Schicksal des Gesamtorganismus mit dem Schicksal aller Gene identisch: Stirbt der Organismus, bevor er sich fortpflanzen kann, dann sind alle Gene in einer evolutiven Sackgasse gelandet. Es kann aber durchaus zu Konflikten auf der genetischen Ebene kommen. So gelingt es beispielsweise den so genannten »meiotic drive«-Genen, sich bei der Bildung der Keimzellen einen unfairen Vorteil zu verschaffen und in mehr Fortpflanzungszellen vorzukommen, als ihnen aufgrund der Gesetze der Wahrscheinlichkeit zusteht: Jedes in Körperzellen in zweifacher Ausfertigung vorliegende Gen sollte eine fünfzigprozentige Chance haben, in einer Keimzelle zu landen; manchen Genen gelingt es jedoch, die Keimzellenbildung derart zu manipulieren, dass sie in allen Keimzellen vorkommen. Andere Gene im Genom haben die Aufgabe, diese unkooperativen Erbanlagen in Schach zu halten.

Die gen-egoistische Sichtweise machte einen Blick in die belebte Natur für eine neue Generation von Wissenschaftlern wieder interessant und zu einer Herausforderung: Was vorher als selbstverständlich betrachtet worden war, wurde zu einem Problem. Warum etwa waren viele Kämpfe im Tierreich ritualisiert? Aus einer gen-egoistischen Perspektive stellte eine solche Rücksichtnahme ein Problem dar. Im Allgemeinen wurde jede Form der Kooperation und im Tierreich zu einer wissenschaftlichen Herausforderung. Darüber hinaus wurden als vorbildlich betrachtete kooperative Beziehungen, wie die zwischen Eltern und ihrem Nachwuchs, vom einflussreichen Biologen Robert Trivers (geb. 1943) zu potenziellen Konfliktherden erklärt, da die genetischen Interessen der beiden Parteien nicht in jeder Hinsicht identisch sein müssen. William D. Hamilton (1936 – 2000) hatte 1964 in seiner Doktorarbeit, die von den Prüfern mit völligem Unverständnis aufgenommen worden war, Altruismus aus einer gen-egoistischen Sicht im Tierreich erklären können. In dem neuen Klima erfuhr er endlich die ihm zustehende Anerkennung.

Richard Dawkins verschaffte der Theorie des egoistischen Gens mit seinem schriftstellerischen und kämpferischen Talent weltweit ein breites Publikum.

Diese Expansion der Soziobiologie hatte aber auch einen disziplinären Preis – sie geschah auf Kosten der klassischen, von Konrad Lorenz (1903 – 1989) mitbegründeten Ethologie. Die klassische Verhaltensforschung interessierte sich besonders für die Individualentwicklung und die Steuerung des Verhaltens und nur wenig für dessen evolutionäre Funktion. Diese methodischen Schwerpunktsetzungen trugen zum Niedergang der Ethologie bei. Sie beruhte auf einem hoffnungslos veralteten Modell der Verhaltenssteuerung, dem »hydraulischen Instinktmodell« von Konrad Lorenz. Motivation wurde als Wasserstand in einem Reservoir analogisiert. Ab einer gewissen Höhe und bei der gleichzeitigen Präsentation eines Schlüsselreizes kann das Wasser ablaufen – eine Instinkthandlung wird ausgeführt. Dieses Modell war in den sechziger Jahren gemäß den neuesten Erkenntnissen der Neurobiologie nicht mehr haltbar, es gab jedoch keine Alternative mit einem ähnlich universellen Erklärungsanspruch. Junge Wissenschaftler wendeten sich also von Fragen der Verursachung und Steuerung von Verhalten ab. Sie konzentrierten ihre Aufmerksamkeit auf das beobachtbare Verhalten und suchten unter dem Eindruck der neuen Theorien von Maynard Smith, Dawkins, Hamilton und Trivers nach dem Anpassungswert von Verhalten.

An dieser Stelle ist auch ein klärender Hinweis zur Terminologie angebracht. Der Begriff »Soziobiologie« wurde, vor allem im englischsprachigen Raum, schon früh durch andere, weniger durch politische Kontroversen belastete Bezeichnungen ersetzt, jedoch nicht vollständig verdrängt. So kümmert sich die Disziplin der Verhaltensökologie um die Erforschung von Verhaltenweisen als von der Auslese geformte Anpassungen – ob diese Verhaltensweisen sozial sind oder nicht. Ausschließlich auf den Menschen konzentriert sich hingegen die Evolutionäre Psychologie, die je nach Sichtweise als Wei-

terentwicklung oder Konkurrentin der Soziobiologie angesehen werden kann. Der Begriff »Soziobiologie« besitzt jedoch noch immer eine außergewöhnliche Kraft, vor allem weil sich in ihm die harten Kontroversen um die Deutung der Stellung des Menschen in und gegenüber der Natur widerspiegeln.

Die Grundlagen der darwinistischen Evolutionsbiologie

Um die Anwendung des gen-egoistischen Anpassungsdenkens auf tierisches und menschliches Verhalten besser verstehen zu können, ist ein kleiner Abstecher in die Grundlagen der auf Charles Darwins Werk aufbauenden modernen Evolutionsbiologie notwendig. Den Soziobiologen geht es darum, die Bedeutung von Anpassungen, Adaptationen, zu erklären. Anpassungen sind Merkmale, die in der Gegenwart existieren, weil sie den Vorfahren der heutigen Organismen beim Überleben und der Fortpflanzung halfen.

Die natürliche Auslese vermag nur wirksam zu sein und Anpassungen zu gestalten, wenn mindestens drei Voraussetzungen gegeben sind: Variabilität von Merkmalen, Unterschiede im Fortpflanzungserfolg und Überleben von Individuen und letztlich **Erblichkeit** der Merkmalsvariabilität. Organismen in einer Population sind variabel – manche Organismen sind größer oder kleiner als der Mittelwert, manche sind besser bei der Nahrungssuche oder der Vermeidung von Fressfeinden als andere. Die Variabilität von Organismen kann prinzipiell jedes Merkmal betreffen. Manche Varianten sind den Herausforderungen der sozialen und nicht-sozialen Umwelt besser gewachsen als andere. Diese Varianten haben daher bessere Chancen, in der Konkurrenz um knappe Ressourcen zu überleben und Nachwuchs zu produzieren. Wenn die Merkmalsvarianten, welche die Überlebenswahrscheinlichkeit und den Fortpflanzungserfolg und somit die biologische **Fitness** bestimmen, zumindest teil-

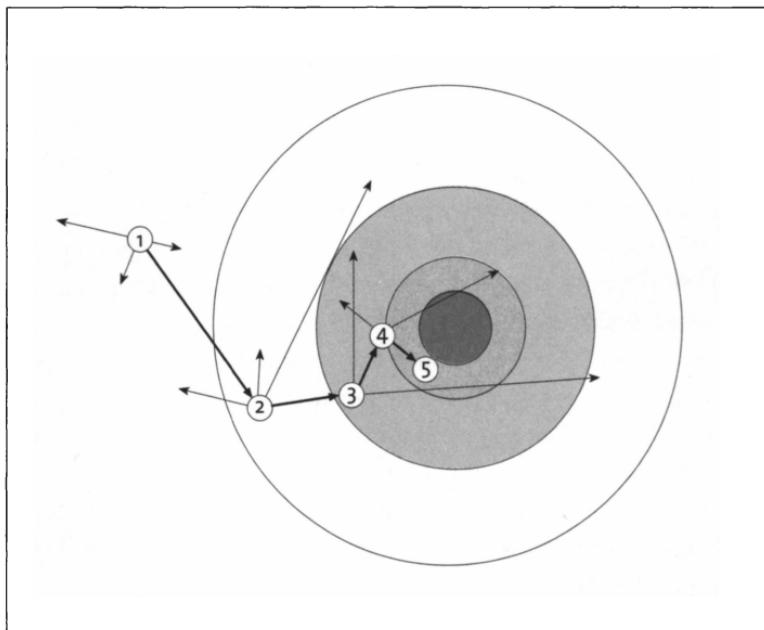
S. 94

S. 96

weise erblich sind, dann werden diese vorteilhaften Varianten in den folgenden Generationen immer zahlreicher in der Population repräsentiert sein. Solange Mutation und Rekombination neue erbliche Variation – den unentbehrlichen Rohstoff evolutiven Wandels – erzeugen und der Auslese genügend große Fitnessunterschiede zur Verfügung stehen, wird sich die Merkmalsverteilung in der Population ändern.

Variation, Erblichkeit und Fitnessunterschiede sind notwendig, aber nicht ausreichend für das Entstehen von komplexen Anpassungen. Es bedarf darüber hinaus noch der Erfüllung einiger weiterer Voraussetzungen. Adaptiver evolutiver Wandel geschieht gemäß der darwinistischen Lehre langsam und schrittweise. Mutationen, mit denen die Auslese zu arbeiten vermag, dürfen daher nur kleine Wirkungen auf Gestalt und Verhalten haben, denn Mutationen mit großen Wirkungen führen mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit zu negativen Folgen für das Überleben und die Fortpflanzungsfähigkeit der betroffenen Organismen – jedes System, dessen Funktion auf dem komplexen Zusammenspiel vieler Komponenten beruht, wird durch große zufällige Änderungen fast immer nicht funktionsfähiger, sondern völlig wirkungslos. Mutationen mit kleiner Wirkung sind ebenfalls meist mehr oder weniger schädlich, aber einige wenige können positive Folgen haben und Schritt für Schritt eine Anpassung zum Optimum führen.

Darüber hinaus muss auch noch die Balance zwischen Mutationshäufigkeit und Auslesedruck stimmen. Ist die Mutationshäufigkeit zu hoch, kann die Auslese nichts gegen eine ständige »Verschlechterung« des Phänotyps ausrichten. Die meist schädlichen Mutationen führen den Phänotyp vom Optimum weg, und einer zu schwachen Auslese kann es unter diesen Umständen nicht gelingen, den Phänotyp zum Fitnessgipfel zu bringen oder in der Nähe zu halten. Ist der Auslesedruck hingegen zu stark, wird die zur Verfügung stehende genetische Variabilität zu schnell erschöpft und der Auslese ste-



Die konzentrischen Kreise stellen Höhenlinien eines Fitness-Berges dar. Punkt 1 ist der Ausgangspunkt einer Population. Die Pfeile repräsentieren die Richtung und Größe zufälliger Mutationen. Die **fett gedruckten** Pfeile sind die Mutationen, die sich durchsetzen und die Population zu einem Zustand maximaler Fitness führen. Vor allem in der Nähe des Gipfels werden Mutationen mit kleiner Wirkung ausgesiebt.

hen dann keine großen Fitnessunterschiede mehr zur Verfügung. Eine typische Erfahrung von Tier- und Pflanzenzüchtern ist, dass künstliche Auslese zunächst sehr schnell verläuft, dann aber deutlich an Schwung verliert oder völlig aufhört, weil keine genügend große Variabilität mehr vorliegt – der Wandel des Organismus ist dann irgendwo auf dem Weg zum Gipfel stecken geblieben.

Das Programm der Soziobiologie beruht auf der zunächst wenig kontrovers klingenden Idee, Verhaltensmerkmale seien genau so wie anatomische, morphologische oder physiologische Merkmale varia-

bel und erblich und bestimmten auch die Fitness eines Organismus mit. Sobald diese Voraussetzungen gegeben sind, kann eine kumulative Auslese potenziell auch an Verhaltensvarianten ihr Werk verrichten. Insbesondere die Erblichkeit von Verhaltensmerkmalen ist allerdings empirisch nur unter großen Schwierigkeiten nachweisbar. Besondere Bedeutung für die experimentelle Arbeit von Soziobiologen hat daher die Klärung der Frage, ob – oft durch experimentelle Eingriffe erzeugte – Verhaltensvarianten sich unterschiedlich auf Überlebenswahrscheinlichkeit und Fortpflanzungserfolg auswirken. So werden beispielsweise Gelege von Vögeln experimentell vergrößert und verkleinert oder manche Tiere in der Brutsaison mit zusätzlicher Nahrung versorgt und andere nicht. Dann wird das Überleben der Eltern gemessen und die Anzahl der Nachkommen gezählt.

In Anbetracht der Schwierigkeit, die Erblichkeit von Verhaltensmerkmalen festzustellen, hat sich die Soziobiologie in Theorie und Praxis meist dem so genannten »phänotypischen Gambit« verschrieben: Es wird vereinfachend angenommen, das einfachste vorstellbare genetische System bestimme das zu untersuchende Merkmal. Bis auf wenige Ausnahmen unterstützen, wie John Maynard Smith gezeigt hat, die klassischen Annahmen der evolutionären Genetik den Gambit – ob aber die klassischen Annahmen der evolutionären Genetik immer gerechtfertigt sind, ist allerdings eine offene Frage. Der phänotypische Gambit ist eine auf enorme empirische Herausforderungen reagierende Notlösung, die sich bisher aber glücklicherweise als methodisch sehr fruchtbar erwiesen hat. Denn er rechtfertigt eine mathematische Betrachtung von Verhaltensweisen mit den Methoden der Optimalitätsanalyse und der Spieltheorie. So können, ohne dass komplizierte genetische Details den Soziobiologen Kopfzerbrechen bereiten müssen, detaillierte und oft experimentell überprüfbare Vorhersagen über den unter bestimmten Umweltbedingungen wahrscheinlichen Endpunkt evolutiven Wandels gemacht werden.