



zur **Publikation**

Evolution wohin?

Die Folgen der darwinschen Theorie

Herausgegeben von
Martina Dubach

Mit Beiträgen von
Reinhold Bernhardt, Monika Betzler, Jan D. Kramers, Christian Kropf,
Christian Leumann, Wolfgang Lienemann, Pascal Mäser, Hansjakob Müller,
Kärin Nickelsen, Ernst Peterhans, Ruth E. Reusser, Virginia Richter,
Jens Schlieter, Hans-Konrad Schmutz, Daniel Schümperli, Ole Seehausen,
Michael Taborsky

Projektleitung: Dr. Martina Dubach
Projektgruppe: Prof. Dr. Beatrice Lanzrein, Prof. Dr. Samuel Leutwyler
Prof. Dr. Virginia Richter, Prof. Dr. Gabriele Rippl

v|d|f

vdf Hochschulverlag AG an der ETH Zürich

Evolution wohin?

Als Darwin 1859 sein bahnbrechendes Werk «On the Origin of Species by Means of Natural Selection» veröffentlichte, kam dessen Wirkung auf das menschliche Selbstverständnis einer Katastrophe gleich, ähnlich dem Aufkommen des heliozentrischen Weltbildes von Kopernikus im 16. Jahrhundert. Darwins Theorie war einerseits ein fundamentaler Bruch mit dem herkömmlichen Weltbild. Andererseits hat Darwin der Gesellschaft mit diesem Buch einen enormen kulturellen und wissenschaftlichen Schatz hinterlassen. Mittelpunkt des darwinschen Evolutionsgedanken ist die Aussage, dass die Entstehung und Veränderung der Arten eng mit der natürlichen Auswahl gekoppelt ist: Wer besser an seinen Lebensraum angepasst ist, hat bessere Überlebenschancen, wird mehr Nachkommen haben und seine Gene häufiger vererben. Evolution durch natürliche Selektion ist ein Naturgesetz, das nicht nur für die Beschreibung der Entwicklung von Tieren und Pflanzen essentiell ist, sondern heute einen zentralen Ausgangspunkt für eine ganze Reihe von wissenschaftlichen Fragen bietet – von der Molekularbiologie bis zu den Wirtschaftswissenschaften. Die Evolutionstheorie ist für die Biologie ebenso fundamental wie die klassische Mechanik für die Physik.

Auch wenn Darwin damals einige der Evolution zugrunde liegende Mechanismen, wie z.B. jene der Vererbung, noch nicht kannte, gelten die in seinem Buch beschriebenen Grundprinzipien heute noch genauso wie vor 150 Jahren. Sie bilden die Basis für die moderne Evolutionsforschung von der Molekulargenetik über die synthetische Evolutionsbiologie bis hin zur Populationsgenetik und Verhaltensökologie. Darwins Werk überrascht bis heute durch die Tiefgründigkeit der Analyse und den grossen Schatz an gesammelten Daten. «On the Origin of Species» ist wohl einzigartig als es sowohl eine wissenschaftliche Revolution ausgelöst hat als auch gleichzeitig allgemeinverständlich geschrieben ist. Die erste Ausgabe (1859) war bereits nach wenigen Wochen ausverkauft. Neuauflagen und Übersetzungen folgten rasch. Bereits 1860 erschien die erste deutsche Ausgabe.

Die Grundideen Darwins scheinen noch immer auf in den aktuellen Debatten über selbstreplizierende Moleküle, Bio- und Gentechnologie, Altruismus und Kooperation. Auch die Theologie muss sich seit Darwin mit naturwissenschaftlich-kausalen Theorien zum Ursprung und zur Entwicklung des Lebens als Gegenvorschlag zum Schöpfungsmythos auseinandersetzen. Und seit die «Perfektionierung» von Lebewesen nicht mehr nur Science Fiction ist, sondern in den Bereich des Machbaren vorstösst, stellen sich auch ethische und juristische Fragen in Bezug auf die Tier- und Menschenwürde. Damit nicht genug, Darwins Interpretationen haben auch in der Literatur deutliche Spuren hinterlassen. Viele Schriftsteller wurden dazu angeregt, seine Theorie weiterzuspinnen, abzuwandeln oder im Sinne einer Rückentwicklung sogar umzudrehen.

Die Implikationen von Darwins Theorie für die heutige Zeit waren Grund genug, dass sich das Forum für Universität und Gesellschaft der Universität Bern entschloss, 2009 eine Reihe von Veranstaltungen zu den Auswirkungen der Evolutionstheorie auf die heutige Wissenschaft und Gesellschaft zu organisieren. Rund um das Darwin-Jubiläumsjahr entstanden viele Bücher und Artikel, die das Lebenswerk des britischen Naturforschers in allen Facetten ausleuchten. Das Forum wollte diesem Reichtum nicht einfach eine weitere Würdigung beifügen. So sollten die vier halbtägigen Workshops und eine Vorlesungsreihe in Zusammenarbeit mit dem Collegium generale der Universität Bern auch weniger die historische Evolutionstheorie nachzeichnen als vielmehr auf die immer noch ungebrochene Aktualität und Relevanz des darwinschen Konzeptes hinweisen. Das Projekt sollte den verschiedenen Fachbereichen der modernen Evolutionsforschung eine Plattform sein, für ihr Wissen und die sich daraus entwickelnden neuen Fragestellungen zu sensibilisieren. Der interessierten Öffentlichkeit sollte es Einblicke geben in die vielfältigen Einflüsse einer wissenschaftlichen Theorie auf die Gesellschaft und ihre Entwicklung. So hat das Forum nachgefragt, was von Darwins Theorie übriggeblieben ist und welche Fragen aktuell im Mittelpunkt des Interesses stehen. Evolutionsbiologen und Philosophinnen, Geologen, Theologen und Mediziner, Juristinnen und Ethikerinnen berichten im vorliegenden Sammelband aus ihrer Forschung und bieten Informationen aus erster Hand zum modernen Verständnis der Evolutionstheorie und ihrer Auswirkungen. Die Auslegeordnung führt vom historischen Kontext und einem kleinen ABC der Evolutionstheorie hin zu Fragen nach der Ersetzbarkeit der Schöpfungsgeschichte durch die Evolutionstheorie oder «Sollen wir der Evolution ins Handwerk pfuschen»? Der vorliegende Band versammelt die Beiträge dieser Reihe.

Unser Dank geht an alle, die diesen reichhaltigen Zyklus ermöglicht haben: an das Forum, welches die Projektidee unterstützt hat, an die Mitglieder der Begleitgruppe (Professorinnen Beatrice Lanzrein, Virginia Richter, Gabriele Rippl), die mit viel Engagement und Ausdauer geholfen haben, das Projekt aus der Taufe zu heben, an die Stiftung Universität und Gesellschaft, welche die Durchführung der Workshops und der Vorlesungsreihe finanziell ermöglichte, an die Vortragenden, die ihre Referate in mühevoller Kleinarbeit zu Manuskripten für den Sammelband umgearbeitet haben und auch an die Teilnehmenden aus allen Bereichen der Gesellschaft, die unsere Arbeit mit ihrem Interesse und mit ihren Fragen und Kommentaren belohnt haben.

Lassen Sie sich einladen und überraschen von der Vielfalt der Beiträge und gönnen Sie sich vertiefte Einblicke in die modernen Ergebnisse der Evolutionsforschung.

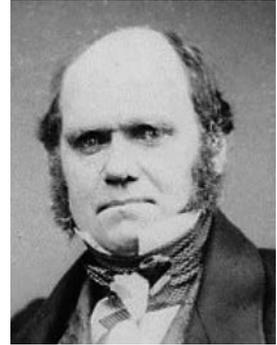
Das Kernproblem der Evolutionstheorie: Kooperation und Altruismus

MICHAEL TABORSKY

Charles Darwin, der große Wegbereiter der modernen Biologie, erkannte bereits in der Mitte des 19. Jahrhunderts, dass Kooperation im Tierreich auf naturwissenschaftlicher Basis schwerer zu erklären ist, als jegliche anderen Verhaltensmerkmale. In seiner Theorie der natürlichen Selektion, die auf dem Prinzip beruht, dass die Stärksten und Eigennützigsten sich in der Konkurrenz um Ressourcen durchsetzen und damit in einer Population von Generation zu Generation an Häufigkeit zunehmen, hatte die Beobachtung von Verzicht und Hilfeleistung zum alleinigen Vorteil anderer zunächst keinen Platz. Ja, sie lief Darwin's Theorie so grundlegend entgegen, dass er diese, bereits ihm wohlbekannten Phänomene im Tierreich als Stolperstein für seine Evolutionstheorie ansah. So schrieb er in seinem epochalen Werk *«On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life»* (1859; Abb. 1), das alsbald zur «Heiligen Schrift» der Biologie werden sollte: «Natural Selection will never produce in a being anything injurious to itself, for natural selection acts solely by and for the good of each» – um dann aber eingestehen zu müssen «I ... will confine myself to one special difficulty, which at first appeared to me insuperable, and actually fatal to my whole theory. I allude to the neuters or sterile females in insect-communities.» Die Bedeutung dieser «besonderen Schwierigkeit» für die Evolutionstheorie durch die Existenz steriler Kasten bei staatenbildenden Insekten wird vielleicht am deutlichsten in Darwins Aussage «... this is by far the most serious special difficulty, which my theory has encountered.»

Was ist nun die «besondere Schwierigkeit», die die Kooperation zwischen Tieren für die Evolutionstheorie darstellt? Um das zu verstehen, sollten wir uns die Grundprinzipien der biologischen Evolution in Erinnerung rufen. Die Wirkung natürlicher Selektion beruht auf drei Bausteinen: (1) einem Überangebot an Individuen in einer Population, (2) erblicher Merkmalsvariation zwischen ihnen und (3) dem Überleben und der Vermehrung der konkurrenzfähigeren Individuen. Wenn ein Individuum nun, zum Vorteil eines anderen, zum Beispiel auf die eigene Fortpflanzung verzichtet, wie dies bei den steri-

Abb. 1: Charles Darwin, als er mit seinem Buch über die Entstehung der Arten die Welt wachrüttelte. Kein anderes Werk hat in der Biologie eine annähernd grosse Bedeutung wie dieses, mit dem Darwin seine Erkenntnisse zur natürlichen Evolution nicht nur als Hypothese formulierte, sondern auch gleich mit einer Fülle von Ergebnissen seiner sich über Jahrzehnte erstreckenden Recherchen untermauerte. Nicht zu unrecht wird seither die Begründung der Evolutionstheorie in der Bedeutung auf eine Ebene gestellt mit den Erkenntnissen der Physiker Kopernikus, Newton und Einstein – bewirkte sie doch eine «kopernikanische Wende» in der Biologie. Von vielen wird dieses Werk als das bedeutendste wissenschaftliche Buch aller Zeiten gesehen.



len Arbeiterinnen von Bienen und Ameisen der Fall ist, werden die Merkmale dieses Tieres nicht in die nächste Generation weitergegeben, seine «genetische Fitness» ist also null. Wie kann sich dieser altruistische Reproduktionsverzicht, bzw. auch das andere, altruistische Hilfeverhalten von Bienen- und Ameisenarbeiterinnen, das nicht der Förderung *eigener* Nachkommen dient, von Generation zu Generation aufrecht erhalten? Um diese Frage klären zu können, müssen wir zunächst wissen, dass Arbeiterinnen und Geschlechtstiere, oder Königinnen, im Insektenstaat genetisch identisch sind. Das heisst, ob aus einer weiblichen Larve einst eine Königin oder Arbeiterin wird, bestimmt nicht ihre genetische Struktur, sondern das Fütterungsverhalten der Arbeiterinnen, die sie aufziehen. Das verschiebt die Frage um eine Ebene. Es ist also nicht mehr die Frage, warum Arbeiterinnen auf eigene Fortpflanzung verzichten, sondern warum ihre Ammen sie durch suboptimale Versorgung dazu bringen, selbst zu sterilen Ammen zu werden – mit anderen Worten ein Programm abzurufen, das ihre eigene Fortpflanzung auf Lebenszeit unterdrückt.

Es hat über ein Jahrhundert nach Darwins «Origin» gedauert, bis der – ebenfalls britische – Biologe William D. Hamilton 1964 mithilfe theoretischer Modelle eine plausible Antwort auf diese Frage fand. Er wusste nämlich, was Darwin vor der Geburtsstunde der Genetik noch nicht wissen konnte: dass Schwestern bei den Hautflüglern näher miteinander verwandt sind, als Mütter mit ihren eigenen Nachkommen. Die Ursache für diese, auf den ersten Blick absurd anmutenden Verwandtschaftsverhältnisse liegt in der Tatsache, dass Hautflüglermännchen nur einen einfachen Chromosomensatz tragen – also im Gegensatz zu den meisten anderen mehrzelligen Lebewesen nicht

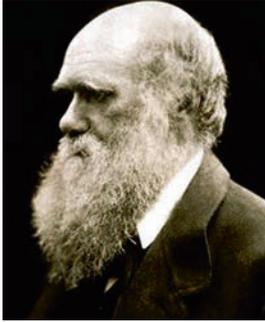


Abb. 2: Charles Darwin, als er zwölf Jahre nach Erscheinen der «Origin of Species» in seinem Buch über die Abstammung des Menschen den Beweis antrat, dass auch der Mensch in der selben Art und Weise von anderen Lebewesen abstammt, wie alle anderen Organismen, mit denen er die Erde teilt. Hier hat Darwin auch die Theorie der sexuellen Selektion im Detail erläutert und in bezeichnender Konsequenz auch auf den Menschen angewendet.

diploid, sondern haploid sind. Männchen entwickeln sich nämlich aus unbefruchteten Eiern. Da Männchen also nur einen Chromosomensatz haben, und nicht zwei, bekommen alle ihre Nachkommen dieselben genetischen Anlagen mit. Wenn nun der Verwandtschaftsgrad zwischen Schwestern ($3/4$) höher ist, als zwischen Müttern mit ihren Töchtern ($1/2$), kann sich genetisch bedingter Altruismus – also z.B. der Verzicht auf eigene Nachkommen zugunsten einer Schwester – in der Population gegenüber eigennützigem Verhalten – also der Produktion eigener Töchter – im Verlauf von Generationen durchsetzen. Die Auswirkungen dieser «Haplodiploidie» der Hautflügler auf ihr Verhalten sind weitreichend. Da die Verwandtschaft zwischen den Geschlechtern asymmetrisch ist, teilen Weibchen mit ihren Söhnen die Hälfte ihres Genoms, mit ihren Brüdern allerdings nur ein Viertel – das heißt, Weibchen verbreiten genetisch kodierte Merkmale besser durch die Produktion eigener Söhne, als durch die Förderung von Brüdern. Damit sollte ein Ameisenweibchen also zwar zugunsten einer Schwester auf die Produktion eigener Töchter verzichten, aber eher eigene Söhne produzieren. Verzicht auf eigene Nachkommenschaft zugunsten von Schwestern ist tatsächlich die Regel bei Ameisen und staatenbildenden Bienen, weswegen wir dort von einer «Königin» (Geschlechtstier) und «Arbeiterinnen» (sterile Brutpfleger) sprechen. Jedoch werden entgegen der aus den Verwandtschaftsverhältnissen abgeleiteten Erwartung auch Männchen in der Regel von der Königin produziert und nicht von den Arbeiterinnen. Der Grund hierfür liegt, wie es scheint, in einem Überwachungssystem der Arbeiterinnen, die – obgleich sie selbst Söhne produzieren sollten, aufgrund der Verwandtschaftsverhältnisse aus der Produktion von Söhnen anderer Arbeiterinnen geringere Fitnessvorteile ziehen würden. Bei verschiedenen Arten fand man, dass Arbeiterinnen durch gezielten Kannibalismus die Produktion und Aufzucht von Eiern gegenseitig verhindern.

Der Verzicht auf eigene Fortpflanzung zugunsten einer Schwester im Insektenstaat ist aber nur *eine* Facette des Altruismus von vielen, die Spitze des Eisbergs gewissermassen. Die Evolutionsbiologen John Maynard Smith und Eörs Szathmary (1997) gliederten die evolutive Entwicklung von einfachen zu komplexen biologischen Strukturen in sieben aufeinanderfolgende Schritte, die alle durch die Notwendigkeit zu Kooperation und Verzicht (auf eigene Reproduktion) gekennzeichnet sind:

- 1) Von sich replizierenden Einzelmolekülen zu Molekülgruppen in Kompartimenten
- 2) Von unverbundenen Replikatoren zu Chromosomen
- 3) Von RNS als Gen *und* Enzym zur Arbeitsteilung zwischen DNS und Proteinen
- 4) Von Prokaryoten zu Eukaryoten (zellulären Organismen mit Zellkern und -membran)
- 5) Von asexuellen Klonen zu Organismen mit geschlechtlicher Fortpflanzung
- 6) Von Einzellern zu Vielzellern mit Zelldifferenzierung
- 7) Von Einzelindividuen zu Kolonien und arbeitsteiligen Gruppen

Kooperation – anstatt Konkurrenz – als Prinzip der Evolution? Rufen wir uns in Erinnerung, was Charles Darwin dazu in seinem Buch *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex* (1871; Abb. 2) schrieb, in dem er zwölf Jahre nach seinem Werk über die Entstehung der Arten die biologischen Wurzeln des Menschen beleuchtete:

- «He who was ready to sacrifice his life ... rather than betray his comrades, would often leave no offspring to inherit his noble nature»
- «Therefore it seems scarcely possible ... that the number of men gifted with such virtues ... could be increased through natural selection, that is, by the survival of the fittest»

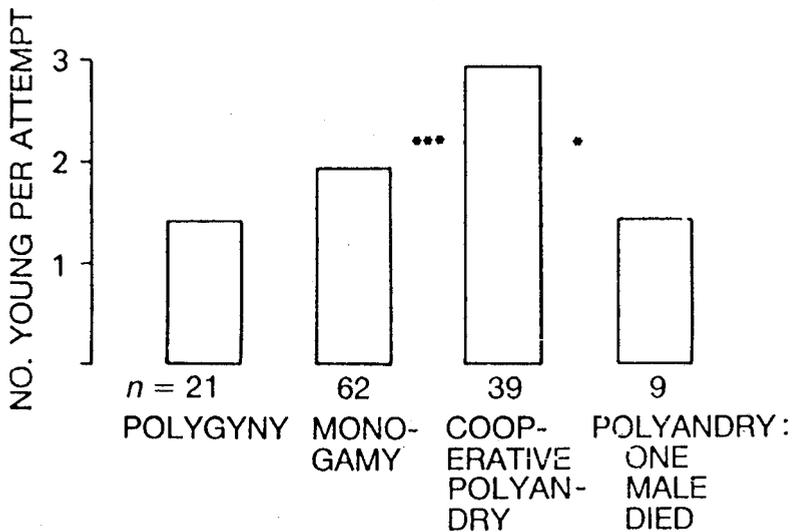
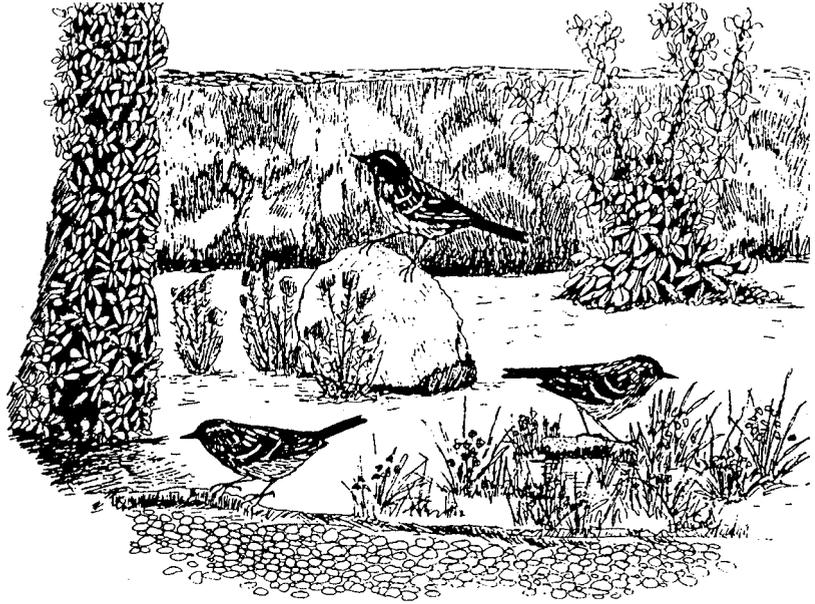
Wie kann man also Kooperation und Altruismus bei Mensch und Tier biologisch erklären, wenn dies dem Prinzip der Evolution durch natürliche Selektion so diametral entgegenläuft? *Eine* Erklärung haben wir oben schon kennengelernt – die Verwandtschaftsverhältnisse. Unterstützung von Verwandten ist natürlich nicht nur bei den asymmetrischen Verwandtschaftsverhältnissen von Hautflüglern vorteilhaft. Schliesslich ist die Verwandtschaft bei diploiden Organismen zwischen Eltern und Kindern gleich hoch, wie zwischen Geschwistern. Dies be-

deutet zwar nicht, dass Tiere auf ihre eigene Fortpflanzung zugunsten der Geschwisterproduktion verzichten sollten, wie für die haplo-diploiden Hautflügler erläutert, aber wenn zum Beispiel der eigenen Fortpflanzung widrige Umweltbedingungen entgegenstehen, kann die Produktion von Nachkommen in der elterlichen Familie durchaus genetische Vorteile bringen – also die Verbreitung genetischer Wurzeln von Eigenschaften wie «Geschwisterpflege» befördern. Tatsächlich findet man bei vielen Fischen, Vögeln und Säugern Familiengruppen, in denen Subdominante, die selbst keine Nachkommen erzeugt haben, bei der Pflege der Nachkommen von Dominanten mithelfen – und dabei Fitnesskosten auf sich nehmen, wie zum Beispiel verlangsamtes Wachstum. In der Regel sind es nahe Verwandte, wie Geschwister und Halbgeschwister, die diese «Helfer» aufziehen.

Zu den genetischen Vorteilen aus der Verwandtenförderung kommt noch ein zweiter, wichtiger Effekt, der Kooperation zum funktions-tüchtigen Evolutionsprinzip macht: die Steigerung der Effizienz. Der Erfolg von Handlungen kann gegebenenfalls wesentlich höher sein, wenn Individuen in Gruppen kooperieren, als wenn sie einzeln agieren (Abb. 3). Besonders deutlich wird dies wiederum bei den staatenbildenden Insekten, wo die Evolution höchster Sozialität oft durch die Differenzierung von Gruppenmitgliedern charakterisiert ist. Dies umfasst Spezialisierungen in Verhalten, Morphologie und Physiologie und lässt sich eindrucksvoll mit den Unterschieden in Körperbau und Grösse zwischen Königinnen, Soldatinnen und Arbeiterinnen bei Ameisen und Termiten illustrieren (Abb. 4). Diese morphologische Variation geht einher mit entsprechenden Spezialisierungen im Verhalten – in diesem Fall der Eiproduktion, Verteidigung und Brutpflege im Insektenstaat. Mit dieser Arbeitsteilung sind beispielsweise Ameisen so effizient, dass sie Staaten mit mehreren Millionen Individuen bilden können, die ganze Landstriche für sich nutzbar machen. Ein Spiegel dieser Effizienz ist auch, dass die etwa 20.000 Arten von Ameisen insgesamt geschätzt etwa 15–20% der Biomasse der tierischen Weltbevölkerung ausmachen – sie übertreffen damit auch die menschliche Biomasse um ein Vielfaches.

Hochsoziale Gruppenbildung und effiziente Kooperation ist aber bei weitem nicht auf das Insektenreich beschränkt. Bei kooperativ brütenden Wirbeltieren erhöhen Brutpflegehelfer, die in diesem Status meist keine eigenen Nachkommen produzieren, die Produktivität der Brutpaare, deren Junge sie aufziehen – und erhöhen durch ihr altruistisches Verhalten auch noch die Überlebensrate dieser Jungen (Abb. 5). Dabei nehmen sie aber Fitnesskosten auf sich, wie zum Bei-

Abb. 3:
Bei der Heckenbraunelle erhöht sich die aus einem Gelege stammende Zahl überlebender Jungen statistisch signifikant (gekennzeichnet durch Sternchen zwischen benachbarten Säulen), wenn die Aufzucht vom Brutpaar mit mindestens einem zusätzlichen Männchen erfolgt («kooperative Polyandrie»; Quelle: Davies 1990).



spiel ein erhöhtes Mortalitätsrisiko oder verlangsamtes Wachstum, die über die Lebenszeit irgendwie kompensiert werden müssen, damit sich ihr genetisch kodierte, uneigennütziges Verhalten in der Evolution gegenüber egoistischem, nur auf eigene Fortpflanzung gerichtetem Verhalten durchsetzen kann. Die Aufzucht von Verwandten und die damit verbundene Verbreitung genetischer Merkmale durch Verwandtenselektion ist dabei nicht die einzige Möglichkeit.

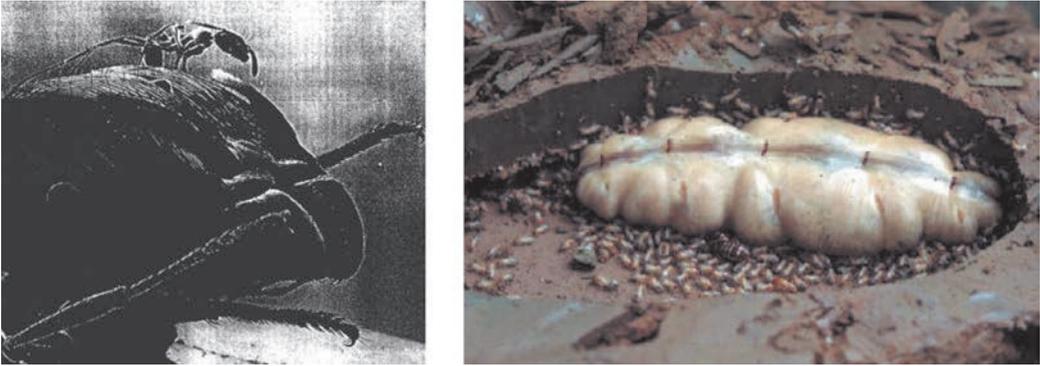


Abb. 4: Extreme Beispiele morphologischer Differenzierung bei staatenbildenden Insekten, die von entsprechender Spezialisierung im Verhalten begleitet sind: eine Ameisenarbeiterin auf dem Kopf einer Soldatin der gleichen Art (links) sowie eine Termitenkönigin im Kreise ihres «Gefolges». Von der Königin ist vor allem der aufgeblähte Hinterleib zu sehen, der zur Eierproduktionsmaschine umgewandelt wurde. Auf der tausende von Eiern umhüllenden Membran sind noch die Kutikulaplaten der Segmente des Hinterleibs als kleine, dunkle Querstriche zu erkennen.

Dies wird klar, wenn wir uns die von William Hamilton postulierte, bestehend einfache Formulierung der Voraussetzung für die Evolution altruistischen Verhaltens ansehen:

$$N/K > 1/r$$

wobei N für Fitnessnutzen für den Empfänger, K für Fitnesskosten für den Akteur und r für den Verwandtschaftsgrad zwischen beiden steht, der, wie erwähnt, zwischen Eltern und Kindern – ebenso wie zwischen Vollgeschwistern – jeweils $\frac{1}{2}$ ist. Wenn der Verwandtschaftsgrad zwischen Helfern und Hilfeempfängern klein ist, muss also der Nutzen der Hilfeempfänger steigen – oder die Kosten der Helfer müssen sinken – damit sich kooperatives Verhalten auf genetischer Basis evolutiv durchsetzen kann. Dabei sind die erwähnten Nutzen und Kosten in ihren Auswirkungen auf die genetische Fitness der Individuen auf ihre gesamte Lebenszeit bezogen, auf die Menge an Nachkommen oder Verwandten also, die sie im Verlauf ihres Lebens hervorbringen können. Dies sind natürlich sehr grobe Kategorien, die bei genauerer Betrachtung so manchen Spielraum ermöglichen.

Wir wollen uns das an einem Beispiel ansehen. Der Buntbarsch aus dem Tanganjikasee mit dem klingenden Namen «Prinzessin von Burundi» bildet grosse Familiengruppen aus bis zu 30 Fischen, die bei der Verteidigung und Pflege eines Territoriums sowie bei der Brutpflege zusammenarbeiten. Dabei werden fast alle Nachkommen vom dominanten Brutpaar erzeugt. Die subdominanten Brutpflegehelfer nehmen für ihre Hilfe hohe Stoffwechselkosten in Kauf, was ihr Wachstum

verlangsamt. Vor ihrer Geschlechtsreife, wenn sie also noch klein bzw. jung sind, pflegen sie dabei oft Geschwister bzw. Halbgeschwister. Je älter sie werden, steigt aber die Wahrscheinlichkeit, dass bereits ein oder beide Elternteile durch fremde, unverwandte Tiere aus der Umgebung ausgetauscht wurden – die Zeit, für die man ein Territorium behaupten kann, ist begrenzt. Da die Helfer bleiben, wenn dies passiert, sinkt mit der Zeit der durchschnittliche Verwandtschaftsgrad von Helfern und Hilfsempfängern – geschlechtsreife Helfer leisten ihre Arbeit also oftmals für Nicht-Verwandte. Warum tun sie das? Warum hat die natürliche Selektion nicht Fische mit eigennützigem Verhalten hervorgebracht, die das heimische Territorium verlassen, sobald sie fortpflanzungsreif sind, um möglichst rasch möglichst viele eigene Nachkommen zu produzieren?

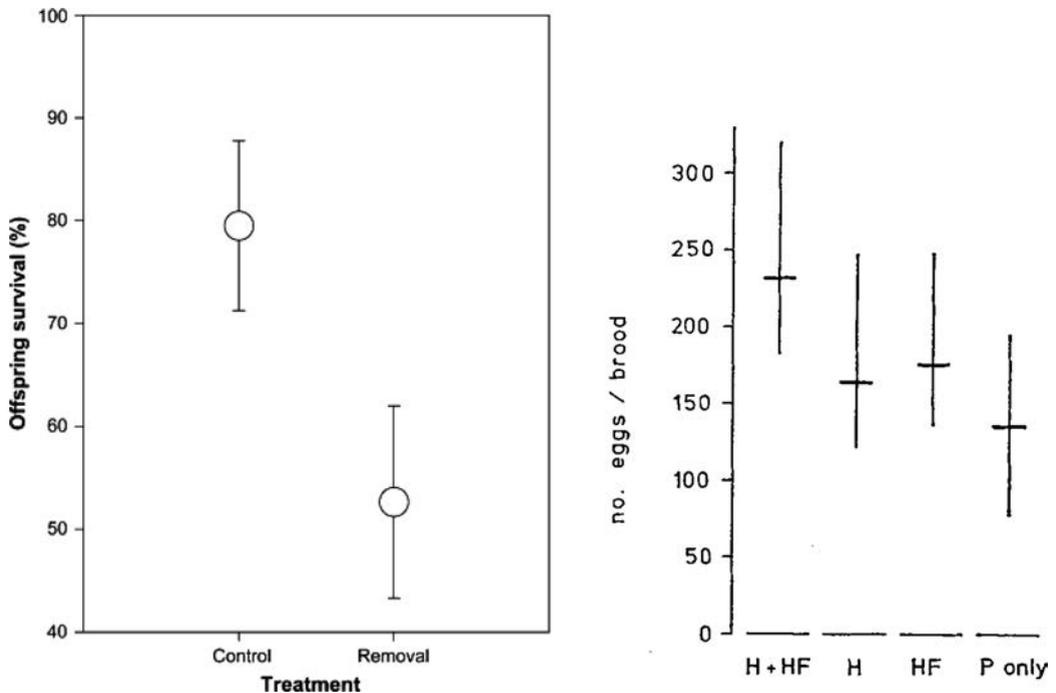


Abb. 5: Anteil der Jungen des Buntbarsches *Neolamprologus pulcher* («Prinzessin von Burundi»), die überlebten, wenn die Hälfte der Brutpflegehelfer aus kooperativ brütenden Gruppen im Feld experimentell entfernt wurde («Removal»), im Vergleich mit Kontrollgruppen («Control»), bei denen die Helferzahl unverändert blieb (linke Graphik; dargestellt sind arithmetische Mittel und Standardfehler, die Unterschiede sind statistisch signifikant). Rechts ist die Zahl der Eier dargestellt, die Weibchen im Labor produzierten, wenn sie grosse (H) oder kleine (HF) Brutpflegehelfer, beide Typen von Helfern (H + HF), oder gar keine Helfer hatten (P only). Die Zahl der Eier, die Weibchen mit Helfern produzierten, war statistisch signifikant höher als diejenige, die sie ohne Helfer legten (Mediane und Quartile; Quellen: Brouwer et al. 2005, Taborsky 1984).

Um das besser verstehen zu können, sollte man zweierlei wissen. Erstens sind Fische mit Erreichen der Geschlechtsreife nicht ausgewachsen, ja sie wachsen in der Regel ein Leben lang – je älter, desto grösser also. Und zweitens ist die Grösse ein entscheidender Faktor für die Wahrscheinlichkeit, mit der man einem Räuber zum Opfer fällt. Je kleiner, desto gefährdeter. Wenn junge bzw. kleine Fische das Territorium verlassen, um anderswo selbst zu brüten, haben sie wenig Chancen, die Früchte ihrer Mühe zu ernten – sie werden schlichtweg von grösseren Raubfischen gefressen. Zu Hause zu bleiben hat also einen Vorteil – es bietet Sicherheit. Man wächst gewissermassen aus dem Grössenbereich heraus, in dem die Überlebenschance aufgrund des Raubdrucks zu gross wäre, um ausserhalb des von der Gruppe verteidigten Territoriums überleben zu können – erst dann verlässt man den sicheren Hafen, um eine eigene Familie zu gründen.

So weit, so verständlich – aber warum pflegen diese Helfer die Nachkommen von Dominanten, mit denen sie nicht verwandt sind, und wodurch sie langsamer wachsen – womit ihre eigene Fortpflanzungsmöglichkeit also in noch weitere Ferne rückt? Dieser selbstlose Aufwand wird von den dominanten Besitzern des Territoriums eingefordert. Im Territorium ist der Platz nicht unbeschränkt. Vor allem muss jedes Mitglied der Gruppe in den wenigen Verstecken, die sich im Territorium befinden, bei Gefahr Unterschlupf finden können. Je mehr Subdominante es gibt, desto mehr Konkurrenz um lebenswichtigen Platz herrscht in der Gruppe. Damit sie dennoch im Territorium bleiben dürfen, müssen subdominante Gruppenmitglieder die Kosten, die sie durch Platzkonkurrenz verursachen, durch nützliche Tätigkeiten kompensieren – zum Beispiel, indem sie helfen, das Territorium zu verteidigen, Verstecke auszugraben und sie frei von Sand zu halten, und indem sie die Brut der Dominanten pflegen. Dieser Aufwand wird bereitwillig geleistet, da Subdominante durch ihren Verbleib im Territorium die Wahrscheinlichkeit enorm erhöhen, so lange zu überleben, bis sie sich dereinst selbst fortpflanzen können. Sie bezahlen also mit ihrer Hilfe «Miete», um an einem sicheren Ort bleiben zu dürfen.

Das mag plausibel klingen – aber wie können diese Zusammenhänge experimentell überprüft werden? Eine solche Prüfung umfasst mehrere Schritte. Zunächst muss man wissen, ob die Anwesenheit von Subdominanten im Territorium – und vor allem ihre Hilfe – für Dominante tatsächlich von Vorteil ist. Dies haben Experimente in Labor und Feld bewiesen, wo die Verringerung der Helferzahl in einer deutlichen Reduktion überlebender Nachkommen resultierte – und die



*Abb. 6: Das Brutmännchen einer Familiengruppe von *N. pulcher* greift einen Raubfisch an (*Lepidiolamprologus elongatus*), der seinen Brutpflegehelfern (links oben) gefährlich werden könnte. Letztere geniessen durch diese Verteidigungsleistung Schutz im Territorium. Unten im Bild ist das Brutweibchen.*

Bruten grösser waren, wenn Helfer an der Pflege mitwirkten (siehe Abb. 5). Letzteres wird dadurch hervorgerufen, dass Weibchen sich Arbeitsaufwand ersparen, weshalb sie mehr Energie zur Eiproduktion übrig haben. Dann sollte man prüfen, ob Helfer tatsächlich im Heimterritorium Schutz geniessen (Abb. 6), und ob die verzögerte Abwanderung ihre Ursache in diesem Schutzbedürfnis hat. Experimente in grossen Käfigen im Feld, in denen der Raubdruck systematisch variiert werden konnte, haben gezeigt, dass Brutpflegehelfer ihre Bereitschaft, im Territorium zu bleiben und dort mitzuhelfen, tatsächlich nach der Höhe des Raubdrucks in der Umgebung richten. Ausserdem belegten Aquariumsexperimente, dass Gruppenmitglieder bei Anwesenheit ihrer natürlichen Fressfeinde wesentlich höhere Überlebenschancen hatten, als gleichgrosse Fische, die nicht den Schutz eines dominanten Brutpaars geniessen. Schliesslich sollte man auch den Nachweis erbringen, dass Subdominante mit ihrer Hilfe tatsächlich für ihren Verbleib im Territorium bezahlen. Dieser Frage kann man nachgehen, indem man die Information für Dominante und deren Helfer experimentell entkoppelt. Wenn erstere durch die Darbietung eines Eindringlings ins Territorium erhöhten Bedarf an Hilfe wahrnehmen, letztere dies aber aufgrund eines experimentellen Kniffs nicht mitkriegen und deshalb die erwartete Hilfe nicht leisten, wird eine Dis-

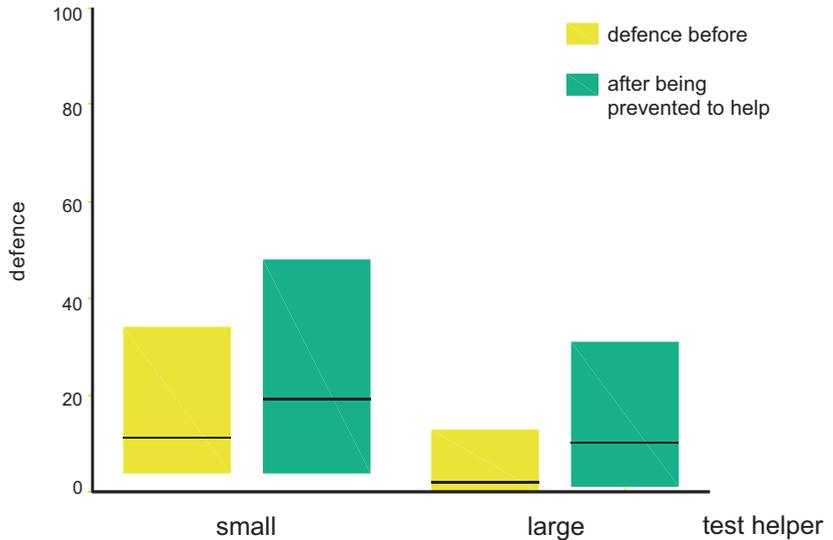


Abb. 7: Im Experiment zeigen sowohl kleine als auch grosse Test-Helfer von *N. pulcher* nach einer Periode, in der sie am Helfen gehindert wurden, erhöhte Verteidigungsleistungen gegen einen Eindringling ins Territorium (abgebildet sind Mediane [Querstriche] und Quartile [Säulen]; die Unterschiede zwischen der Verteidigungsleistung vor der Periode, in der sie nicht halfen, und danach, sind sowohl für kleine als auch grosse Helfer statistisch gesichert; Quelle: Bergmüller & Taborsky 2005).

krepanz erzeugt zwischen den Erwartungen der Dominanten und den tatsächlichen Hilfeleistungen der Subdominanten. In diesem Fall kompensieren derart säumige Helfer bei nachfolgenden Gelegenheiten sofort die (unfreiwillig) versagte Kooperation mit erhöhtem Hilfsaufwand (Abb. 7) – und sie bemühen sich, die Dominanten mit besonders intensivem Submissivverhalten zu beschwichtigen.

Derlei Gegenseitigkeit, wie sie bei diesen Buntbarschen zu finden ist, ist auch bei anderen Tieren für altruistische Hilfeleistungen verantwortlich. Bei der berühmt-berüchtigten Vampirfledermaus, zum Beispiel, spenden nicht-verwandte Mitglieder von grossen Gruppen, die sich an gemeinsamen Schlafplätzen treffen, bei Bedarf Blut von den Beutetieren, die sie kurz zuvor zur Ader gelassen hatten. Die Wahrscheinlichkeit, dies zu tun, hängt davon ab, ob sich der bedürftige, potentielle Empfänger vormals schon dem Spender gegenüber hilfreich erwies. Da diese Tiere, wie die meisten Fledermäuse, sehr klein sind und damit nur über wenig Reserven verfügen, um nahrungslöse Zeiten zu überstehen, kann der Erhalt einer solchen Blutspende für ein Tier, das 2 Tage lang kein Jagdglück hatte, über Leben und Tod entscheiden (Abb. 8). Stattdessen kann sich ein er-

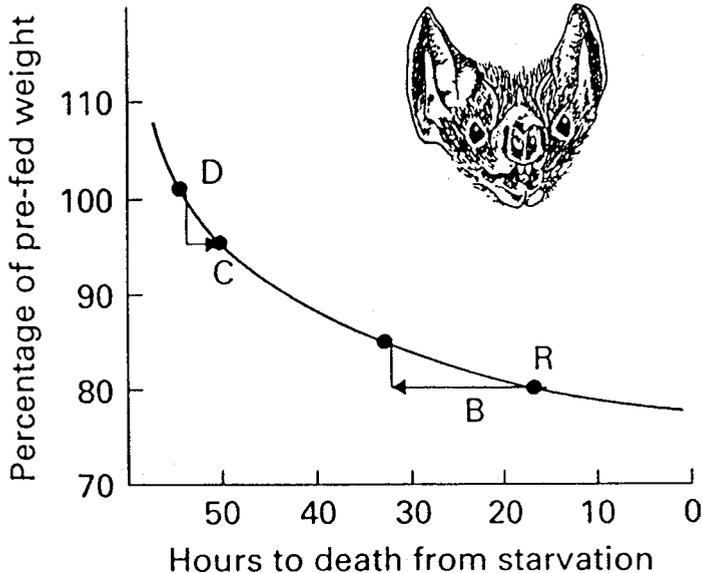


Abb. 8: Bei Vampirfledermäusen verlieren Altruisten (D) relativ wenig durch ihre Blutspende an hilfsbedürftige Empfänger (R): durch die Menge an Blut (gemessen in Prozent des Körpergewichts), die sie mittels Regurgitation abgeben, verringert sich, falls sie in der Zwischenzeit nicht wieder Nahrung finden, die Zeitspanne bis zum Verhungern nur um einen geringen Betrag. Für den Empfänger verlängert sich die Frist bis zum Hungertod aber beträchtlich, das heißt, sie gewinnen damit viel Zeit, um selbst wieder erfolgreich Nahrung finden zu können. Der Grund für diese Unterschiede in Kosten (C) und Nutzen (B) für Geber und Empfänger ist der negativ exponentielle Zeitverlauf der Beziehung zwischen verfügbarer Energie und dem Mindestbedarf an Reserven, der nötig ist, um am Leben zu bleiben (Quelle: Wilkinson 1984).

folgreiches Tier, das den Magen noch voll hat, diese milde Gabe gut leisten. Auch hier zeigt sich also, dass das Nutzen-/Kosten-Verhältnis für die Hilfsbereitschaft gegenüber nicht-verwandten Artgenossen entscheidend ist.

Neben Verwandtschaft und Gegenseitigkeit gibt es auch noch die Möglichkeit, dass Tiere zur Hilfeleistung gezwungen werden – sie also entgegen ihrer eigenen genetischen Fitnessinteressen kooperieren. In der Interaktion zwischen verschiedenen Arten lässt sich dieses parasitische Verhalten besonders gut zeigen. Der europäische Kuckuck brütet nicht selber, sondern lässt seine Nachkommen von bestimmten Wirtsarten aufziehen. Letztere verlieren dadurch ihre eigenen Jungen und können sich damit in der entsprechenden Fortpflanzungssaison oft selbst gar nicht vermehren. Solch zwischenartlicher Altruismus lässt sich dadurch erklären, dass diejenigen Vö-

gel, die die Kuckucke aufziehen, ihren Fehler nicht erkennen – Kuckuckseier unterlaufen durch ihre Ähnlichkeit mit den eigenen Eiern des Wirtes dessen Erkennungsmechanismus. Eine derartige Ausbeutung kann natürlich nur funktionieren, wenn sie nicht allzu häufig vorkommt – und sie bewirkt einen starken Selektionsdruck darauf, die notwendige Diskriminierungsfähigkeit zu entwickeln, um solchen Irrtümern nicht aufzusitzen.

Manipulationen ähnlicher Art gibt es natürlich auch zwischen Artgenossen, nur ist sie hier viel schwieriger zu entdecken. Ein Beispiel haben wir oben bereits kennengelernt: den durch andere Arbeiterinnen erzwungenen Verzicht von Ameisen- und Bienenweibchen, unbefruchtete Eier zu legen und damit Söhne zu produzieren, mit denen sie näher verwandt wären, als mit den von der Königin produzierten männlichen Nachkommen. Ein Experiment an Vögeln, bei dem Keas kooperieren mussten, um an begehrtes Futter zu gelangen, soll den Mechanismus der «Kooperation durch Manipulation» auf Verhaltensebene illustrieren. Ein dominanter und ein subdominanter Vertreter dieser neuseeländischen Bergpapageien wurden in einer grossen Voliere vor die Aufgabe gestellt, eine Wippe zu betätigen, damit sich der Deckel über einem Behälter mit beehrtem Eidotter öffnete. Das heisst, einer musste öffnen, der andere konnte ernten. Die zwei Vögel wechselten sich nun nicht in ihren Rollen ab, sodass jeder einmal den Helfer für den anderen spielte, sondern das dominante Tier zwang das subdominante, für es den Öffnungsmechanismus zu betätigen. Der einzige Platz in der ganzen Voliere, wo ein Subdominanter den Angriffen des Dominanten entkommen konnte, war der Griff der Wippe, mit dem er dem Dominanten zu seinem Leckerbissen verhalf (Abb. 9). Wenn die Dominanzverhältnisse experimentell umgedreht wurden, spielte jedes Tier sofort wieder die ihm zugeteilte Rolle – dominante verhielten sich unkooperativ und despotisch, während subdominante die vom anderen geforderte Hilfeleistung erbrachten.

Diese kurze Betrachtung der Mechanismen, die Kooperation und Altruismus zwischen Verwandten und nicht-verwandten Tieren auf biologischer Basis hervorbringen können, zeigt Möglichkeiten auf, die auf den ersten Blick unverständlich erscheinende Selbstlosigkeit vor dem Hintergrund der darwinschen Evolutionstheorie zu erklären. Die Existenz von Kooperation und Altruismus im Tierreich stellt also die Evolutionstheorie nicht in Frage, sondern bietet dem Forscher eine willkommene Herausforderung, die Rahmenbedingungen und beteiligten Mechanismen aufzuklären, die hinter dem scheinba-

ren Widerspruch stecken – dass plötzlich nicht jeder nach seinem unmittelbaren (Fitness-)Nutzen agiert, sondern zugunsten von anderen bereit ist, mitunter hohe Kosten auf sich zu nehmen bzw. Verzicht zu leisten.

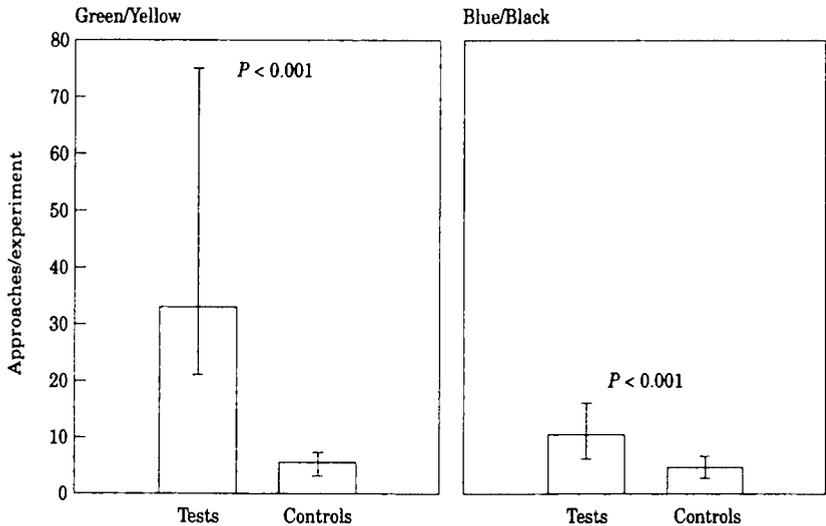
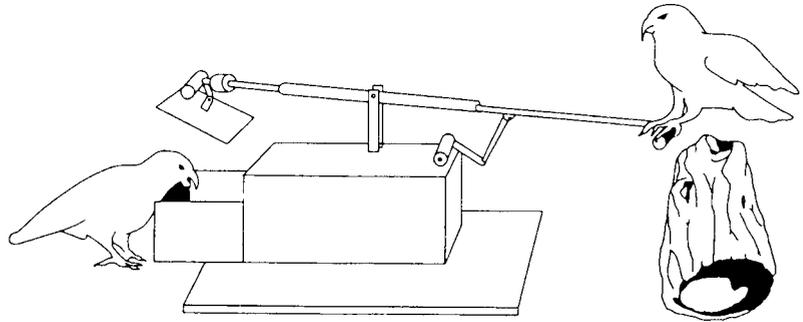


Abb. 9: Keas wurden mit einer Wippe getestet, die von einem der Vögel betätigt werden musste, damit der andere an einen begehrten Leckerbissen gelangen konnte. Dies führte dazu, dass der jeweils Dominante seinen Versuchspartner zwang, für ihn den Deckel zu öffnen, wenn Futter im Behälter war – aber nur dann. Die Abbildung zeigt am Beispiel von zwei Versuchen mit jeweils zwei Männchen, dass die Zahl der aggressiven Annäherungen des Dominanten an den submissiven Partner wesentlich höher war, wenn der erstere Futter durch den durchsichtigen Deckel sehen konnte, als wenn der Behälter leer war. Durch dieses Verhalten zwang der Dominante den Submissiven, den Wippmechanismus für ihn zu betätigen, damit er ans Futter kam – ein Beispiel für erzwungene Hilfe (gezeigt sind Mediane und Quartile; die statistisch gesicherten Unterschiede zwischen Test und Kontrolle sind jeweils durch die entsprechenden Irrtumswahrscheinlichkeiten wiedergegeben ($P < 0.001$); Quelle: Tebbich et al. 1996).

Literatur

- Bergmüller, R./Taborsky, M., 2005: Experimental manipulation of helping in a cooperative breeder: helpers ‚pay to stay‘ by pre-emptive appeasement. *Animal Behaviour* **69**, 19–28.
- Brouwer, L./Heg, D./Taborsky, M., 2005: Experimental evidence for helper effects in a cooperatively breeding cichlid. *Behavioral Ecology* **16**, 667–673.
- Darwin, C., 1859: *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London: John Murray.
- Darwin, C., 1871: *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London: Murray.
- Davies, N.B., 1990: Dunnocks: cooperation and conflict among males and females in a variable mating system. In: *Cooperative Breeding in Birds* (Ed. by P.B. Stacey & W.D. Koenig), pp. 455–487. Cambridge, UK, Cambridge University Press.
- Hamilton, W.D., 1964: The genetical evolution of social behaviour I u. II. *Journal of Theoretical Biology* **7**, 1–52.
- Maynard Smith, J./Szathmáry, E., 1997: *The Major Transitions in Evolution*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Taborsky, M., 1984: Broodcare helpers in the cichlid fish *Lamprologus brichardi*: their costs and benefits. *Animal Behaviour* **32**, 1236–1252.
- Tebbich, S./Taborsky, M./Winkler, H., 1996: Social manipulation causes cooperation in keas. *Animal Behaviour* **52**, 1–10.
- Wilkinson, G.S., 1984: Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature* **308**, 181–184.