

# Das Richard Dawkins egoistische Gen

*2. Auflage*

SACHBUCH



Springer Spektrum

---

# Das egoistische Gen

---

Richard Dawkins

# Das egoistische Gen

Mit einem Vorwort  
von Wolfgang Wickler

2., unveränderte Auflage

Mit einem Vorwort von Wolfgang Wickler

Aus dem Englischen übersetzt  
von Karin de Sousa Ferreira



**Springer** Spektrum

Richard Dawkins  
University of Oxford Dept. Zoology  
Oxford, UK

Aus dem Englischen übersetzt von Karin de Sousa Ferreira

Springer Spektrum

Übersetzung der englischen Ausgabe: *The Selfish Gene* von Richard Dawkins 1989, 1994 und *The Selfish Gene: 30th Anniversary Edition* erschienen bei Oxford University Press 2006, © Richard Dawkins 1989. Alle Rechte vorbehalten.

ISBN 978-3-642-55390-5

ISBN 978-3-642-55391-2 (eBook)

DOI 10.1007/978-3-642-55391-2

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

Springer Spektrum

2. Aufl.: © Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg 1994, 2007

Unveränderter Nachdruck: © Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2007

Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung, die nicht ausdrücklich vom Urheberrechtsgesetz zugelassen ist, bedarf der vorherigen Zustimmung des Verlags. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Bearbeitungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

*Planung und Lektorat:* Merlet Behncke-Braunbeck, Martina Mechler

*Redaktion:* Ina Raschke

*Übersetzung der Vorworte zur Jubiläumsausgabe und der Auszüge aus Buchbesprechungen:* Jorunn Wissmann

*Titelbild:* Pictor International

Gedruckt auf säurefreiem und chlorfrei gebleichtem Papier

Springer Spektrum ist eine Marke von Springer DE.

Springer DE ist Teil der Fachverlagsgruppe Springer Science+Business Media.  
[www.springer-spektrum.de](http://www.springer-spektrum.de)

# Inhalt

Einführung zur Ausgabe zum 30-jährigen Jubiläum	1
30 Jahre „Das egoistische Gen“ – eine Einführung	11
Vorwort zur deutschen Ausgabe	18
Vorwort zur zweiten Auflage	22
Geleitwort zur ersten Auflage	27
Vorwort zur ersten Auflage	30
1. Warum gibt es Menschen?	35
2. Die Replikatoren	52
3. Die unsterblichen Spiralen	64
4. Die Genmaschine	102
5. Aggression: Die egoistische Maschine und die Stabilität	133
6. Genverwandtschaft	166
7. Familienplanung	197
8. Der Krieg der Generationen	218
9. Der Krieg der Geschlechter	243
10. Kratz mir meinen Rücken, dann reite ich auf deinem!	282
11. Meme, die neuen Replikatoren	316
12. Nette Kerle kommen zuerst ans Ziel	335
13. Die große Reichweite des Gens	383
Nachbemerkungen	432
Literatur	497
Index	509
Auszüge aus Besprechungen zum Buch	518

## Einführung zur Ausgabe zum 30-jährigen Jubiläum

Fast mein halbes Leben habe ich nun, in guten wie in schlechten Zeiten, mit diesem Buch gelebt – eine ernüchternde Erkenntnis. Im Laufe der Jahre habe ich sieben weitere Bücher geschrieben, und bei jedem neuen Buch schickten mich die Verleger los, um dafür Werbung zu machen. Bei Lesungen aus einem neuen Buch, ganz gleich welchem, reagieren die Zuhörer erfreulich positiv, applaudieren höflich und stellen intelligente Fragen. Dann reihen sie sich auf, um mich signieren zu lassen, was sie gekauft haben – *Das egoistische Gen*. Zugegeben, das ist ein wenig übertrieben. Einige kaufen tatsächlich das neue Buch, und was die übrigen betrifft, beruhigt mich meine Frau mit dem Hinweis, dass Leute, die einen Autor neu für sich entdecken, natürlicherweise nach seinem Erstling greifen. Wenn sie *Das egoistische Gen* erst einmal gelesen haben, werden sie sich doch gewiss bis zum neuesten und liebsten Kind des stolzen Vaters durcharbeiten?

Das Ganze würde mir mehr ausmachen, wenn ich behaupten könnte, *Das egoistische Gen* wäre inzwischen wirklich veraltet und überholt. Das kann ich nicht, was ich in gewisser Hinsicht bedauere. Einige Details haben sich verändert, und inzwischen gibt es eine Fülle praktischer Beispiele. Doch mit einer Ausnahme, auf die ich gleich zu sprechen komme, ist wenig an dem Buch, das ich unbedingt herausnehmen oder für das ich mich entschuldigen müsste. Arthur Cain, der verstorbene Zoologieprofessor aus Liverpool und in Oxford in den Sechzigerjahren einer meiner inspirierenden Tutoren, nannte mein Buch 1976 das „Werk eines jungen Mannes“. Dabei zitierte er bewusst Alfred Jules Ayer in seinem Vorwort zu *Sprache, Wahrheit und Logik*. Ich war von dem Vergleich geschmeichelt, wusste aber, dass Ayer einen großen Teil seines Buches widerrufen hatte; Cains gezielte Andeutung, ich würde zu gegebener Zeit dasselbe tun, war kaum zu übersehen.

Hier zunächst einige Gedanken zum Titel des Buches. Im Jahre 1975 zeigte ich auf Vermittlung meines Freundes Desmond Morris das fast fertige Buch Tom Maschler, dem Doyen der Londoner Verleger, und wir sprachen darüber in seinem Büro bei Jonathan Cape. Er mochte das

Buch, aber nicht den Titel. „Egoistisch“ war seiner Meinung nach ein „negatives Wort“. Warum nicht *Das unsterbliche Gen*? Unsterblich war ein „positives“ Wort, die Unsterblichkeit der genetischen Information war ein zentrales Thema des Buches, und „Das unsterbliche Gen“, *The Immortal Gene*, klang fast so eingängig wie „Das egoistische Gen“, *The Selfish Gene* (keiner von uns hatte wohl die Ähnlichkeit zu Oscar Wildes *The Selfish Giant* bemerkt). Heute denke ich, dass Maschler vielleicht Recht hatte. Viele Kritiker, allen voran übrigens die philosophisch gebildeten, lesen bei einem Buch am liebsten nur den Titel. Zweifellos funktioniert das bei Werken wie *Rotkäppchen und der böse Wolf* oder *Aufstieg und Fall des Römischen Reiches* bestens, doch ist mir durchaus klar, dass „*Das egoistische Gen*“ allein – ohne die große Fußnote in Gestalt des eigentlichen Buches – eine unangemessene Vorstellung von dessen Inhalt vermittelt. Heute hätte ein amerikanischer Verlag jedenfalls auf einem Untertitel bestanden.

Der Titel erklärt sich vielleicht am besten, wenn man auf die Betonung achtet. Betont man „egoistisch“, so wird vermutet, dass das Buch von Egoismus handelt, dabei widmet es sich eigentlich eher dem Altruismus. Richtig ist es, das Wort „Gen“ zu betonen – lassen Sie mich kurz erklären, weshalb. Ein wichtiger Streitpunkt im Darwinismus ist die Einheit, auf die tatsächlich selektiert wird: Was für eine Entität ist es, die infolge natürlicher Selektion überlebt oder nicht überlebt? Diese Einheit wird, mehr oder weniger per definitionem, „egoistisch“. Altruismus kann auf anderen Ebenen durchaus begünstigt werden. Wählt die natürliche Selektion zwischen Spezies aus? Wenn ja, dürfen wir erwarten, dass sich individuelle Organismen „zum Wohle der Art“ altruistisch verhalten. Vielleicht senken sie ihre Geburtenrate, um eine Überpopulation zu vermeiden, oder sie schränken die Jagd ein, um Beutebestände für die Zukunft zu sichern. Solche verbreiteten Meinungsverschiedenheiten im Darwinismus waren es, die mich das Buch überhaupt erst schreiben ließen.

Oder wählt die natürliche Selektion – wie ich hier behaupte – zwischen Genen aus? In diesem Fall müssten sich Individuen „zum Wohle der Gene“ altruistisch verhalten, indem sie beispielsweise Verwandte füttern und beschützen, die wahrscheinlich dieselben Kopien derselben Gene in sich tragen. Solch verwandtschaftlicher Altruismus ist nur eine der Formen, in denen sich Gen-Egoismus in individuellen Altruismus verwandeln kann. Dieses Buch erklärt, wie das (zusammen mit der Wechselseitigkeit, dem anderen großen Antrieb des Altruismus nach der darwinschen Theorie) funktioniert. Sollte ich dieses Buch jemals neu

schreiben, würde ich als spät zu Zahavis und Grafens „Handicap-Prinzip“ (Seite 472–477) Bekehrter auch Amotz Zahavis Vorstellung Raum geben, dass altruistisches Geben ein demonstratives Dominanzsignal sein kann: Sieh her, wie überlegen ich Dir bin – ich kann es mir leisten, Dir etwas zu schenken!

Und noch ein Wort zur Begründung des Begriffs „egoistisch“ im Titel. Die entscheidende Frage ist, welche Ebene in der Hierarchie des Lebens letztlich die „egoistische“ Ebene sein wird, auf der die natürliche Selektion arbeitet. Die egoistische Art? Die egoistische Gruppe? Der egoistische Organismus? Das egoistische Ökosystem? Über die meisten davon ließe sich diskutieren, und fast jedes wurden schon von diesem oder jenem Autor unbedacht vorgeschlagen; alle aber sind falsch. Wenn sich denn die darwinistische Botschaft auf ein prägnantes egoistisches *Irgendwas* reduzieren lässt, so ist dieses Irgendwas das Gen, dafür liefert dieses Buch eindeutige Gründe. Ob Sie sich dann letztlich diesen Argumenten anschließen oder nicht, jedenfalls sind sie die Erklärung für den Titel.

Ich hoffe, das räumt die größeren Missverständnisse aus der Welt. Im Rückblick bemerke ich allerdings in demselben Punkt auch eigene Nachlässigkeiten. Man findet sie besonders in Kapitel 1, verkörpert durch den Satz „Laßt uns versuchen, Großzügigkeit und Selbstlosigkeit zu *lehren*, denn wir sind egoistisch geboren.“ Nichts gegen das Lehren von Großzügigkeit und Selbstlosigkeit, aber die Formulierung „egoistisch geboren“ ist irreführend. Zum Teil erklärt sich dies daraus, dass ich erst 1978 wirklich über die Unterscheidung von „Vehikeln“ (meist Organismen) und den „Replikatoren“ in ihrem Inneren (praktisch gesagt: den Genen; das Ganze wird in der zweiten Auflage hinzugekommenen Kapitel 13 erklärt) nachzudenken begann. Bitte tun Sie einfach so, als stünden dieser barsche Satz und andere dieser Art gar nicht da, und ergänzen Sie etwas im Sinne dieses Absatzes.

Solcherart Fehler sind gefährlich; deshalb verstehe ich durchaus, warum der Titel missverständlich sein kann. Und das ist einer der Gründe, warum ich vielleicht doch *Das unsterbliche Gen* hätte wählen sollen. *Das altruistische Vehikel* wäre eine andere Möglichkeit gewesen, wenn auch vielleicht ein wenig zu orakelhaft. Der scheinbare Widerstreit zwischen dem Gen und dem Organismus als rivalisierende Einheiten der natürlichen Selektion (an dem Ernst Mayr bis zu seinem Tod festhielt) jedenfalls ist entschieden. Es gibt zweierlei Einheiten der natürlichen Selektion, die friedlich nebeneinander existieren. Das Gen ist die Einheit im Sinne des Replikators. Der Organismus ist die Einheit im Sinne des



Vehikels. Beide sind wichtig und gleich hoch zu bewerten. Sie repräsentieren zwei vollkommen unterschiedliche Arten von Einheiten und sind für uns so lange verwirrend, wie wir diese Unterschiedlichkeit nicht erkannt haben.

Eine gute Alternative zu *Das egoistische Gen* wäre auch *Das kooperative Gen* gewesen. Es klingt paradox gegensätzlich, aber ein entscheidender Teil des Buches argumentiert für eine Form der Kooperation zwischen egoistischen Genen. Das bedeutet keinesfalls, dass Gengruppen auf Kosten ihrer Mitglieder oder anderer Gruppen gedeihen. Vielmehr wird jedes Gen beim Verfolgen seiner eigenen Interessen gesehen, aber eben vor dem Hintergrund der anderen Gene im Genpool – also all der Kandidaten für sexuelle Durchmischung innerhalb einer Spezies. Diese anderen Gene sind Teil der Umwelt, in der jedes Gen überlebt, ebenso wie Wetter, Räuber und Beute, Vegetation und Bodenbakterien Teile der Umwelt sind. Aus Sicht des einzelnen Gens sind die „Hintergrundgene“ diejenigen, mit denen es sich bei seiner Reise durch die Generationen die Körper teilt. Kurzfristig gesehen, sind das die anderen Mitglieder des Genoms. Langfristig sind es die anderen Gene im Genpool der Art. Die natürliche Selektion sorgt daher dafür, dass Gruppen miteinander kompatibler – was praktisch gleichbedeutend ist mit „kooperierender“ – Gene bevorzugt werden, wenn diese zusammen auftreten. Diese Evolution des „kooperativen Gens“ widerspricht in keinem Fall dem grundlegenden Prinzip des egoistischen Gens. In Kapitel 5 entwickle ich diesen Gedanken mithilfe der Analogie einer Rudermannschaft, und in Kapitel 13 führe ich ihn weiter fort.

Auch wenn die natürliche Selektion auf egoistische Gene also offensichtlich die Kooperation zwischen Genen begünstigt, gibt es zugegebenermaßen doch einige Gene, die derlei nicht tun und den Interessen des übrigen Genoms entgegenarbeiten. Einige Autoren bezeichnen sie als „Outlaw-Gene“, andere als „ultra-egoistische Gene“ und wieder andere einfach als „egoistische Gene“, wobei letzere den feinen Unterschied zu jenen Genen, die in eigennützigen Kartellen zusammenarbeiten, übersehen. Beispiele für ultra-egoistische Gene sind die in Kapitel 13 auf den Seiten 385–388 beschriebenen Gene des *meiotic drive* und die „parasitische DNA“, die ich in Kapitel 3 auf Seite 99 postuliere und die von verschiedenen Autoren unter dem Schlagwort „egoistische DNA“ weiterentwickelt wurde. Seit dem ersten Erscheinen dieses Buches hat man etliche neue und noch bizarrere Beispiele für ultra-egoistische Gene entdeckt.

Das *egoistische Gen* muss sich immer wieder eine anthropomorphe Personifizierung vorwerfen lassen, und auch das bedarf einer Erklärung, wenn nicht sogar Entschuldigung. Ich bediene mich zweier Ebenen der Personifizierung: derjenigen der Gene und derjenigen der Organismen. Die Personifizierung von Genen sollte an sich unproblematisch sein, weil kein vernünftiger Mensch glauben wird, DNA-Moleküle hätten bewusste Persönlichkeiten, und kein denkender Leser würde einem Autor solchen Irrglauben unterstellen. Ich hatte einmal die Ehre, den großen Molekularbiologen Jacques Monod über Kreativität in der Wissenschaft sprechen zu hören. Seine genauen Worte habe ich vergessen, aber er sagte ungefähr, dass er sich beim Durchdenken eines chemischen Problems frage, was er wohl täte, wenn er ein Elektron wäre. Peter W. Atkins bedient sich in seinem wunderbaren Buch *Creation Revisited* einer ähnlichen Personifizierung, während er die Brechung eines Lichtstrahls betrachtet, der in ein Medium mit höherem Brechungsindex eindringt, das diesen verlangsamt. Der Strahl verhält sich, als wolle er die Zeit möglichst gering halten, in der er einen Zielpunkt erreicht. Atkins stellt ihn sich als Rettungsschwimmer an einem Strand vor, der losrennt, um einen Ertrinkenden zu retten. Soll er direkt auf den Schwimmer zulaufen? Nein, denn er kann schneller laufen als schwimmen; daher ist es klüger, den an Land befindlichen Teil der Strecke so groß wie möglich zu halten. Soll er zu einem Punkt am Strand laufen, der direkt auf Höhe des Opfers liegt, um so seine Schwimmzeit zu minimieren? Schon besser, aber noch nicht optimal. Hätte der Rettungsschwimmer die Zeit, Berechnungen anzustellen, so käme er auf einen optimalen mittleren Winkel, der die ideale Kombination aus schnellem Laufen und zwangsläufig langsamerem Schwimmen ergäbe. Dazu Atkins:

Genau so verhält sich Licht, das in ein dichteres Medium eintritt. Aber wie kann das Licht – und offenbar schon im Voraus – wissen, welches der kürzeste Weg ist? Und warum überhaupt sollte es sich darum kümmern?

Auf diese Fragen geht er dann in beeindruckender Weise näher ein, wobei er sich von der Quantentheorie inspirieren lässt.

Derlei Personifizierungen sind mehr als nur originelle didaktische Mittel. Sie können auch dem professionellen Wissenschaftler dabei helfen, angesichts verzwickter Fehlerquellen die richtige Antwort zu finden. Das gilt etwa für die darwinistischen Kalkulationen zu Altruismus und Egoismus, Kooperation und Eigennutz. Nur allzu leicht gelangt man zu

der falschen Antwort. Die Personifizierung von Genen, wenn sie denn mit Bedacht und angemessener Vorsicht erfolgt, ist oft genug die Methode der Wahl, um einen Darwinisten vor Irrwegen zu bewahren. Während ich mich bemühte, diese Vorsicht walten zu lassen, stand das leuchtende Beispiel von W. D. Hamilton vor mir, einem der vier in meinem Buch genannten Helden. In einem Aufsatz aus dem Jahre 1972 (dem Jahr, in dem ich mit dem Schreiben von *Das egoistische Gen* begann) schrieb Hamilton:

Ein Gen wird von der natürlichen Selektion bevorzugt, wenn die Gesamtheit seiner Kopien einen immer größeren Anteil am gesamten Genpool ausmacht. Wir werden uns mit Genen befassen, die vermutlich das Sozialverhalten ihrer Träger beeinflussen. Bringen wir also etwas mehr Leben in die Diskussion, indem wir den Genen vorübergehend Intelligenz und eine gewisse Entscheidungsfreiheit unterstellen. Stellen wir uns vor, dass ein Gen über das Problem, die Zahl seiner Kopien zu vergrößern, nachdenkt und dass es wählen kann zwischen ...

Genau in diesem Sinne sind große Teile von *Das egoistische Gen* zu verstehen.

Das Personifizieren eines Organismus kann da schon problematischer sein, weil Organismen im Gegensatz zu Genen Gehirne besitzen und deshalb tatsächlich egoistische oder altruistische Motive ungefähr in unserem Sinne haben können. Ein Buch mit dem Titel *Der egoistische Löwe* könnte tatsächlich mehr verwirren als ein Buch mit dem Titel *Das egoistische Gen*. So wie man sich in einen imaginären Lichtstrahl hineinversetzen kann, der sich auf intelligente Weise den idealen Weg durch eine Reihe von Linsen und Prismen sucht, oder in ein Gen, das den optimalen Weg durch die Generationen wählt, so kann man sich eine einzelne Löwin vorstellen, die eine optimale Verhaltensstrategie für das langfristige Überleben ihrer Gene kalkuliert. Hamiltons erstes Geschenk an die Biologie waren exakte mathematische Formeln, die ein wirklich darwinistisches Individuum wie ein Löwe letztlich anwenden müsste, um gezielt Entscheidungen zu treffen, die seine Gene möglichst langfristig überdauern lassen. In diesem Buch benutzte ich verbale Äquivalente für solche Formeln – auf beiden Ebenen.

Auf Seite 228 f. springen wir von einer Ebene zur anderen:

Wir haben untersucht, unter welchen Bedingungen es sich für eine Mutter auszahlen würde, einen Kümmerling verhungern zu lassen. Man könnte intuitiv vermuten, daß das zurückgebliebene Junge selbst bis zum letzten weiterkämpft, aber der Theorie zufolge muß dies nicht zwangsläufig so sein. Sobald ein schwächeres Junges so klein und schwach geworden und seine Lebenserwartung so weit abgesunken ist, daß der Nutzen, den es aus dem Elternaufwand zieht, kleiner ist als die Hälfte des Nutzens, den derselbe Aufwand den anderen Jungen bringen könnte, sollte es unauffällig und bereitwillig sterben. Damit kann es seinen Genen am meisten dienen.

Das ist reine Selbstbeobachtung auf individueller Ebene. Die Annahme ist nicht, dass der Kümmerling wählt, was ihm Freude macht oder angenehm ist. Bei Individuen in einer darwinistischen Welt setzt man vielmehr voraus, dass sie Was-wäre-wenn-Berechnungen darüber anstellen, was das Beste für ihre Gene ist. Der zitierte Absatz verdeutlicht das im Anschluss mit einem schnellen Schwenk zur Personifizierung auf Ebene des Gens:

Das heißt, ein Gen, das die Anweisung gibt: „Körper, wenn du sehr viel kleiner bist als deine Wurfgeschwister, gib den Kampf auf und stirb“, könnte im Genpool erfolgreich sein, denn die Chance, daß es im Körper jedes überlebenden Geschwisters existiert, beträgt 50 Prozent, und die Chance, daß es im Körper des Kümmerlings überlebt, ist sowieso sehr klein.

Daraufhin wechselt der Absatz wieder zur Perspektive des Kümmerlings:

Es dürfte also im Lebenslauf eines verkümmerten Jungtieres einen Punkt ohne Wiederkehr geben. Bevor es diesen Punkt erreicht, darf es den Kampf nicht aufgeben. Hat es ihn aber erreicht, so sollte es sofort aufgeben und sich am besten von seinen Wurfgeschwistern oder seinen Eltern verspeisen lassen.

Ich glaube wirklich nicht, dass diese beiden Personifizierungsebenen verwirrend sind, wenn man sie im Kontext und vollständig liest. Die beiden Ebenen der „Was-wäre-wenn-Berechnung“ kommen, richtig angewendet, exakt zum gleichen Ergebnis, und genau das ist das Kriterium

für ihre Richtigkeit. Darum würde ich mich auch heute nicht gegen Personifizierungen entscheiden, wenn ich das Buch neu schreiben würde.

Ein Buch neu zu schreiben ist eine Sache, es neu zu lesen eine andere. Was soll man von einem Urteil wie diesem halten, das ein australischer Leser abgab?

Faszinierend, aber manchmal wünsche ich mir, ich könnte es noch einmal neu lesen ... Einerseits kann ich das Wunder nachvollziehen, das Dawkins in den Abläufen solch komplexer Prozesse sieht ... Gleichzeitig aber mache ich *Das egoistische Gen* für einige Anfälle von Depression verantwortlich, die ich in den letzten gut zehn Jahren erlitten habe ... Ich war mir meiner spirituellen Weltsicht nie ganz sicher gewesen, hatte aber immer einen tieferen Sinn gesucht – hatte versucht zu glauben, ohne dazu wirklich imstande zu sein – und stellte fest, dass dieses Buch all meine vagen Vorstellungen in dieser Richtung hinwegfegte und daran hinderte, sich weiter zusammenzufinden. Das stürzte mich vor einigen Jahren in eine tiefe persönliche Krise.

Schon früher habe ich einige ähnliche Reaktionen von Lesern beschrieben:

Ein ausländischer Verleger meines ersten Buches gestand mir einmal, er habe drei Nächte nicht geschlafen, nachdem er es gelesen hatte – weil ihm die Botschaft so kalt und düster vorgekommen sei. Andere fragten mich, wie ich es überhaupt fertig brächte, morgens noch aufzustehen. Ein Lehrer aus einem weit entfernten Land schrieb mir vorwurfsvoll, eine seiner Schülerinnen habe dasselbe Buch gelesen und sei dann in Tränen aufgelöst zu ihm gekommen, weil sie nun überzeugt war, ihr Leben sei leer und sinnlos. Er habe ihr geraten, das Buch nicht ihren Freundinnen zu zeigen, damit diese nicht vom gleichen nihilistischen Pessimismus angesteckt würden.

Wenn etwas wahr ist, kann auch der stärkste Wunsch es nicht ändern. Das sei als Erstes gesagt. Fast genauso wichtig ist das Zweite, was ich dazu zu sagen habe. Ich fuhr fort:

Wahrscheinlich wohnt dem Schicksal des Kosmos tatsächlich kein tieferer Sinn inne, aber knüpft irgendwer wirklich all sein Hoffen an das endgültige Schicksal des Kosmos? Natürlich nicht, nicht wenn er geistig gesund ist. Unser Leben wird durch alle möglichen näheren, wär-

meren menschlichen Wünsche und Wahrnehmungen bestimmt. Der Wissenschaft vorzuwerfen, sie beraube das Leben jener Wärme, die es lebenswert macht, widerspricht meinen eigenen Gefühlen und denen der meisten aktiven Wissenschaftler so sehr, dass mich das fast so verzweifelt macht, wie mir fälschlicherweise unterstellt wird.

Eine ähnliche Neigung dazu, den Überbringer der schlechten Nachricht zu töten, zeigen auch andere Kritiker, die sich an den unangenehmen vermeintlichen sozialen, politischen oder wirtschaftlichen Auswirkungen meines Buches stören. Kurz nach Margaret Thatchers erstem Wahlsieg im Jahre 1979 schrieb mein Freund Steven Rose im *New Scientist* Folgendes:

Ich behaupte gar nicht, dass Saatchi und Saatchi ein Team von Soziobiologen engagiert haben, um Thatchers Reden zu schreiben, und auch nicht, dass bestimmte Dozenten aus Oxford und Sussex angesichts dieser praktischen Demonstration jener einfachen Wahrheiten über egoistische Gene in Jubel ausbrechen, für deren Vermittlung sie sich bisher so ins Zeug gelegt haben. Das Zusammentreffen von modischer Theorie und politischem Geschehen ist nicht so einfacher Natur. Sollte aber später einmal die Geschichte des Rechtsrucks in den späten Siebzigerjahren – von Recht und Ordnung bis zum Monetarismus und (noch widersprüchlicher) dem Angriff auf den Staatsdirigismus – geschrieben werden, dann wird, so glaube ich, das modische Umschwenken in der Wissenschaft, sei es auch nur der Wechsel von der Gruppen- zur Verwandtenselektion in der Evolutionsbiologie, als Teil der Welle gesehen, welche die Thatcheristen und ihr starres, von Konkurrenzdenken und Fremdenfeindlichkeit wie im 19. Jahrhundert geprägtes Menschenbild an die Macht brachte.

Der „Dozent aus Sussex“ war der inzwischen verstorbene John Maynard Smith, den Steven Rose und ich gleichermaßen bewunderten. Er antwortete in seiner typischen Art im *New Scientist*: „Hätten wir vielleicht die Ergebnisse fälschen sollen?“ Eine Kernaussage von *Das egoistische Gen* (die ich im Eingangstext zu *A Devil's Chaplain* noch unterstreiche) ist, dass wir unsere Werte nicht aus dem Darwinismus ableiten sollen, es sei denn, mit negativem Vorzeichen. Unsere Gehirne sind so weit entwickelt, dass wir gegen unsere egoistischen Gene rebellieren können. Diese Tatsache wird daran deutlich, dass wir Verhütungsmittel

benutzen können. Dasselbe Prinzip kann und sollte auch auf höherer Ebene greifen.

Anders als die zweite Auflage von 1989 enthält diese Jubiläumsausgabe außer dieser Einführung und Teilen einiger von meiner dreimaligen und exzellenten Lektorin Latha Menon ausgewählten Rezensionen kein neues Material. Niemand außer Latha hätte in die Fußstapfen von Lektor Michael Rodgers treten können, dessen unerschütterlicher Glaube an dieses Buch es sozusagen erst auf seine Umlaufbahn gebracht hat.

Diese Ausgabe bringt jedoch zu meiner besonderen Freude wieder das ursprüngliche Geleitwort zur ersten Auflage von Robert Trivers. Ich habe Bill Hamilton bereits als einen der vier intellektuellen Helden dieses Buches genannt. Bob Trivers ist ein weiterer. Seine Ideen prägen weite Teile der Kapitel 9, 10 und 11 und das gesamte Kapitel 8. Sein Geleitwort ist nicht nur eine wundervolle Einführung in das Buch: Ungewöhnlicherweise benutzte er das Medium, um die Welt mit einer brillianten neuen Idee bekannt zu machen, seiner Theorie von der Evolution der Selbsttäuschung. Ich bin ihm sehr dankbar dafür, dass er uns gestattet hat, diese Jubiläumsausgabe mit seinem Geleitwort zu zieren.

RICHARD DAWKINS  
Oxford, Oktober 2005

## **30 Jahre „Das egoistische Gen“ – eine Einführung**

Dieses mit Eleganz und Präzision gedachte und mit Witz und Leidenschaft geschriebene Buch *Das egoistische Gen* hat in 30 Jahren weder an Faszination noch an Aktualität einbüßt. Es sollte weiterhin Pflichtlektüre sein für alle Vertreter der Biologie und der Spezialbereiche aus Anthropologie, Epistemologie, Erkenntnistheorie, Ethik, Medizin, Ökologie, Ökonomie, Philosophie, Psychologie, Soziologie, die sich heutzutage mit dem Beinamen »Evolutionär« schmücken. Lesen sollten es auch alle allgemein an der Evolution Interessierten, denn es ist so intelligent geschrieben, dass der Leser zum Verstehen keine besondere Intelligenz aufwenden muss. Richard Dawkins hat die Kern-Struktur der Evolution für jedermann verständlich dargestellt. Dass manche Fachleute sie dennoch nicht aufgegriffen haben, scheint mir mehrere Gründen zu haben: Zum einen wirkt sein Buch auf den ersten Blick populär, denn Dawkins umgeht alle unnötigen Fachworte und mathematischen Formeln; zum anderen räumt er rücksichtslos mit mancher lieb gewordenen, aber unhaltbaren Lehrmeinung auf. Er begräbt die verbreitete Wunschvorstellung einer guten, in sich weithin harmonischen Mutter Natur, indem er die Zwangsläufigkeit schildert, mit der sich Konflikte ergeben zwischen Individuen, Geschlechtern, Generationen (zum Beispiel zwischen Kind und Mutter) sowie schließlich zwischen biologisch natürlichem und unnatürlichem kulturellen Verhalten. Gleich zu Beginn zeigt er, wie verständnisnehmend bis heute der von Thomas von Aquin im 13. Jahrhundert gepredigte Aberglaube wirkt, Arterhaltung gehöre zu den grundlegenden natürlichen Neigungen jedes Lebewesens. Doch Arterhaltung ist kein natürliches Prinzip, sondern eine irrige menschliche Sichtweise. Das hat freilich Folgen für die Begründung eines naturgegebenen Rechts der Lebewesen auf die Erhaltung ihrer jeweiligen Art und, den Menschen eingeschlossen, für die philosophische Ethik seit Immanuel Kant (»ohne den Menschen wäre die ganze Schöpfung umsonst und ohne Endzweck«) bis Hans Jonas (»der Imperativ, dass eine Menschheit sei, besitzt höchste Verbindlichkeit«). Ein Krone-der-Schöpfung-Argu-



ment wird allerdings auch obsolet, sobald man einsieht, dass es der ganzen übrigen Schöpfung ohne diese Krone besser ginge.

Biologie ist keine isolierte Wissenschaft, und Dawkins verursachte nicht nur eine Palastrevolution im Theoriegebäude der Biologen. Billige Kritik entzündete sich am Begriff »egoistisch«, angewandt auf Gene, welche selbstverständlich keine Absichten hegen; das Wort bezeichnet lediglich den Effekt, der sich zwangsläufig so einstellt, wie wenn Gene tatsächlich egoistisch handeln könnten. (Ein Brunnen, der zu versiegen droht, hat schließlich auch nichts Übles im Sinn.) Die weitreichenden Einflüsse der durch Dawkins erweiterten Evolutionslehre, vor allem, wo es um den Menschen geht, bezeugen 25 soeben von Alan Grafen und Mark Ridley zum 30. Geburtstag von Dawkins' Buch in dem Werk *Richard Dawkins. How a scientist changed the way we think* herausgegebene biologisch, psychologisch, philosophisch, soziologisch und, ja, auch theologisch fundierte Essays. So schreibt Richard Harries, Bischof von Oxford: Selbst wenn Dawkins mit seiner nicht-übernatürlichen Erklärung der Existenz komplexer Lebewesen den Schöpfer radikal auszubooten scheint, müssten doch sogar angeblich unter Denkschutz stehende Vorstellungen es hinnehmen, gegebenenfalls durch Tatsachen geändert oder entkräftet zu werden. Der Mitgliederschwund in den Kirchen läge schließlich nicht an der Wissenschaft, sondern an dem, was die Kirchen über den Schöpfer zu glauben verkünden. Nun, auch Eltern erzählen ihren Kindern wohl lieber die biblische als die Stammes-Geschichte, und dann ist es vielleicht nicht gar so wunderbar, dass erwachsene gebildete und intelligente Menschen sich heutzutage als Kreationisten für die Denknötwendigkeit eines übernatürlichen Intelligenen Designers einsetzen und dafür sogar Unterstützung durch den katholischen Kardinal Christoph Schönborn aus Wien finden, für den die Evolution durch natürliche Selektion eine mit seinem christlichen Glauben unvereinbare vernunftwidrige Hypothese ist. Pech für ihn; Evolution hat nichts mit Glauben zu tun, sondern mit Wissen.

Evolution ist zudem längst nichts Hypothetisches mehr; sie ist eine unleugbare Tatsache. Und Richard Dawkins hat im vorliegenden Buch (in der Auflage von 1976 auf nur 224 Seiten; später ergänzt durch einen umfangreichen Anhang) anhand einfacher Beispiele in einer sowohl biologisch wie logisch konsistenten Weise geklärt, wie Evolution vor sich geht. Um das zu verstehen, muss man das Augenmerk zwangsläufig darauf richten, wie Information weitergegeben wird. Das geschieht beispielsweise durch die Gene, die dann nach spieltheoretischen Gesetzen konkurrierend und kooperierend Körperbau- und Verhaltens-Merkmale

ausprägen und im chromosomalen Kooperationsverband Organismen bauen, von denen sie sich vervielfältigen lassen. Die Gründe und Folgen für unterschiedliche Vervielfältigungs-Erfolge bilden die ganze Pointe. Und die war zuvor, samt Bedeutung der Spieltheorie, drei führenden Vertretern der Evolutionsbiologie, alle in Harvard ansässig, entgangen. Der ungemein belesene Edward Wilson hatte ein Jahr vor Dawkins versucht, die Gesetzmäßigkeiten der Evolution des Sozialverhaltens auf 697 großformatigen Seiten seiner enzyklopädischen Soziobiologie mit einem Wust an biologischen Fakten zu erläutern, allerdings insgeheim auf der Basis von Gruppenselektion. Die Theorie-Differenz zwischen Dawkins und Wilson hat Ullica Segerstråle in einem der genannten Essays präzise ausgeführt. Stephen Gould präsentierte im Jahre 2002 in einem Wälzer von 1433 Seiten seine eigene Fassung der Struktur der Evolutionstheorie, die sich außer gegen Dawkins auch (man lese und staune) gegen die Informationsweitergabe als Basis der Evolution richtet. Folgerichtig leugnete Gould die Existenz kultureller Evolution. Andererseits glaubte er an Selektion auf der Ebene von Populationen, Arten und noch höheren taxonomischen Einheiten, und zwar (man staune weiter) ohne dass die Selektion dabei an Merkmalen der Individuen ansetzen müsste. Ernst Mayr schließlich plädierte immer für das Individuum als entscheidende Einheit für die Selektion. Die Ansicht, Gene seien die Selektions-Einheiten, lehnte er rundweg ab, obwohl doch, wie Dawkins betont, die evolutive Information jeweils in den Einheiten steckt, die kopiert werden und die deshalb die wahren Einheiten der natürlichen Selektion bilden müssen. Solche Einheiten nennt Dawkins Replikatoren. Zu ihnen gehören neben den Genen die von ihm so getauften »Meme«, die tradierten Einheiten in kultureller Evolution. Das war der zweite Geniestreich in Dawkins' Buch, und der zog bis heute heftige Denkwirbel nach sich. Nicht ganz unschuldig daran war allerdings Dawkins' erste eher skizzenhafte Fassung des Mem-Konzeptes, die er später präzisiert hat.

Dawkins sagt, Meme springen von Hirn zu Hirn, sie verursachen Verhalten und breiten sich durch dessen Nachahmung aus. Ihr Ausbreitungserfolg hängt davon ab, dass sie das Verhalten des Organismus, den sie bewohnen, passend programmieren. Meme bilden einen eigenen Evolutionsstrang, indem sie in genau demselben Sinne »egoistisch« sind wie die Gene. Die Wege der Ausbreitung aber sind verschieden; die organismus-eigenen Gene breiten sich durch Zeugung aus, die Meme durch Überzeugung oder wie Krankheiten durch Ansteckung. Was ein Organismus für die Ausbreitung der Meme tut, kann – aber muss nicht – zugleich die Ausbreitung seiner Gene fördern. Gegen die tradierte Verhaltensregel

»der Kapitän verlässt als letzter das sinkende Schiff« beispielsweise müssten seine Gene protestieren. Damit ist die wichtige Frage aufgeworfen, wie überhaupt Meme in ihren Träger gelangen. Dawkins vergleicht denn auch Meme mit Viren. Die Diffusion von Neuerungen und die Ausbreitung von Seuchen verlaufen ja nach dem gleichen Schema, welches Werbefachleute und Epidemiologen gemeinsam ergründen sollten. Mem-vermittelte Ansteckung durch Nachahmung spielt allerdings nur für wenige Epidemien (etwa bei der Kuru-Krankheit) eine Rolle.

Das Mem-Konzept ist interessant und griffig, aber hat es sich auch als nützlich erwiesen? Wie von Stephen Gould wurde es auch von Ernst Mayr (ausdrücklich noch im Jahre 2005) für überflüssig befunden, selbst im Hinblick auf die Kultur des Menschen. Gerade dafür ist es aber breit ausgearbeitet in dem Buch von Susan Blackmore *Die Macht der Meme*, das Dawkins mit einem ausführlichen lobenden Vorwort versehen hat. Generell wird das Mem eher unter Geisteswissenschaftlern positiv diskutiert (in der genannten Essay-Sammlung zum Beispiel von David Haig, Daniel Dennett, Robert Aunger) als unter Biologen. Das ist vielleicht verständlich, weil Biologen besonders auf die Parallele zu den Genen achten und es leider sowohl für Gen wie Mem recht verschiedene Definitionen gibt, je nachdem ob das materielle Substrat oder die Auswirkung in einem Merkmal oder die weitergegebene informationstragende Einheit anvisiert ist. Bezogen auf das Gen wäre das entweder die Gruppe von Atomen und Molekülen, die gerade in einem Abschnitt der DNA-Sequenz versammelt sind, oder aber das typische Baumuster solch eines Segments, das verantwortlich ist für die spezifische Aminosäure-Sequenz eines Proteins. Konzeptuell leidet unter der Definitionsvielfalt das Mem mehr als das Gen. Für das Gen wird man schließlich immer die selbstreplizierende DNA ins Feld führen, obwohl für Dawkins gerade nicht die Struktur der Basenpaare selbst das Gen bildet, sondern die Information, die in ihnen steckt. Entsprechend gilt ihm als Mem die Bedeutung eines Wortes, nicht seine Buchstabenfolge. Und in beiden Fällen sieht er als Einheit die Menge aller existierenden Kopien desselben DNA-Segments beziehungsweise die Menge aller (geschriebenen, gesprochenen, gedachten) Kopien desselben Wortes.

Dawkins hat die Deutung, die er den Begriffen Gen und Mem zulegt, 1982 näher ausgeführt in seinem meiner Meinung nach besten Buch *The extended phenotype*, für dessen Übersetzung ins Deutsche sich leider kein Verlag erwärmen konnte. Dort bezeichnet er als Mem eine kulturell vererbte Informationseinheit, die im Hirn lokalisiert ist als bestimmte Struktur desjenigen physikalischen Substrats, mit dem das Hirn Informa-

tion speichert; geschieht das in Form synaptischer Verbindungen, so könnte ein Mem unter dem Mikroskop als definiertes Synapsenmuster erkennbar sein. In dieser gespeicherten Form sind Meme Verhaltensprogramme und entsprechen den genetischen Programmen, während das Mem-Produkt das programmgetreu ausgeführte Verhalten ist, das imitiert werden kann und einer genetisch vererbten phänotypischen Merkmalsausprägung entspricht.

Doch damit waren, wie die Sammlung von Umschreibungen, Erläuterungen und Definitionen des Mem-Begriffes in Susan Blackmores Buch zeigt, durchaus nicht alle Unklarheiten und Missverständnisse ausgeräumt. Klärungsversuche setzen (so im Essay von David Haig) am Fallbeispiel des Wortes »Mem« an, das ja selbst ein Mem ist, oder suchen (so im Essay von Robert Auger) den Rückvergleich zum Gen-Begriff, an den wir uns schon länger gewöhnen konnten. Doch genügt auch das nicht. Die Molekülstruktur eines Gens etwa lässt sich auf Papier schreiben und nach dieser Vorlage wieder als im Organismus wirksames Gen rekonstruieren. So besehen ist ein Gen eine symbolische Einheit, die ihre morphologische Codierung und ihr Substrat wechseln kann. Funktional betrachtet ist freilich die Symbolfolge auf dem Papier kein Gen, denn sie kann sich biologisch (etwa als Hilfe beim Protein-Aufbau) nicht auswirken. Also ist die Gen-Wirkung substratspezifisch, nicht aber (und entgegen Augers Ansicht) die Gen-Evolution, denn eine Schreibänderung auf dem Papier resultiert in einem mutierten Gen mit veränderter Wirkung im Organismus. Für die Übermittlung von Memen gilt das erst recht.

Das Mem-Konzept hat zu vielerlei provokanten Folgerungen geführt, die zwar überprüft werden können, es aber noch nicht sind. Eine betrifft die Entwicklung des Großhirns. Meme benötigen definitionsgemäß Hirne, in denen sie gespeichert sind; sie können deshalb außerhalb vom Tierreich nicht vorkommen. Und Meme breiten sich durch Nachahmung aus. Falls ein großes Hirn die Nachahmungsfähigkeit begünstigt, welche ihrerseits die Überlebens-Chancen und damit den genetischen Fortpflanzungserfolg des betreffenden Individuums fördert, dann (so Susan Blackmore) waren und sind Meme wohl ein möglicher treibender Faktor für die Evolution großer Hirne.

Sowohl Blackmore wie Haig betonen, ein Mem sei eine mentale Einheit, die von einer Person übernommen wurde und an andere weitergegeben wird; beide Schritte sind erforderlich. Mal abgesehen von der Einengung auf »Person«: Nicht mem-würdig wäre demnach eine neue Idee im Kopf oder eine mechanische Erfindung, die niemand aufgreift, oder der neue Gesang eines Vogels, den kein anderer Vogel kopiert (obwohl

Blackmore selbst von erfolglosen Memen spricht, die nicht kopiert wurden). Falls man tatsächlich Meme erst zu Memen werden lässt, wenn sie kopiert sind, wenn erst eine Kopie das Original zum Mem macht, woran will man dann die Originalität erkennen? Lucie Salwiczek bezeichnete im Jahre 2001 in ihren Grundzügen der Memtheorie das noch nicht kopierte Verhaltens-Original als Mem-Vorlage, und sie erörtert auch die offenbar vom Gen abgeleitete Betonung des Weitergebens. Gene werden bei der Zeugung tatsächlich weitergegeben, ohne Einspruchsmöglichkeit des Empfängers. Die meisten Meme aber müssen übernommen werden, und der potenzielle Empfänger hat die Möglichkeit der Auswahl und Ablehnung. Man kann erwarten, dass sich Meme, um eine Ablehnung zu unterlaufen, in so etwas wie ein mentales Immunsystem des Empfängers einschmeicheln. Die andere Möglichkeit besteht darin, dem Heranwachsen eines Abwehrsystems im Organismus zuvorzukommen und dem ganz jungen Empfänger Meme zwangsweise zu verabreichen, wie beispielsweise in der Gesangsprägung vieler Singvögel oder beim Einprägen der Muttersprache des Menschen. Auch das Verhalten gemäß sozialer und religiöser Normen wird Kindern ja möglichst früh anezogen. Der Vorteil für die betreffenden Meme liegt auf der Hand; aber wo, wenn überhaupt, liegt ein Vorteil für die solchermaßen Belehrten? Und umgekehrt: »Was Hänschen nicht lernt, lernt Hans nimmermehr« – aus welcher Sicht lässt sich eine Begrenzung des zeitlichen Lernfensters als Anpassung, als Evolutionserfolg verstehen?

Es ist das bleibende Verdienst von Richard Dawkins, mit seinem logisch strengen Evolutions-Konzept, angewandt auf genetisch und außer-genetisch übermittelte Merkmale und Eigenschaften tierischer Lebewesen, unser Augenmerk darauf gerichtet zu haben, wie weitreichend und weithin unbearbeitet das Feld der im strengen Wortsinn fragwürdigen biologischen und kulturellen Phänomene tatsächlich ist. Und – das muss mitunter dazugesagt werden – es geht dabei nicht um Science-fiction, sondern um Realität.

## Literatur

- Blackmore, S. 1999: The meme machine. Oxford University Press, Oxford. Auf deutsch: Die Mächte der Meme. Oder die Evolution von Kultur und Geist. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 2000.
- Dawkins, R. 1982: The extended phenotype. W. H. Freeman and Company, Oxford.
- Gould, S. J. 2002: The structure of evolutionary theory. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Grafen, A. & Ridley, M. (2006): Richard Dawkins. How a scientist changed the way we think. Oxford University Press, Oxford.
- Mayr, E. 2005: Konzepte der Biologie. S. Hirzel Verlag, Stuttgart.
- Salwiczek, L. H. 2001: Grundzüge der Memtheorie. In: Wie wir die Welt erkennen. Erkenntnisweisen im interdisziplinären Diskurs (Wickler, W. & Salwiczek, L. H. eds). Verlag Karl Alber, Freiburg / München. pp. 119–201.
- Wilson, E. O. 1975: Sociobiology. Harvard University Press, Cambridge Mass.

PROF. DR. WOLFGANG WICKLER  
Seewiesen, Juli 2006

---

Prof. Dr. Wolfgang Wickler war bis zu seiner Emeritierung Ende des Jahres 1999 Direktor am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Seewiesen. In den Büchern Die Biologie der Zehn Gebote und Das Prinzip Eigennutz, beide aus dem Jahre 1991, geht es ihm auch um Hinweise für die Bestätigung von Dawkins Theorien.

## **Vorwort zur deutschen Ausgabe**

Die Biologie ist zur Jahrhundertwissenschaft geworden. Genetik, Molekularbiologie und Evolutionstheorie haben uns einen neuen Verstehenshorizont erschlossen, der gleichermaßen bedeutsam ist für Biologie wie für Medizin und Philosophie, für das Verständnis und den Umgang mit der Natur wie für Schöpfungsvorstellungen. Dazu hat Richard Dawkins eine entscheidende neue Idee hinreißend formuliert. Sein sachlich überraschendes, genial gedachtes und rasant geschriebenes Buch hat ihm jedoch nicht nur Beifalls-, sondern auch Entrüstungstürme eingebracht. Ein Grund für letztere liegt wohl darin, daß er einen Paradigmenwechsel für Laien verständlich erläuterte, noch bevor viele Fachleute ihn begriffen hatten. Dawkins tut das, indem er die Theorien mit markanten Beispielen illustriert und nicht umständlich versucht, ihre Richtigkeit zu beweisen.

Worum geht es? Noch zu Darwins Lebzeiten hatte sich in europäische Denkgewohnheiten die Idee der Arterhaltung fest eingenistet. Es schien das Natürlichste von der Welt, daß alle Lebewesen danach strebten, ihre Art zu erhalten. Schon im 13. Jahrhundert hatte Thomas von Aquin die Arterhaltung zu den grundlegenden natürlichen Neigungen gezählt. Daraus abgeleitet wurde ein Recht der Lebewesen auf Erhaltung ihrer jeweiligen Art. Auf solches Naturrecht baut die philosophische Ethik bis heute: Deutschen Juristen gilt die Sicherung des menschlichen Überlebens als das Fundamentale des biologischen Existieren. Der Biologe Hubert Markt koppelt die Menschenwürde mit der Verantwortung für die Zukunftsfähigkeit der menschlichen Spezies. Immanuel Kant meinte, daß ohne den Menschen die ganze Schöpfung »umsonst und ohne Endzweck seyn würde«, und entsprechend formulierte Hans Jonas als obersten Imperativ, »daß eine Menschheit sei«. Diese Ansicht aber scheint höchst unnatürlich.

Nach Darwins Tod dauerte es fünfzig Jahre, bis konsequent denkende Naturwissenschaftler darauf kamen, daß die lange Zeit beliebte Frage nach dem Arterhaltungswert eines Organs oder Verhaltens zu keinen biologischen Einsichten führt, daß Arterhaltung kein natürliches Prinzip,

sondern eine falsche menschliche Interpretation ist. Mit dieser Erkenntnis begann eine kopernikanische Kehrtwendung zurück zu dem, was Darwin wirklich gemeint hatte. Die Wende geschah in zwei Schritten. Der erste Schritt folgte aus der Einsicht, daß Arten sich wandeln (Artenwandel war Darwins Thema!), weil Individuen erblich verschieden und dabei auch verschieden erfolgreich in der Fortpflanzung sind. Auf dem unterschiedlichen Erfolg von Individuen basiert Evolution. Wer Evolution – und damit die eigene Herkunft – verstehen will, der muß individuelle Erfolgsunterschiede samt ihren Gründen und Folgen untersuchen. Daß jeweils die erfolgreicherer Varianten schließlich das Bild der Art bestimmen, ist – wie man dann bemerkt keine Garantie dafür, daß auch die Art insgesamt damit besser fährt oder erhalten bleibt; sie kann an den erfolgreichen Varianten sogar zugrunde gehen.

Dieser erste Wendeschritt – vorbereitet von R. A. Fisher 1930 und J. B. S. Haldane 1955, massiv propagiert von G. C. Williams 1966 – schob das Augenmerk weg vom Wohl und Wehe der Art hin zum Wohl und Wehe des Individuums. Der zweite Schritt – vorbereitet von W. D. Hamilton 1964 und J. Maynard Smith 1972, massiv propagiert im vorliegenden Buch von R. Dawkins – beruht auf Erkenntnissen der Genetik, die Darwin nur erahnen konnte, und verschiebt nun das Augenmerk noch einmal, weg vom Wohl und Wehe des Individuums hin zum Wohl und Wehe der Gene. Die sind es ja letztlich, und nicht die Individuen, die vervielfacht und von Generation zu Generation weitergegeben werden. Gene überleben die Körper, in denen sie hausen, um viele Millionen Jahre; zur Fortpflanzung vermehren die Individuen nicht sich selbst, sondern ihre Erbanlagen, aus denen dann andere, neue Individuen entstehen. Was die Individuen im Leben tun, ist – je nach Art des Lebewesens mehr oder weniger – von den Erbanlagen programmiert. Zwangsläufige Folge unter natürlicher Selektion ist dann ein Trend zu Programmen, die sich mit Hilfe entsprechenden Verhaltens durch das Individuum maximal vervielfachen. Und das ist etwas anderes als etwa ein Trend, der hinführte zu Gesundheit, langem Leben oder Glück dieses Individuums oder zum Wohlergehen einer Art beziehungsweise Gruppe.

Das hat Dawkins in suggestiven Bildern verständlich gemacht. Und obwohl er dazu manche Zusammenhänge radikal vereinfacht, hat dieser Ansatz inzwischen kreatives Weiterdenken provoziert. Zu Protest provoziert fühlten sich hingegen manche Fachvertreter, sei es, weil Dawkins sich nicht auf eine chemische Gen-Definition festlegt, sei es, weil man nur ein personifiziertes Gen »egoistisch« nennen dürfte. Tatsächlich verwendet Dawkins viele Begriffe aus der beschreibenden Alltagssprache,



die ein bildliches Verstehen fördern, die aber nicht beliebig wörtlich zu nehmen sind. (Auch ein Arzt sagt ja wohl, jemand sei an gebrochenem Herzen gestorben, ohne damit materielle Bruchstellen in diesem Organ zu meinen.)

Freilich, wer nach Kritikpunkten sucht, kann an diesem Buch einen weitgehenden Verzicht auf die Grundlagen der Populationsgenetik bemängeln. Freilich ist es strenggenommen unzulässig, so zu tun, als vollzöge sich Evolution nur jeweils an einem Gen. Freilich ist es gefährlich, den Leser glauben zu lassen, er würde mit der Lektüre dieses Buches zu einem Fachmann, zumal die fast charismatische Darstellungsweise diesem Glauben eher förderlich ist. Das Buch ist kein Referenzwerk zur genetischen Theorie der Evolution. Bezeichnenderweise richtet sich die laute Kritik aber weniger gegen die hier geschilderten Fakten als gegen die daraus zu ziehenden Folgerungen. Diese Kritik erscheint eher wie ein Ausweichmanöver vor den Konsequenzen, die man sich einhandelt, falls man die Grundargumente ernst nimmt. Das widerfuhr schon E. O. Wilson, als er seine (inzwischen weltweit akzeptierte) Soziobiologie vorstellte und dafür vom Publikum mit Wassergüssen bedacht wurde. Dabei sind Wilsons soziobiologische Thesen noch vergleichsweise harmlos; die Idee von den evolutionär stabilen Strategien, durch die gewissermaßen auch das Böse unter Naturschutz gestellt wird, kommt darin noch nicht vor. Dawkins' Ansatz ist viel beunruhigender. Und er schildert nicht Science-fiction, wie mancher hofft, sondern Realität.

Zu Grabe getragen wird zunächst mit vehementer Begleitmusik die verbreitete Wunschkonstruktion einer guten, in sich harmonischen Mutter Natur. Dawkins schildert die Zwangsläufigkeiten von Kooperation und Konflikten, und zwar allgemein zwischen den Individuen, den Geschlechtern, den Generationen (zum Beispiel zwischen Mutter und Kind), aber auch zwischen Genen und kulturellen Verhaltensprogrammen. Sein Buch handelt auch von den anderen Programmen, die nicht in den Genen, sondern in den Hirnen gespeichert und vervielfältigt werden; die nicht über die Keimzellen, sondern durch Tradition in neue Trägerindividuen gelangen; die sich nicht durch Zeugung, sondern durch Überzeugung ausbreiten; und die dazu ein ganz anderes Verhalten vom Individuum brauchen, als es den genetischen Programmen für ihre Ausbreitung nützlich ist. Kein Wunder also, daß Kultur nicht immer die Fortpflanzung begünstigt. Jedes falsche, also nicht der Programmausbreitung dienliche Verhalten wird automatisch eliminiert; als Evolution wirkt sich das aus, wenn das erfolgreichere Programm an künftige Generationen weitergegeben werden kann und dort unter bestimmten Um-

weltbedingungen entsprechend erfolgversprechendes Verhalten entwickelt. Wie das Programm zur nächsten Generation gelangt, ist prinzipiell egal. Natürliche Selektion ist auch unter tradierten Programmen wirksam, dort auf der Ebene der »Meme«, wie Dawkins die den Genen analogen Einheiten kultureller Programme nennt, Ergebnis ihrer Evolution ist schließlich auch das Kantsche moralische Gesetz in uns. Wir werden uns an das Bild gewöhnen müssen, das den einzelnen Menschen zeigt als ausführendes Organ für mehrere, oft gegeneinander arbeitende Verhaltensprogramme, die es heute deswegen noch gibt, weil sie in der Vergangenheit ihre Träger entsprechend erfolgreich programmiert haben. Solche Programme richten sich zuweilen gegen uralte genetische Programme, sie sind, wie die Geburtenbeschränkung, »unnatürlich«. Ebenso unnatürlich ist der Wohlfahrtsstaat, der in seiner Evolution instabil ist, weil er (nahezu naturnotwendig) von egoistischen Tendenzen der Individuen ausgebeutet und unterlaufen wird. Daß wir unser Großhirn dem Nutzen verdanken könnten, der aus dem Übertreten der Zehn Gebote erwächst, ist eine von den unbequemen Denkmöglichkeiten, die hier angeboten sind.

Die elegante Übersetzung dieses an- und aufregenden Buches läßt auch die deutsche Öffentlichkeit an einer Erkenntnissuche teilnehmen, die sich bislang weitgehend außerhalb von Deutschland abgespielt hat. Nach der Vorgehensweise haben sich dabei, wie geistreich spöttelnde Insider meinen, zwei Lager gebildet: In Cambridge versucht man es nie mit einer einfachen Erklärung, wenn es noch eine kompliziertere gibt, während die Oxford-Taktik darin besteht, testbare Prinzipien zu meiden, solange man nicht-falsifizierbare zur Hand hat. Obwohl Richard Dawkins in Oxford schreibt, hat er bislang weitgehend recht behalten.

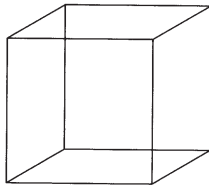
PROF. DR. WOLFGANG WICKLER  
Seewiesen, Februar 1994

## Vorwort zur zweiten Auflage

In den rund zehn Jahren seit Veröffentlichung der ersten Auflage dieses Buches hat seine zentrale Botschaft Eingang in die Meisten Lehrbücher gefunden. Das ist paradox, allerdings nicht auf den ersten Blick. *Das egoistische Gen* gehört nicht zu den Büchern, die bei ihrem Erscheinen als revolutionär geschmäht werden und dann stetig an Anhängern gewinnen, bis sie schließlich so anerkannt sind, daß man sich fragt, worum seinerzeit bloß soviel Aufhebens gemacht wurde. Ganz im Gegenteil. Von Anfang an waren die Rezensionen erfreulich günstig, und *Das egoistische Gen* war zunächst nicht umstritten. Erst im Laufe der Jahre geriet es in die Diskussion, und heute wird es von weiten Kreisen als ein Werk von radikalem Extremismus angesehen. Doch während genau derselben Jahre, in denen das Buch zunehmend in den Ruf der Radikalität geriet, erschien sein tatsächlicher *Inhalt* immer weniger extrem, immer mehr allgemein akzeptiertem Gedankengut zu entsprechen.

Die Theorie des egoistischen Gens ist Darwins Theorie, auf eine Weise ausgedrückt, die Darwin nicht gewählt hat, deren Eignung er aber, so meine ich, unverzüglich erkennen und begeistert aufnehmen würde. In der Tat ergibt sie sich logisch aus dem orthodoxen Neo-Darwinismus, geht aber von einem neuartigen Blickwinkel aus. Statt sich auf den individuellen Organismus zu konzentrieren, sieht sie die Natur mit den Augen des Gens. Die Theorie des egoistischen Gens ist eine andere Art der Betrachtung, nicht eine andere Theorie. Auf den ersten Seiten meines Buches *The Extended Phenotype* habe ich dies mit Hilfe des sogenannten Necker-Würfels verdeutlicht.

Dies ist ein zweidimensionales Muster, das mit Druckerschwärze auf Papier gezeichnet ist, wir sehen es jedoch als einen transparenten, dreidimensionalen Würfel. Man starre es ein paar Sekunden lang an, und man wird plötzlich einen anders ausgerichteten Würfel wahrnehmen. Starrt man weiter, so springt er wieder in den ursprünglichen Würfel zurück. Beide Würfel sind gleich gut mit den zweidimensionalen Daten auf unserer Retina zu vereinbaren, so daß unser Gehirn bereitwillig von einem zum anderen wechselt. Keiner der beiden ist korrekter als der andere. Auch die natürliche Auslese kann man auf zwei Arten betrachten:



aus dem Blickwinkel des Gens und aus dem des Individuums. Richtig verstanden sind beide gleichwertig, zwei Ansichten derselben Wahrheit. Man kann von einer zur anderen springen, es bleibt derselbe Neo-Darwinismus.

Heute meine ich, daß dieser Vergleich zu vorsichtig war. Durch eine neuartige Betrachtungsweise bestehender Theorien oder bekannter Tatsachen kann ein Wissenschaftler häufig Wichtigeres leisten als durch die Entwicklung einer neuen Theorie oder die Entdeckung neuer Fakten. Das Modell des Necker-Würfels ist insofern irreführend, als es den Gedanken nahelegt, die beiden Sichtweisen seien gleich gut. Zwar ist der Vergleich teilweise treffend: (Blick-)Winkel lassen sich im Gegensatz zu Theorien nicht durch Experimente überprüfen; wir können nicht auf unsere vertrauten Kriterien des Verifizierens und Falsifizierens zurückgreifen. Aber eine Veränderung der Sichtweise kann im besten Falle etwas Wertvolleres ergeben als eine Theorie. Sie kann die Pforte aufstoßen zu einem völlig neuen Klima des Denkens, in dem viele aufregende und überprüfbare Theorien geboren und bis dahin unvorstellbare Fakten aufgedeckt werden. Das Beispiel des Necker-Würfels trifft hier ganz und gar daneben. Zwar kann es den Gedanken eines Umschwungs der Betrachtungsweise wiedergeben, aber nicht den Wert eines solchen Umschwungs. Worüber wir hier sprechen, ist nicht ein Wechsel zu einer gleichwertigen Sicht, sondern eher – im Extremfall – eine Transfiguration.

Ich beeile mich hinzuzufügen, daß ich einen solchen Status keineswegs für meine eigenen bescheidenen Beiträge beanspruche. Dennoch ist dies die Art von Grund, weshalb ich es vorziehe, keine scharfe Trennungslinie zwischen der Wissenschaft und ihrer „Popularisierung“ zu ziehen. Gedanken allgemein verständlich zu erklären, die bisher nur in der Fachliteratur Ausdruck gefunden haben, ist eine schwierige Kunst. Sie verlangt eine einsichtsvolle neue Handhabung der Sprache und aufschlußreiche Beispiele. Wenn wir die Neuheit von Sprache und bildhaftem Vergleich weit genug treiben; können wir zu einer neuen Betrachtungsweise gelangen. Und eine neue Art, die Dinge zu sehen, kann, wie

ich gerade ausgeführt habe, ein eigenständiger schöpferischer Beitrag zur Wissenschaft sein. Einstein selbst hatte ein ausgeprägtes Talent, Wissenschaft zu popularisieren, und ich habe den Verdacht, daß seine plastischen Vergleiche nicht nur uns anderen halfen. Waren sie nicht auch Nahrung für sein schöpferisches Genie?

Die Sicht des Darwinismus mit den Augen des Gens ist in den Schriften von R. A. Fisher und den anderen großen Pionieren des Neo-Darwinismus in den frühen dreißiger Jahren implizit enthalten, explizit dargestellt wurde sie jedoch von W. D. Hamilton und G. C. Williams in den sechziger Jahren. Für mich hatten die Erkenntnisse dieser Wissenschaftler visionäre Qualität. Aber ich fand, daß sie ihnen zu lakonisch, nicht lauthals genug, Ausdruck verliehen. Meiner Überzeugung nach konnte eine ausgebaut und weiterentwickelte Version dafür sorgen, daß sich alles, was man über das Leben wußte, richtig zusammenfügte, sowohl im Herzen als auch im Gehirn. Ich wollte ein Buch schreiben, in dem die Evolution mit den Augen des Gens gesehen wurde. Die Beispiele darin sollten vor allem aus dem Bereich des Sozialverhaltens stammen und dazu beitragen, den unbewußten Einfluß der Gruppenselektionstheorie zu korrigieren, der zu jener Zeit den populären Darwinismus durchdrang. Ich begann das Buch im Jahre 1972, als Stromausfälle meine Forschungsarbeiten im Labor unterbrachen. Unglücklicherweise hörten die Stromunterbrechungen schon nach zwei Kapiteln auf, und ich ließ das Projekt ruhen, bis ich 1975 in den Genuß eines lehrfreien Forschungsjahres kam. Inzwischen war die Theorie erweitert worden, vor allem von John Maynard Smith und Robert Trivers. Heute sehe ich, daß dies eine jener geheimnisvollen Zeiten war, in denen neue Ideen in der Luft liegen. Ich schrieb *Das egoistische Gen* in einem Zustand, der fieberhafter Erregung ähnelte.

Als Oxford University Press mit dem Vorschlag an mich herantrat, eine zweite Auflage herauszubringen, bestand der Verlag darauf, daß eine herkömmliche, umfassende Überarbeitung Seite für Seite nicht angebracht sei. Es gibt einige Bücher, die vom Konzept her offensichtlich dazu bestimmt sind, eine Reihe von Auflagen zu erleben, aber *Das egoistische Gen* ist nicht so angelegt. Die erste Auflage verdankte ihre jugendliche Qualität der Zeit, in der das Buch geschrieben wurde. In einer Reihe von Ländern gab es damals einen frischen Luftzug von Revolution, einen Streifen von Wordsworths wonnevoller Morgenröte. Es wäre zu schade, ein Kind jener Zeit zu verändern, es mit neuen Fakten zu mästen oder mit Komplikationen und Warnungen zu verknittern. Daher sollte der ursprüngliche Text stehenbleiben, trotz seiner Schwächen, sexisti-

schen Pronomen und so weiter. Nachbemerken würden für Korrekturen sorgen, Antworten geben und neue Entwicklungen aufzeigen. Und es sollte völlig neue Kapitel geben, deren Themen heute so neu sind, daß sie die damalige Stimmung der revolutionären Morgenröte weitertragen. Das Resultat waren die Kapitel 12 und 13. Dabei ließ ich mich von den beiden Büchern meines Forschungsgebiets inspirieren, die für mich in den Jahren seit Erscheinen der ersten Auflage am aufregendsten waren: Robert Axelrods *Die Evolution der Kooperation*, weil darin eine gewisse Hoffnung für unsere Zukunft durchscheint, und mein eigenes Buch *The Extended Phenotype*, weil es mich in jenen Jahren völlig beherrschte und weil es – was auch immer es wert sein mag – wahrscheinlich das Beste ist, was ich jemals schreiben werde.

Die Überschrift »Nette Kerle kommen zuerst ans Ziel« ist einer Sendereihe des BBC namens *Horizon* entliehen, die ich 1985 präsentierte. In einem 50 Minuten langen Dokumentarfilm dieses Titels, der von Jeremy Taylor produziert worden war, ging es um spieltheoretische Erklärungsansätze für die Evolution der Zusammenarbeit. Die Herstellung dieses und eines weiteren Films, *The Blind Warchmaker*, durch denselben Produzenten vermittelte mir einen neuen Respekt für dessen Beruf. Im besten Fall werden die Produzenten von *Horizon* zu wahren Experten für das Thema, mit dem sie sich gerade befassen. Kapitel 1.2 verdankt den Erfahrungen, die ich während der engen Zusammenarbeit mit Jeremy Taylor und dem *Horizon*-Team machte, mehr als nur seine Überschrift, und ich bin dafür dankbar.

Vor kurzem stieß ich auf eine unangenehme Tatsache: Es gibt einflußreiche Wissenschaftler, die die Gewohnheit haben, ihren Namen auf Veröffentlichungen zu setzen, bei deren Entstehung sie keine Rolle gespielt haben. Allem Anschein nach bestehen manche Wissenschaftler darauf, daß sie als Mitautoren genannt werden, ohne mehr zu dem Forschungsprojekt beigetragen zu haben als Arbeitsraum, Stipendien und Durchsicht des Manuskripts. Soweit ich weiß, können ganze wissenschaftliche Reputationen auf der Arbeit von Studenten und Kollegen aufgebaut sein! Ich weiß nicht, was man tun kann, um diese Unehrlichkeit zu bekämpfen. Vielleicht sollten die Herausgeber wissenschaftlicher Zeitschriften eine unterschriebene Erklärung darüber verlangen, was jeder Autor beigetragen hat. Doch das nur nebenbei. Ich erwähne es hier, weil ich das Gegenteil konstatieren möchte, Helena Cronin hat so viel getan, um jede Zeile, ja jedes Wort zu verbessern, daß ich sie als Koautorin aller neuen Teile dieses Buches genannt hätte, wenn sie sich nicht strikt dagegen gewehrt hätte. Ich bin ihr zutiefst dankbar und bedaure, daß meine Aner-

kennung auf diese Zeilen begrenzt bleiben muß. Ebenso danke ich Mark Ridley, Marian Dawkins und Alan Grafen für ihren Rat und die konstruktive Kritik an bestimmten Abschnitten. Thomas Webster, Hilary McGlynn und andere bei Oxford University Press haben meine Launen und alle Verzögerungen guten Mutes ertragen.

RICHARD DAWKINS

## Geleitwort zur ersten Auflage

Bei Schimpansen und Menschen sind etwa 99,5 Prozent ihrer evolutionären Geschichte identisch, und doch betrachten die meisten menschlichen Denker den Schimpansen als mißgebildetes und irrelevantes Kuriosum, sich selbst aber als Vorstufen des Göttlichen. Für einen Evolutionsbiologen kann das nicht gelten. Es gibt keine objektive Begründung dafür, eine Spezies über die andere zu erheben. Ob Schimpanse oder Mensch, Eidechse oder Pilz – wir alle entwickelten uns im Verlauf von rund drei Milliarden Jahren mithilfe der sogenannten natürlichen Selektion. Innerhalb jeder Art hinterlassen einige Individuen mehr Nachkommen als andere, so daß die erblichen Merkmale (Gene) der bei der Fortpflanzung Erfolgreichen in der nächsten Generation zahlreicher vertreten sind. Das ist die natürliche Selektion: die nicht zufällige unterschiedliche Reproduktion von Genen. Die natürliche Selektion hat uns geschaffen, und man muß sie verstehen, um unsere eigene Identität verstehen zu können.

Obwohl Darwins Theorie der Evolution durch natürliche Selektion für die Erforschung sozialen Verhaltens von zentraler Bedeutung ist (besonders wenn man sie mit der mendelschen Genetik kombiniert), bleibt sie bis heute oft unberücksichtigt. In den Sozialwissenschaften haben sich ganze Industrien darauf spezialisiert, eine prä-darwinistische und prä-mendelsche Sicht der sozialen und psychologischen Welt zu konstruieren. Selbst innerhalb der Biologie wird Darwins Theorie in erstaunlichem Maße vernachlässigt oder mißbraucht. Welche Gründe diese seltsame Entwicklung auch haben mag, die Zeichen mehren sich, daß sie bald ein Ende haben wird. Eine zunehmende Zahl großer Wissenschaftler, allen voran R. A. Fisher, W. D. Hamilton, G. C. Williams und J. Maynard Smith, haben das Werk von Darwin und Mendel fortgesetzt, und heute wird dieser wichtige, auf der natürlichen Selektion aufbauende Teil der Soziologie erstmals in einfacher und verständlicher Form von Richard Dawkins präsentiert.

Dawkins greift nacheinander die großen neuen Themen in der Soziologie auf: die Konzepte des altruistischen und egoistischen Handelns, die



genetische Definition des Eigeninteresses, die Evolution aggressiven Verhaltens, die Verwandtentheorie (darunter die Beziehungen zwischen Eltern und Nachkommen und die Evolution sozialer Insekten), die Theorie der Geschlechterverhältnisse, reziproken Altruismus, Täuschung und die natürliche Selektion auf Geschlechtsunterschiede. Mit dem Selbstbewußtsein dessen, der die zugrunde liegende Theorie beherrscht, entfaltet Dawkins dieses neue Werk bewundernswert klar und stilsicher. Er läßt den Leser an seinem großen biologischen Wissen teilhaben und vermittelt ihm einen Eindruck von der vielfältigen, faszinierenden Literatur dieses Faches. Wo er von Veröffentlichtem abweicht (etwa indem er einen Irrtum von mir kritisiert), trifft er fast immer genau ins Schwarze. Zudem tut er alles, um die Logik seiner Argumentation deutlich zu machen, so daß der Leser mithilfe dieser Logik die Argumente weiterführen (und sogar gegen Dawkins richten) kann. Die Argumente selbst gehen in verschiedene Richtungen. Wenn beispielsweise (wie Dawkins behauptet) Täuschung bei der Kommunikation unter Tieren unerläßlich ist, muß ein starker Selektionsdruck dahingehend bestehen, diese zu entdecken, und das müßte wiederum zur Selektion auf einen gewissen Grad der Selbsttäuschung führen; bestimmte Fakten und Motive müßten unbekannt werden, um die praktizierte Täuschung nicht durch die unterschwelligem Zeichen der Selbstkenntnis zu verraten. Die konventionelle Ansicht, die natürliche Selektion begünstige Nervensysteme, die immer exaktere Abbilder der Welt hervorbringen, kann also nur eine naive Vorstellung von der geistigen Evolution sein.

Die jüngsten Entwicklungen in der Soziologie sind so bedeutend, daß sie eine gewisse konterrevolutionäre Aktivität erzeugt haben. So wurde behauptet, der aktuelle Prozeß sei eigentlich Teil einer immer wiederkehrenden Verschwörung, um die soziale Entwicklung zu hemmen, indem man eine solche Entwicklung genetisch unmöglich erscheinen lasse. Ähnlich dümmliche Ideen wurden zusammengebastelt, um den Eindruck zu erwecken, die darwinistische Soziologie sei in ihrer politischen Auswirkung reaktionär. Das ist alles andere als zutreffend. Die genetische Gleichheit der Geschlechter wird von Fisher und Hamilton erstmals klar nachgewiesen. Die Theorie und quantitativen Daten von sozialen Insekten verdeutlichen, daß es keine inhärente Tendenz gibt, nach der Eltern über ihre Nachkommen dominieren (oder umgekehrt). Und die Konzepte des Elternaufwands (*parental investment*) und der weiblichen Auswahl (*female choice*) liefern eine objektive, unvoreingenommene Grundlage zur Beurteilung von Geschlechtsunterschieden – ein großer Fortschritt gegenüber dem verbreiteten Bemühen, Macht und

Rechte der Frauen im nichtssagenden Sumpf der biologischen Identität zu verwurzeln. Kurzum, die darwinistische Soziologie gewährt uns einen Einblick in die grundlegende Symmetrie und Logik der sozialen Beziehungen, der – wenn wir diese erst einmal selbst ganz verstanden haben – unser politisches Verständnis neu beleben und die psychologische Wissenschaft und Medizin intellektuell untermauern wird. Dabei werden wir sicher auch die vielen Ursachen unserer Leiden besser zu verstehen lernen.

ROBERT L. TRIVERS  
Harvard University, Juli 1976

## Vorwort zur ersten Auflage

Dieses Buch sollte beinahe wie Science-fiction gelesen werden, denn es zielt darauf ab, die Vorstellungskraft anzusprechen. Doch es ist keine Science-fiction: Es ist Wissenschaft. Tatsächlich erscheint mir die Wirklichkeit noch phantastischer als ein utopischer Roman. Wir sind Überlebensmaschinen – Roboter, blind programmiert zur Erhaltung der selbstsüchtigen Moleküle, die Gene genannt werden. Dies ist eine Wahrheit, die mich immer noch mit Staunen erfüllt. Obwohl sie mir seit Jahren bekannt ist, scheine ich mich niemals an sie gewöhnen zu können, und eine meiner Hoffnungen geht dahin, daß es mir gelingen möge, auch andere in Erstaunen zu versetzen.

Drei imaginäre Leser haben mir beim Schreiben über die Schulter geschaut, und ihnen widme ich nun dieses Buch. Zunächst der allgemein interessierte Leser, der Laie. Ihm zuliebe habe ich beinahe völlig auf eine technische Sprache verzichtet, und wo ich nicht umhin konnte, Spezialausdrücke zu verwenden, werden diese erläutert. Inzwischen frage ich mich, warum wir nicht auch aus den Fachzeitschriften einen Großteil unserer Fachsprache verbannen. Mein Ausgangspunkt war, daß der Laie zwar keine Spezialkenntnisse besitzt, aber auch nicht dumm ist. Durch starke Vereinfachung kann jeder die Wissenschaft für den Laien verständlich machen. Ich habe es mir nicht leicht gemacht und versucht, einige subtile und komplizierte Gedanken in nichtmathematischer Sprache allgemeinverständlich auszudrücken, ohne daß sie ihren Gehalt verlieren. Inwieweit mir dies gelungen ist, weiß ich nicht; ebensowenig weiß ich, wieweit ich ein anderes meiner Ziele verwirklichen konnte: den Versuch nämlich, dieses Buch so unterhaltsam und fesselnd zu machen, wie seine Materie es verdient. Ich bin seit langem der Ansicht, die Biologie sollte als ebenso aufregend wie eine Kriminalgeschichte empfunden werden, denn sie ist genauso spannend und geheimnisvoll. Ich wage nicht zu hoffen, daß ich mehr als nur einen winzigen Bruchteil der Faszination, die der Gegenstand zu bieten hat, vermittelt habe.

Mein zweiter imaginärer Leser war der Fachmann. Er war ein strenger Kritiker, der bei einigen meiner Analogien und Sprachfiguren tief Luft

holte. Seine Lieblingsausdrücke sind »mit Ausnahme von«, »aber andererseits« und »hm«. Ich habe ihm aufmerksam zugehört und sogar ein Kapitel einzig ihm zuliebe völlig neu geschrieben, aber schließlich mußte ich die Geschichte auf meine Art erzählen. Der Fachmann wird immer noch nicht restlos glücklich mit meiner Darstellungsweise sein. Doch meine größte Hoffnung ist, daß auch er hier etwas Neues finden wird, eine neue Art vielleicht, altvertraute Ideen zu betrachten; möglicherweise wird er sogar selbst zu neuen Ideen angeregt. Sollte dieses Ziel zu hochgesteckt sein, dann hoffe ich wenigstens, daß ihm das Buch einmal als Reiselektüre Vergnügen bereiten wird.

Der dritte Leser in meiner Vorstellung war der Student, der nicht mehr ganz Laie, aber auch noch kein Experte ist. Wenn er sich noch nicht für ein Spezialgebiet entschieden hat, so hoffe ich ihn dazu zu ermutigen, meinem eigenen Fachgebiet, der Zoologie, einen zweiten Blick zu schenken. Es gibt noch einen besseren Grund für das Studium der Zoologie als ihre potentielle »Nützlichkeit« und die allgemeine Tatsache, daß Tiere liebenswerte Geschöpfe sind. Dieser Grund ist, daß wir Lebewesen die kompliziertesten und mit größter Perfektion konstruierten Maschinen des bekannten Universums sind. So betrachtet, ist kaum vorstellbar, wie jemand überhaupt etwas anderes studieren kann! Für den Studenten, der sich bereits der Zoologie verschrieben hat, besitzt mein Buch, so hoffe ich, vielleicht einen pädagogischen Wert. Er muß sich durch das Originalmaterial und die Fachbücher, auf denen meine Abhandlung aufbaut, hindurcharbeiten. Falls er die Originalquellen schwer verdaulich findet, mag meine nichtmathematische Interpretation – als Einführung und Begleittext – vielleicht eine Hilfe sein.

Die Gefahren, die sich ergeben, wenn man drei verschiedene Lesertypen gleichzeitig ansprechen will, liegen auf der Hand. Ich kann nur sagen, daß ich mir dieser Gefahren durchaus bewußt gewesen bin, daß sie mir jedoch durch die Vorteile eines solchen Versuchs aufgewogen schienen.

Ich bin Ethologe, also Verhaltensforscher, und dies ist ein Buch über tierisches Verhalten. Wie sehr ich der ethologischen Tradition, in der ich meine Ausbildung erhielt, verpflichtet bin, wird deutlich zu erkennen sein. Insbesondere Niko Tinbergen ist sich nicht bewußt, in welchem Ausmaß mich die zwölf Jahre beeinflußt haben, die ich unter seiner Leitung in Oxford arbeitete. Der Ausdruck »Überlebensmaschine« könnte, obwohl er tatsächlich nicht von ihm ist, dennoch gut von ihm stammen. Aber die Verhaltensforschung ist in jüngster Zeit durch eine Flut von Ideen aus Quellen belebt worden, die man herkömmlicherweise nicht als

ethologisch ansieht. Das vorliegende Buch gründet sich weitgehend auf diese neuen Vorstellungen. Auf ihre Urheber wird an den entsprechenden Textstellen verwiesen; die wichtigsten, sind O. C. Williams, Maynard Smith, W. D. Hamilton und R. L. Trivers.

Von verschiedenen Seiten wurden Titelvorschläge für das Buch gemacht, die ich dankbar als Kapitelüberschriften verwendet habe: »Die unsterblichen Spiralen«, John Krebs; »Die Genmaschine«, Desmond Morris; »Genesmanship«\*, Tim Clutton-Brock und Jean Dawkins, unabhängig voneinander und mit der Bitte um Entschuldigung an Stephen Potter.

Imaginäre Leser mögen als Ziel frommer Wünsche und Hoffnungen ausreichen, sie sind jedoch von geringerem praktischem Nutzen als reale Leser und Kritiken. Ich habe eine besondere Vorliebe dafür, Texte immer wieder zu überarbeiten, und daher sah sich Marian Dawkins zahllosen Entwürfen und geänderten Fassungen einer jeden Seite gegenüber. Ihre umfangreiche Kenntnis der biologischen Literatur und ihr Verständnis in den theoretischen Fragen sowie ihre andauernde Ermutigung und moralische Unterstützung waren für mich entscheidend wichtig. Auch John Krebs, der mehr von der Materie versteht als ich, las das ganze Buch im Entwurf und gab mir in großzügiger und freigiebiger Weise Rat und Anregungen. Glenys Thomson und Walter Bodmer kritisierten meine Behandlung genetischer Fragen freundlich, aber unbeirrbar. Ich fürchte, meine korrigierte Fassung wird sie vielleicht immer noch nicht völlig zufriedenstellen, aber ich hoffe, sie finden sie etwas besser. Ich bin ihnen für die Zeit und Geduld, die sie mir gewidmet haben, dankbar. John Dawkins bewies eine unfehlbare Spürnase für irreführende Ausdrucksweisen und machte ausgezeichnete konstruktive Vorschläge für andere Formulierungen. Ich hätte mir keinen geeigneteren »intelligenten Laien« wünschen können als Maxwell Stamp. Seine scharfsinnige Entdeckung eines wichtigen allgemeinen Stilbruchs im ersten Entwurf trug viel zu der endgültigen Fassung bei. Andere übten konstruktive Kritik an einzelnen Kapiteln oder gaben sonst ihren fachmännischen Rat, so John Maynard Smith, Desmond Morris, Tom Maschler, Nick Blurton Jones, Sarah Kettlewell, Nick Humphrey, Tim Clutton-Brock, Louise Johnson, Christo-

---

\* Der Titel ist in dieser deutschen Ausgabe mit »Genverwandtschaft« übersetzt. Er wird hier in der englischen Fassung genannt, damit die Anspielung auf die Titel von S. Potter (*One-Upmanship*, *Supermanship*) nicht verlorengeht.  
Anmerkung der Übersetzerin

pher Graham, Geoff Parker und Robert Trivers. Pat Searle und Stephanie Verhoeven tippten nicht nur mit viel Geschick, sie machten mir auch Mut, weil es ihnen Freude zu bereiten schien. Schließlich möchte ich noch Michael Rodgers von der Oxford University Press danken, der nicht nur dem Manuskript nützliche Kritik angedeihen ließ, sondern sich darüber hinaus allen Fragen der Herstellung dieses Buches weit intensiver widmete, als es die bloße Pflicht erfordert hätte.

RICHARD DAWKINS

## 1. Warum gibt es Menschen?

Intelligentes Leben auf einem Planeten erreicht einen Zustand der Reife, wenn es zum ersten Mal die Gründe für seine Existenz erkennt. Sollten jemals höher entwickelte Lebewesen aus dem Welt- raum die Erde besuchen, so werden sie, um unsere Zivilisations- stufe einzuschätzen, zuerst die Frage stellen: „Haben sie die Evolution schon entdeckt?“ Mehr als drei Milliarden Jahre lang hatten bereits Organismen auf der Erde gelebt, ohne zu wissen warum, bis schließlich einem von ihnen die Wahrheit aufzugehen begann. Sein Name war Charles Darwin. Um gerecht zu sein, schon andere hatten die Wahrheit geahnt, doch es war Darwin, der als erster eine kohärente und haltbare Darstellung der Gründe lie- fert, warum wir existieren. Darwin versetzte uns in die Lage, dem neugierigen Kind, dessen Frage dieses Kapitel einleitet, eine vernünftige Antwort zu geben. Wir brauchen nicht mehr auf Aber- glauben zurückzugreifen, wenn wir uns mit den großen Rätseln konfrontiert sehen: Hat das Leben einen Sinn? Wozu sind wir da? Was ist der Mensch? Der bedeutende Zoologe G. G. Simpson drückte es, nachdem er die letzte dieser Fragen gestellt hatte, fol- gendermaßen aus: „Ich möchte behaupten, daß alle Versuche, diese Frage vor dem Jahre 1859 zu beantworten, wertlos sind und daß es für uns besser ist, sie völlig zu ignorieren.“<sup>1</sup>

Heute kann man die Evolutionstheorie ungefähr ebenso an- zweifeln wie die Lehre, daß sich die Erde um die Sonne dreht, aber die eigentliche Bedeutung der Darwinschen Revolution in ih- rem ganzen Ausmaß ist immer noch nicht allgemein in das Be- wußtsein der Menschen gedrungen. Die Zoologie ist in den Uni- versitäten immer noch ein Nebenfach, und selbst diejenigen, die

sie studieren, treffen ihre Entscheidung häufig, ohne sich ihrer inhaltsschweren philosophischen Bedeutung gewahr zu werden. Die Philosophie und die als Geisteswissenschaften bezeichneten Fächer werden immer noch so gelehrt, als habe Darwin niemals gelebt. Dies wird sich ohne Zweifel mit der Zeit ändern. Gleichwie, dieses Buch ist nicht als allgemeines Plädoyer zugunsten des Darwinismus gedacht. Statt dessen wird es die Folgen der Evolutionslehre für ein spezielles Problem erforschen. Ich habe mir vorgenommen, die Biologie von Egoismus und Altruismus zu untersuchen.

Abgesehen von seinem akademischen Interesse liegt die Bedeutung dieses Gegenstands für den Menschen auf der Hand. Er berührt jeden Aspekt unseres sozialen Lebens, unseres Liebens und Hassens, Kämpfens und Zusammenarbeitens, Gebens und Nehmens, unserer Habgier und unserer Freigebigkeit. Das gleiche können auch Lorenz' Buch *Das sogenannte Böse*, Ardreys *Der Gesellschaftsvertrag* und Eibl-Eibesfeldts *Liebe und Haß* für sich in Anspruch nehmen. Die Schwierigkeit bei diesen Büchern ist nur, daß ihre Autoren ganz und gar falsch lagen. Sie irrten sich, weil sie nicht richtig verstanden haben, wie die Evolution funktioniert. Sie gingen von der irrigen Annahme aus, das Wesentliche bei der Evolution sei der Vorteil für die Art (oder die Gruppe) und nicht der Vorteil für das Individuum (oder das Gen). Ungerechtfertigterweise wurde Lorenz von Ashley Montagu als ein „direkter Nachkomme der ‚Natur, Zähne und Klauen blutigrot‘-Denker des 19. Jahrhunderts ...“ kritisiert. So wie ich Lorenz' Auffassung von der Evolution verstehe, wäre er sich mit Montagu völlig darin einig, die Implikationen von Tennysons berühmtem Ausspruch zurückzuweisen. Im Gegensatz zu beiden meine ich jedoch, daß „Natur, Zähne und Klauen blutigrot“ unser modernes Verständnis der natürlichen Auslese vortrefflich zusammenfaßt.

Bevor ich mit meiner eigentlichen Erörterung beginne, möchte ich kurz erklären, welche Art von Erörterung es ist und welche nicht. Wenn uns jemand erzählte, ein Mann habe in der Chicagoer



Gangsterwelt ein langes und erfolgreiches Leben geführt, so wären wir berechtigt, einige Überlegungen darüber anzustellen, was für eine Sorte Mensch er war. Wir könnten erwarten, daß er Eigenschaften hätte wie Härte, Reaktionsschnelligkeit und die Fähigkeit, loyale Freunde um sich zu sammeln. Dies wären zwar keine unfehlbaren Rückschlüsse, doch man kann sehr wohl einige Aussagen über den Charakter eines Menschen machen, wenn man etwas über die Bedingungen weiß, unter denen er überlebt und sich erfolgreich behauptet hat. Die These dieses Buches ist, daß wir und alle anderen Tiere Maschinen sind, die durch Gene geschaffen wurden. Wie erfolgreiche Chicagoer Gangster haben unsere Gene in einer Welt intensiven Existenzkampfes überlebt – in einigen Fällen mehrere Millionen Jahre. Auf Grund dessen können wir ihnen bestimmte Eigenschaften unterstellen. Ich würde argumentieren, daß eine vorherrschende Eigenschaft, die wir bei einem erfolgreichen Gen erwarten müssen, ein skrupelloser Egoismus ist. Dieser Egoismus des Gens wird gewöhnlich egoistisches Verhalten des Individuums hervorrufen. Es gibt jedoch, wie wir sehen werden, besondere Umstände, unter denen ein Gen seine eigenen egoistischen Ziele am besten dadurch erreichen kann, daß es einen begrenzten Altruismus auf der Stufe der Individuen fördert. Die Worte „besonders“ und „begrenzt“ in diesem Satz sind wichtig. So gern wir auch etwas anderes glauben wollen, universelle Liebe und das Wohlergehen einer Art als Ganzes sind Begriffe, die evolutionstheoretisch gesehen einfach keinen Sinn ergeben.

Dies bringt mich zu der ersten Feststellung, die ich darüber treffen möchte, was dieses Buch *nicht* ist. Ich trete nicht für eine Ethik auf der Grundlage der Evolution ein.<sup>2</sup> Ich berichte lediglich, wie die Dinge sich entwickelt haben. Ich sage nicht, wie wir Menschen uns in moralischer Hinsicht verhalten sollen. Ich betone dies angesichts der Gefahr, daß ich von jenen – allzu zahlreichen – Leuten falsch verstanden werde, die nicht unterscheiden können zwischen einer Darstellung dessen, was nach Überzeugung des

Sprechenden oder Schreibenden der Fall ist, und einem Plädoyer für das, was der Fall sein sollte. Ich selbst bin der Meinung, daß eine menschliche Gesellschaft, die lediglich auf dem Gesetz des universellen, rücksichtslosen Gen-Egoismus beruhte, eine Gesellschaft wäre, in der es sich sehr unangenehm lebte. Unglücklicherweise jedoch hört etwas, das wir beklagen, und sei es auch noch so sehr, deshalb nicht auf, wahr zu sein. Dieses Buch soll vor allem interessant sein. Wenn der Leser jedoch eine Moral aus ihm ableiten möchte, möge er es als Warnung lesen: Wenn er – wie ich – eine Gesellschaft aufbauen möchte, in der die einzelnen großzügig und selbstlos zugunsten eines gemeinsamen Wohlergehens zusammenarbeiten, kann er wenig Hilfe von der biologischen Natur erwarten. Laßt uns versuchen, Großzügigkeit und Selbstlosigkeit zu *lehren*, denn wir sind egoistisch geboren. Laßt uns verstehen lernen, was unsere eigenen egoistischen Gene vorhaben, denn dann haben wir vielleicht die Chance, ihre Pläne zu durchkreuzen – etwas, das keine andere Art bisher jemals angestrebt hat.

Noch einen Zusatz zu dieser Bemerkung über das Lehren und Lernen : Es ist ein Trugschluß – nebenbei gesagt ein sehr häufiger – anzunehmen, daß genetisch ererbte Merkmale *per definitionem* feststehend und unveränderbar sind. Unsere Gene mögen uns anweisen, egoistisch zu sein, aber wir sind nicht unbedingt gezwungen, ihnen unser ganzes Leben lang zu gehorchen. Es mag uns vielleicht nur schwerer fallen, Altruismus zu lernen, als es uns fiel, wenn wir genetisch auf altruistisches Verhalten programmiert wären. Unter allen Geschöpfen ist der Mensch in einzigartiger Weise durch die Kultur beeinflusst, durch Eindrücke, die aufgenommen und überliefert werden. Einige werden sagen, die Kultur ist so wichtig, daß die Gene – ob nun egoistisch oder nicht – praktisch für das Verständnis der menschlichen Natur irrelevant sind. Andere werden dem nicht zustimmen. Alles hängt davon ab, welchen Standpunkt man in der Debatte über „Natur oder Erziehung“ als bestimmende Faktoren für die menschlichen Eigenschaften einnimmt. Dies bringt mich zu der zweiten Klar-

stellung, was dieses Buch nicht ist: eine Unterstützung der einen oder der anderen Position in der Kontroverse Natur/Erziehung. Natürlich habe ich eine Meinung über diesen Punkt, aber ich werde sie nur insofern äußern, als sie in meiner Kulturauffassung, die ich im letzten Kapitel darstellen werde, enthalten ist. Sollte sich herausstellen, daß die Gene auf das Verhalten des modernen Menschen keinerlei Einfluß haben, sollten wir also in dieser Beziehung wirklich einzigartig unter den Tieren sein, so ist es zumindest interessant, die Regel zu erforschen, von der wir erst seit so kurzer Zeit die Ausnahme darstellen. Sollte sich aber zeigen, daß unsere Art nicht so außergewöhnlich ist, wie wir dies vielleicht glauben wollen, ist es um so wichtiger, daß wir uns mit der Regel befassen.

Das dritte, was dieses Buch nicht sein soll, ist eine beschreibende Darstellung des menschlichen Verhaltens in seinen Einzelheiten oder des Verhaltens irgendeiner anderen Tierart. Konkrete Verhaltensweisen werde ich nur als erläuternde Beispiele anführen. Ich werde nicht sagen: „Wenn man das Verhalten der Paviane betrachtet, wird man feststellen, daß es egoistisch ist; daher ist es wahrscheinlich, daß der Mensch sich ebenfalls egoistisch verhält.“ Hinter meinem Beispiel des Chicagoer Gangsters steckt eine ganz andere Logik, nämlich die folgende: Menschen und Paviane haben sich durch natürliche Selektion entwickelt. Aus den Mechanismen der Selektion scheint bei genauerem Hinsehen zu folgen, daß alles, was sich durch natürliche Auslese entwickelt hat, egoistisch sein muß. Deswegen müssen wir, wenn wir das Verhalten von Pavianen, Menschen und anderen Lebewesen untersuchen, damit rechnen, daß es sich als egoistisch erweist. Wenn wir feststellen, daß unsere Erwartung falsch war, wenn wir im menschlichen Verhalten echten Altruismus entdecken, dann sind wir auf etwas Erstaunliches gestoßen, auf etwas, das eine Erklärung verlangt.

Bevor wir fortfahren, brauchen wir eine Definition. Ein Organismus, beispielsweise ein Pavian, gilt als altruistisch, wenn er

sich so verhält, daß er das Wohlergehen eines anderen, gleichartigen Organismus auf Kosten seines eigenen Wohlergehens steigert.

Egoistisches Verhalten hat genau die entgegengesetzte Wirkung. Wohlergehen ist definiert als Überlebenschancen, selbst wenn der Effekt auf die tatsächlichen Lebens- und Todesaussichten so klein ist, daß man ihn *scheinbar* vernachlässigen kann. Zu den überraschenden Implikationen der modernen Version der Darwinschen Theorie gehört, daß offensichtlich triviale, winzige Einwirkungen auf die Überlebenswahrscheinlichkeit einen großen Einfluß auf die Evolution haben können. Der Grund dafür ist die ungeheure Zeit, die diese Einflüsse haben, um sich bemerkbar zu machen.

Es ist wichtig, sich darüber klar zu werden, daß die oben gegebenen Definitionen von Altruismus und Egoismus sich am objektiven Verhalten orientieren und nicht an Intentionen. Ich beschäftige mich hier nicht mit der Psychologie der Motive. Ich diskutiere nicht darüber, ob Leute, die sich selbstlos verhalten, dies „in Wirklichkeit“ aus insgeheim oder unbewußt selbstsüchtigen Motiven tun. Vielleicht ist es so, vielleicht auch nicht, und vielleicht werden wir diese Frage niemals entscheiden können. Jedenfalls ist das nicht Gegenstand dieses Buches. Meine Definition fragt nur nach, ob der *Effekt* einer Handlung darin besteht, die Überlebenschancen des mutmaßlichen Altruisten beziehungsweise des mutmaßlichen Nutznießers zu verringern oder zu vergrößern.

Es ist sehr schwierig, die Auswirkungen des Verhaltens auf langfristige Überlebensaussichten zu demonstrieren. In der Praxis müssen wir „Altruismus“ und „Egoismus“, wenn wir sie auf reales Verhalten anwenden, durch das Wort „anscheinend“ einschränken. Eine anscheinend selbstlose Handlung ist eine Handlung, die oberflächlich betrachtet so aussieht, als müsse sie dazu führen, daß der Altruist mit größerer Wahrscheinlichkeit (so gering der Unterschied auch sein mag) stirbt und der Nutznießer mit größerer Wahrscheinlichkeit überlebt. Häufig stellt sich bei ge-

nauerem Hinsehen heraus, daß scheinbar selbstlose Handlungen in Wirklichkeit versteckt selbstsüchtig sind. Noch einmal: Ich meine nicht, daß die zugrundeliegenden Motive im geheimen eigennützig sind, sondern daß der tatsächliche Effekt einer Handlung auf die Überlebensaussichten sich als das Umgekehrte dessen erweisen kann, was wir ursprünglich gedacht haben.

Ich werde nun einige Beispiele für anscheinend selbstsüchtiges und anscheinend selbstloses Verhalten anführen. Es ist schwierig, subjektive Denkgewohnheiten zu unterdrücken, wenn wir es mit unserer eigenen Art zu tun haben, daher habe ich statt dessen verschiedene Tierarten ausgewählt. Zuerst einige bunt durcheinandergewürfelte Beispiele von egoistischem Verhalten einzelner Individuen.

Lachmöwen nisten in großen Kolonien, wobei die Nester nur ein paar Meter voneinander entfernt sind. Die frisch ausgeschlüpften Küken sind klein und wehrlos und leicht zu verschlucken. Es ist keineswegs ungewöhnlich, daß eine Möwe wartet, bis der Nachwuchs einer Nachbarin unbewacht ist, vielleicht während diese fort ist zum Fischen, um sich auf eines der Küken zu stürzen und es ganz hinunterzuschlingen. Sie erhält dadurch eine gute, nahrhafte Mahlzeit, ohne daß sie sich die Mühe zu machen braucht, einen Fisch zu fangen, und ohne ihr eigenes Nest ungeschützt lassen zu müssen.

Besser bekannt ist der makabre Kannibalismus des Fangheuschreckenweibchens. Die Gottesanbeterinnen sind große fleischfressende Insekten. Normalerweise fressen sie kleinere Insekten, etwa Fliegen, aber sie greifen nahezu alles an, was sich bewegt. Bei der Begattung kriecht das Männchen vorsichtig an das Weibchen heran, besteigt es und kopuliert. Wenn das Weibchen eine Gelegenheit dazu bekommt, das Männchen zu fressen, sei es während der Annäherung, unmittelbar nach der Begattung oder nach der Trennung, so tut es das, und es beginnt damit, daß es dem Männchen den Kopf abbeißt. Man könnte meinen, es sei am vernünftigsten, wenn das Weibchen abwartete, bis die Kopulation be-

endet ist, bevor es das Männchen aufzufressen beginnt. Aber der Verlust des Kopfes scheint den übrigen Körper des Männchens nicht von seinem sexuellen Schwung abzubringen. Tatsächlich ist es – da der Insektenkopf der Sitz einiger inhibitorischer Nervenzentren ist – sogar möglich, daß das Weibchen die sexuelle Leistungsfähigkeit des Männchens dadurch verbessert, daß es dessen Kopf auffrißt.<sup>3</sup> Wenn dies zutrifft, stellt es einen zusätzlichen Gewinn dar. Der Hauptvorteil ist, daß das Weibchen eine gute Mahlzeit bekommt.

Das Wort „egoistisch“ mag bei derart extremen Verhaltensweisen wie Kannibalismus untertrieben erscheinen, aber diese Fälle stimmen gut mit unserer Definition überein. Vielleicht können wir das zaghafte Verhalten von Kaiserpinguinen in der Antarktis besser nachempfinden. Sie stehen am Rand des Wassers und zögern hineinzutauchen, weil die Gefahr besteht, von einer Robbe erwartet und gefressen zu werden. Wenn einer von ihnen voranginge, würden die anderen wissen, ob eine Robbe da ist. Natürlich will keiner das Versuchskaninchen sein, und so warten sie und versuchen manchmal sogar, sich gegenseitig hineinzustoßen.

In weniger ausgefallenen Fällen besteht das egoistische Verhalten vielleicht einfach in der Weigerung, wertvolle Ressourcen wie Nahrung, Territorium oder Geschlechtspartner mit anderen zu teilen. Nun zu einigen Beispielen für anscheinend selbstloses Verhalten.

Bei den Bienen ist der Stechapparat der Arbeiterinnen ein sehr wirkungsvoller Schutz gegen Honigräuber. Doch die Bienen, die das Stechen übernehmen, sind Kamikazeflieger. Beim Stechvorgang werden gewöhnlich lebenswichtige Organe aus dem Körper der Biene herausgerissen, und sie stirbt kurz danach. Ihre Selbstmordmission mag die lebenswichtigen Nahrungsvorräte der Kolonie gerettet haben, aber sie hat keinen Anteil an den Vorteilen mehr. Nach unserer Definition ist dies ein Akt altruistischen Verhaltens. Denken wir daran, daß wir nicht über bewußte Motive reden. Diese mögen hier wie auch bei den Beispielen für egoisti-

schες Verhalten eine Rolle spielen oder nicht – für unsere Definition sind sie nicht relevant.

Sein Leben für das Leben seiner Freunde hinzugeben, ist offensichtlich altruistisch, aber ebenso selbstlos ist es, ein leichtes Risiko für sie einzugehen. Viele kleine Vögel geben, sobald sie einen fliegenden Räuber, beispielsweise einen Falken, entdecken, einen charakteristischen Alarmruf von sich, worauf der gesamte Schwarm die Flucht ergreift. Es liegen indirekte Beweise dafür vor, daß der Vogel, der den Alarmruf ausstößt, sich selbst in besondere Gefahr bringt, da er die Aufmerksamkeit des Räubers vor allem auf sich lenkt. Dies ist lediglich ein geringes zusätzliches Risiko, nichtsdestoweniger scheint es den Alarmruf, wenigstens auf den ersten Blick, als eine unserer Definition entsprechend altruistische Handlung zu qualifizieren.

Die häufigsten und auffälligsten Handlungen tierischer Selbstlosigkeit werden von Eltern, insbesondere Müttern, gegenüber ihren Jungen erbracht. Sie brüten den Nachwuchs aus, entweder in Nestern oder in ihren eigenen Körpern, füttern ihn unter enormen Opfern und nehmen große Gefahren auf sich, um ihn vor Räubern zu schützen. Um nur ein Beispiel zu nennen: Viele am Boden nistende Vögel vollführen ein wirkungsvolles Ablenkungsmanöver, wenn sich ein Räuber, beispielsweise ein Fuchs, nähert. Der Elternavogel hinkt vom Nest fort, wobei er einen Flügel schleifen läßt, als ob er gebrochen wäre. Der Räuber, der eine leichte Beute vor sich zu haben glaubt, wird vom Nest und den Küken fortgelockt. Schließlich gibt der Altvogel sein Täuschungsmanöver auf und schwingt sich gerade noch rechtzeitig in die Luft, um den Fängen des Fuchses zu entgehen. Er hat seinen Nestlingen höchstwahrscheinlich das Leben gerettet, sich dafür aber selbst einer gewissen Gefahr ausgesetzt.

Ich versuche hier nicht, eine These aufzustellen, indem ich Geschichten erzähle. Ausgewählte Beispiele sind niemals ernstzunehmende Beweise für eine lohnenswerte Verallgemeinerung. Diese Geschichten sollen lediglich erläutern, was ich mit selbst-

losem und selbststüchtigem Verhalten auf der Ebene des Individuums meine. Dieses Buch wird zeigen, wie sich sowohl individueller Egoismus als auch individueller Altruismus durch das fundamentale Gesetz erklären lassen, das ich den **Gen-Egoismus** nenne.

Doch zuvor muß ich mich mit einer besonders irrigen Erklärung für altruistisches Verhalten beschäftigen, weil diese sehr verbreitet ist und selbst in vielen Schulen gelehrt wird.

Diese Erklärung beruht auf dem bereits erwähnten Mißverständnis, daß Lebewesen sich entwickeln, um Dinge „zum Wohl der Art“ oder „zum Wohl der Gruppe“ zu tun. Man kann sich leicht vorstellen, welche biologischen Tatsachen dieser Idee zugrunde liegen. Ein Großteil des Lebens eines Tieres dient der Fortpflanzung, und die Mehrzahl der in der Natur beobachteten Handlungen uneigennütziger Selbstaufopferung werden von Eltern für ihre Jungen vollbracht. „Den Fortbestand der Art sichern“ ist ein üblicher Euphemismus für die Fortpflanzung und als *Konsequenz* der Reproduktion unbezweifelbar. Man braucht die Logik nur leicht zu überdehnen, um ableiten zu können, daß die „Funktion“ der Fortpflanzung darin besteht, die Art zu erhalten. Von hier aus ist es nur ein kleiner falscher Schritt bis zu dem Schluß, die Tiere verhielten sich im allgemeinen so, daß es dem Fortbestand der Art förderlich ist. Selbstlosigkeit gegenüber den Artgenossen scheint die logische Folge zu sein.

Dieser Gedankengang läßt sich in etwas verschwommenen Darwinschen Begriffen ausdrücken. Die Evolution wirkt durch die natürliche Auslese, und natürliche Auslese bedeutet das Überleben der „am besten Angepaßten“. Aber sprechen wir dabei von den geeignetsten Individuen, den geeignetsten Rassen, Arten oder wovon sonst? Für einige Zwecke macht dies keinen großen Unterschied, doch wenn wir von Altruismus sprechen, ist es offensichtlich von entscheidender Bedeutung. Wenn es die Arten sind, die bei dem, was Darwin den Kampf ums Dasein nannte, miteinander konkurrieren, dann sieht man das Individuum wohl am besten als



einen Bauern im Schachspiel an, der geopfert werden muß, wenn es das übergeordnete Interesse der Art verlangt. Um es etwas konventioneller auszudrücken: Eine Gruppe, zum Beispiel eine Art oder eine Population innerhalb einer Art, deren einzelne Angehörige bereit sind, sich selbst für das Wohlergehen der Gruppe zu opfern, wird mit geringerer Wahrscheinlichkeit aussterben als eine rivalisierende Gruppe, deren einzelne Mitglieder ihren eigenen selbstsüchtigen Interessen den ersten Platz einräumen. Daher wird die Welt überwiegend von Gruppen bevölkert sein, die aus sich selbst aufopfernden Individuen bestehen. Dies ist die Theorie der „Gruppenselektion“, die von Biologen, welche mit den Einzelheiten der Evolutionstheorie nicht vertraut waren, lange für richtig gehalten wurde. Sie kam in einem berühmten Buch von V. C. Wynne-Edwards zum ersten Mal an die Öffentlichkeit und wurde durch Robert Ardreys Buch *Der Gesellschaftsvertrag* populär. Die orthodoxe Alternative dazu bezeichnet man gewöhnlich als „Individualselektion“, obwohl ich persönlich lieber von Genselektion spreche.

Die Antwort des Verfechters der „Individualselektion“ auf das gerade vorgebrachte Argument würde kurz zusammengefaßt etwa folgendermaßen lauten: Selbst in der Gruppe der Altruisten wird es fast mit Sicherheit eine andersdenkende Minderheit geben, die sich weigert, irgendein Opfer zu bringen. Wenn es nur einen einzigen eigennützigen Rebellen gibt, der entschlossen ist, den Altruismus der übrigen auszunutzen, so wird er *per definitionem* mit größerer Wahrscheinlichkeit als sie überleben und Nachkommen haben. Seine Kinder werden seine selbstsüchtigen Merkmale mit einiger Wahrscheinlichkeit erben. Nach mehreren Generationen dieser natürlichen Auslese wird die „altruistische Gruppe“ von egoistischen Individuen wimmeln und von einer egoistischen Gruppe nicht zu unterscheiden sein. Selbst wenn wir die unwahrscheinliche Möglichkeit ins Auge fassen, daß ursprünglich zufällig rein uneigennützige Gruppen ohne irgendwelche Rebellen bestanden, so ist schwer einzusehen, was egoistische Individuen aus

benachbarten egoistischen Gruppen daran hindern sollte, einzuwandern und der Reinheit der altruistischen Gruppen durch Eheirat ein Ende zu setzen.

Der Verfechter der Individualselektion würde zugeben, daß Gruppen aussterben und daß die Frage, ob eine Gruppe ausstirbt oder nicht, vom Verhalten der einzelnen Angehörigen dieser Gruppe beeinflußt werden kann. Er mag sogar zugeben, daß die Individuen einer Gruppe – wenn sie nur die Gabe der Voraussicht besäßen – sehen könnten, daß sie langfristig gesehen ihrem Eigeninteresse am besten dienen, wenn sie ihre egoistische Gier zurückhalten, um die Zerstörung der gesamten Gruppe zu verhindern. Wie viele Male mag dies in den letzten Jahren der britischen Arbeiterbevölkerung gesagt worden sein? Aber das Aussterben von Gruppen ist ein langsamer Prozeß, verglichen mit dem raschen Hieb- und Stichwechsel des individuellen Konkurrenzkampfes. Selbst wenn es mit der Gruppe bereits langsam und unausweichlich bergab geht, gedeihen egoistische Individuen kurzfristig auf Kosten von Altruisten. Die britischen Bürger mögen mit prophetischen Gaben gesegnet sein oder nicht, die Evolution ist blind gegenüber der Zukunft.

Obwohl die Theorie der Gruppenselektion heutzutage in den Reihen jener Fachbiologen, die die Evolution verstehen, wenig Unterstützung findet, hat sie tatsächlich eine große intuitive Anziehungskraft. Jede Generation englischer Zoologiestudenten ist aufs neue erstaunt, wenn sie von der Schule an die Universität kommt und feststellt, daß dies nicht die orthodoxe Auffassung ist. Dafür kann man sie kaum verantwortlich machen, denn im *Nuffield Biology Teachers' Guide*, der für die Biologielehrer an den höheren Schulen Englands geschrieben worden ist, finden wir den folgenden Satz: „Bei höheren Tieren kann das Verhalten die Form des Selbstmordes einzelner Individuen annehmen, um den Fortbestand der Art sicherzustellen.“ Der anonyme Autor dieses Leitfadens schrieb dies in rührender Unkenntnis der Tatsache, damit etwas Strittiges auszusagen. In dieser Beziehung stimmt er mit

einem Nobelpreisträger überein. Konrad Lorenz spricht in seinem Buch *Das sogenannte Böse* von den „arterhaltenden“ Funktionen aggressiven Verhaltens, wobei eine dieser Funktionen darin liegt, dafür zu sorgen, daß sich nur die geeignetsten Individuen fortpflanzen können. Dies ist ein Musterbeispiel für einen Zirkelschluß, doch ich will hier auf etwas anderes hinaus: Die Idee der Gruppenselektion ist so tief verwurzelt, daß offenbar weder Lorenz noch der Autor des *Nuffield Guide* sich bewußt waren, daß ihre Feststellungen zu der orthodoxen Darwinschen Theorie im Widerspruch stehen.

Vor kurzem hörte ich ein weiteres köstliches Beispiel für diese Denkweise in einer ansonsten hervorragenden Fernsehsendung der BBC über australische Spinnen. Eine „Expertin“ berichtete, daß die große Mehrheit der jungen Spinnen als Beute anderer Arten endet, und sagte dann weiter: „Vielleicht ist dies der wirkliche Sinn ihres Daseins, da für den Fortbestand der Art nur wenige zu überleben brauchen!“

Robert Ardrey benutzte in seinem Werk *Der Gesellschaftsvertrag* die Theorie der Gruppenselektion dazu, die gesamte soziale Ordnung im allgemeinen zu erklären. Er sieht den Menschen eindeutig als eine Art an, die vom Pfad der tierischen Tugend abgewichen ist. Doch Ardrey hat zumindest seine Hausaufgaben gemacht. Seine Entscheidung, sich in Widerspruch zu der orthodoxen Theorie zu setzen, war bewußt, und dafür verdient er Anerkennung.

Vielleicht hat die Theorie der Gruppenselektion unter anderem deshalb eine so große Anziehungskraft, weil sie völlig im Einklang mit den moralischen und politischen Idealen steht, die die meisten von uns teilen. Wir mögen uns als einzelne häufig egoistisch verhalten, in unseren idealistischeren Augenblicken aber ehren und bewundern wir diejenigen, die dem Wohlergehen der anderen vor ihrem eigenen den Vorzug geben. Allerdings ist uns nicht immer ganz klar, wie weit wir das Wort „anderen“ auslegen sollen. Häufig geht Altruismus innerhalb einer Gruppe Hand in

Hand mit Egoismus zwischen den Gruppen. Dies ist eine der Grundlagen der gewerkschaftlichen Organisation. Auf einer anderen Ebene ist die Nation ein wichtiger Nutznießer unserer altruistischen Selbstaufopferung, und von jungen Männern erwartet man, daß sie als Individuen ihr Leben lassen für den größeren Ruhm ihres Landes. Darüber hinaus werden sie ermutigt, andere Individuen zu töten, von denen sie nichts weiter wissen, als daß sie einer anderen Nation angehören. (Seltsamerweise scheinen in Friedenszeiten Appelle an die Bereitschaft des einzelnen, einige kleine Opfer hinsichtlich der Geschwindigkeit zu erbringen, mit der er seinen Lebensstandard erhöht, weniger wirksam zu sein als in Kriegszeiten Appelle, sein Leben zu opfern.)

In den letzten Jahren hat sich eine Bewegung gegen Rassismus und Patriotismus erhoben, und es besteht eine Tendenz, die gesamte menschliche Art zum Objekt unserer brüderlichen Gefühle zu machen. Diese humane Erweiterung der Zielscheibe unserer Uneigennützigkeit hat eine interessante Nebenerscheinung hervorgebracht, die wiederum die Auffassung vom „Wohle der Art“ in der Evolution zu untermauern scheint. Politisch liberale Personen, gewöhnlich die überzeugtesten Verfechter der Artenethik, zeigen jetzt häufig die größte Verachtung für jene, die etwas weiter gegangen sind und ihre Selbstlosigkeit so weit ausdehnen, daß sie auch andere Arten mit einbezieht. Wenn ich sage, daß ich mehr daran interessiert bin, das Abschlagen der großen Wale zu verhindern, als daran, daß die Wohnbedingungen der Menschen verbessert werden, so schockiere ich damit wahrscheinlich einige meiner Freunde.

Das Gefühl, daß die Angehörigen der eigenen Art im Vergleich zu den Angehörigen anderer Arten besondere moralische Beachtung verdienen, ist alt und tief in uns verwurzelt. Das Töten von Menschen außerhalb des Krieges wird unter allen gewöhnlich begangenen Verbrechen für das schwerwiegendste angesehen. Das einzige, was unsere Kultur noch strenger verbietet, ist das Essen von Menschen (selbst wenn sie bereits tot sind). Andererseits ge-

nießen wir es, Angehörige anderer Arten zu verzehren. Viele von uns schrecken vor der Vollstreckung des Todesurteils an Menschen zurück, selbst wenn sie die schrecklichsten Verbrechen begangen haben, während wir das Töten relativ ungefährlicher tierischer Schädlinge ohne Gerichtsverfahren gedankenlos verteidigen. In der Tat erlegen wir Angehörige anderer harmloser Arten lediglich zu unserer Entspannung und zu unserem Vergnügen. Ein menschlicher Fötus, mit nicht mehr menschlichen Gefühlen als eine Amöbe, erfreut sich einer Achtung und eines gesetzlichen Schutzes, die weit über das hinausgehen, was einem ausgewachsenen Schimpansen zugestanden wird. Doch der Schimpanse fühlt und denkt und ist – den Ergebnissen jüngster Forschungen zufolge – möglicherweise sogar in der Lage, eine Art menschlicher Sprache zu erlernen. Der Fötus gehört unserer eigenen Art an und bekommt daher sofort besondere Privilegien und Rechte zuerkannt. Ob sich die Ethik des „Speziesismus“, um Richard Ryders Ausdruck zu benutzen, auf eine solidere logische Basis stellen läßt als die des Rassismus, weiß ich nicht. Was ich aber sicher weiß, ist, daß sie in der Evolutionsbiologie eigentlich keine Basis hat.

Die Verwirrung in der menschlichen Ethik über die Frage, auf welcher Ebene der Altruismus wünschenswert ist – Familie, Nation, Rasse, Art oder alle Lebewesen –, spiegelt sich in einer entsprechenden Verwirrung in der Biologie wider hinsichtlich der Ebene, auf der nach der Evolutionstheorie Altruismus zu erwarten ist. Selbst der Vertreter der Gruppenselektion wäre nicht erstaunt, wenn er feststellte, daß die Angehörigen rivalisierender Gruppen sich gegeneinander niederträchtig verhalten: Auf diese Weise begünstigen sie – wie Gewerkschaftler oder Soldaten – ihre eigene Gruppe in der Auseinandersetzung um begrenzte Ressourcen. Doch dann lohnt es sich zu fragen, wie der Verfechter der Gruppenselektion entscheidet, welche Ebene ausschlaggebend ist. Wenn die Selektion zwischen den Gruppen innerhalb einer Art sowie zwischen den Arten erfolgt, warum sollte es sie nicht auch

zwischen größeren Gruppierungen geben? Arten werden zu Gattungen zusammengefaßt, Gattungen zu Ordnungen und Ordnungen zu Klassen. Löwen und Antilopen gehören beide – wie wir auch – der Klasse der Säugetiere an. Sollten wir dann nicht erwarten, daß Löwen „zum Wohl der Säugetiere“ darauf verzichten, Antilopen zu töten? Sicherlich sollten sie statt dessen lieber Vögel oder Reptilien jagen, um das Aussterben der Klasse zu verhindern. Doch was wird dann aus der Notwendigkeit, den Fortbestand des gesamten Stammes der Wirbeltiere zu sichern?

Nun ist es natürlich schön und gut, wenn ich mit dieser Erörterung die Gruppenselektion *ad absurdum* führe und damit auf ihre schwachen Punkte aufmerksam mache; die augenscheinliche Existenz individueller Uneigennützigkeit bleibt deshalb jedoch immer noch zu erklären. Ardrey geht soweit zu behaupten, Gruppenselektion sei die einzig mögliche Erklärung für Verhaltensweisen wie beispielsweise die „Prellsprünge“ der Thomsongazellen. Diese kraftvollen und auffälligen Sprünge vor den Augen eines Räubers entsprechen den Alarmrufen der Vögel, da sie die Gefährten vor der Gefahr zu warnen scheinen und dabei offensichtlich die Aufmerksamkeit des Räubers auf das springende Tier selbst lenken. Wir müssen eine Erklärung für das Prellen der Thomsongazellen und ähnliche Phänomene liefern; ich werde mich damit in späteren Kapiteln auseinandersetzen.

Zuvor muß ich für meine Überzeugung eintreten, daß man die Evolution am besten anhand der Selektion betrachtet, die auf der allerniedrigsten Stufe auftritt. In dieser Überzeugung bin ich stark von G. C. Williams' großartigem Buch *Adaptation and Natural Selection* beeinflusst. Den zentralen Gedanken, auf den ich mich stützen werde, hat A. Weismann schon zu Beginn des Jahrhunderts, das heißt zu einer Zeit, als das Gen noch nicht entdeckt war, mit seiner Lehre von der „Kontinuität des Keimplasmas“ vorweggenommen. Ich werde zeigen, daß die fundamentale Einheit für die Selektion und damit für das Eigeninteresse nicht die Art, nicht die Gruppe und – streng genommen – nicht einmal das Indivi-

duum ist. Es ist das Gen, die Erbinheit.<sup>4</sup> Einigen Biologen mag dies zunächst extrem erscheinen. Sobald sie aber sehen, in welchem Sinne ich dies meine, werden sie, wie ich hoffe, zugeben, daß meine Auffassung im wesentlichen der anerkannten Lehrmeinung entspricht – wenn ich sie auch auf etwas ungewohnte Weise ausdrücke. Es braucht einige Zeit, den Gedankengang zu entwickeln, und wir müssen am Anfang beginnen, unmittelbar mit dem Ursprung des Lebens selbst.

## 2. Die Replikatoren

Am Anfang war Einfachheit. Es ist schwierig genug zu erklären, wie ein auch nur einfaches Universum begann. Ich glaube, wir sind uns darin einig, daß es noch schwieriger wäre, das plötzliche Entstehen einer vollständig entwickelten komplexen Ordnung zu erklären – des Lebens oder eines Wesens, das in der Lage ist, Leben zu schaffen. Die Darwinsche Lehre von der Evolution durch natürliche Auslese ist überzeugend, weil sie uns einen Weg zeigt, wie aus der Einfachheit Komplexität werden konnte, wie sich ungeordnete Atome zu immer komplexeren Strukturen gruppieren konnten, bis aus ihnen schließlich Menschen entstanden. Darwin hat die bisher einzig gangbare Lösung für das unergründliche Problem unserer Existenz geliefert. Ich will versuchen, seine großartige Theorie auf eine allgemeinere Art und Weise als üblich zu erklären, und ich beginne mit der Zeit, bevor die Evolution selbst ihren Anfang nahm.

Darwins „Überleben der Bestangepaßten“ ist in Wirklichkeit ein Sonderfall des allgemeineren Gesetzes vom *Fortbestand des Stablen*. Das Universum ist voll von stabilen Gebilden. Ein stabiles Gebilde ist eine Ansammlung von Atomen, die beständig oder verbreitet genug ist, um einen Namen zu verdienen. Es kann eine einzigartige Ansammlung von Atomen sein wie beispielsweise das Matterhorn, das lange genug besteht, so daß es sich lohnt, ihm einen Namen zu geben. Oder es kann eine *Klasse* von Gebilden sein, beispielsweise Regentropfen, die in ausreichend großer Menge entstehen, um einen Sammelnamen zu verdienen, selbst wenn jeder einzelne Regentropfen nur kurze Zeit existiert. Alle Dinge, die wir um uns herum sehen und die unserer Meinung nach



eine Erklärung verlangen – Felsen, Galaxien, Meereswellen –, sind mehr oder weniger stabile Anordnungen von Atomen. Seifenblasen sind gewöhnlich rund, weil dies eine stabile Gestalt für dünne gasgefüllte Filme ist. In einem Raumschiff ist Wasser ebenfalls in kugelförmiger Gestalt stabil, doch auf der Erde, unter dem Einfluß der Schwerkraft, ist die stabile Oberfläche für stehendes Wasser flach und horizontal. Salzkristalle zeigen eine Tendenz zu würfelförmiger Gestalt, denn dies ist eine Form, in der Natrium- und Chloridionen stabil zusammengepackt sein können. Im Innern der Sonne verschmelzen die einfachsten aller Atome, die Wasserstoffatome, miteinander und bilden Helium, weil unter den dort herrschenden Bedingungen die Heliumstruktur stabiler ist. Andere, sogar noch komplexere Atome werden in Sternen überall im Universum gebildet, und sie entstanden beim „Urknall“, der nach der vorherrschenden Theorie den Anfang des Universums bildete. Auch die Elemente unserer Erde haben darin letztlich ihren Ursprung.

Wenn Atome zusammentreffen, verbinden sie sich gelegentlich in einer chemischen Reaktion miteinander und bilden Moleküle, die mehr oder weniger stabil sein können. Solche Moleküle können sehr groß sein. Ein Kristall wie beispielsweise ein Diamant kann als ein einziges Molekül betrachtet werden, ein sprichwörtlich stabiles in diesem Fall, aber auch ein sehr einfaches, da sich seine innere Atomstruktur endlos wiederholt. In den heute lebenden Organismen gibt es andere große Moleküle, die äußerst komplex sind und deren Komplexität sich auf verschiedenen Ebenen zeigt. Das Hämoglobin unseres Blutes ist ein typisches Proteinmolekül. Es ist aus aneinandergereihten kleineren Molekülen, den Aminosäuren, aufgebaut, von denen jede circa zwei Dutzend in einem bestimmten Muster angeordnete Atome enthält. Das Hämoglobinmolekül besteht aus 574 Aminosäuremolekülen. Diese sind in vier Ketten angeordnet, welche sich umeinander schlingen und eine kugelförmige dreidimensionale Struktur von verwirrender Komplexität bilden. Das Modell eines Hämoglobinmoleküls

sieht etwa wie ein dichter Dornbusch aus. Aber im Gegensatz zu einem wirklichen Dornbusch ist es nicht ein zufälliges, ungefähres Muster, sondern eine bestimmte, unwandelbare Struktur, die sich in identischer Gestalt mehr als sechstausend Trillionen Mal in einem menschlichen Körper wiederholt, wobei sich kein einziges Ästchen und keine einzige Biegung am falschen Platz befindet. Die exakte Dornbuschgestalt eines Eiweißmoleküls wie des Hämoglobins ist stabil in dem Sinne, daß zwei aus denselben Aminosäuresequenzen bestehende Ketten dazu tendieren werden, wie zwei Sprungfedern in genau derselben dreidimensionalen Spiralstruktur zur Ruhe zu kommen. Hämoglobin-Dornbüsche springen in unserem Körper mit einer Geschwindigkeit von 400 Billionen pro Sekunde in ihre „bevorzugte“ Gestalt, und andere werden mit der gleichen Geschwindigkeit zerstört.

Das Hämoglobin ist ein modernes Molekül, von mir benutzt zur Erläuterung des Prinzips, daß Atome dazu tendieren, stabile Strukturen zu bilden. Der entscheidende Punkt dabei ist, daß bereits vor der Entstehung des Lebens auf der Erde eine gewisse rudimentäre Evolution von Molekülen durch gewöhnliche physikalische und chemische Prozesse stattgefunden haben könnte. Es besteht keinerlei Notwendigkeit, sich dabei einen Plan, eine Absicht oder ein Gerichtetsein vorzustellen. Wenn eine Gruppe von Atomen unter Einwirkung von Energie eine stabile Struktur ausbildet, bleibt diese gewöhnlich stabil. Die früheste Form der natürlichen Auslese war einfach eine Selektion stabiler und ein Verwerfen instabiler Formen. Daran ist nichts Geheimnisvolles. Es mußte *per definitionem* geschehen.

Daraus folgt natürlich nicht, daß man die Existenz so komplexer Gebilde, wie der Mensch eines ist, allein mit diesen Prinzipien erklären kann. Der Versuch, die richtige Zahl von Atomen unter Zugabe von etwas Energie durcheinanderzuschütteln, bis sie zufällig die richtige Struktur einnehmen und Adam dabei herauskommt, hätte wenig Sinn. Man kann auf diese Weise vielleicht ein Molekül herstellen, das aus ein paar Dutzend Atomen besteht,

aber ein Mensch besteht aus über tausend Quadrillionen Atomen. Wollten wir versuchen, einen Menschen zu machen, so müßten wir unseren biochemischen Cocktailbecher so lange schütteln, daß uns das gesamte Alter des Universums demgegenüber nur wie ein Augenblick erschiene, und selbst dann würde es uns nicht gelingen. An diesem Punkt kommt uns Darwins Theorie in ihrer allgemeinsten Form zu Hilfe. Sie führt dort weiter, wo die Geschichte der langsamen Konstruktion der Moleküle endet.

Die Darstellung, die ich vom Ursprung des Lebens geben werde, ist zwangsläufig spekulativ; definitionsgemäß war niemand in der Nähe, der hätte sehen können, was geschah. Es gibt eine Reihe rivalisierender Theorien, doch haben sie alle bestimmte Züge gemein. Meine vereinfachte Darstellung ist wahrscheinlich nicht allzuweit von der Wahrheit entfernt.<sup>1</sup>

Wir wissen nicht, welche chemischen Rohstoffe vor der Entstehung des Lebens auf der Erde vorherrschten, zu den plausiblen Möglichkeiten gehören jedoch Wasser, Kohlendioxid, Methan und Ammoniak: alles einfache Verbindungen, von denen man weiß, daß sie auf zumindest einigen der übrigen Planeten in unserem Sonnensystem vorhanden sind. Die Chemiker haben versucht, die chemischen Bedingungen der jungen Erde zu imitieren. Sie haben diese einfachen Substanzen in ein Reaktionsgefäß gegeben und eine Energiequelle, beispielsweise ultraviolettes Licht oder elektrische Funken, zugefügt – die Simulation eines Urgetters. Nach ein paar Wochen findet man in dem Gefäß gewöhnlich etwas Interessantes: eine dünne braune Suppe, die eine Vielzahl von Molekülen enthält, welche komplexer sind als die ursprünglich hineingegebenen. Insbesondere hat man Aminosäuren gefunden – die Bausteine der Proteine, eine der zwei großen Klassen biologischer Moleküle. Vor Durchführung dieser Experimente hätte man natürlich vorkommende Aminosäuren als Zeichen für die Existenz von Leben angesehen. Wären sie beispielsweise auf dem Mars entdeckt worden, so hätte man es für so gut wie sicher gehalten, daß auf diesem Planeten Leben existiert.

Heute jedoch braucht ihre Existenz lediglich das Vorhandensein ein paar einfacher Gase in der Atmosphäre sowie einiger Vulkane, etwas Sonnenlichtes oder gewitterreichen Wetters zu bedeuten. In jüngerer Zeit bildeten sich in Laborversuchen, in denen die chemischen Bedingungen auf der Erde vor der Entstehung des Lebens simuliert wurden, organische Substanzen, die man als Purine und Pyrimidine bezeichnet. Diese sind Bausteine des genetischen Moleküls, der Desoxyribonucleinsäure (DNA) selbst.

Analog verlaufende Prozesse müssen zur Entstehung der sogenannten Ursuppe geführt haben, aus der, wie Biologen und Chemiker glauben, vor ungefähr drei bis vier Milliarden Jahren die Meere bestanden. Die organischen Substanzen konzentrierten sich an einigen Stellen, vielleicht in dem trocknenden Schaum an den Ufern oder in winzigen, fein verteilten Tröpfchen. Unter dem weiteren Einfluß von Energie, beispielsweise ultravioletttem Sonnenlicht, verbanden sie sich zu größeren Molekülen. Heutzutage würden große organische Moleküle nicht lange genug bestehen, um bemerkt zu werden: Sie würden schnell von Bakterien oder anderen Lebewesen absorbiert oder aufgespalten werden. Doch die Bakterien und wir anderen Lebewesen kamen erst sehr viel später; zu jener Zeit konnten große organische Moleküle ungestört durch die immer dicker werdende Brühe dahintreiben.

Irgendwann bildete sich zufällig ein besonders bemerkenswertes Molekül. Wir nennen es **Replikator**. Es war vielleicht nicht unbedingt das größte oder komplizierteste Molekül ringsumher, aber es besaß die außergewöhnliche Eigenschaft, Kopien seiner selbst herstellen zu können. Es mag uns sehr unwahrscheinlich vorkommen, daß sich ein derartiger Zufall ereignet haben soll. Und das war es auch. Es war sogar mehr als unwahrscheinlich. Während eines Menschenalters können Dinge, die derart unwahrscheinlich sind, als praktisch unmöglich angesehen werden. Deshalb gelingt uns nie ein Haupttreffer im Fußballtoto. Aber bei unseren menschlichen Begriffen davon, was wahrscheinlich ist und

was nicht, sind wir nicht gewohnt, mit Hunderten von Jahrmillionen zu rechnen.

Würden wir hundert Millionen Jahre lang jede Woche unseren Lottozettel ausfüllen, so würden wir sehr wahrscheinlich mehrere Male den Haupttreffer machen.

Tatsächlich ist ein Molekül, das Kopien seiner selbst herstellt, nicht so schwer vorstellbar, wie es zunächst scheint, und es brauchte auch nur ein einziges Mal vorzukommen. Denken wir uns den Replikator als eine Gußform oder eine Schablone. Stellen wir ihn uns als ein großes Molekül vor, das aus einer komplexen Kette verschiedener Arten von Bausteinmolekülen besteht. Die kleinen Bausteine waren in der den Replikator umgebenden Suppe reichlich vorhanden. Nehmen wir nun an, daß jeder Baustein eine Affinität für seine eigene Art besitzt. Dann werden in der Suppe schwimmende Bausteine, die in die Nähe eines Replikarteiles geraten, für das sie eine Affinität besitzen, wahrscheinlich daran hängenbleiben. Die sich auf diese Weise anheftenden Bausteine werden automatisch in einer Reihenfolge angeordnet, die diejenige des Replikators nachahmt. Es ist nicht schwer, sich als nächstes vorzustellen, daß sie sich genau wie bei der Bildung des ursprünglichen Replikators zu einer stabilen Kette verbinden. Dieser Prozeß könnte sich als ein fortwährendes Aufstapeln, Schicht um Schicht, fortsetzen. So entstehen Kristalle. Andererseits können sich die beiden Ketten auch voneinander lösen; in diesem Fall haben wir zwei Replikatoren, die beide weitere Kopien produzieren können.

Eine kompliziertere Möglichkeit ist die, daß die einzelnen Bausteine keine Affinität für ihre eigene Art besitzen, sondern daß eine wechselseitige Affinität zwischen jeweils zwei verschiedenen Arten besteht. Dann würde der Replikator nicht als Schablone für eine identische Kopie, sondern für eine Art Negativ dienen, das seinerseits wieder eine genaue Kopie des ursprünglichen Positivs herstellen würde. Für unsere Zwecke ist es gleichgültig, ob der ursprüngliche Kopiervorgang positiv-negativ oder positiv-po-

sitiv verlief; es ist allerdings erwähnenswert, daß die modernen Äquivalente des ersten Replikators, die DNA-Moleküle, positiv-negativ kopieren. Entscheidend ist, daß plötzlich eine neue Art von „Stabilität“ auf die Welt kam. Bis dahin gab es wahrscheinlich kein bestimmtes komplexes Molekül, das sehr reichlich in der Suppe vorkam, weil jede Molekülart davon abhängig war, daß die Bausteine sich zufällig zu einer bestimmten stabilen Gestalt zusammenfügten. Sobald der Replikator geboren war, muß er seine Kopien rasch über alle Meere verbreitet haben, bis die kleineren Bausteinmoleküle zu einer knappen Ressource wurden und sich immer seltener andere große Moleküle bildeten.

Damit scheinen wir zu einer großen Population von identischen Kopien zu gelangen. Doch jetzt müssen wir eine wichtige Eigenschaft jedes Kopiervorgangs erwähnen: Er ist nicht vollkommen. Es kommen Fehler vor. Ich hoffe, daß es in diesem Buch keine Druckfehler gibt, wenn der Leser aber genau darauf achtet, wird er vielleicht einen oder zwei finden. Sie werden die Bedeutung der Sätze wahrscheinlich nicht ernstlich verzerren, weil es sich bei ihnen um „Fehler in der ersten Generation“ handelt. Doch denken wir an die Zeiten, als der Buchdruck noch nicht erfunden war und solche Bücher wie die Evangelien handschriftlich kopiert wurden. Jedem Schreiber, so sorgfältig er auch sein mag, unterläuft ab und an ein Fehler – und nicht jeder ist dagegen gefeit, eine kleine bewußte „Verbesserung“ anzubringen. Würden alle von einem einzigen Original abschreiben, so würde die Bedeutung nicht sehr entstellt. Werden aber Kopien von Kopien hergestellt, die ihrerseits von anderen Kopien gemacht wurden, so fangen die Fehler an, sich zu häufen und gravierend zu werden. Wir halten unzuverlässiges Kopieren gewöhnlich für etwas Schlechtes, und was unsere menschlichen Dokumente betrifft, kann man sich in der Tat schwer ein Beispiel denken, bei dem Fehler als Verbesserungen gelten könnten. Ich denke, man kann von den Gelehrten, die die Septuaginta (die älteste griechische Übersetzung des Alten Testaments) verfaßt haben, zumindest sagen, daß sie etwas in

Gang gesetzt haben, was weite Kreise ziehen sollte, als sie das hebräische Wort für „junge Frau“ in das griechische Wort für „Jungfrau“ übersetzten und zu der Prophezeiung gelangten: „Siehe, die Jungfrau wird schwanger werden und einen Sohn gebären ...“.<sup>2</sup> Wie dem auch sei, wir werden noch sehen, daß bei den biologischen Replikatoren fehlerhaftes Kopieren zu realen Verbesserungen führen kann und daß eine gewisse Anzahl von Fehlern für die fortschreitende Evolution des Lebens notwendig ist. Wir wissen nicht, wie exakt die ursprünglichen Replikatormoleküle ihre Kopien machten. Ihre modernen Abkömmlinge, die DNA-Moleküle, sind im Vergleich zu den genauesten Kopiervorgängen des Menschen erstaunlich wiedergabegetreu, aber sogar ihnen unterlaufen gelegentlich Fehler, und letzten Endes sind es diese Fehler, die eine Evolution möglich machen. Wahrscheinlich waren die ursprünglichen Replikatoren bei weitem unzuverlässiger; jedenfalls können wir sicher sein, daß Fehler vorkamen, und diese Fehler waren kumulativ.

Im dem Maße, wie falsche Kopien hergestellt und verbreitet wurden, füllte sich die Ursuppe mit einer Population, die nicht aus identischen Kopien, sondern aus mehreren Varianten sich replizierender Moleküle bestand, die alle von dem gleichen „Vorfahren“ abstammten. Ob wohl einige Varianten häufiger waren als andere? Fast mit Sicherheit ja. Bestimmte Moleküle dürften von Natur aus besonders stabil gewesen sein. Nachdem sie einmal gebildet waren, brachen sie mit geringerer Wahrscheinlichkeit wieder auseinander als andere. Falls es solche Typen gab, mußten sie in der Ursuppe relativ zahlreicher werden, nicht nur als eine unmittelbare logische Folge ihrer „Langlebigkeit“, sondern auch deshalb, weil sie viel Zeit zur Verfügung hatten, um Kopien von sich herzustellen. Die Zahl der langlebigen Replikatoren dürfte daher zugenommen haben, und falls die übrigen Umstände unverändert blieben, mußte es in der Molekülpopulation einen „evolutionären Trend“ zu größerer Langlebigkeit geben.

Doch die übrigen Umstände blieben wahrscheinlich nicht gleich, und eine weitere Eigenschaft, die eine erfolgreiche Replikatorvariante gehabt haben dürfte und die sogar von noch größerer Bedeutung für ihre Verbreitung in der Population gewesen sein muß als die Langlebigkeit, ist die Reproduktionsgeschwindigkeit oder „Fruchtbarkeit“. Wenn die Replikatormoleküle des Typs A sich durchschnittlich einmal pro Woche reproduzieren, diejenigen des Typs B dagegen einmal pro Stunde, so läßt sich unschwer erkennen, daß die Moleküle des Typs A ziemlich bald zahlenmäßig unterlegen sein werden, selbst wenn sie viel länger „leben“ als B-Moleküle. Daher dürfte es in der Ursuppe einen „evolutionären Trend“ zu höherer „Fruchtbarkeit“ der Moleküle gegeben haben. Ein drittes Charakteristikum von Replikatormolekülen, das positiv selektiert worden wäre, ist die Kopiergenauigkeit. Wenn Moleküle vom Typ X und vom Typ Y die gleiche Lebensdauer haben und die gleiche Reproduktionsrate aufweisen, X jedoch bei einer von zehn Kopien einen Fehler macht, während Y nur bei jeder hundertsten Kopie ein Fehler unterläuft, so wird Y offensichtlich zahlreicher werden. Das X-Kontingent in der Population verliert nicht nur die abweichenden „Kinder“ selbst, sondern auch alle ihre – tatsächlichen oder potentiellen – Nachkommen.

Wenn der Leser bereits etwas über Evolution weiß, wird er den letzten Punkt vielleicht ein wenig paradox finden. Können wir den Gedanken, daß Kopierfehler eine wesentliche Voraussetzung für das Stattfinden von Evolution sind, mit der Behauptung in Einklang bringen, daß die natürliche Auslese eine höhere Wiedergabetreue begünstigt? Die Antwort ist, daß Evolution zwar in irgendeinem vagen Sinne „etwas Gutes“ zu sein scheint – vor allem da sie uns Menschen hervorgebracht hat –, daß aber tatsächlich keinerlei „Wunsch“ nach Evolution besteht. Evolution ist etwas, das wohl oder übel geschieht, ungeachtet aller Anstrengungen der Replikatoren (und heutzutage der Gene), sie zu verhindern. Jacques Monod machte dies in seiner Herbert-Spencer-Vorlesung recht deutlich, nachdem er boshaft bemerkt hatte: „Ein weiterer



seltsamer Aspekt der Evolutionstheorie ist der, daß jedermann denkt, er verstehe sie!“

Kehren wir zur Ursuppe zurück: Sie muß zunehmend von stabilen Molekülvarianten bevölkert worden sein; stabil insoweit, als die einzelnen Moleküle entweder langlebig waren oder sich schnell oder genau replizierten. Es bestand eine Art evolutionärer Trend zu diesen drei Arten von Stabilität: Hätte man zu zwei verschiedenen Zeiten Stichproben aus der Suppe entnommen, so hätte die spätere Stichprobe einen höheren Prozentsatz von Varianten mit höherer Langlebigkeit/Fruchtbarkeit/Wiedergabegenauigkeit enthalten. Dies entspricht im wesentlichen dem, was ein Biologe mit Evolution meint, wenn er von Lebewesen spricht, und der Mechanismus ist der gleiche: natürliche Auslese.

Sollten wir dann die ursprünglichen Replikatormoleküle als „lebendig“ bezeichnen? Wen kümmert das schon? Ich könnte zu jemandem sagen: „Darwin war der größte Mensch, der jemals gelebt hat“, und er könnte antworten: „Nein, das war Newton“, aber ich hoffe, wir würden die Diskussion nicht fortsetzen. Tatsache ist, daß unsere Diskussion, wie auch immer sie ausginge, nichts Wesentliches ändern würde. Die Fakten in bezug auf Leben und Leistung von Newton und Darwin bleiben völlig unverändert davon, ob wir sie „groß“ nennen oder nicht. Gleichermaßen hat sich die Geschichte der Replikatormoleküle wahrscheinlich ungefähr so abgespielt, wie ich sie schildere, ohne Rücksicht darauf, ob wir beschließen, diese Moleküle als „lebendig“ zu bezeichnen oder nicht. Wieviel menschliches Leid hat es gegeben, weil zu viele von uns nicht begreifen können, daß Worte nur Werkzeuge sind, die wir benutzen, und daß die bloße Existenz eines Wortes wie „lebendig“ in unserem Lexikon nicht zwangsläufig bedeutet, daß es sich auf etwas Bestimmtes in der realen Welt beziehen muß. Ganz gleich, ob wir die frühen Replikatoren lebendig nennen oder nicht, sie waren die Vorläufer des Lebens, sie waren unsere Stammväter!

Das nächste wichtige Glied in dem Gedankengang, eines, das Darwin selbst betonte (er sprach allerdings von Tieren und Pflanzen und nicht von Molekülen), ist die *Konkurrenz*. In der Ursuppe konnte keine unbegrenzte Zahl von Replikatormolekülen existieren. Zum einen ist die Größe der Erde begrenzt, aber darüber hinaus müssen noch weitere einschränkende Faktoren wichtig gewesen sein. Bei unserem Bild des als Schablone oder Gußform fungierenden Replikators gingen wir davon aus, daß er von einer Ursuppe umgeben war, die reich an den für die Herstellung von Kopien nötigen kleinen Bausteinen war. Doch als die Zahl der Replikatoren zunahm, müssen die Bausteine mit einer derartigen Schnelligkeit aufgebraucht worden sein, daß sie zu einer seltenen und kostbaren Ressource wurden. Verschiedene Varianten oder Rassen von Replikatoren müssen um sie konkurriert haben. Wir haben die Faktoren untersucht, welche die Häufigkeit der begünstigten Replikatorarten gesteigert haben dürften. Wir erkennen nunmehr, daß die weniger begünstigten Varianten aufgrund des Wettbewerbs tatsächlich weniger häufig geworden sein müssen, und schließlich müssen viele ihrer Zweige ausgestorben sein. Unter den Replikatorvarianten spielte sich ein Kampf ums Dasein ab. Sie wußten weder, daß sie kämpften, noch machten sie sich deswegen Sorgen; der Kampf wurde ohne Feindschaft, überhaupt ohne irgendwelche Gefühle geführt. Aber sie kämpften, nämlich in dem Sinne, daß jeder Kopierfehler, dessen Ergebnis ein höheres Stabilitätsniveau war oder eine neue Möglichkeit, die Stabilität von Rivalen zu vermindern, automatisch bewahrt und vervielfacht wurde. Die Methoden zur Steigerung der eigenen Stabilität und Verminderung der Stabilität der Rivalen wurden komplizierter und wirkungsvoller. Einige der Replikatoren mögen sogar „entdeckt“ haben, wie sie die Moleküle rivalisierender Varianten chemisch aufspalten und die auf diese Weise freigesetzten Bausteine zur Herstellung ihrer eigenen Kopien benutzen konnten. Diese Protofleischfresser erhielten damit Nahrung und beseitigten zugleich Konkurrenten. Andere Replikatoren entdeckten viel-

leicht, wie sie sich schützen konnten, entweder chemisch oder indem sie eine Proteinwand um sich herum aufbauten. Auf diese Weise mögen die ersten lebenden Zellen entstanden sein. Die Replikatoren fingen an, nicht mehr einfach nur zu existieren, sondern für sich selbst Behälter zu konstruieren, Vehikel für ihr Fortbestehen. Es überlebten diejenigen Replikatoren, die um sich herum **Überlebensmaschinen** bauten. Die ersten Überlebensmaschinen bestanden wahrscheinlich aus nicht mehr als einer Schutzschicht. Aber in dem Maße, wie neue Rivalen mit besseren und wirkungsvolleren Schutzhüllen entstanden, wurde das Leben ständig schwieriger. Die Überlebensmaschinen wurden größer und perfekter, und der Vorgang war kumulativ und progressiv.

Würde der schrittweisen Verbesserung der Techniken und Kunstgriffe, welche die Replikatoren zur Sicherstellung ihres Fortbestands auf der Welt anwendeten, irgendwo ein Ende gesetzt sein? Eine Menge Zeit sollte für Verbesserungen zur Verfügung stehen. Welche sonderbaren Selbsterhaltungsmaschinen würden die Jahrtausende hervorbringen? Welches Schicksal würde vier Milliarden Jahre später den alten Replikatoren beschieden sein? Sie starben nicht aus, denn sie sind unübertroffene Meister in der Kunst des Überlebens. Doch dürfen wir sie nicht frei im Meer umhertreibend suchen; dieses ungebundene Leben haben sie seit langem aufgegeben. Heute drängen sie sich in riesigen Kolonien, sicher im Innern gigantischer, schwerfälliger Roboter<sup>3</sup>, hermetisch abgeschlossen von der Außenwelt; sie verständigen sich mit ihr auf gewundenen, indirekten Wegen, manipulieren sie durch Fernsteuerung. Sie sind in dir und in mir, sie schufen uns, Körper und Geist, und ihr Fortbestehen ist der letzte Grund unserer Existenz. Sie haben einen weiten Weg hinter sich, diese Replikatoren. Heute tragen sie den Namen Gene, und wir sind ihre Überlebensmaschinen.

### 3. Die unsterblichen Spiralen

Wir sind Überlebensmaschinen, aber mit dem Wort „wir“ sind nicht nur wir Menschen gemeint. Es umfaßt alle Tiere, Pflanzen, Bakterien und Viren. Die Gesamtzahl der Überlebensmaschinen ist schwer zu bestimmen, und selbst die genaue Zahl der Arten ist unbekannt. Nehmen wir allein die Insekten: Schätzungen zufolge gibt es ungefähr drei Millionen rezente Arten, und die Zahl der einzelnen Insekten beträgt vielleicht eine Trillion.

Die verschiedenen Typen von Überlebensmaschinen unterscheiden sich in ihrer äußeren Erscheinung und ihren inneren Organen erheblich. Ein Krake hat keinerlei Ähnlichkeit mit einer Maus, und beide sind völlig anders als eine Eiche. Biochemisch gesehen jedoch gleichen sie sich weitgehend, und vor allem sind die Replikatoren, die sie in sich tragen, die Gene, im Grunde in uns allen – von den Bakterien bis hin zu den Elefanten – die gleiche Art von Molekül. Wir sind alle Überlebensmaschinen für dieselbe Art von Replikator, für Moleküle mit dem Namen DNA. Doch auf der Welt sind vielerlei verschiedene Lebensweisen möglich, und die Replikatoren haben ein breites Spektrum von Maschinen gebaut, um sie sich alle zunutze zu machen. Ein Affe ist eine Maschine, die für den Fortbestand von Genen auf Bäumen verantwortlich ist, ein Fisch ist eine Maschine, die Gene im Wasser fortbestehen läßt, und es gibt sogar einen kleinen Wurm, der für den Fortbestand von Genen in deutschen Bierdeckeln sorgt. Die DNA geht rätselhafte Wege.

Der Einfachheit halber habe ich so getan, als seien die modernen, aus DNA bestehenden Moleküle ziemlich genau dasselbe wie die ersten Replikatoren in der Ursuppe. Für unsere Erörterung

spielt das keine große Rolle, aber es entspricht möglicherweise nicht ganz der Wahrheit. Vielleicht waren die ursprünglichen Replikatoren eine der DNA verwandte Art von Molekülen, sie können aber auch völlig anders gewesen sein. Im letzteren Fall könnten wir sagen, daß sich die DNA ihre Überlebensmaschinen irgendwann angeeignet haben muß. Wenn dies so war, dann sind die ursprünglichen Replikatoren restlos zerstört worden, denn in den modernen Überlebensmaschinen ist keinerlei Spur von ihnen zurückgeblieben. Von diesen Überlegungen ausgehend, hat A. G. Cairns-Smith die faszinierende Hypothese aufgestellt, daß unsere Stammeltern, die ersten Replikatoren, möglicherweise überhaupt keine organischen Moleküle waren, sondern anorganische Kristalle – Mineralien, kleine Stückchen Ton. Usurpator oder nicht, die DNA ist heute unbestritten an der Macht, es sei denn, wir stehen gerade jetzt, wie meine Gedankenspielerlei in Kapitel 11 suggeriert, am Beginn einer neuen Machtübernahme.

Die DNA ist eine lange Kette aus Bausteinen, kleinen Molekülen, die man als Nucleotide bezeichnet. So wie Eiweißmoleküle Ketten von Aminosäuren sind, so sind DNA-Moleküle Nucleotidketten. Ein DNA-Molekül ist zu klein, als daß man es sehen könnte, aber durch scharfsinnige Überlegungen hat man seine genaue Gestalt auf indirekte Weise ermittelt. Es besteht aus einem Paar Nucleotidketten, die gemeinsam zu einer eleganten Spirale gedreht sind, der „Doppelhelix“ oder „unsterblichen Spirale“. Die Nucleotidbausteine kommen in nur vier verschiedenen Formen vor, deren Namen mit den Buchstaben A, T, C und G abgekürzt werden können. Sie sind in allen Tieren und Pflanzen gleich. Verschieden ist nur die Reihenfolge, in der sie miteinander verknüpft sind. Ein G-Baustein eines Menschen ist in jeder Einzelheit mit einem G-Baustein einer Schnecke identisch. Aber die *Sequenz* der Bausteine bei einem Menschen ist nicht nur von der einer Schnecke verschieden; sie unterscheidet sich auch – wenngleich nicht so stark – von der Reihenfolge in jedem anderen Menschen (außer in dem besonderen Fall eineiiger Zwillinge).

Unsere DNA lebt im Innern unserer Körper. Sie ist nicht auf einen bestimmten Teil des Körpers konzentriert, sondern auf die Zellen verteilt. Ein menschlicher Körper besitzt im Durchschnitt eine Billiarde Zellen, und jede einzelne – mit einigen Ausnahmen, die wir vernachlässigen können – enthält eine vollständige Kopie der DNA dieses Körpers. Man kann diese DNA als einen Satz von Instruktionen auffassen, die im Nucleotidalphabet A, T, C, G aufgezeichnet sind und angeben, wie ein Körper gemacht werden soll. Es ist so, als ob es in jedem Raum eines gigantischen Gebäudes einen Bücherschrank gäbe, der die Pläne des Architekten für das gesamte Gebäude enthält. Der „Bücherschrank“ in einer Zelle heißt Zellkern oder Nucleus. Die Baupläne sind beim Menschen auf 46 Bände verteilt – die Zahl ist je nach Art verschieden. Die „Bände“ heißen Chromosomen. Sie sind unter dem Mikroskop als lange Fäden zu erkennen, in denen die Gene aneinandergereiht sind. Es ist nicht leicht und möglicherweise noch nicht einmal sinnvoll, zu entscheiden, wo ein Gen aufhört und das nächste anfängt. Glücklicherweise ist das, wie wir in diesem Kapitel sehen werden, für unsere Zwecke nicht von Bedeutung.

Ich werde mich auch weiterhin der bildhaften Sprache bedienen und diese nach Belieben mit der Sprache der Realität vermischen. Das Wort „Band“ wird gleichbedeutend mit „Chromosom“ verwendet, „Seite“ einstweilen mit Gen gleichgesetzt, obwohl die Gene weniger deutlich voneinander getrennt sind als die Seiten eines Buches. Mit diesem Vergleich kommen wir ziemlich weit. Wenn er uns schließlich nicht mehr weiterhilft, werde ich andere Bilder einführen. Nebenbei gesagt gibt es selbstverständlich keinen Architekten: Die Instruktionen der DNA wurden von der natürlichen Selektion zusammengestellt.

Die DNA-Moleküle haben zwei wichtige Funktionen. Erstens replizieren sie sich, das heißt, sie stellen Kopien von sich selbst her. Dies ist seit Anbeginn des Lebens bis heute ohne Pause geschehen, und die DNA-Moleküle sind mittlerweile wirkliche Meister darin. Wenn ein Mensch erwachsen ist, besteht er aus ei-

ner Billiarde Zellen; doch bei der Empfängnis existierte er lediglich als eine einzige, mit einer Kopie der Baupläne ausgestattete Zelle. Diese Zelle verdoppelte sich durch Teilung, und jede der beiden Tochterzellen erhielt ihre eigene Kopie der Pläne. In aufeinanderfolgenden Teilungen wuchs die Zahl der Zellen dann auf vier, acht, 16, 32 und so weiter an – bis in die Billionen. Bei jeder Zellteilung wurden die DNA-Pläne getreu kopiert, nahezu ohne jeden Fehler.

Von der Verdoppelung der DNA zu sprechen, ist eine Sache. Eine andere Sache ist die Frage: Wenn die DNA wirklich ein Satz von Plänen für den Bau eines Körpers ist, wie werden die Pläne dann in die Praxis umgesetzt? Dies bringt mich zu der zweiten wichtigen Funktion, die die DNA erfüllt. Sie überwacht mittelbar die Herstellung einer anderen Art von Molekülen – der Proteine. Das im vorigen Kapitel erwähnte Hämoglobin ist nur eines unter einer enormen Vielzahl von Eiweißmolekülen. Die codierte Information der DNA, die in dem aus vier Buchstaben bestehenden Nucleotidalphabet aufgezeichnet ist, wird auf einfache mechanische Weise in ein anderes Alphabet übersetzt: das Alphabet der Aminosäuren, aus denen sich die Eiweißmoleküle Buchstabe für Buchstabe zusammensetzen.

Von der Bildung von Proteinen scheint es noch ein weiter Weg bis zur Herstellung eines Körpers, doch der erste kleine Schritt ist damit getan. Die Proteine stellen nicht nur einen großen Anteil der Körpersubstanz, sie üben auch eine empfindliche Kontrolle über alle chemischen Prozesse innerhalb der Zelle aus, indem sie sie selektiv exakt im richtigen Moment und am richtigen Ort in Gang setzen und stoppen. Auf welche Weise genau dies zur Entwicklung eines Babys führt, werden die Embryologen erst in Jahrzehnten, vielleicht in Jahrhunderten herausgefunden haben. Aber daß es dazu führt, ist eine Tatsache. Bei der Produktion eines Körpers üben die Gene mittelbar die Kontrolle aus. Der Einfluß verläuft ausschließlich in einer Richtung: Erworbene Merkmale werden nicht vererbt. Wieviel Kenntnisse und wieviel Weisheit wir wäh-

rend unseres Lebens auch erwerben mögen, nicht ein Jota davon wird unseren Kindern auf genetischem Wege weitergegeben. Jede neue Generation fängt ganz von vorn an. Ein Körper ist das Mittel, mit dessen Hilfe Gene sich unverändert fortpflanzen.

Die Tatsache, daß die Gene die Embryonalentwicklung steuern, ist für die Evolution bedeutsam, weil die Gene damit zumindest zum Teil selbst für ihr weiteres Überleben verantwortlich sind: Ihr Fortbestand ist von der Effizienz der Körper abhängig, in denen sie leben und an deren Bau sie beteiligt waren. Früher einmal bestand die natürliche Selektion darin, daß die frei im Urmeer treibenden Replikatoren unterschiedliche Überlebenschancen hatten. Heute begünstigt die natürliche Auslese Replikatoren, die fähige Konstrukteure von Überlebensmaschinen sind, Gene, die die Kunst der Steuerung der Embryonalentwicklung beherrschen. Dabei agieren die Replikatoren keineswegs bewußter oder zielgerichteter als zuvor. Dieselben altbewährten Prozesse der automatischen Selektion unter konkurrierenden Molekülen je nach ihrer Langlebigkeit, Fruchtbarkeit und Kopiergenauigkeit gehen immer noch ebenso blind und ebenso unvermeidlich weiter wie in längst vergangenen Tagen. Gene besitzen keine Voraussicht; sie planen nicht. Gene existieren ganz einfach, und einige existieren häufiger als andere – das ist alles. Aber die Eigenschaften, welche die Langlebigkeit und Fruchtbarkeit eines Gens bestimmen, sind nicht mehr so einfach, wie sie einmal waren. Bei weitem nicht.

In letzter Zeit – in den letzten 600 Millionen Jahren etwa – haben die Replikatoren in der Technologie der Überlebensmaschinen bemerkenswerte Triumphe erzielt, beispielsweise die Konstruktion von Muskeln, Herz und Augen (die mehrmals unabhängig voneinander entwickelt wurden). Zuvor hatten sie wesentliche Merkmale ihrer Lebensweise als Replikatoren von Grund auf geändert, was wir verstehen müssen, wenn wir die Erörterung weiterführen wollen.

Das erste, was man über einen modernen Replikator wissen muß, ist, daß er in großen Scharen auftritt. Eine Überlebensma-



schine ist ein Vehikel, das nicht einfach nur ein Gen, sondern viele Tausende von Genen enthält. Die Produktion eines Körpers ist ein derart verwickeltes kooperatives Unterfangen, daß es fast unmöglich ist, die Beiträge der einzelnen Gene auseinanderzuhalten.<sup>1</sup> Ein Gen hat gewöhnlich viele verschiedene Auswirkungen auf ganz verschiedene Teile des Körpers. Jeder Teil des Körpers wird von zahlreichen Genen beeinflußt, und der Effekt jedes einzelnen Gens ist von der Interaktion mit vielen anderen Genen abhängig. Manche Gene fungieren als Dirigenten für Gruppen anderer Gene, deren Tätigkeit sie kontrollieren. In unserer bildhaften Sprache ausgedrückt, enthält jede beliebige Seite der Pläne Hinweise auf viele verschiedene Teile des Gebäudes und ergibt selbst nur unter Beachtung der Querverweise auf zahlreiche andere Seiten Sinn.

Diese verwickelte gegenseitige Abhängigkeit der Gene mag den Leser zu der Frage veranlassen, warum wir überhaupt das Wort „Gen“ benutzen. Warum verwenden wir nicht ein Kollektivum wie „Genkomplex“? Die Antwort lautet, daß dies für viele Zwecke tatsächlich eine recht gute Idee wäre. Betrachten wir die Dinge jedoch von einer anderen Seite, so ist es durchaus sinnvoll, sich den Genkomplex als in einzelne Replikatoren oder Gene aufgespalten vorzustellen. Der Grund dafür ist das Phänomen der Sexualität. Die geschlechtliche Fortpflanzung bewirkt eine Mischung und Umgruppierung von Genen. Das bedeutet, daß der einzelne Körper lediglich ein vorübergehender Behälter für eine kurzlebige Kombination von Genen ist. Die *Genkombination*, welche jedes einzelne Individuum verkörpert, mag von kurzer Lebensdauer sein, die Gene selbst jedoch haben potentiell eine sehr hohe Lebensdauer. Im Ablauf der Generationen kreuzen sich ihre Wege ständig und immer von neuem. Ein Gen läßt sich als eine Einheit auffassen, die eine Vielzahl aufeinanderfolgender individueller Körper überlebt. Dies ist der zentrale Gedankengang, den ich in diesem Kapitel entwickeln möchte. Es ist ein Gedanke, dem beizupflichten sich einige meiner angesehensten Kollegen hartnä-

ckig weigern; der Leser mag mir darum verzeihen, wenn ich ihn etwas zu ausführlich darzulegen scheine! Doch zunächst muß ich kurz erläutern, was es mit der Sexualität auf sich hat.

Ich hatte gesagt, daß die Pläne für den Bau eines menschlichen Körpers in 46 Bänden niedergelegt sind. Tatsächlich war dies eine zu große Vereinfachung. Die Wahrheit ist recht eigenartig. Die 46 Chromosomen bestehen aus 23 *Chromosomenpaaren*. Man könnte sagen, daß in jedem Zellkern zwei alternative Sätze von 23 Bänden mit Bauplänen abgelegt sind. Nennen wir sie Band 1a und Band 1b, Band 2a und Band 2b und so weiter bis hin zu Band 23a und Band 23b. Selbstverständlich sind die Zahlen, die ich zum Bezeichnen der Bände und später der Seiten verwende, rein willkürlich gewählt.

Wir erhalten jedes Chromosom unversehrt von einem unserer beiden Eltern, in dessen Hoden oder Eierstock es zusammengefügt wurde. Nehmen wir einmal an, die Bände 1a, 2a, 3a ... kamen von unserem Vater und die Bände 1b, 2b, 3b ... von unserer Mutter. In der Praxis ist es sehr schwierig, aber theoretisch könnten wir die 46 Chromosomen in jeder einzelnen unserer Zellen mit einem Mikroskop betrachten und die 23, die von unserem Vater, beziehungsweise die 23, die von unserer Mutter kamen, heraussuchen.

Die ein Paar bildenden Chromosomen verbringen nicht ihre ganze Lebensdauer in physischem Kontakt oder wenigstens nahe beieinander. In welchem Sinne bilden sie dann ein Paar? In dem Sinne, daß jeder ursprünglich vom Vater kommende Band Seite für Seite als eine direkte Alternative zu einem bestimmten, ursprünglich von der Mutter kommenden Band angesehen werden kann. Zum Beispiel „behandeln“ vielleicht Seite 6 von Band 13a und Seite 6 von Band 13b beide die Augenfarbe; vielleicht steht auf der einen „blau“, während die andere „braun“ vorschlägt.

Manchmal sind die beiden alternativen Seiten identisch, in anderen Fällen, wie in unserem Beispiel, sind sie verschieden. Was tut der Körper, wenn sie einander widersprechende „Empfehlun-

gen“ geben? Darauf gibt es verschiedene Antworten. Gelegentlich setzt sich eine Lesart gegenüber der anderen durch. In dem gerade angeführten Beispiel der Augenfarbe würde der Mensch tatsächlich braune Augen haben: Die Anweisungen zur Erzeugung blauer Augen würden beim Bau des Körpers ignoriert werden, doch hindert sie dies nicht daran, an künftige Generationen vererbt zu werden. Ein Gen, das auf diese Weise unbeachtet bleibt, wird als **rezessiv** bezeichnet. Das Gegenteil eines rezessiven Gens ist ein **dominantes** Gen. Das Gen für braune Augen ist gegenüber dem Gen für blaue Augen dominant. Ein Mensch hat nur dann blaue Augen, wenn beide Kopien der entsprechenden Seite einstimmig blaue Augen empfehlen. Häufiger allerdings ist, wenn zwei alternative Gene nicht identisch sind, eine Art Kompromiß das Ergebnis – der Körper wird entsprechend einem zwischen beiden Möglichkeiten liegenden Plan oder aber völlig anders gebaut.

Wenn zwei Gene, wie das Gen für braune und das für blaue Augen, um denselben Ort auf einem Chromosom konkurrieren, so heißen sie **Allele**. Für unsere Zwecke ist das Wort Allele gleichbedeutend mit Rivale. Denken wir uns die Bände mit Bauplänen als Schnellhefter, deren Seiten herausgenommen und ausgetauscht werden können. Jeder Band 13 muß eine Seite 6 haben, aber es gibt mehrere mögliche Seiten 6, die zwischen Seite 5 und Seite 7 in den Ordner passen könnten. Eine mögliche Version sagt „blaue Augen“, eine andere „braune Augen“, und in der gesamten Population mag es noch weitere Versionen geben, die andere Farben vorschlagen, zum Beispiel grün. Vielleicht gibt es auf den in der Population verteilten Chromosomen Nummer 13 ein halbes Dutzend alternative Allele, die sich auf dem unserer Seite 6 entsprechenden Genort befinden. Jeder einzelne Mensch besitzt lediglich zwei Bände, das heißt zwei Chromosomen, Nummer 13. Daher kann er auf dem Platz von Seite 6 höchstens zwei Allele haben. Er kann, wie ein blauäugiger Mensch, zwei Kopien desselben Allele besitzen oder zwei beliebige Allele aus dem halben Dutzend Alternativen, die in der gesamten Population zur Verfügung stehen.

Natürlich kann niemand tatsächlich hingehen und sich seine Allele aus einem der ganzen Bevölkerung zur Verfügung stehenden Reservoir heraussuchen. Zu jedem beliebigen Zeitpunkt sind alle Gene im Innern individueller Überlebensmaschinen eingeschlossen. Wir erhalten unsere Gene bei der Empfängnis in einer bestimmten Anzahl zugeteilt und können keinen Einfluß auf die Auswahl ausüben. In einem bestimmten Sinne allerdings lassen sich, langfristig betrachtet, die Gene der Gesamtpopulation als ein Genvorrat ansehen. In der Tat verwenden die Genetiker den Fachausdruck **Genpool**. Er ist eine nützliche Abstraktion, da die sexuelle Fortpflanzung die Gene, wenn auch in sorgfältig organisierter Weise, durcheinandermischt. Im einzelnen geschieht wirklich so etwas wie das Herauslösen und Austauschen von einzelnen oder mehreren Seiten des Schnellhefters, wie wir gleich noch sehen werden.

Ich habe bereits die normale Zellteilung beschrieben, bei der sich eine Zelle in zwei neue teilt, von denen jede eine vollständige Kopie aller 46 Chromosomen erhält. Diese normale Zellteilung wird **Mitose** genannt. Es gibt jedoch noch eine andere Art von Zellteilung, die man als **Meiose** bezeichnet. Diese kommt lediglich bei der Herstellung von Geschlechtszellen vor, also von Samen- oder Eizellen. Spermien und Eier sind insofern einzigartig unter unseren Zellen, als sie statt 46 Chromosomen lediglich 23 enthalten. Das ist natürlich genau die Hälfte von 46 – eine praktische Einrichtung, wenn sie bei der Befruchtung verschmelzen, um ein neues Individuum zu erzeugen! Die Meiose ist eine besondere, ausschließlich in Hoden und Eierstöcken stattfindende Art von Zellteilung, bei der sich eine Zelle mit dem vollständigen doppelten Satz von 46 Chromosomen teilt und Geschlechtszellen bildet, die lediglich einen einzigen Satz von 23 Chromosomen besitzen. (Wir benutzen hier zur Erläuterung die Chromosomenzahl des Menschen.)

Eine Samenzelle mit ihren 23 Chromosomen entsteht durch meiotische Teilung einer der gewöhnlichen 46-Chromosomen-

Zellen im Hoden. Welche 23 Chromosomen erhält eine gegebene Samenzelle? Es ist zweifellos wichtig, daß sie nicht einfach nur irgendwelche 23 Chromosomen bekommt: Es darf nicht so ausgehen, daß sie am Ende zwei Kopien von Band 13 und keine von Band 17 enthält. Theoretisch wäre es möglich, daß ein Individuum eine seiner Samenzellen mit Chromosomen ausstattet, die ausschließlich von seiner Mutter stammen, das heißt Band 1b, 2b, 3b 23b. In diesem unwahrscheinlichen Fall würde ein aus dem Samen empfangenes Kind die Hälfte seiner Gene von seiner Großmutter väterlicherseits und keine von seinem Großvater väterlicherseits erben. Doch in der Realität findet eine solche Verteilung ganzer Chromosomen nicht statt. Die Wahrheit ist sehr viel komplizierter. Erinnern wir uns daran, daß wir uns die Bände (Chromosomen) als Schnellhefter gedacht haben. Während der Herstellung der Samenzelle werden nun einzelne Seiten oder eher noch Päckchen von mehreren Seiten herausgenommen und gegen die entsprechenden Päckchen des alternativen Bandes ausgetauscht. So stellt eine spezielle Samenzelle vielleicht ihren Band 1 her, indem sie die ersten 65 Seiten aus Band 1a entnimmt und die restlichen Seiten ab Seite 66 aus Band 1b. Die anderen 22 Bände dieser Samenzelle würden auf ähnliche Weise zusammengestellt werden. Daher ist jede von einem Lebewesen produzierte Samenzelle einzig in ihrer Art, obwohl in allen Samenzellen die 23 Chromosomen aus Teilen desselben Satzes von 46 Chromosomen zusammengesetzt sind. Die Eier werden in den Eierstöcken auf ähnliche Weise hergestellt, und auch sie sind einzigartig.

Über die mechanischen Einzelheiten dieser Vermischung im wirklichen Leben weiß man ziemlich gut Bescheid. Während der Herstellung einer Samenzelle (oder einer Eizelle) lösen sich von jedem väterlichen Chromosom kleine Stückchen ab und tauschen ihren Platz mit den genau entsprechenden Stückchen des mütterlichen Chromosoms. (Erinnern wir uns daran, daß wir von Chromosomen sprechen, die ursprünglich von den Eltern des Individuums kommen, das den Samen erzeugt, das heißt von den

Großeltern väterlicherseits des Kindes, das schließlich aus dem Samen empfangen wird.) Der Vorgang des Austauschens von Chromosomenabschnitten wird als **Crossing-over** bezeichnet. Er ist für die gesamte Beweisführung in diesem Buch von großer Bedeutung, da er eine entscheidende Folge hat: Würden wir unser Mikroskop hervorholen und die Chromosomen in einer unserer Samenzellen (beziehungsweise bei Frauen in einer Eizelle) betrachten, so wäre es Zeitverschwendung, wenn wir die Chromosomen, die ursprünglich von unserem Vater, und die Chromosomen, die ursprünglich von unserer Mutter kamen, herauszufinden suchten. (Dies steht in deutlichem Gegensatz zu den Verhältnissen bei normalen Körperzellen, siehe Seite 58.) Jedes einzelne Chromosom in einer Samenzelle ist bunt zusammengewürfelt, ein Mosaik aus mütterlichen und väterlichen Genen.

Hier beginnt unser Bild von dem Gen als einer Seite in einem Buch oder Schnellhefter uns im Stich zu lassen. Man kann bei einem Schnellhefter eine ganze Seite einfügen, herausnehmen oder auswechseln, aber mit einem Bruchstück einer Seite kann man dies nicht tun. Der Genkomplex ist aber lediglich eine lange Reihenfolge von Nucleotidbuchstaben, die keineswegs deutlich in einzelne Seiten unterteilt sind. Zwar gibt es spezielle Symbole für „Ende der Proteinketteninformation“ und „Anfang der Proteinketteninformation“, die in demselben Alphabet aus vier Buchstaben aufgezeichnet sind wie die Information für das Protein selbst. Zwischen diesen beiden Interpunktionszeichen befinden sich die codierten Anweisungen zur Herstellung eines Proteins. Wenn wir wollen, können wir ein einzelnes Gen als eine Sequenz von Nucleotidbuchstaben definieren, die zwischen einem Symbol für „Anfang“ und einem Symbol für „Ende“ liegen und eine Eiweißkette codieren. Eine auf diese Weise definierte Einheit ist mit dem Wort **Cistron** bezeichnet worden, und einige Leute verwenden das Wort Gen gleichbedeutend mit Cistron.

Doch das Crossing-over beachtet die Grenzen zwischen Cistrons nicht. Teilungen können ebensogut mitten in einem Cistron

wie zwischen zwei Cistrons vorkommen. Es ist so, als wären die Pläne des Architekten nicht auf getrennten Seiten aufgezeichnet, sondern auf 46 Rollen Papierstreifen. Cistrons haben keine feststehende Länge. Die einzige Möglichkeit zu erkennen, wo ein Cistron aufhört und das nächste anfängt, wäre die, die Symbole auf dem Streifen zu lesen und nach den Zeichen für „Ende der Information“ und „Anfang der Information“ zu suchen. Das Crossing-over geht so vor sich, daß alternative Papierstreifen väterlicher und mütterlicher Herkunft herausgegriffen und zerschnitten und entsprechende Abschnitte gegeneinander ausgetauscht werden, ohne Rücksicht auf das, was darauf geschrieben steht.

Das Wort Gen im Titel dieses Buches bedeutet nicht ein einzelnes Cistron, sondern etwas schwerer zu Fassendes. Meine Definition wird nicht nach jedermanns Geschmack sein, doch es gibt keine allgemein anerkannte Definition eines Gens. Wir können ein Wort definieren, wie es uns für unsere Zwecke gefällt, vorausgesetzt, wir tun dies deutlich und unmißverständlich. Die Definition, die ich benutzen möchte, stammt von G. C. Williams.<sup>2</sup> Ein Gen ist definiert als jedes beliebige Stück Chromosomenmaterial, welches potentiell so viele Generationen überdauert, daß es als eine Einheit der natürlichen Auslese dienen kann. In der Sprache des vorigen Kapitels ausgedrückt, ist ein Gen ein Replikator mit hoher Kopiergenauigkeit. Kopiergenauigkeit ist ein anderes Wort für „Langlebigkeit in Gestalt von Kopien“, und ich werde dies einfach mit Langlebigkeit abkürzen. Diese Definition verlangt einige Rechtfertigung.

Allen Definitionen zufolge ist ein Gen ein Stück eines Chromosoms. Die Frage ist nur, ein wie großes Stück – wieviel von der Papierrolle? Stellen wir uns eine beliebige Sequenz nebeneinanderliegender Codebuchstaben auf der Rolle vor. Geben wir dieser Sequenz den Namen **genetische Einheit**. Sie könnte eine Reihe von lediglich zehn Buchstaben innerhalb eines Cistrons sein, sie könnte aus einer Folge von acht Cistrons bestehen, und sie könnte in der Mitte eines Cistrons anfangen und in der Mitte eines Cis-

trons aufhören. Sie wird sich mit anderen genetischen Einheiten überschneiden. Sie wird kleinere Einheiten enthalten und selbst Teil größerer Einheiten sein. Gleichgültig, wie lang oder wie kurz, für die Zwecke unserer gegenwärtigen Überlegung werden wir dies eine genetische Einheit nennen. Sie ist nichts anderes als ein Chromosomenabschnitt, der sich physisch in keinerlei Weise vom Rest des Chromosoms unterscheidet.

Jetzt kommt der wichtige Punkt. Je kürzer eine genetische Einheit ist, desto länger – in Generationen gemessen – wird sie wahrscheinlich leben. Um so geringer ist vor allem die Wahrscheinlichkeit, daß sie bei irgendeinem Crossing-over aufgespalten wird. Stellen wir uns vor, daß ein ganzes Chromosom jedesmal, wenn durch meiotische Teilung eine Samen- oder Eizelle entsteht, durchschnittlich einem Crossing-over ausgesetzt ist und daß dieses Crossing-over an jeder Stelle seiner gesamten Länge stattfinden kann. Betrachten wir eine sehr große genetische Einheit von beispielsweise der halben Länge eines Chromosoms, so besteht eine Möglichkeit von 50 Prozent, daß die Einheit aufgespalten wird. Wenn die genetische Einheit, die wir untersuchen, lediglich ein Prozent der Chromosomenlänge ausmacht, so können wir annehmen, daß ihre Chance, in einer meiotischen Teilung aufgespalten zu werden, nicht mehr als ein Prozent beträgt. Dies bedeutet, daß die Einheit erwarten kann, während einer Vielzahl von Generationen in den Nachkommen des Individuums zu überleben. Ein einzelnes Cistron ist wahrscheinlich sehr viel kürzer als ein Prozent der Länge eines Chromosoms. Selbst eine Gruppe benachbarter Cistrons kann damit rechnen, daß sie viele Generationen besteht, bevor sie durch Crossing-over aufgespalten wird.

Die durchschnittliche Lebenserwartung einer genetischen Einheit kann man zweckmäßigerweise in Generationen ausdrücken, die sich wiederum in Jahre „übersetzen“ lassen. Wenn wir ein ganzes Chromosom als unsere angenommene genetische Einheit auswählen, so dauert seine Lebensgeschichte lediglich eine Generation. Nehmen wir an, es sei unser Chromosom Nummer 8a, das



wir von unserem Vater geerbt haben. Es wurde, kurz bevor wir gezeugt wurden, in den Hoden unseres Vaters gebildet. In der gesamten Erdgeschichte hatte es niemals zuvor existiert. Es entstand durch den meiotischen Umgruppierungsvorgang, durch das Zusammenkommen von Chromosomen unserer Großmutter und unseres Großvaters väterlicherseits, gelangte es in eine bestimmte Samenzelle und war einzig in seiner Art. Die Samenzelle war eine von mehreren Millionen, einer gewaltigen Flotte winziger Schiffe, und alle zusammen segelten sie in unsere Mutter hinein. Diese spezielle Samenzelle war die einzige (es sei denn, wir sind ein zweieiiger Zwilling oder Mehrling), die in einer Eizelle unserer Mutter Zuflucht fand – und das ist der Grund, warum es uns gibt. Die genetische Einheit, die wir untersuchen, unser Chromosom Nummer 8a, machte sich daran, sich zu verdoppeln, ebenso wie der Rest unseres genetischen Materials. Jetzt ist es in jeder Zelle unseres Körpers enthalten. Doch wenn wir selbst Eizellen (oder Samenzellen) herstellen, wird dieses Chromosom zerstört werden. Stückchen von ihm werden gegen Stückchen unseres mütterlichen Chromosoms Nummer 8b ausgetauscht werden. In jeder Geschlechtszelle wird ein neues Chromosom Nummer 8 geschaffen werden, vielleicht „besser“, vielleicht „schlechter“ als das alte, aber – solange nicht ein unwahrscheinlicher Zufall eintritt – eindeutig anders, eindeutig einzigartig. Die Lebensspanne eines Chromosoms ist eine Generation.

Wie sieht es nun mit der Lebensspanne einer kleineren Einheit aus, nehmen wir einmal an, einem Tausendstel der Länge unseres Chromosoms Nummer 8a? Diese Einheit stammt ebenfalls von unserem Vater, aber sie wurde sehr wahrscheinlich ursprünglich nicht in ihm zusammengesetzt. Nach unseren vorangegangenen Überlegungen besteht eine 99prozentige Chance, daß er sie unverseht von einem seiner beiden Eltern erhielt. Nehmen wir an, von seiner Mutter, unserer Großmutter väterlicherseits. Wiederum besteht eine 99prozentige Wahrscheinlichkeit, daß diese sie unverseht von einem ihrer Eltern erhielt. Letzten Endes gelangen wir,

wenn wir die Ahnenreihe einer kleinen genetischen Einheit weit genug zurückverfolgen, zu ihrem ursprünglichen Erzeuger. Irgendwann einmal muß sie zum ersten Mal in einem Hoden oder einem Eierstock eines unserer Vorfahren erzeugt worden sein.

Der Leser möge mir erlauben, noch einmal zu wiederholen, in welchem recht speziellen Sinn ich das Wort „erzeugen“ benutze. Die kleineren Untereinheiten, aus denen sich die von uns untersuchte genetische Einheit zusammensetzt, mögen durchaus schon lange vorher bestanden haben. Unsere genetische Einheit wurde lediglich in dem Sinne zu einem speziellen Zeitpunkt geschaffen, als die spezielle *Anordnung* von Untereinheiten, durch die sie definiert ist, vor diesem Augenblick noch nicht existierte. Der Zeitpunkt ihrer Erzeugung mag noch nicht lange zurückliegen, nehmen wir an, sie wurde in einem unserer Großväter geschaffen. Wenn wir aber eine sehr kleine genetische Einheit untersuchen, so ist sie vielleicht zum ersten Mal in einem sehr viel weiter entfernten Ahnen zusammengestellt worden, vielleicht einem affenähnlichen, prähumanen Vorfahren. Überdies kann eine kleine genetische Einheit, die wir in uns tragen, möglicherweise noch einmal genauso lang in der Zukunft weiterleben, kann unverseht eine lange Reihe unserer Nachkommen durchlaufen.

Vergessen wir auch nicht, daß die Nachkommen eines Individuums keine einfache, sondern eine sich verzweigende Linie darstellen. Welcher unserer Ahnen es auch gewesen sein mag, der einen speziellen kurzen Abschnitt unseres Chromosoms 8a „geschaffen“ hat, er oder sie hat außer uns wahrscheinlich noch viele andere Nachkommen. Eine unserer genetischen Einheiten ist vielleicht auch in unserem Vetter zweiten Grades vorhanden. Sie kann in mir sein und im Bundeskanzler und in unserem Hund, denn wenn wir nur weit genug zurückgehen, haben wir alle gemeinsame Vorfahren. Ebenso ist es denkbar, daß dieselbe kleine Einheit durch Zufall mehrere Male unabhängig voneinander zusammengesetzt wird; bei einer kleinen Einheit ist das nicht allzu unwahrscheinlich. Dagegen dürfte selbst ein naher Verwandter

kein ganzes Chromosom mit uns gemeinsam haben. Je kleiner eine genetische Einheit ist, desto wahrscheinlicher besitzt ein anderes Individuum sie ebenfalls – um so größer ist die Wahrscheinlichkeit, daß sie in Form von Kopien viele Male hintereinander auf der Welt existiert.

Gewöhnlich entsteht eine neue genetische Einheit durch das zufällige Zusammentreffen schon vorhandener Untereinheiten beim Crossing-over. Eine andere Möglichkeit ist eine sogenannte **Punktmutation**. Das ist ein Fehler, der einem einzigen falsch gedruckten Buchstaben in einem Buch entspricht. Punktmutationen kommen selten vor, sind aber von großer Bedeutung für die Evolution. Je größer eine genetische Einheit ist, desto größer ist natürlich auch die Wahrscheinlichkeit, daß sie an irgendeiner Stelle durch eine Mutation verändert wird.

Eine weitere seltene Art von Fehler oder Mutation mit bedeutenden langfristigen Konsequenzen wird als **Inversion** bezeichnet. Dabei löst sich ein Chromosomenstück an beiden Enden ab, dreht sich um 180 Grad und fügt sich in umgekehrter Stellung wieder ein. Im Sinne unserer obigen Analogie würde dies die Umnumerierung einiger Seiten erforderlich machen. Gelegentlich drehen sich die Chromosomenabschnitte nicht nur einfach um, sondern werden an einer völlig anderen Stelle des Chromosoms wieder eingebaut oder verbinden sich sogar mit einem gänzlich anderen Chromosom. Dies entspricht der Übertragung eines Stoßes von Seiten von einem Band in einen anderen. Die Bedeutung dieser Art von Fehler, der gewöhnlich verhängnisvoll ist, liegt darin, daß er gelegentlich zu einer engen **Koppelung** von Stücken genetischen Materials führen kann, die zufällig gut zusammenarbeiten. Vielleicht kommen infolge der Inversion zwei Cistrons nahe beieinander zu liegen, die nur dann einen nützlichen Effekt haben, wenn sie beide vorhanden sind – sie ergänzen oder verstärken einander auf eine bestimmte Weise. Dann tendiert die natürliche Auslese möglicherweise dazu, die so gebildete neue „genetische Einheit“ zu begünstigen, und diese verbreitet sich über die

zukünftige Population. Es ist möglich, daß Genkomplexe im Laufe der Jahre durch derartige Verfahren ausgiebig neu arrangiert oder „überarbeitet“ worden sind.

Eines der prägnantesten Beispiele dafür betrifft das Phänomen, das unter dem Namen **Mimikry** bekannt ist. Bestimmte Schmetterlingsarten schmecken widerlich. Sie haben gewöhnlich leuchtende und charakteristische Farben, und die Vögel lernen sie anhand dieser Warnsignale meiden. Dies machen sich andere Schmetterlinge, die nicht schlecht schmecken, zunutze. Sie ahmen die ungenießbaren Arten nach, das heißt, sie ähneln diesen in Farbe und Gestalt. Damit halten sie häufig Naturforscher zum Narren, und ebenso täuschen sie die Vögel. Ein Vogel, der einmal einen tatsächlich ungenießbaren Schmetterling probiert hat, wird gewöhnlich alle Schmetterlinge meiden, die genauso aussehen. Dazu gehören die Nachahmer, und auf diese Weise werden die Gene für Mimikry durch die natürliche Auslese begünstigt. So entwickelt sich Mimikry.

Es gibt viele verschiedene Arten von ungenießbaren Schmetterlingen, und sie sehen nicht alle gleich aus. Ein Nachahmer kann nicht allen ähnlich sehen, er muß sich also für eine spezielle ungenießbare Art entscheiden. Im allgemeinen ist jede nachahmende Art darauf spezialisiert, eine ganz bestimmte ungenießbare Spezies zu kopieren. Doch es gibt Schmetterlingsarten, die etwas sehr Seltsames tun: Einige ihrer Individuen imitieren eine ungenießbare Art, andere Individuen eine andere. Jeder Schmetterling, der „dazwischenliegen“ oder versuchen würde, beide nachzuahmen, würde bald gefressen werden, aber derartige „Zwischenexemplare“ werden gar nicht erst geboren. Gerade so, wie jedes Individuum entweder definitiv männlich oder definitiv weiblich ist, imitiert es entweder die eine oder die andere ungenießbare Art. Einer dieser Schmetterlinge imitiert vielleicht Art A, während sein Bruder Art B gleicht.

Es sieht so aus, als bestimme ein einziges Gen, ob ein Individuum Art A oder Art B imitiert. Doch wie kann ein einzelnes Gen

für alle mannigfaltigen Aspekte der Mimikry – Farbe, Gestalt, Fleckenmuster, Flugrhythmus – bestimmend sein? Die Antwort lautet, daß ein einzelnes Gen im Sinne eines *Cistrons* dies wahrscheinlich nicht kann. Doch das sich aus Inversionen und anderen zufälligen Umgruppierungen von genetischem Material ergebende unbewußte und automatische „Überarbeiten“ hat dazu geführt, daß eine große Gruppe früher getrennter Gene nunmehr in enger Koppelung auf einem Chromosom zusammengefounden hat. Diese gesamte Gengruppe benimmt sich wie ein einzelnes Gen – nach unserer Definition ist sie in der Tat ein einzelnes Gen –, und sie besitzt ein „Allel“, das in Wirklichkeit eine andere Gengruppe ist. Eine Gengruppe enthält die Cistrons für Mimikry von Art A, die andere diejenigen, die für das Imitieren von Art B verantwortlich sind. Jede dieser Gengruppen wird so selten durch Crossing-over aufgespalten, daß in der Natur niemals ein dazwischenliegender Schmetterling gesehen wird; beim Züchten großer Mengen von Schmetterlingen im Labor treten solche Exemplare jedoch gelegentlich auf.

Ich verwende das Wort Gen in der Bedeutung einer genetischen Einheit, die klein genug ist, um eine Vielzahl von Generationen zu überdauern und in Form vieler Kopien überall verbreitet zu sein. Dies ist keine starre Alles-oder-nichts-Definition, sondern eher eine Art relativer Definition, wie die von „groß“ oder „alt“. Je wahrscheinlicher es ist, daß ein Chromosomenabschnitt durch Crossing-over aufgespalten oder durch Mutationen verschiedener Art verändert wird, um so weniger qualifiziert dieser sich für die Bezeichnung Gen in dem Sinne, in dem ich sie verwende. Ein Cistron qualifiziert sich vermutlich dafür, aber auch größere Einheiten. Ein Dutzend Cistrons können so dicht nebeneinander auf einem Chromosom liegen, daß sie für unsere Zwecke eine einzige langlebige Einheit bilden. Die Gengruppe für die Mimikry der Schmetterlinge ist ein gutes Beispiel. Wenn die Cistrons einen Körper verlassen und in den nächsten eintreten, wenn sie für die Reise in die nächste Generation an Bord einer Samen- oder Ei-

zelle gehen, so stellen sie wahrscheinlich fest, daß sich auf dem kleinen Schiff auch ihre nächsten Nachbarn von der vorigen Reise befinden, alte Schiffskameraden, mit denen sie auf der langen Odyssee gesegelt sind, seit sie in den Körpern lang vergangener Ahnen zum ersten Mal gebildet wurden. Benachbarte Cistrons auf demselben Chromosom bilden eine eng verbundene Truppe von Reisegefährten, denen es – wenn es wieder einmal Zeit für die Meiose ist – nur selten nicht gelingt, an Bord desselben Schiffes zu gelangen.

Wollte man genau sein, so dürfte dieses Buch weder *Das egoistische Cistron* noch *Das egoistische Chromosom* heißen, sondern eher *Das etwas egoistische große Stückchen Chromosom* und *das sogar noch egoistischere kleine Stückchen Chromosom*. Doch das ist ein – gelinde gesagt – nicht gerade spannender Titel, daher definiere ich ein Gen als ein kleines Stückchen Chromosom, das potentiell viele Generationen überdauert, und nenne das Buch *Das egoistische Gen*.

Wir sind jetzt wieder dort angelangt, wo wir am Ende des ersten Kapitels stehengeblieben waren. Dort hatten wir gesehen, daß man bei jedem Gebilde, welches die Bezeichnung Grundeinheit der natürlichen Auslese verdient, Egoismus voraussetzen muß. Wir hatten festgestellt, daß einige Leute die Art als die Einheit der natürlichen Selektion betrachten, andere die Population oder Gruppe innerhalb der Art und wieder andere das Individuum. Ich hatte gesagt, ich zöge es vor, das Gen als die grundlegende Einheit des Eigennutzes anzusehen. Nunmehr habe ich das Gen so *definiert*, daß ich geradezu recht behalten muß!

Möglichst allgemein formuliert, bedeutet natürliche Selektion den unterschiedlichen Überlebenserfolg von Gebilden. Einige Gebilde leben und andere sterben; damit aber dieser selektive Tod irgendeinen Einfluß auf die Welt haben kann, muß eine zusätzliche Bedingung erfüllt sein. Jedes dieser Gebilde muß in Form zahlreicher Kopien existieren, und zumindest einige Gebilde müssen *potentiell* in der Lage sein – in der Gestalt von Kopien –, ei-

nen signifikanten Evolutionszeitraum zu überleben. Kleine genetische Einheiten besitzen diese Eigenschaften; Individuen, Gruppen und Arten besitzen sie nicht. Es war die große Leistung von Gregor Mendel zu zeigen, daß Erbeinheiten in der Praxis als unteilbare und unabhängige Partikel behandelt werden können. Heute wissen wir, daß dies etwas zu einfach ist. Selbst ein Cistron ist gelegentlich teilbar, und keine zwei Gene auf demselben Chromosom sind völlig voneinander unabhängig. Ich habe nun soeben das Gen als eine Einheit definiert, die in hohem Maße dem Ideal des unteilbaren Partikels *nahekommt*. Ein Gen ist nicht unteilbar, aber es wird selten geteilt. Es ist im Körper eines bestimmten Lebewesens entweder definitiv vorhanden oder definitiv nicht vorhanden. Ein Gen reist intakt von Großvater oder Großmutter zu Enkel und passiert die dazwischenliegende Generation, ohne mit anderen Genen zu verschmelzen. Würden sich die Gene ständig mischen, so wäre die natürliche Auslese, wie wir sie heute verstehen, unmöglich. Dies wurde übrigens noch zu Lebzeiten von Darwin nachgewiesen, und es bereitete ihm großen Verdruß, da man zu jener Zeit annahm, die Vererbung sei ein Mischvorgang. Mendels Entdeckung war bereits veröffentlicht, und sie hätte Darwin aus seinen Schwierigkeiten heraushelfen können, aber leider erfuhr er niemals davon : Erst Jahre später, als Darwin und Mendel bereits beide gestorben waren, scheint sie jemand gelesen zu haben. Möglicherweise erkannte Mendel die Bedeutung seiner Resultate nicht, sonst hätte er vielleicht an Darwin geschrieben.

Ein weiterer Aspekt der Partikelhaftigkeit des Gens ist der, daß es nicht altert; für ein Gen ist die Wahrscheinlichkeit zu sterben im Alter von einer Million Jahren nicht größer als mit hundert Jahren. Es springt von Körper zu Körper durch die Generationen, manipuliert Körper um Körper auf seine spezielle Art und für seine eigenen Zwecke und verläßt einen sterblichen Körper nach dem anderen, bevor dieser in Altersschwäche und Tod versinkt.

Die Gene sind die Unsterblichen, oder besser: Sie sind als Einheiten definiert, die etwas nahekommen, das diese Bezeichnung

verdient. Wir, die einzelnen Überlebensmaschinen auf der Welt, können damit rechnen, noch ein paar Jahrzehnte zu leben. Die Lebensdauer der Gene auf der Welt jedoch darf nicht in Jahrzehnten, sie muß in Jahrtausenden oder Jahrmillionen gemessen werden.

Bei Arten mit geschlechtlicher Fortpflanzung ist das einzelne Lebewesen eine zu große und zu vergängliche genetische Einheit, um sich als signifikante Einheit für die natürliche Auslese zu qualifizieren.<sup>3</sup> Die Gruppe von Individuen ist eine sogar noch größere Einheit. Was die Genetik betrifft, sind Individuen und Gruppen wie Wolken am Himmel oder Sandstürme in der Wüste. Sie sind temporäre Ansammlungen oder Zusammenschlüsse, nicht stabil über Zeiträume, wie sie die Evolution benötigt. Populationen können eine lange Zeitspanne überdauern, aber sie mischen sich ständig mit anderen Populationen und verlieren somit ihre Identität. Sie sind außerdem evolutionären Veränderungen von innen her ausgesetzt. Eine Population ist kein ausreichend distinktes Gebilde, um als Einheit der natürlichen Auslese zu dienen; sie ist nicht stabil und nicht einheitlich genug, als daß sie einer anderen Population gegenüber selektiert werden könnte.

Ein einzelner Körper scheint ausreichend distinkt, solange er dauert, doch wie lange ist das schon? Jedes Individuum ist einzigartig. Es gibt keine Evolution durch Selektion, wenn von jedem Lebewesen jeweils nur eine Kopie existiert! Die geschlechtliche Fortpflanzung ist keine Replikation. So wie eine Population von anderen Populationen durchsetzt wird, so wird die Nachkommenchaft eines Individuums von der seines Geschlechtspartners kontaminiert. Unsere Kinder sind nur zur Hälfte wir, unsere Enkel nur zu einem Viertel. In ein paar Generationen ist das Beste, auf das wir hoffen können, eine große Zahl von Nachkommen, von denen jeder nur ein winziges bißchen – ein paar Gene – von uns in sich trägt, selbst wenn einige darüber hinaus noch unseren Familiennamen führen.

Einzelwesen sind keine stabilen Gebilde, sie sind vergänglich. Auch Chromosomen werden gemischt und fallen der Vergessen-



heit anheim wie ein Blatt Karten kurz nach dem Ausgeben. Doch die Karten selbst überdauern das Mischen. Die Karten sind die Gene. Die Gene werden durch das Crossing-over nicht zerstört, sie wechseln einfach ihre Partner und marschieren weiter. Das ist ihre Aufgabe. Sie sind die Replikatoren, und wir sind ihre Überlebensmaschinen. Wenn wir unseren Zweck erfüllt haben, werden wir beiseite geschoben. Die Gene aber sind die Bewohner der geologischen Zeit: Gene sind unvergänglich.

Gene sind immerwährend wie Diamanten, aber nicht ganz auf dieselbe Art wie Diamanten. Bei den Diamanten ist es ein einzelner Kristall, der als eine unveränderte Atomstruktur fort dauert. Die DNA-Moleküle besitzen nicht diese Art von Beständigkeit. Das Leben jedes einzelnen DNA-Moleküls währt recht kurz – vielleicht ein paar Monate, mit Sicherheit nicht mehr als ein Lebensalter. Doch in Form seiner Kopien könnte ein DNA-Molekül theoretisch hundert Millionen Jahre überdauern. Außerdem sind die Kopien eines speziellen Gens vielleicht über die gesamte Welt verteilt, gerade so wie bei den alten Replikatoren in der Ursuppe. Der Unterschied ist nur der, daß die modernen Ausgaben alle ordentlich im Innern der Körper von Überlebensmaschinen verpackt sind.

Ich unterstreiche also hier die potentielle Fast-Unsterblichkeit eines Gens in Gestalt seiner Kopien als eine das Gen definierende Eigenschaft. Ein Gen als ein einzelnes Cistron zu definieren, ist für einige Zwecke richtig, für die Zwecke der Evolutionstheorie muß diese Definition jedoch erweitert werden. Das Ausmaß der Erweiterung ist vom Zweck der Definition abhängig. Wir suchen die brauchbare Einheit der natürlichen Auslese. Zu diesem Zweck stellen wir zunächst fest, welche Eigenschaften eine erfolgreiche Einheit der natürlichen Auslese haben muß. Im Sinne des vorigen Kapitels waren dies Langlebigkeit, Fruchtbarkeit und Kopiergenauigkeit. Sodann definieren wir ein Gen einfach als das größte Gebilde, das – zumindest potentiell – diese Eigenschaften besitzt. Ein Gen ist ein langlebiger Replikator, der in Form zahlreicher

Kopien besteht. Seine Lebensdauer ist nicht unbegrenzt. Selbst ein Diamant ist nicht im buchstäblichen Sinne immerwährend, und selbst ein Cistron kann durch Crossing-over in zwei Teile aufgespalten werden. Ein Gen ist definiert als ein Stück Chromosom, das so kurz ist, daß es potentiell *lange genug* leben kann, um als eine signifikante Einheit der natürlichen Selektion zu fungieren.

Wie lange genau ist „lange genug“? Eine ausnahmslos gültige Antwort gibt es nicht. Es kommt darauf an, wie stark der „Selektionsdruck“ ist, das heißt, mit wieviel größerer Wahrscheinlichkeit eine „schlechte“ genetische Einheit stirbt als ihr „gutes“ Allel. Ausschlaggebend dafür sind quantitative Einzelheiten, die von Fall zu Fall variieren werden. Es zeigt sich, daß die größte brauchbare Einheit der natürlichen Auslese – das Gen – in der Größenordnung gewöhnlich irgendwo zwischen Cistron und Chromosom liegt.

Was das Gen zu einem aussichtsreichen Anwärter auf die Einstufung als Grundeinheit der natürlichen Auslese macht, ist seine potentielle Unsterblichkeit. Doch jetzt ist es an der Zeit, das Wort „potentiell“ zu betonen. Ein Gen *kann* eine Million Jahre lang leben, doch vielen neuen Genen gelingt es nicht einmal, die erste Generation zu überdauern. Die wenigen neuen Gene, die erfolgreich sind, haben zum Teil einfach Glück, vor allem aber haben sie „das Zeug dazu“, und das bedeutet, sie sind gute Konstrukteure von Überlebensmaschinen. Sie beeinflussen die Embryonalentwicklung jedes der aufeinanderfolgenden Körper, in denen sie sich befinden, derart, daß dieser Körper eine geringfügig größere Chance hat, zu leben und sich zu reproduzieren, als er sie unter dem Einfluß des konkurrierenden Gens oder Allels gehabt hätte. Beispielsweise gewährleistet ein „gutes“ Gen sein Überleben dadurch, daß es dazu neigt, die aufeinanderfolgenden Körper, in denen es sich befindet, mit langen Beinen auszustatten, die diesen Körpern bei der Flucht vor Räubern helfen. Dies ist ein spezielles Beispiel, kein allgemeingültiges. Lange Beine sind schließlich nicht immer ein vorteilhafter Besitz. Für einen Maulwurf wären

sie ein Handikap. Doch können wir uns, statt in Einzelheiten steckenzubleiben, nicht irgendwelche *universellen* Eigenschaften vorstellen, von denen wir annehmen würden, daß sie in allen guten (das heißt langlebigen) Genen zu finden sein müßten? Und umgekehrt: Welches sind die Eigenschaften, die ein Gen sofort als ein „schlechtes“, das heißt kurzlebiges Gen kennzeichnen? Es mag mehrere solcher universellen Eigenschaften geben, aber eine ist für dieses Buch ganz besonders relevant: Auf der Ebene des Gens muß Altruismus schlecht und Egoismus gut sein. Dies folgt unweigerlich aus unseren Definitionen von Altruismus und Egoismus. Gene kämpfen mit ihren Allelen unmittelbar ums Dasein, da ihre Allele im Genpool Rivalen für ihren Genort auf den Chromosomen zukünftiger Generationen sind. Jedes Gen, welches sich so verhält, daß es seine eigenen Überlebenschancen im Genpool auf Kosten seiner Allele vergrößert, wird definitionsgemäß dazu neigen zu überleben – das ist eine Tautologie. Das Gen ist die Grundeinheit des Eigennutzes.

Die wichtigste Aussage dieses Kapitels ist nunmehr gemacht. Doch bin ich über einige Schwierigkeiten und stillschweigende Annahmen hinweggeglitten. Die erste Schwierigkeit ist bereits kurz erwähnt worden. So unabhängig und frei die Gene auf ihrer Reise durch die Generationen auch sein mögen, bei der Steuerung der Embryonalentwicklung handeln sie sehr *wenig* frei und unabhängig. Zwischen den Genen untereinander wie auch zwischen den Genen und ihrer äußeren Umwelt findet auf unentwirrbar komplizierte Weise eine Zusammenarbeit und wechselseitige Beeinflussung statt. Ausdrücke wie „Gene für lange Beine“ oder „Gene für uneigennütziges Verhalten“ sind bequeme Sprachfiguren, aber es ist wichtig, daß wir verstehen, was sie bedeuten. Es gibt kein Gen, das für sich allein ein Bein baut, gleichgültig ob lang oder kurz. Die Fabrikation eines Beines ist ein Unternehmen, das die Zusammenarbeit zahlreicher Gene erfordert. Auch die äußere Umwelt ist daran beteiligt: Letzten Endes werden Beine eigentlich aus Nahrung gemacht! Aber es kann sehr wohl ein einzel-

nes Gen geben, das unter sonst gleichen Bedingungen gewöhnlich dafür sorgt, daß Beine länger werden, als sie unter dem Einfluß seines Allels werden würden.

Stellen wir uns als ein analoges Bild den Einfluß eines Düngemittels auf das Wachstum von Weizen vor. Jeder weiß, daß Weizenpflanzen bei Zugabe von Nitrat größer werden. Aber niemand wäre so töricht zu behaupten, daß Nitrat allein ausreicht, um eine Weizenpflanze entstehen zu lassen. Zweifellos sind außerdem Samen, Boden, Sonne, Wasser und verschiedene Mineralien nötig. Doch wenn alle diese Faktoren konstant gehalten werden, selbst dann, wenn sie innerhalb gewisser Grenzen variieren dürfen, wird der Zusatz von Nitrat das Wachstum der Weizenpflanzen fördern. Ebenso ist es mit den einzelnen Genen bei der Entwicklung eines Embryos. Die Embryonalentwicklung wird durch ein Netz aus ineinander verflochtenen Beziehungen gesteuert, das so verwickelt ist, daß wir am besten darauf verzichten, es näher zu betrachten. Es gibt keinen einzelnen – genetischen oder umweltbedingten – Faktor, der als die einzige „Ursache“ für irgendeinen Teil eines Babys angesehen werden kann. Alle Teile eines Babys haben eine nahezu unendlich große Zahl von Ursachen. Aber ein *Unterschied* zwischen zwei Babys, beispielsweise in der Beinlänge, könnte leicht auf einen oder ein paar einfache vorangehende Unterschiede zurückgeführt werden. Die *Unterschiede* sind das, worauf es im Kampf ums Dasein ankommt; und bei der Evolution kommt es auf die genetisch gesteuerten Unterschiede an.

Was ein Gen betrifft, so sind seine Allele seine tödlichen Rivalen, die anderen Gene jedoch sind einfach ein Teil seiner Umwelt, vergleichbar mit der Temperatur, mit Nahrung, Räubern oder Gefährten. Die Wirkung des Gens ist von seiner Umwelt abhängig, und diese schließt andere Gene ein. Manchmal hat ein Gen in Gegenwart eines speziellen anderen Gens eine bestimmte Wirkung und in Gegenwart einer anderen Gruppe von Gengefährten eine völlig andere. Der gesamte Gensatz in einem Körper stellt eine

Art genetisches Klima oder genetischen Hintergrund dar, der die Auswirkungen jedes speziellen Gens verändert oder beeinflusst.

Doch hier sind wir scheinbar auf einen inneren Widerspruch gestoßen. Wenn die Herstellung eines Babys ein derart verwickeltes Unterfangen ist und wenn jedes Gen mehrere tausend Gengefährten braucht, um seine Aufgabe zu erfüllen, wie können wir dies mit meiner Darstellung des unteilbaren Gens in Einklang bringen, das wie eine unsterbliche Gemse durch die Zeitalter von Körper zu Körper springt, als freier, ungebundener und eigennütziger Träger des Lebens? War das alles Unsinn? Durchaus nicht. Vielleicht habe ich mich etwas vom rhetorischen Schwung mitreißen lassen, aber ich habe keinen Unsinn erzählt, und es gibt keinen wirklichen inneren Widerspruch. Wir können dies mit Hilfe eines anderen Bildes verdeutlichen.

Ein einzelner Ruderer, auf sich allein gestellt, kann die Ruderregatta zwischen Oxford und Cambridge nicht gewinnen. Er braucht acht Kameraden, die mitrudern. Jeder dieser Kameraden ist ein Spezialist, der stets in einem bestimmten Teil des Bootes sitzt – entweder im Bug oder am Platz des Schlagmannes, des Steuermannes und so weiter. Das Rudern des Bootes ist ein gemeinschaftliches Unterfangen, aber nichtsdestoweniger sind einige Männer darin besser als andere. Nehmen wir an, ein Trainer habe seine ideale Mannschaft aus einem Reservoir von Bewerbern auszuwählen, von denen jeweils einige besonders für den Platz im Bug, andere als Steuermann und so weiter geeignet sind. Stellen wir uns vor, er trifft seine Wahl folgendermaßen: Jeden Tag stellt er durch zufälliges Herumschieben der Bewerber um jede Position drei neue Ausscheidungsmannschaften zusammen und läßt diese drei Mannschaften gegeneinander starten. Wenn er dies einige Wochen lang macht, beginnt sich herauszustellen, daß das Siegerboot häufig dieselben einzelnen Männer enthält. Diese werden als gute Ruderer vermerkt. Andere scheinen sich ständig in den langsameren Mannschaften zu befinden, und diese werden schließlich abgelehnt. Aber selbst ein hervorragender Ruderer

kann gelegentlich einer langsamen Mannschaft angehören, entweder weil die übrigen Mannschaftsmitglieder so schlecht sind oder weil er Pech hatte – zum Beispiel starken Gegenwind. Lediglich *im Durchschnitt* gesehen sitzen die besten Männer gewöhnlich im Gewinnerboot.

Die Ruderer sind die Gene. Die Rivalen für jeden Platz im Boot sind die Allele, die potentiell in der Lage sind, denselben Platz auf einem Chromosomenabschnitt einzunehmen. Das schnelle Rudern entspricht dem Bau eines Körpers, der erfolgreich überlebt. Der Wind ist die äußere Umwelt, das Reservoir alternativer Bewerber der Genpool. Soweit es das Überleben eines Körpers betrifft, sitzen alle seine Gene im selben Boot. Manch gutes Gen gerät in schlechte Gesellschaft und stellt fest, daß es den Körper mit einem letalen Gen teilt, welches diesen im Kindesalter tötet. Dann wird das gute Gen zusammen mit den übrigen zerstört. Doch dies ist nur ein Körper, und Kopien desselben guten Gens leben in anderen Körpern weiter, die das tödliche Gen nicht enthalten. Viele Kopien guter Gene gehen unter, weil sie sich zufällig mit schlechten Genen in einen Körper teilen, und viele kommen um, weil ihnen andere Formen von Mißgeschick widerfahren, beispielsweise wenn ihr Körper vom Blitz getroffen wird. Aber definitionsgemäß schlägt der Zufall – der glückliche wie der unglückliche – aufs Geratewohl zu, und ein Gen, das *beständig* auf der Seite der Verlierer ist, ist kein Gen, das Pech hat; es ist ein schlechtes Gen.

Eine der Eigenschaften eines guten Ruderers ist Teamgeist, das heißt die Fähigkeit, sich anzupassen und mit den anderen in einer Mannschaft zusammenzuarbeiten. Dies kann gerade so wichtig sein wie kräftige Muskeln. Wie wir im Fall der Schmetterlinge gesehen haben, kann die natürliche Auslese durch Inversionen und andere Umstellungen ganzer Chromosomenabschnitte blindlings einen Genkomplex „überarbeiten“ und dabei Gene, die gut zusammenarbeiten, in eng miteinander verbundene Gruppen zusammenfügen. In gewisser Beziehung werden aber auch Gene, die in keinerlei Weise physisch miteinander verbunden sind, wegen ih-

rer gegenseitigen Vereinbarkeit selektiert. Ein Gen, das mit den meisten anderen Genen, die es in aufeinanderfolgenden Körpern wahrscheinlich treffen wird, das heißt mit den anderen Genen im Genpool, gut zusammenarbeitet, wird gewöhnlich im Vorteil sein.

Zum Beispiel gibt es eine Reihe von Eigenschaften, die in einem effizienten Körper eines Fleischfressers wünschenswert sind, darunter scharfe Reißzähne, die richtige Art von Eingeweiden zum Verdauen von Fleisch und viele andere. Ein effizienter Pflanzenfresser andererseits braucht flache Mahlzähne und einen viel längeren Verdauungstrakt mit einer andersgearteten Verdauungschemie. In einem Genpool von Pflanzenfressern wäre jedes neue Gen, das seinen Besitzer mit scharfen Fleischfresserzähnen austattete, nicht sehr erfolgreich. Und zwar nicht, weil Fleischfressen allgemein eine schlechte Eigenschaft ist, sondern weil man nicht effizient Fleisch verzehren kann, wenn man nicht außerdem die richtige Art von Verdauungsapparat und all die anderen Eigenschaften besitzt, die für eine fleischfressende Lebensweise nötig sind. Gene für scharfe Fleischfresserzähne sind nicht an sich schlechte Gene. Sie sind schlechte Gene lediglich in einem Genpool, der von Genen für Pflanzenfressereigenschaften beherrscht wird.

Dies ist ein subtiler, komplizierter Gedanke. Kompliziert deshalb, weil die „Umwelt“ eines Gens überwiegend aus anderen Genen besteht, von denen jedes selbst wiederum wegen seiner Fähigkeit selektiert worden ist, mit *seiner* Umwelt von anderen Genen zusammenzuarbeiten. Zwar gibt es ein Analogon zu diesem schwierigen Gegenstand, aber es stammt nicht aus der tagtäglichen Erfahrung. Es handelt sich um die menschliche „Spieltheorie“, die wir in Kapitel 5 im Zusammenhang mit aggressiven Auseinandersetzungen zwischen einzelnen Tieren einführen werden. Ich verschiebe daher die weitere Erörterung dieses Punktes auf das Ende von Kapitel 5 und kehre zur Hauptaussage dieses Kapitels zurück. Das ist der Gedanke, daß man als die Grundeinheit der natürlichen Selektion nicht die Art, auch nicht die Population

und noch nicht einmal das Individuum betrachten sollte, sondern eine bestimmte kleine Einheit genetischen Materials, der man aus Gründen der Zweckmäßigkeit den Namen Gen gibt. Dieser Gedankengang basiert, wie schon früher dargestellt, auf der Annahme, daß Gene potentiell unsterblich sind, Körper und alle anderen höheren Einheiten dagegen vergänglich. Die Annahme beruht ihrerseits auf zwei Tatsachen: zum einen auf der Existenz der sexuellen Fortpflanzung und des Crossing-over und zum anderen auf der Sterblichkeit der Individuen. Diese Tatsachen sind unleugbar wahr. Doch das hindert uns nicht zu fragen, warum sie wahr sind. Warum praktizieren wir und die Mehrheit der anderen Überlebensmaschinen sexuelle Fortpflanzung? Warum betreiben unsere Chromosomen Crossing-over? Und warum leben wir nicht ewig?

Die Antwort auf die Frage, warum wir sterben, wenn wir alt geworden sind, ist kompliziert, und die Einzelheiten gehen über den Rahmen dieses Buches hinaus. Neben spezifischen Ursachen sind auch einige allgemeinere Gründe vorgebracht worden. Eine Theorie beispielsweise besagt, daß Altersschwäche eine Anhäufung schädlicher Kopierfehler und anderer Arten von Genschäden ist, die im Laufe des Lebens auftreten. Eine andere, von Sir Peter Medawar stammende Theorie ist ein gutes Beispiel für eine Betrachtung der Evolution im Sinne der Genselektion.<sup>4</sup> Medawar verwirft zunächst herkömmliche Argumente, wie etwa folgendes: „Der Tod alter Individuen ist ein Akt von Altruismus gegenüber dem Rest der Art, weil durch ihr Weiterleben, nachdem sie für die Fortpflanzung zu schwach geworden sind, die Welt nur sinnlos vollgestopft würde.“ Wie Medawar zeigt, ist dies ein Zirkelschluß, der gerade das voraussetzt, was zu beweisen er sich vorgenommen hat, nämlich daß alte Tiere zu schwach zur Fortpflanzung sind. Es ist darüber hinaus eine unkritische Art von Erklärung auf der Grundlage der Gruppen- oder Artselektion, wenngleich es möglich wäre, diesen Teil etwas konventioneller umzuformulieren.



Medawars eigene Theorie besitzt eine wunderschöne Logik. Wir können sie folgendermaßen rekonstruieren.

Wir haben bereits die Frage gestellt, welche Attribute alle „guten“ Gene haben müssen, und kamen zu dem Schluß, daß Eigennutz eines von ihnen ist. Eine weitere allgemeine Eigenschaft, über die erfolgreiche Gene verfügen werden, ist die Tendenz, den Tod ihrer Überlebensmaschinen zumindest bis nach der Reproduktion hinauszuschieben. Zweifellos sind einige unserer Vettern oder Großonkel im Kindesalter gestorben, aber nicht ein einziger unserer Vorfahren starb so früh. Vorfahren sterben einfach nicht jung!

Ein Gen, das den Tod seines Besitzers herbeiführt, bezeichnet man als letales Gen. Ein semiletales Gen hat einen schwächenden Einfluß, der dazu führt, daß die Wahrscheinlichkeit des Todes aus anderen Gründen zunimmt. Jedes Gen übt seinen größten Einfluß auf den Körper in einem speziellen Lebensstadium aus, und letale und semiletale Gene bilden keine Ausnahme. Die meisten Gene werden während des Fötalstadiums wirksam, andere im Kindesalter, während der Jugend, im mittleren Alter und wieder andere, wenn der Körper alt ist. (Denken wir daran, daß die Raupe und der Schmetterling, der aus ihr entsteht, genau denselben Satz von Genen besitzen.) Es liegt auf der Hand, daß die Tendenz bestehen wird, letale Gene aus dem Genpool zu beseitigen. Aber ebenso offensichtlich ist es, daß ein spät wirkendes letales Gen im Genpool stabiler sein wird als ein früh wirkendes letales Gen. Ein Gen, das in einem älteren Körper letal ist, kann im Genpool dennoch erfolgreich sein, vorausgesetzt sein letaler Effekt macht sich erst bemerkbar, nachdem der Körper Zeit gehabt hat, sich zumindest in gewissem Umfang zu reproduzieren. Beispielsweise könnte ein Gen, das in älteren Körpern Krebs hervorruft, an zahlreiche Nachkommen weitergegeben werden, weil die Individuen sich fortpflanzen würden, bevor sie Krebs bekämen. Andererseits würde ein Gen, das Krebs in jungen Körpern hervorriefe, nicht an viele Nachkommen vererbt werden, und ein Gen, das tödlichen Krebs

bei kleinen Kindern hervorriefe, würde überhaupt nicht vererbt. Nach dieser Theorie also ist der Alterstod lediglich ein Nebenprodukt der Ansammlung spät wirkender letaler und semiletaler Gene im Genpool, denen es nur deshalb gelungen ist, durch das Netz der natürlichen Auslese zu schlüpfen, weil sie spät zur Wirkung gelangen.

Medawar selbst hebt besonders den Aspekt hervor, daß die Selektion Gene begünstigen wird, welche die Wirksamkeit anderer, letaler Gene hinausschieben, und daß sie ebenso Gene fördern wird, die die Wirksamkeit guter Gene beschleunigen. Es mag sein, daß ein Großteil der Evolution aus genetisch gesteuerten Veränderungen des Zeitpunktes besteht, zu dem die Genaktivität einsetzt.

Bemerkenswert ist an dieser Theorie, daß sie nicht die Annahme voraussetzt, die Reproduktion erfolge nur in bestimmten Lebensstadien. Würden wir von der Voraussetzung ausgehen, alle Lebewesen könnten mit der gleichen Wahrscheinlichkeit in jedem beliebigen Alter Nachkommen haben, so würde Medawars Theorie bald die Akkumulation spät wirkender schädlicher Gene im Genpool voraussagen, und daraus würde sekundär die Tendenz folgen, sich im hohen Alter weniger zu reproduzieren.

Als Nebeneffekt hat diese Theorie unter anderem den Vorzug, uns zu einigen recht interessanten Spekulationen zu verleiten. Beispielsweise folgt aus ihr, daß wir, wenn wir die Lebensdauer des Menschen verlängern wollten, dies im Prinzip auf zweierlei Weise erreichen könnten. Erstens könnten wir die Fortpflanzung vor einem bestimmten Alter, nehmen wir einmal an vierzig, verbieten. Nach einigen Jahrhunderten würde die untere Altersgrenze auf fünfzig angehoben werden und so weiter. Es ist denkbar, daß die Lebensdauer des Menschen auf diese Weise auf mehrere hundert Jahre hochgetrieben werden könnte. Allerdings kann ich mir nicht vorstellen, daß irgend jemand ernsthaft eine solche Politik einführen wollte.

Zum zweiten könnten wir versuchen, Gene zu „täuschen“, sie glauben zu machen, daß sie in einem jüngeren Körper sitzen, als

es tatsächlich der Fall ist. Für die Praxis hieße dies, daß man feststellen müßte, welche Veränderungen während des Alterns in der inneren chemischen Umwelt eines Körpers stattfinden. Jede dieser Veränderungen könnte das „Signal“ sein, welches die spät wirkenden letalen Gene „einschaltet“. Durch Simulation der oberflächlichen chemischen Eigenschaften eines jungen Körpers könnte es möglich sein, das Einschalten spät wirkender schädlicher Gene zu verhindern. Das Interessante daran ist, daß die chemischen Signale des Alters als solche nicht schädlich zu sein brauchen. Nehmen wir zum Beispiel an, es ergäbe sich zufällig so, daß eine Substanz S in den Körpern alter Individuen häufiger vorhanden ist als in denen junger Individuen. S als solches könnte völlig harmlos sein, vielleicht eine Substanz in der Nahrung, die im Laufe der Zeit im Körper akkumuliert wird. Irgendein Gen jedoch, das in Gegenwart von S rein zufällig einen schädlichen Einfluß ausüben würde, ansonsten aber einen positiven Effekt hätte, würde im Genpool automatisch positiv selektiert und *wäre* somit in der Tat ein Gen „für“ das Sterben im Alter. Das Heilmittel wäre einfach, S aus dem Körper zu entfernen.

Das Revolutionäre an dieser Idee ist, daß S selbst lediglich ein „Kennzeichen“ für Alter ist. Jeder Arzt, der feststellen würde, daß eine starke Konzentration von S gewöhnlich zum Tod führt, würde sich S wahrscheinlich als eine Art Gift vorstellen und sich den Kopf zerbrechen, um einen unmittelbaren kausalen Zusammenhang zwischen S und dem körperlichen Versagen zu entdecken. Doch in unserem hypothetischen Beispiel dürfte er damit nur seine Zeit verschwenden.

Es könnte ebenfalls eine Substanz Y geben, ein „Kennzeichen“ für Jugend in dem Sinne, daß sie in jungen Körpern stärker konzentriert ist als in alten. Wiederum könnten – auf Grund anderer Eigenschaften – Gene selektiert werden, die in Gegenwart von Y positive Auswirkungen haben, aber in Abwesenheit von Y schädlich wären. Ohne zu wissen, was S oder Y ist – es könnte viele solcher Stoffe geben –, können wir einfach die allgemeine Voraus-

sage machen: Je besser man die Eigenschaften eines jungen Körpers in einem alten simulieren oder imitieren kann, so oberflächlich diese Eigenschaften auch scheinen mögen, um so länger müßte jener alte Körper leben.

Ich muß betonen, daß dies lediglich Spekulationen sind, die auf Medawars Theorie aufbauen. Wenn auch logisch gesehen an dieser Theorie etwas Wahres sein muß, so bedeutet das doch nicht, daß sie die richtige Erklärung für irgendeinen tatsächlichen Fall von Altersschwäche liefert. Für die Zwecke unserer Erörterung kommt es jedoch lediglich darauf an, daß die Genselektionstheorie der Evolution ohne Schwierigkeiten die Tatsache erklären kann, daß Individuen gewöhnlich sterben, wenn sie alt werden. Die Annahme der individuellen Sterblichkeit, auf der die Argumentation in diesem Kapitel teilweise basiert, ist im Rahmen der Theorie berechtigt.

Die andere Annahme, über die ich hinweggegangen bin, die der Existenz von geschlechtlicher Fortpflanzung und Crossing-over, ist schwerer zu rechtfertigen. Crossing-over muß nicht immer auftreten, bei männlichen Fruchtfliegen beispielsweise kommt es nicht vor. Es gibt ein Gen, das den Effekt hat, das Crossing-over auch bei weiblichen Fruchtfliegen zu unterdrücken. Würden wir eine Fliegenpopulation züchten, in der dieses Gen universal wäre, so würde das *Chromosom* in einem „Chromosomenpool“ zur grundlegenden unteilbaren Einheit der natürlichen Auslese werden. Genaugenommen würde, wenn wir unsere Definition logisch bis zum Schluß durchdenken, ein ganzes Chromosom als ein „Gen“ angesehen werden müssen.

Darüber hinaus gibt es auch Alternativen zur sexuellen Fortpflanzung. Blattlausweibchen können lebende, vaterlose weibliche Nachkommen gebären, von denen jedes die Gene der Mutter besitzt. (Nebenbei gesagt kann ein im Leib der Mutter befindlicher Embryo seinerseits einen noch kleineren Embryo in sich tragen. So kann ein Blattlausweibchen gleichzeitig eine Tochter und eine Enkelin zur Welt bringen, die beide seinen eigenen eineiigen

Zwillingen entsprechen.) Viele Pflanzen vermehren sich vegetativ, beispielsweise durch Ausläufer. In diesem Fall ziehen wir es vielleicht vor, von *Wachstum* zu sprechen statt von Reproduktion. Doch dann besteht, wenn wir darüber nachdenken, sowieso kaum ein Unterschied zwischen Wachstum und nicht-sexueller Fortpflanzung, da beide durch einfache mitotische Zellteilung erfolgen. Gelegentlich lösen sich die durch vegetative Reproduktion erzeugten Pflanzen von der Mutterpflanze ab. In anderen Fällen bleiben die verbindenden Ausläufer intakt, beispielsweise bei den Ulmen, bei denen an Ausläuferwurzeln junge Bäume entstehen, die sogenannte Wurzelbrut. Tatsächlich könnte man einen ganzen Ulmenwald als ein einzelnes Individuum betrachten.

Die Frage heißt also: Wenn Blattläuse und Ulmen sich nicht sexuell fortpflanzen, warum machen wir anderen uns dann soviel Mühe damit, unsere Gene mit denen von jemand anderem zu vermischen, bevor wir ein Baby herstellen? Das scheint doch eine merkwürdige Art des Vorgehens zu sein. Warum ist die geschlechtliche Fortpflanzung, diese bizarre Entstellung der unkomplizierten Replikation, überhaupt jemals entstanden? Wozu ist Sex gut?<sup>5</sup>

Diese Frage ist für den Evolutionstheoretiker außerordentlich schwer zu beantworten. Die meisten ernsthaften Versuche enthalten komplizierte mathematische Gedankengänge. Ich werde der Frage, offen gesagt, ausweichen und nur das folgende dazu anmerken: Die Schwierigkeiten der Theoretiker, die Entwicklung der Sexualität zu erklären, sind zumindest zum Teil darauf zurückzuführen, daß sie gewöhnlich davon ausgehen, ein Individuum versuche die Zahl seiner überlebenden Gene zu maximieren. In diesem Sinne erscheint die sexuelle Fortpflanzung paradox, da sie für ein Individuum keine „effiziente“ Methode zur Vermehrung seiner Gene ist: Jedes Kind dieses Individuums besitzt nur 50 Prozent seiner Gene, während die anderen 50 Prozent von dem Geschlechtspartner kommen. Könnte das Individuum doch nur wie eine Blattlaus Kinder in die Welt setzen, die genaue

Kopien seiner selbst wären, so würde es im Körper jedes Kindes 100 Prozent seiner Gene an die nächste Generation weitergeben! Diese scheinbare innere Widersinnigkeit hat einige Theoretiker veranlaßt, sich die Theorie der Gruppenselektion zu eigen zu machen, da auf der Ebene der Gruppe relativ leicht Vorteile der sexuellen Fortpflanzung vorstellbar sind. Wie W. F. Bodmer es prägnant ausgedrückt hat, „erleichtert [die geschlechtliche Fortpflanzung] die Anhäufung von getrennt voneinander in verschiedenen Individuen entstandenen vorteilhaften Mutationen in einem einzelnen Individuum“.

Doch die sexuelle Fortpflanzung erscheint weniger widersinnig, wenn wir dem Gedankengang dieses Buches folgen und das Individuum als eine von einem kurzlebigen Verband langlebiger Gene gebaute Überlebensmaschine behandeln. Die „Effizienz“ unter dem Blickwinkel des gesamten Individuums wird dann irrelevant. Geschlechtliche kontra ungeschlechtliche Fortpflanzung wird zu einer Eigenschaft, die der Steuerung durch ein einziges Gen unterliegt, gerade so wie blaue Augen kontra braune Augen. Ein Gen „für“ sexuelle Fortpflanzung manipuliert alle übrigen Gene zugunsten seiner eigenen selbstsüchtigen Zwecke. Das gleiche tut ein Gen für Crossing-over. Es gibt sogar Gene – mit dem Namen Mutatoren – die die Rate der Kopierfehler bei anderen Genen manipulieren. Definitionsgemäß ist ein Kopierfehler ein Nachteil für das Gen, das falsch kopiert wird. Doch wenn er einen Vorteil für das egoistische Mutatorgen bedeutet, kann der Mutator sich im gesamten Genpool ausbreiten. Ähnlich ist, wenn Crossing-over einem Gen für Crossing-over einen Vorteil bringt, dies allein eine ausreichende Erklärung für die Existenz von Crossing-over. Und wenn die geschlechtliche im Gegensatz zur ungeschlechtlichen Reproduktion einen Vorteil für ein Gen für sexuelle Reproduktion bedeutet, so ist dies allein eine ausreichende Erklärung für die Existenz von sexueller Fortpflanzung. Ob sie all den übrigen Genen des Individuums einen Vorteil bringt oder nicht, ist von verhältnismäßig geringer Relevanz. Vom Stand-

punkt des egoistischen Gens aus gesehen, ist die Sexualität am Ende gar nicht so sonderbar.

Dies kommt einem Zirkelschluß gefährlich nahe, da die Existenz der Sexualität eine Vorbedingung für die gesamte Kette von Argumenten ist, die uns veranlaßt, das Gen als die Einheit der Selektion zu betrachten. Ich denke, es wird einen Ausweg aus diesem Kreis geben, aber dieses Buch ist nicht der Platz, um die Frage weiter zu verfolgen. Sexuelle Fortpflanzung ist eine Tatsache, soviel ist sicher. Und weil es Sexualität und Crossing-over gibt, kann die kleine genetische Einheit oder das Gen unter den uns heute bekannten Einheiten als diejenige angesehen werden, die einem grundlegenden, unabhängigen Träger der Evolution am nächsten kommt.

Die sexuelle Fortpflanzung ist nicht das einzige scheinbar widersinnige Phänomen, das etwas von seiner Rätselhaftigkeit verliert, sobald wir lernen, im Sinne des eigennützigen Gens zu denken. Es zeigt sich beispielsweise, daß die DNA-Menge in den Organismen größer ist, als für deren Konstruktion unbedingt erforderlich wäre: Ein großer Teil der DNA wird niemals in Eiweiß umgesetzt. Vom Standpunkt des individuellen Organismus aus betrachtet, scheint dies widersinnig zu sein. Wenn der „Zweck“ der DNA der ist, den Bau von Körpern zu beaufsichtigen, so ist es überraschend, eine große Menge von DNA zu finden, die nichts dergleichen tut. Die Biologen zermartern sich den Kopf darüber, welche nützliche Aufgabe diese offenbar überflüssige DNA erfüllt. Vom Blickpunkt der egoistischen Gene selbst gesehen, gibt es jedoch keinen Widerspruch. Der wirkliche „Zweck“ der DNA ist es, zu überleben – nicht mehr und nicht weniger. Die überflüssige DNA erklärt man am einfachsten, wenn man annimmt, daß sie ein Parasit oder bestenfalls ein harmloser, wenn auch nutzloser Passagier ist, der sich in der von der restlichen DNA geschaffenen Überlebensmaschine mitnehmen läßt.<sup>6</sup>

Einige Leute erheben Einspruch gegen das, was sie für eine übertrieben auf das Gen ausgerichtete Auffassung von der Evolu-

tion halten. Schließlich, so argumentieren sie, ist es das ganze Individuum mit allen seinen Genen, das tatsächlich lebt oder stirbt. Ich hoffe, ich habe in diesem Kapitel deutlich gemacht, daß in diesem Punkt wirklich kein Widerspruch besteht. So wie ganze Boote Rennen gewinnen oder verlieren, so sind es in der Tat die Individuen, die leben oder sterben, und die *unmittelbare* Äußerung der natürlichen Auslese erfolgt fast immer auf der Ebene des Individuums.

Doch die langfristigen Konsequenzen des nicht-zufälligen individuellen Todes und Fortpflanzungserfolgs manifestieren sich in Form der sich ändernden Genhäufigkeiten oder Genfrequenzen im Genpool. Der Genpool spielt, mit Einschränkungen, dieselbe Rolle für die modernen Replikatoren wie die Ursuppe für die ursprünglichen. Geschlechtliche Fortpflanzung und Crossing-over bewirken, daß die Liquidität des modernen Gegenstückes der „Suppe“ erhalten bleibt. Sie sorgen dafür, daß der Genpool immer gut „durchgerührt“ wird und die Gene stückweise gemischt werden. Die Evolution ist der Vorgang, durch den einige Gene im Genpool zahlreicher und andere seltener werden. Wir sollten es uns zur Gewohnheit machen, uns jedesmal, wenn wir die Entwicklung eines Merkmals (beispielsweise des uneigennütigen Verhaltens) zu erklären versuchen, einfach zu fragen: „Welche Auswirkung wird dieses Merkmal auf die Häufigkeit der Gene im Genpool haben?“ Zuweilen wird die Gensprache ein wenig ermüdend, und wir werden um der Kürze und Klarheit willen zu bildhaften Vergleichen übergehen. Aber wir werden immer ein skeptisches Auge auf unsere Bilder haben, um sicherzugehen, daß sie sich wenn nötig wieder in die Gensprache zurückübersetzen lassen.

Was das Gen betrifft, so ist der Genpool lediglich die neue Art von „Suppe“, in der es sein Leben verbringt. Der einzige Unterschied ist, daß es heutzutage sein Leben gestaltet, indem es mit aufeinanderfolgenden Gruppen von Gefährten aus dem Genpool beim Bau einer sterblichen Überlebensmaschine nach der anderen



zusammenarbeitet. Im nächsten Kapitel wenden wir uns den Überlebensmaschinen selbst zu und untersuchen, in welchem Sinn man sagen kann, daß ihr Verhalten von Genen gesteuert wird.

## 4. Die Genmaschine

Die Überlebensmaschinen begannen als passive Gefäße für die Gene, wobei sie diese mit kaum mehr versorgten als mit Wänden zum Schutz vor der chemischen Kriegsführung ihrer Rivalen und vor den Gefahren zufälligen Molekülbeschusses. Zu Beginn „ernährten“ sie sich von organischen Molekülen, die in der Suppe unbegrenzt verfügbar waren. Dieses leichte Leben nahm ein Ende, als die organische Nahrung in der Suppe, die unter dem energetischen Einfluß jahrhundertelanger Sonneneinstrahlung allmählich entstanden war, gänzlich aufgebraucht war. Eine Hauptgruppe der Überlebensmaschinen, heute als Pflanzen bezeichnet, begann die Energie des Sonnenlichtes unmittelbar dazu zu verwenden, in eigener Regie aus einfachen Molekülen komplexere Verbindungen aufzubauen. Damit vollzog diese Gruppe die Synthesevorgänge, die im Urmeer abgelaufen waren, mit sehr viel größerer Geschwindigkeit nach. Ein anderer Zweig, heute unter dem Namen Tiere bekannt, „entdeckte“, wie er die chemische Arbeit der Pflanzen für sich nutzen konnte, indem er entweder die Pflanzen selbst oder andere Tiere verzehrte. Beide großen Gruppen von Überlebensmaschinen entwickelten immer kunstvollere Tricks, um in ihren verschiedenen Lebensweisen eine größere Effizienz zu erzielen, und ständig wurden neue Lebensweisen erschlossen. Es bildeten sich Unterzweige heraus, von denen sich jeder in einer eigenen, spezialisierten Art der Lebensführung auszeichnete: im Meer, auf dem Erdboden, in der Luft, unter der Erde, auf Bäumen und in anderen Körpern. Diese Verzweigung war der Ursprung der ungeheuren Vielfalt von Pflanzen und Tieren, die uns heute so beeindruckt.

Sowohl Tiere als auch Pflanzen entwickelten sich zu vielzelligen Lebewesen, wobei jede Zelle vollständige Kopien aller Gene zugeteilt bekam. Wir wissen nicht, wann, warum und wie viele Male unabhängig voneinander dies geschehen ist. Einige Leute benutzen das Bild einer Kolonie und beschreiben einen Körper als eine Zellkolonie. Ich persönlich ziehe es vor, mir den Körper als eine Kolonie von *Genen* vorzustellen und die Zelle als eine zweckmäßige Arbeitseinheit für die chemische Industrie der Gene.

Mögen die Körper auch Kolonien von Genen sein, in ihrem Verhalten haben sie unleugbar eine eigene Individualität erworben. Ein Tier bewegt sich als ein koordiniertes Ganzes, als eine Einheit. Subjektiv empfinde ich mich als Einheit, nicht als Kolonie. Das ist zu erwarten. Die Selektion hat Gene begünstigt, die mit anderen zusammenarbeiten. In der Auseinandersetzung um knappe Ressourcen, im schonungslosen Kampf darum, andere Überlebensmaschinen zu fressen und zu verhindern, selbst gefressen zu werden, muß es eine Belohnung für die zentrale Koordination innerhalb des gemeinschaftlichen Körpers gegeben haben, nicht für Anarchie. Heutzutage ist die verwickelte, sich wechselseitig beeinflussende gemeinsame Evolution von Genen so weit fortgeschritten, daß die gemeinschaftliche Natur einer individuellen Überlebensmaschine nicht mehr zu erkennen ist. In der Tat erkennen viele Biologen sie nicht und werden mir nicht zustimmen.

Zum Glück für die – wie Journalisten es nennen würden – „Glaubwürdigkeit“ des übrigen Buches ist diese Meinungsverschiedenheit weitgehend eine theoretische Angelegenheit. So wie es nicht zweckmäßig ist, über Quanten und Elementarteilchen zu reden, wenn wir die Funktionsweise eines Autos erörtern, ist es häufig ermüdend und unnötig, beständig die Gene heranzuziehen, wenn wir das Verhalten von Überlebensmaschinen diskutieren. In der Praxis ist es gewöhnlich zweckmäßig, den einzelnen Körper annäherungsweise als ein Subjekt zu betrachten, das die Zahl aller seiner Gene in zukünftigen Generationen zu vergrößern

„sucht“. Ich werde mich einer zweckmäßigen Sprache bedienen. Solange nicht besonders vermerkt, bedeutet „selbstloses Verhalten“ und „selbstsüchtiges Verhalten“ dasjenige Verhalten, das ein Tierkörper einem anderen gegenüber an den Tag legt.

Dieses Kapitel handelt vom *Verhalten* – von der Kunst der raschen Bewegung, die sich hauptsächlich der tierische Zweig der Überlebensmaschinen zunutze gemacht hat. Die Tiere sind zu aktiven, draufgängerischen Genvehikeln geworden: zu Genmaschinen. Das charakteristische Merkmal des Verhaltens in dem Sinne, wie die Biologen den Ausdruck verwenden, ist seine Schnelligkeit. Auch Pflanzen bewegen sich, aber sehr langsam. In Zeitrafferfilmen sehen Kletterpflanzen wie emsige Tiere aus. Doch ein Großteil der Pflanzenbewegung ist in Wirklichkeit irreversibles Wachstum. Die Tiere dagegen haben Methoden entwickelt, mit denen sie sich mehrere hunderttausendmal schneller bewegen. Darüber hinaus sind ihre Bewegungen reversibel und unbegrenzt wiederholbar.

Die Vorrichtung, welche die Tiere entwickelt haben, um rasche Bewegung zu erzielen, ist der Muskel. Muskeln sind Maschinen, die – wie die Dampfmaschine und der Verbrennungsmotor – in chemischem Kraftstoff gespeicherte Energie verwenden, um mechanische Bewegung zu erzeugen. Der Unterschied ist, daß die unmittelbare mechanische Kraft eines Muskels in Form von Spannung erzeugt wird und nicht in Form von Gasdruck wie bei den Dampfmaschinen und Verbrennungsmotoren. Doch Muskeln sind den Maschinen insofern ähnlich, als sie ihre Kraft häufig auf Seile und Hebel mit Gelenken ausüben. Die Hebel in uns sind unter dem Namen Knochen bekannt, die Seile heißen Sehnen, und die Gelenke bleiben Gelenke. Man weiß einiges über die molekulare Arbeitsweise der Muskeln, doch viel interessanter finde ich die Frage, wie die Muskelkontraktionen *zeitlich abgestimmt* werden.

Vielleicht hat der Leser schon einmal eine etwas kompliziertere, von Menschenhand gemachte Maschine gesehen, eine Strick- oder Nähmaschine, einen Webstuhl, eine automatische

Flaschenabfüllanlage oder eine Heupresse. Die Antriebskraft kommt von irgendwoher, nehmen wir einmal an, von einem Elektromotor oder einem Traktor. Sehr viel verblüffender aber ist die verwickelte zeitliche Abstimmung der Einzelvorgänge. Ventile öffnen und schließen sich in der richtigen Reihenfolge, Stahlfinger knüpfen geschickt einen Knoten um einen Heuballen, und dann schießt genau im richtigen Augenblick ein Messer heraus und schneidet die Schnur ab. Bei vielen Maschinen des Menschen wird die zeitliche Koordinierung durch den Nocken, eine glänzende Erfindung, erreicht. Dieser übersetzt eine Drehbewegung mit Hilfe einer exzentrischen oder besonders geformten Scheibe in ein komplexes rhythmisches Tätigkeitsmuster. Das Prinzip der Spieldose ist ähnlich. Andere Maschinen, beispielsweise die Dampforgel und das Pianola, verwenden Papierrollen oder Karten mit in einer bestimmten Anordnung gestanzten Löchern. In jüngerer Zeit besteht ein Trend, solche einfachen mechanischen Synchronisatoren durch elektronische zu ersetzen. Die Digitalrechenautomaten sind ein Beispiel großer und vielseitiger elektronischer Anlagen, die zur Erzeugung komplexer, zeitlich koordinierter Bewegungsmuster benutzt werden können. Der wesentliche Bestandteil einer modernen elektronischen Maschine, beispielsweise eines Computers, ist der Halbleiter, zu dessen bekanntesten Formen der Transistor gehört.

Die Überlebensmaschinen scheinen den Nocken und die Lochkarte völlig übersprungen zu haben. Die Einrichtung, die sie zum Koordinieren ihrer Bewegungen benutzen, hat mehr mit dem Elektronenrechner gemein, obwohl ihre grundlegende Arbeitsweise völlig anders ist. Die Grundeinheit der biologischen Computer, die Nervenzelle oder das Neuron, hat in ihrer inneren Funktionsweise wirklich keinerlei Ähnlichkeit mit einem Transistor. Zwar scheint der Code, über den die Neuronen untereinander in Verbindung stehen, ein wenig den Impulscodes der digitalen Computer zu ähneln, doch das einzelne Neuron ist eine sehr viel anspruchsvollere datenverarbeitende Einheit als der Transistor.

Statt über lediglich drei Anschlüsse zu anderen Komponenten kann ein einzelnes Neuron über Zehntausende solcher Anschlüsse verfügen. Das Neuron ist langsamer als der Transistor, dafür ist seine Miniaturisierung – ein Trend, der in den letzten zwei Jahrzehnten in der elektronischen Industrie vorherrschend war – sehr viel weiter fortgeschritten. Dies zeigt sich an der Tatsache, daß das menschliche Gehirn etwa zehn Milliarden Neuronen enthält, während man lediglich ein paar hundert Transistoren in einen Schädel hineinpacken könnte.

Die Pflanzen brauchen keine Nervenzellen, denn sie bekommen alles, was sie zum Leben brauchen, ohne sich zu bewegen, aber die große Mehrheit der Tiergruppen besitzt Neuronen. Die Nervenzelle kann zu Beginn der tierischen Evolution „entdeckt“ und von allen Gruppen ererbt worden sein, vielleicht wurde sie aber auch mehrere Male unabhängig voneinander neu erfunden.

Neuronen sind im wesentlichen einfach Zellen, mit einem Kern und Chromosomen wie andere Zellen. Ihre Zellwände sind jedoch zu langen, dünnen, drahtähnlichen Fortsätzen ausgezogen. Häufig besitzt ein Neuron einen besonders langen „Draht“, der Axon genannt wird. Obwohl der Durchmesser eines Axons mikroskopisch klein ist, kann seine Länge ein paar Meter betragen: Es gibt einzelne Axone, die über die ganze Länge eines Giraffenhalses laufen. Die Axone sind gewöhnlich zu dicken, aus zahlreichen Fasern bestehenden Kabeln gebündelt, die Nerven genannt werden. Diese führen von einem Teil des Körpers zu einem anderen und befördern Nachrichten, ähnlich wie Telefonfernleitungen. Andere Neurone besitzen kurze Axone und sind zu großen Komplexen von Nervengewebe zusammengeballt, die als Ganglien oder, wenn sie sehr groß sind, als Gehirn bezeichnet werden. Das Gehirn läßt sich in seiner Funktion mit einem Computer vergleichen.<sup>1</sup> Beide Maschinentypen erzeugen nach der Analyse komplexer Inputmuster und dem Abruf gespeicherter Informationen komplizierte Outputmuster.

Zum Erfolg einer Überlebensmaschine trägt das Gehirn hauptsächlich dadurch bei, daß es die Kontraktion von Muskeln steuert und koordiniert. Dazu benötigt es Kabel, die zu den Muskeln führen; man bezeichnet diese Kabel als motorische Nerven. Ein wirksamer Schutz der Gene ist allerdings nur möglich, wenn der Zeitpunkt der Muskelkontraktionen auf irgendeine Weise auf den zeitlichen Ablauf von Ereignissen in der Außenwelt abgestimmt ist. Es ist wichtig, daß die Kiefermuskeln nur dann angespannt werden, wenn die Kiefer etwas enthalten, das sich zu beißen lohnt, und daß sich die Beinmuskeln nur dann kontrahieren, um Laufbewegungen durchzuführen, wenn etwas da ist, zu dem man hin- oder vor dem man weglaufen muß. Aus diesem Grunde hat die natürliche Auslese die Evolution von Tieren begünstigt, die mit Sinnesorganen ausgestattet sind, das heißt mit Einrichtungen, die den Ablauf physischer Ereignisse in der Außenwelt in den Impulscode der Neuronen übersetzen. Das Gehirn ist mit den Sinnesorganen – Augen, Ohren, Geschmacksknospen und so weiter – durch Kabel verbunden, die man als sensorische Nerven bezeichnet. Die Sinnessysteme vollbringen erstaunliche Leistungen, denn in der Mustererkennung sind sie den besten und kostspieligsten von Menschenhand geschaffenen Maschinen weit überlegen. Wäre dies anders, so wären alle Stenotypistinnen überflüssig; sie würden verdrängt durch Maschinen, die Sprache verstehen, oder solche, die Handschriften lesen können. Menschliche Schreibkräfte werden jedoch noch viele Jahrzehnte gebraucht werden.

Es mag einmal eine Zeit gegeben haben, in der die Sinnesorgane mehr oder weniger direkt mit den Muskeln in Verbindung standen; tatsächlich sind Seeanemonen noch heute nicht weit von diesem Zustand entfernt, da er für ihre Lebensweise geeignet ist. Doch um komplexere und weniger direkte Beziehungen zwischen dem zeitlichen Ablauf von Ereignissen in der Außenwelt und dem von Muskelkontraktionen zu erhalten, war so etwas wie ein Gehirn als Vermittler notwendig. Einen bemerkenswerten Schritt vorwärts stellt die evolutionäre „Erfindung“ des Gedächtnisses

dar. Durch diese Einrichtung kann die zeitliche Koordinierung von Muskelkontraktionen nicht nur von Ereignissen in der unmittelbaren Vergangenheit, sondern ebenso von länger zurückliegenden Vorgängen beeinflußt werden. Das Gedächtnis oder der Speicher ist auch beim elektronischen Digitalrechner von entscheidender Bedeutung. Der Speicher eines Computers ist zuverlässiger als das Gehirn des Menschen, aber er hat eine geringere Kapazität, und seine Techniken der Informationswiedergewinnung sind weit weniger differenziert.

Eines der auffallendsten Merkmale des Verhaltens von Überlebensmaschinen ist seine augenscheinliche Zielstrebigkeit. Damit meine ich nicht nur, daß es bestens darauf ausgerichtet zu sein scheint, den Genen des Tieres beim Überleben zu helfen – was es natürlich ist. Ich meine eine noch stärkere Ähnlichkeit mit zielbewußtem menschlichem Verhalten. Wenn wir ein Tier beobachten, wie es Nahrung, einen Geschlechtspartner oder ein verlorengesangenes Junges „sucht“, so können wir kaum umhin, ihm einige der subjektiven Gefühle zuzuschreiben, die wir an uns selbst erfahren, wenn wir etwas suchen. Dazu gehört vielleicht das „Verlangen“ nach einem Objekt, ein „geistiges Bild“ des ersehnten Gegenstands, ein „Ziel“ oder eine „Absicht“. Jeder von uns weiß auf Grund von Beobachtungen, die er an sich selbst gemacht hat, daß diese Zielstrebigkeit zumindest in einer der modernen Überlebensmaschinen diejenige Eigenschaft hervorgebracht hat, die wir Bewußtsein nennen. Ich bin nicht Philosoph genug, um zu erörtern, was das bedeutet. Aber glücklicherweise spielt dies für unsere Zwecke im Moment keine Rolle, denn es ist nicht schwer, von Maschinen zu reden, die sich so verhalten, *als ob* sie von einer Absicht getrieben wären, und dabei die Frage, ob sie sich tatsächlich bewußt verhalten, offenzulassen. Diese Maschinen sind im Grunde genommen sehr einfach, und die Prinzipien unbewußten zielstrebigigen Verhaltens gehören zu den Grundkenntnissen des Ingenieurwesens. Ein klassisches Beispiel ist der Wattsche Dampfregler.



Das Grundprinzip, mit dem wir es zu tun haben, wird als negative Rückkoppelung bezeichnet, von der es mehrere Formen gibt. Im allgemeinen geschieht folgendes: Die „Zweckmaschine“, also das Objekt, das sich so verhält, als verfolge es einen bewußten Zweck, ist mit einer Art Meßeinrichtung ausgestattet, die den Unterschied zwischen dem gegenwärtigen und dem erwünschten Zustand mißt. Diese Einrichtung ist so konstruiert, daß die Maschine um so härter arbeitet, je größer die Differenz der Werte ist. Auf diese Weise tendiert die Maschine automatisch dazu, die Differenz zu verkleinern – daher der Name *negative* Rückkoppelung –, und sie kann tatsächlich zur Ruhe kommen, wenn der „gewünschte“ Zustand erreicht ist. Der Wattsche Fliehkraftregler besteht aus einem Paar Kugeln, die von einer Dampfmaschine herumgewirbelt werden. Jede Kugel sitzt am Ende eines gelenkig befestigten Armes. Je schneller die Kugeln herumfliegen, um so stärker zieht die Zentrifugalkraft den Arm in eine horizontale Lage, wobei der Widerstand der Schwerkraft überwunden werden muß. Die Arme sind derart mit dem die Maschine speisenden Dampfventil verbunden, daß der Dampf abgestellt wird, wenn die Arme sich der horizontalen Lage nähern. Wenn die Maschine also zu schnell läuft, wird der Dampfstrom gedrosselt, und sie läuft langsamer. Wird sie zu langsam, so führt das Ventil der Maschine automatisch mehr Dampf zu, und sie beschleunigt von neuem. Bei derartigen Zweckmaschinen findet man häufig ein Pendeln um den Sollwert, entweder auf Grund von Übersteuerungen oder weil Zeitverzögerungen eintreten. Es gehört zum Handwerk der Ingenieure, ergänzende Einrichtungen einzubauen, damit dieses Oszillieren vermindert wird.

Der „erwünschte“ Zustand des Fliehkraftreglers ist eine bestimmte Rotationsgeschwindigkeit. Es liegt auf der Hand, daß die Maschine diese nicht bewußt wünscht. Man definiert als „Ziel“ der Maschine lediglich jenen Zustand, zu dem sie zurückzukehren tendiert. Die modernen „Zweckmaschinen“ verwenden Weiterentwicklungen solcher Grundprinzipien wie der negativen Rück-

koppelung, um sehr viel komplexeres, „lebensechtes“ Verhalten zu erzielen. Ferngelenkte Flugkörper beispielsweise erwecken den Anschein, aktiv nach ihrem Ziel zu suchen, und wenn sie es in Reichweite haben, scheinen sie es zu verfolgen, indem sie jeder seiner ausweichenden Drehungen und Wendungen Rechnung tragen und sie gelegentlich sogar „voraussagen“ oder „vorwegnehmen“. Es lohnt sich nicht, genauer zu untersuchen, wie dies im einzelnen geschieht. Es hat mit negativen Rückkoppelungen der verschiedensten Art, mit „Vorwärtsverstärkung“ und anderen Prinzipien zu tun, die für die Ingenieure kein Geheimnis darstellen und von denen man heute weiß, daß sie bei den Aktivitäten lebender Organismen in umfassender Weise beteiligt sind. Es ist keineswegs nötig, irgend etwas zu postulieren, das auch nur entfernt dem Bewußtsein nahekommt, selbst wenn ein Laie, der das anscheinend überlegte und zielbewußte Verhalten eines Flugkörpers beobachtet, kaum glauben kann, daß dieser nicht unmittelbar von einem Piloten gesteuert wird.

Es ist ein weitverbreitetes Mißverständnis, daß eine Maschine – beispielsweise ein ferngelenkter Flugkörper – deshalb, weil sie ursprünglich von denkenden Menschen entworfen und gebaut wurde, auch tatsächlich direkt von einem Menschen gesteuert werden muß. Eine andere Variante dieses Trugschlusses ist die, daß „Computer nicht wirklich Schach spielen, weil sie nur das tun können, was der Operator ihnen sagt“. Es ist wichtig, daß wir verstehen, warum dies falsch ist, um zu begreifen, in welchem Sinne man von der „Steuerung“ des Verhaltens durch die Gene sprechen kann. Computerschach ist ein gutes Beispiel, um dies zu erläutern, daher werde ich kurz darauf eingehen.

Computer spielen nicht so gut Schach wie menschliche Großmeister, aber sie haben das Niveau eines guten Amateurs erreicht. Genaugenommen sollte man sagen, daß die *Programme* das Niveau eines guten Amateurs erreicht haben, denn ein Schachprogramm macht nicht viel Aufhebens darum, welchen Computer es benutzt, um seine Fähigkeiten zu zeigen. Welches ist nun also die

Rolle des Programmierers? Zunächst einmal manipuliert er den Computer zweifellos nicht in jedem Augenblick wie ein Puppenspieler, der die Fäden einer Marionette zieht. Das wäre einfach Schwindel. Er schreibt vielmehr das Programm, gibt es dem Computer ein, und dann ist dieser sich selbst überlassen: Es gibt keine weiteren Eingriffe seitens des Menschen außer denen des Gegners, der seine Züge eintippt. Sieht der Programmierer vielleicht alle möglichen Schachpositionen voraus und versieht den Computer mit einer langen Liste guter Züge, für jeden möglicherweise eintretenden Fall einen? Ganz bestimmt nicht, denn die Zahl der möglichen Situationen beim Schach ist derart groß, daß die Welt aufhören würde zu existieren, bevor die Liste fertig wäre. Aus dem gleichen Grund kann der Computer unmöglich so programmiert werden, daß er alle denkbaren Züge und alle möglichen Gegenzüge „im Kopf“ ausprobieren kann, bis er eine Gewinnstrategie findet. Beim Schach sind mehr unterschiedliche Partien möglich, als es in unserer Galaxie Atome gibt. Soviel zu den naheliegenden Vorgehensweisen, die keine Lösungen für das Problem sind, einen Computer für das Schachspiel zu programmieren. Es ist in der Tat ein außerordentlich schwieriges Problem, und es ist kaum überraschend, daß die besten Programme immer noch nicht den Status eines Schachgroßmeisters erreicht haben.

Die tatsächliche Rolle des Programmierers ähnelt eher der eines Vaters, der seinem Sohn das Schachspielen beibringt. Er erklärt dem Computer die wesentlichen Züge des Spiels, nicht einzeln für jede Ausgangsposition, sondern in Form sparsamer ausgedrückter Regeln. Er sagt nicht wortwörtlich in normaler Sprache: „Die Läufer bewegen sich diagonal“, sondern etwas mathematisch Gleichbedeutendes, etwa: „Die neuen Koordinaten des Läufers ergeben sich aus den alten Koordinaten unter Addition derselben, jedoch nicht zwangsläufig mit demselben Vorzeichen versehenen Konstanten zu der alten x- wie auch der alten y-Koordinate.“ Allerdings drückt er es kürzer aus. Dann programmiert er vielleicht einige „Ratschläge“, die in der gleichen mathematischen oder lo-

gischen Sprache formuliert sind und in menschlicher Ausdrucksweise etwa Hinweisen entsprechen würden wie „Laß deinen König nicht ungeschützt“ oder nützlichen Kniffen wie dem gleichzeitigen Angriff mit zwei Springern. Die Einzelheiten sind faszinierend, sie würden uns jedoch zu weit vom Thema abbringen. Der wichtige Punkt ist folgender: Sobald der Computer tatsächlich spielt, ist er sich selbst überlassen und kann keinerlei Hilfe von seinem Meister erwarten. Der Programmierer kann nicht mehr tun, als den Computer auf die bestmögliche Weise *vorher* mit einem Programm zu versorgen, bei dem Listen mit spezifischen Kenntnissen und Ratschläge bezüglich Strategie und Taktik gut gegeneinander abgewogen sind.

Auch die Gene steuern das Verhalten ihrer Überlebensmaschinen nicht unmittelbar mit den Fingern an der Marionettenschnur, sondern mittelbar wie der Programmierer des Computers. Sie können nicht mehr tun, als die Überlebensmaschine gut auszustatten; dann ist sie sich selbst überlassen, und die Gene in ihr können sich lediglich passiv verhalten. Warum sind sie derart passiv? Warum reißen sie nicht die Zügel an sich und übernehmen das Kommando über jeden einzelnen Augenblick? Die Antwort darauf ist, daß sie dies aus Gründen der Zeitverzögerung nicht können. Das läßt sich am besten an einer anderen Analogie zeigen, die wir der Sciencefiction entnehmen. Das Buch *A for Andromeda* von Fred Hoyle und John Elliot ist eine aufregende Geschichte, und auch ihm liegen wie allen guten Zukunftsromanen einige interessante wissenschaftliche Fragen zugrunde. Seltsamerweise wird, so scheint es, die wichtigste dieser Fragen in dem Buch nicht ausdrücklich erwähnt. Sie wird vielmehr der Vorstellungskraft des Lesers überlassen. Ich hoffe, die Autoren nehmen es mir nicht übel, wenn ich diesem Punkt hier etwas weiter nachgehe.

Im Sternbild Andromeda, 200 Lichtjahre entfernt, gibt es eine Zivilisation.<sup>2</sup> Sie will ihre Kultur auf ferne Welten ausdehnen. Wie soll sie dies am besten tun? Direkt hinzureisen ist ausgeschlossen. Die Lichtgeschwindigkeit setzt der Schnelligkeit, mit

der man von einem Ort im Universum zu einem anderen gelangen kann, eine theoretische Obergrenze, und mechanische Erwägungen erzwingen eine sehr viel niedrigere praktische Grenze. Abgesehen davon gibt es vielleicht gar nicht so viele Welten, die lohnende Ziele sind, und wie soll man wissen, in welche Richtung man fahren muß? Funk ist ein besseres Mittel, um sich mit dem Rest des Universums zu verständigen, da man eine sehr große Zahl von Welten erreichen kann, wenn man genügend Energie besitzt, um seine Signale in alle Richtungen auszusenden, statt sie in eine einzige Richtung abzustrahlen (die Zahl wächst im Quadrat der Entfernung, die das Signal zurücklegt). Radiowellen breiten sich mit Lichtgeschwindigkeit aus, das Signal braucht also 200 Jahre, um von Andromeda zur Erde zu gelangen. Die Schwierigkeit mit Entfernungen dieser Art ist, daß man niemals eine Unterhaltung führen kann. Selbst wenn man von der Tatsache absieht, daß die nacheinander von der Erde ausgesandten Botschaften von Menschen kommen würden, die jeweils durch zwölf Generationen voneinander getrennt wären: Der Versuch, sich über derartige Entfernungen hinweg zu unterhalten, wäre schlicht und einfach nutzlos.

Dieses Problem wird sich uns bald ernsthaft stellen: Radiowellen brauchen ungefähr vier Minuten, um die Entfernung zwischen der Erde und dem Mars zurückzulegen. Zweifellos werden die Raumfahrer es sich abgewöhnen müssen, sich in kurzen abwechselnden Sätzen miteinander zu verständigen, und statt dessen lange Selbstgespräche oder Monologe verwenden müssen, die eher Briefen ähneln als Unterhaltungen. Nehmen wir ein weiteres Beispiel: Roger Payne hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Meeresakustik bestimmte Eigenschaften besitzt, aus denen folgt, daß der außerordentlich laute „Gesang“ des Buckelwals theoretisch um die ganze Welt herum zu hören sein müßte, vorausgesetzt die Wale schwimmen in einer bestimmten Tiefe. Man weiß nicht, ob sie sich tatsächlich über sehr große Entfernungen hinweg untereinander verständigen, doch wenn sie es tun, müßten sie sich in

ziemlich genau derselben mißlichen Lage befinden wie ein Astronaut auf dem Mars. Entsprechend der Geschwindigkeit, mit der sich der Schall im Wasser fortpflanzt, würde es ungefähr zwei Stunden dauern, bis der Gesang den Atlantik durchquert hat und eine Antwort zurückkommt. Ich schlage dies als Erklärung für die Tatsache vor, daß manche Wale volle acht Minuten lang ein Selbstgespräch führen, ohne sich zu wiederholen. Dann kehren sie zum Anfang des Gesangs zurück und wiederholen ihn von Anfang bis Ende, viele Male hintereinander, wobei jeder Zyklus ungefähr acht Minuten dauert.

Die Bewohner von Andromeda in unserem Roman taten genau das gleiche. Da es keinen Sinn hatte, auf eine Antwort zu warten, stellten sie alles, was sie sagen wollten, zu einer ungeheuer langen Botschaft zusammen und sandten diese im Abstand von mehreren Monaten immer wieder in den Raum hinaus. Ihre Botschaft unterschied sich jedoch sehr von der der Wale. Sie bestand aus verschlüsselten Anweisungen für den Bau und das Programmieren eines riesigen Computers. Natürlich waren die Anweisungen in keiner menschlichen Sprache geschrieben, aber fast jeder Code läßt sich entschlüsseln, vor allem wenn seine Erfinder die Absicht hatten, ihn leicht entschlüsselbar zu machen. Die Botschaft wurde vom Jodrell-Bank-Radioteleskop aufgefangen und schließlich entschlüsselt, der Computer wurde gebaut und das Programm ausgeführt. Das Resultat wäre für die Menschheit beinahe verhängnisvoll gewesen, denn die Absichten der Bewohner von Andromeda waren nicht durchweg altruistischer Natur, und der Computer befand sich bereits auf dem besten Wege, zum Diktator der Welt zu werden, als ihm der Held schließlich mit einer Axt den Garaus machte.

Die aus unserem Blickwinkel interessante Frage lautet: In welchem Sinne kann man behaupten, die Bewohner von Andromeda hätten die Ereignisse auf der Erde manipuliert? Sie besaßen keine unmittelbare Kontrolle über das, was der Computer in jedem Augenblick tat; sie konnten in der Tat nicht einmal wissen, daß er ge-

baut worden war, da die Information 200 Jahre gebraucht hätte, um wieder zu ihnen zurückzugelangen. Die Entscheidungen und Handlungen des Computers waren gänzlich seine eigene Angelegenheit. Er konnte sich nicht einmal wegen allgemeiner taktischer Instruktionen an seine Meister wenden. Alle seine Anweisungen mußten wegen der unüberwindlichen Schranke von 200 Jahren im voraus eingebaut werden. Im Prinzip muß er ungefähr so wie ein Schachcomputer programmiert worden sein, allerdings mit einer größeren Flexibilität und Kapazität zur Aufnahme lokaler Informationen. Das Programm mußte ja so konzipiert sein, daß es nicht nur auf der Erde funktionieren würde, sondern auf jeder beliebigen technisch fortgeschrittenen Welt, auf jeder aus einer Reihe von Welten, deren nähere Gegebenheiten die Bewohner von Andromeda nicht kennen konnten.

So wie die Bewohner von Andromeda einen Computer auf der Erde brauchten, der die tagtäglichen Entscheidungen für sie traf, müssen unsere Gene ein Gehirn bauen. Aber die Gene sind nicht nur die Bewohner von Andromeda, die die verschlüsselten Anweisungen aussandten, sie sind zugleich auch die Anweisungen selbst. Der Grund, aus dem sie unsere Marionettenschnüre nicht direkt bewegen können, ist derselbe: Zeitverzögerung. Die Gene arbeiten mittels Steuerung der Eiweißsynthese. Das ist eine wirkungsvolle Methode, die Welt zu beeinflussen – aber auch eine langsame. Monate geduldigen Ziehens an den Eiweiß“schnüren“ sind notwendig, ehe ein Embryo entsteht. Am Verhalten dagegen ist das entscheidend Wichtige, daß es schnell ist. Es spielt sich in einer zeitlichen Größenordnung nicht von Monaten, sondern von Sekunden und Bruchteilen von Sekunden ab. Etwas geschieht auf der Welt: Plötzlich taucht in der Luft eine Eule auf, ein Rascheln im hohen Gras verrät die Beute, in Tausendstelsekunden treten Nervensysteme in Aktion, Muskeln reagieren, und jemandes Leben ist gerettet – oder verloren. Gene haben keine solchen Reaktionszeiten. Wie die Bewohner von Andromeda können sie lediglich *im voraus* ihr Bestes tun, indem sie sich einen schnell

handelnden Computer bauen und ihn im vorhinein mit Regeln und „Ratschlägen“ programmieren, damit er es mit so vielen eventuellen Situationen aufnehmen kann, wie sie nur „voraussehen“ können. Doch wie das Schachspiel bietet auch das Leben zu viele verschiedene Möglichkeiten, als daß sie alle vorausgesehen werden könnten. Wie der Schachprogrammierer müssen auch die Gene ihre Überlebensmaschinen nicht in spezifischen Fragen, sondern in den allgemeinen Strategien und Listen des Metiers Leben „unterweisen“.<sup>3</sup>

Wie J. Z. Young dargelegt hat, haben die Gene eine Aufgabe zu erfüllen, die einer Prophezeiung gleichkommt. Wenn sich ein Embryo einer Überlebensmaschine im Bau befindet, liegen die Gefahren und Probleme seines Lebens in der Zukunft. Wer kann vorhersagen, welche Fleischfresser hinter welchen Büschen kauern und auf ihn warten werden oder welche schnellfüßige Beute seinen Weg pfeilschnell kreuzen wird? Kein Prophet unter den Menschen und auch kein Gen. Dennoch lassen sich einige allgemeine Voraussagen machen. Eisbärgene können ohne großes Risiko voraussagen, daß die Zukunft ihrer ungeborenen Überlebensmaschine kalt sein wird. Sie prophezeien dies nicht gedanklich, sie denken überhaupt nicht: Sie installieren einfach ein dichtes Haarkleid, denn das haben sie bei allen vorangehenden Körpern auch gemacht, und genau deswegen gibt es sie im Genpool noch. Sie sagen außerdem voraus, daß der Boden schneebedeckt sein wird, und ihre Vorhersage drückt sich in Gestalt eines weißen und daher gut tarnenden Haarkleides aus. Würde sich das Klima der Arktis so rasch ändern, daß das Bärenbaby in eine tropische Wüste hineingeboren würde, so wären die Voraussagen der Gene falsch, und sie müßten dafür büßen: Der junge Bär würde sterben und sie mit ihm.

Voraussagen sind in einer komplexen Welt eine unsichere Angelegenheit. Jede Entscheidung, die eine Überlebensmaschine trifft, ist ein Wagnis, und Aufgabe der Gene ist es, das Gehirn im voraus so zu programmieren, daß es im Durchschnitt Entschei-



dungen trifft, die sich auszahlen. Die in der Spielbank Evolution gültige Währung ist das Überleben, genauer das Überleben der Gene, doch für viele Zwecke ist das Überleben des Individuums eine vernünftige Annäherung. Geht ein Tier zum Wasserloch hinunter, um zu trinken, so vergrößert es das Risiko, von Räubern gefressen zu werden, die davon leben, daß sie in der Nähe von Wasserlöchern auf Beute lauern. Geht das Tier nicht zum Wasserloch, so wird es schließlich verdursten. Für was auch immer es sich entscheidet, überall lauern Gefahren, und es muß diejenige Entscheidung treffen, welche die langfristigen Überlebenschancen seiner Gene maximiert. Vielleicht ist die beste Taktik die, das Trinken so weit hinauszuschieben, bis es sehr durstig ist, dann hinzugehen und so viel zu trinken, daß es für geraume Zeit reicht. Auf diese Weise vermindert sich die Zahl der einzelnen Besuche des Wasserloches, andererseits muß es, wenn es dann endlich trinkt, lange Zeit den Kopf unten halten. Alternativ dazu liegt die beste Chance unseres Tieres vielleicht darin, daß es wenig und häufig trinkt, indem es am Wasserloch vorbeiläuft und dabei kleine Schlucke Wasser nimmt. Welches die beste Strategie in diesem Glücksspiel ist, hängt von einer ganzen Reihe komplizierter Dinge ab, nicht zuletzt von den Jagdgewohnheiten der Räuber, welche sich ihrerseits so entwickelt haben, daß sie von deren Standpunkt aus so effizient wie möglich sind. Auf irgendeine Weise muß ein Abwägen der Chancen stattfinden. Aber selbstverständlich brauchen wir uns nicht vorzustellen, daß die Tiere ihre Berechnungen bewußt anstellen. Wir brauchen lediglich anzunehmen, daß Individuen, deren Gene ein Gehirn so bauen, daß es gewöhnlich die richtige Entscheidung trifft, als unmittelbare Folge dessen mit größerer Wahrscheinlichkeit überleben, und daß somit eben jene Gene weitervererbt werden.

Wir können den Vergleich mit dem Glücksspiel noch ein wenig weiterführen. Ein Spieler muß drei wichtige Größen bedenken: Einsatz, Chancen und Gewinn. Wenn der Gewinn sehr hoch ist, wird der Spieler bereit sein, einen hohen Einsatz zu wagen. Ein

Spieler, der sein gesamtes Hab und Gut auf ein einziges Spiel setzt, strebt einen hohen Gewinn an. Er kann auch auf einen großen Verlust zusteuern; im Durchschnitt jedoch ergeht es den Spielern, die hohe Einsätze wagen, nicht besser und nicht schlechter als denen, die mit niedrigeren Einsätzen um niedrigere Gewinne spielen. Ein ähnlicher Vergleich läßt sich zwischen wagemutigen und vorsichtigen Kapitalanlegern an der Wertpapierbörse ziehen. In gewisser Weise ist die Börse eine bessere Analogie als ein Kasino, weil das Kasino absichtlich zugunsten der Bank beeinflusst ist (was genaugenommen bedeutet, daß Spieler mit hohen Einsätzen im Durchschnitt ärmer nach Hause gehen als Spieler, die niedrigere Einsätze machen, und Spieler, die mit kleinen Einsätzen spielen, ärmer als jene, die überhaupt nicht spielen. Der Grund dafür hat jedoch mit unserer Erörterung nichts zu tun). Von diesem Fall abgesehen, erscheinen sowohl Spiele mit hohem als auch mit niedrigem Einsatz vernünftig. Gibt es Spieler unter den Tieren, die mit hohem Einsatz spielen, und andere, die ein vorsichtigeres Spiel bevorzugen? In Kapitel 9 werden wir sehen, daß man sich häufig die Männchen als Spieler mit hohem Einsatz und hohem Risiko und die Weibchen als vorsichtige Kapitalanleger vorstellen kann, insbesondere bei polygamen Arten, bei denen die Männchen um die Weibchen konkurrieren. Zoologen, die dieses Buch lesen, werden Arten kennen, welche sich als Spieler mit hohem Einsatz und hohem Risiko beschreiben lassen, und andere Arten, die ein vorsichtigeres Spiel spielen. Kehren wir nun zu dem Thema zurück, auf welche Weise die Gene „Voraussagen“ über die Zukunft machen.

Die Gene können das Problem, in ziemlich unvorhersehbaren Umwelten Voraussagen machen zu müssen, unter anderem dadurch lösen, daß sie eine gewisse Lernfähigkeit einbauen. Dabei nimmt das Programm vielleicht die Form folgender Instruktionen an die Überlebensmaschine an: „Hier ist eine Liste von Dingen, die als lohnend definiert sind: süßer Geschmack im Mund, Orgasmus, milde Temperaturen, lächelndes Kind. Und hier ist eine Liste

von unangenehmen Dingen: verschiedene Arten von Schmerz, Übelkeit, leerer Magen, schreiendes Kind. Wenn du zufällig etwas tust, was eines der unangenehmen Dinge nach sich zieht, so tu es nicht wieder; andererseits wiederhole alles, was eines der angenehmen Dinge zur Folge hat.“ Der Vorteil dieser Art des Programmierens liegt darin, daß die Anzahl der detaillierten Vorschriften, die in das Originalprogramm eingebaut werden müssen, beträchtlich verringert wird. Darüber hinaus ist ein solches Programm in der Lage, Änderungen in der Umwelt gerecht zu werden, die nicht im einzelnen hätten vorausgesagt werden können. Andererseits müssen trotzdem noch bestimmte Voraussagen gemacht werden. In unserem Beispiel sagen die Gene voraus, daß süßer Geschmack im Mund und Orgasmus „gut“ sind in dem Sinne, daß Zuckeresen und Kopulieren für das Überleben der Gene wahrscheinlich von Vorteil sind. Die Möglichkeit, daß ein Individuum Saccharin verzehrt oder masturbiert, ist in diesem Beispiel nicht vorausgesehen, und ebensowenig vorausgesehen sind die Gefahren des übermäßigen Zuckergenusses in unserer Umwelt, wo Zucker in unnatürlicher Menge vorhanden ist.

Lernstrategien sind bereits bei einigen Computer-Schachprogrammen verwandt worden. Diese Programme werden im Verlauf ihrer Spiele gegen menschliche Gegner oder andere Computer tatsächlich besser. Sie sind zwar mit einem Repertoire an Regeln und Taktiken ausgestattet, doch ist in ihrem Entscheidungsablauf eine schwache Zufallsfunktion eingebaut. Sie protokollieren vergangene Entscheidungen und erhöhen bei jedem Spiel, das sie gewinnen, geringfügig die Gewichtung der Taktik, die dem Sieg vorausging, so daß beim nächsten Mal eine geringfügig größere Wahrscheinlichkeit besteht, daß sie dieselbe Taktik noch einmal wählen.

Eine der interessantesten Methoden der Zukunftsvoraussage ist die Simulation. Wenn ein General wissen will, ob ein bestimmter militärischer Plan besser ist als andere Pläne, hat er es mit einem Voraussageproblem zu tun. Das Wetter, die Moral seiner Truppen

und die möglichen Gegenmaßnahmen des Feindes stellen unbekannte Größen dar. Um herauszufinden, ob der Plan gut ist, kann er ihn einfach ausprobieren, aber es ist nicht empfehlenswert, diesen Test auf alle vorläufigen Pläne anzuwenden, die er sich ausgedacht hat, und sei es auch nur deshalb, weil das Kontingent an jungen Männern, die „für ihr Land“ zu sterben bereit sind, erschöpfbar und das Kontingent an möglichen Plänen sehr groß ist. Es ist besser, die verschiedenen Pläne mit Blindläufen statt in tödlichem Ernst auszuprobieren. Dies kann in Form von Übungen in natürlicher Größe geschehen, bei denen „Nordland“ mit Übungsmunition gegen „Südland“ kämpft, aber selbst dies kostet Zeit und Material. Kriegsspiele lassen sich auf weniger verschwenderische Weise spielen, wenn man Zinnsoldaten und kleine Spielzeugpanzer auf einer großen Karte herumschiebt.

In letzter Zeit haben die Computer weitgehend die Aufgaben der Simulation übernommen, nicht nur in der Militärstrategie, sondern auch in allen sonstigen Bereichen, in denen eine Zukunftsprognose nötig ist, wie der Ökonomie, Ökologie, Soziologie und vielen anderen. Die Methode ist folgende: Man errichtet im Computer ein Modell eines bestimmten Aspekts der Welt. Das heißt natürlich nicht, daß, wenn man den Deckel abschraubt, eine Miniaturausgabe des simulierten Gegenstands zum Vorschein kommt. Im schachspielenden Computer gibt es im Innern der Speicherbänke kein „geistiges Bild“, das als ein Schachbrett mit Springern und Bauern zu erkennen wäre. Das Schachbrett und die jeweilige Spielsituation sind vielmehr durch Listen elektronisch codierter Zahlen dargestellt. Für uns ist eine Landkarte ein verkleinertes, auf zwei Dimensionen komprimiertes Modell eines Teiles der Welt. In einem Computer bestünde eine Landkarte wahrscheinlich eher aus einer Liste von Städten und anderen Orten, jeweils mit zwei Zahlen kombiniert – Breiten- und Längengrad. Aber es kommt nicht darauf an, in welcher Form der Computer tatsächlich sein Modell von der Welt im Kopf hat, solange diese Form es ihm erlaubt, an dem Modell zu arbeiten, es zu ma-

nipulieren, Experimente mit ihm zu machen und den Menschen, die ihn bedienen, darüber zu berichten, und zwar in einer für sie verständlichen Ausdrucksweise. Durch die Technik der Simulation können Modellschlachten gewonnen oder verloren werden, simulierte Verkehrsflugzeuge fliegen oder abstürzen, wirtschaftspolitische Maßnahmen zu Wohlstand oder Ruin führen. In jedem dieser Fälle spielt sich der ganze Vorgang im Computer in einem winzigen Bruchteil der Zeit ab, die er im wirklichen Leben benötigen würde. Natürlich gibt es gute und schlechte Modelle der Welt, und selbst die guten sind nur Näherungen. Keine noch so große Zahl von Simulationen kann genau voraussagen, was in der Realität geschehen wird, aber dennoch ist eine gute Simulation dem blinden Hin- und Herprobieren bei weitem vorzuziehen. Man könnte die Simulation als „stellvertretendes Versuchs- und Irrtumsverhalten“ bezeichnen, ein Terminus, der leider schon seit langem von der „Rattenpsychologie“ mit Beschlag belegt wird.

Wenn das Simulieren eine derart gute Idee ist, dürfen wir erwarten, daß die Überlebensmaschinen als erste darauf gekommen sind. Schließlich erfanden sie auch viele andere Ingenieurtechniken des Menschen, lange bevor wir die Szene betraten: die fokussierende Linse und den Parabolreflektor, die Frequenzanalyse von Schallwellen, die Servosteuerung, das Sonar, die Zwischenspeicherung hereinkommender Information und zahllose andere mit langen Namen, deren Einzelheiten hier nicht von Bedeutung sind. Und die Simulation? Nun, wenn wir selbst eine schwierige Entscheidung zu treffen haben, die unbekannte zukünftige Größen einschließt, so betreiben wir tatsächlich eine Art Simulation. Wir *stellen uns vor*, was geschähe, wenn wir entsprechend dieser oder jener Alternative handeln würden. Wir errichten in unserem Geist ein Modell, nicht von der ganzen Welt, sondern von der begrenzten Gruppe von Dingen, von denen wir meinen, daß sie relevant sein können. Wir sehen sie mit unserem inneren Auge vielleicht lebhaft vor uns, oder wir sehen und manipulieren stilisierte Abstraktionen von ihnen. In beiden Fällen ist es unwahrscheinlich,

daß irgendwo in unserem Gehirn ein tatsächliches räumliches Modell der Ereignisse angelegt ist, die wir uns vorstellen. Doch wie beim Computer sind die Einzelheiten darüber, wie unser Gehirn sein Modell der Welt erstellt, weniger wichtig als die Tatsache, daß es in der Lage ist, dieses Modell zur Voraussage möglicher Ereignisse zu verwenden. Überlebensmaschinen, die fähig sind, die Zukunft zu simulieren, sind anderen Überlebensmaschinen, die nur durch konkretes Herumprobieren lernen können, einen Schritt voraus. Das Problem beim konkreten Probieren ist nämlich, daß es Zeit und Energie kostet. Das Problem beim konkreten Irrtum ist, daß er häufig tödlich ist. Simulation ist sowohl sicherer als auch schneller.

Die Evolution der Fähigkeit zur Simulation scheint im subjektiven Bewußtsein ihren Höhepunkt erreicht zu haben. Warum dies geschehen sein mag, stellt für mich das unergründlichste Rätsel dar, dem sich die moderne Biologie gegenüberstellt. Es gibt keinerlei Grund zu der Annahme, elektronische Rechenmaschinen seien sich dessen bewußt, daß sie simulieren, wir müssen allerdings zugeben, daß sich dies in Zukunft ändern könnte. Vielleicht entsteht Bewußtsein dann, wenn das Gehirn die Welt so vollständig simuliert, daß diese Simulation ein Modell ihrer selbst enthalten muß.<sup>4</sup> Es liegt auf der Hand, daß Glieder und Körper einer Überlebensmaschine einen wichtigen Teil der simulierten Welt dieser Überlebensmaschine darstellen müssen; vermutlich ließe sich aus einem ähnlich gearteten Grund die Simulation selbst als Teil der zu simulierenden Welt ansehen. Ein anderer Ausdruck dafür wäre vielleicht in der Tat „Sich-seiner-selbst-bewußt-sein“, aber ich glaube nicht, daß dies eine völlig befriedigende Erklärung für die Evolution des Bewußtseins darstellt, und dies nur zum Teil deshalb, weil es eine unendliche Regression in sich schließt – wenn es ein Modell vom Modell gibt, warum dann nicht ein Modell vom Modell des Modells ...?

Welches auch immer die philosophischen Probleme sein mögen, die das Bewußtsein aufwirft, für unsere Betrachtungen ist die

Vorstellung zweckdienlich, es sei der Höhepunkt eines evolutionären Trends zur Emanzipation der Überlebensmaschinen als der ausführenden Entscheidungsträger von ihren heimlichen Gebieten, den Genen. Das Gehirn ist nicht nur für das tagtägliche Abwickeln der Angelegenheiten der Überlebensmaschine verantwortlich, es hat darüber hinaus die Fähigkeit erworben, die Zukunft vorauszusagen und entsprechend zu handeln. Es verleiht der Überlebensmaschine sogar die Macht, gegen das Diktat der Gene zu rebellieren, beispielsweise indem sie sich weigert, so viele Kinder zu haben, wie sie könnte. Doch in dieser Beziehung ist der Mensch ein sehr spezieller Fall, wie wir noch sehen werden.

Was hat das alles mit Altruismus und Egoismus zu tun? Ich versuche den Gedanken zu konstruieren, daß das tierische Verhalten, ob selbstlos oder eigennützig, nur mittelbar der – dennoch sehr machtvollen – Kontrolle der Gene unterliegt. Dadurch, daß die Gene diktieren, auf welche Weise die Überlebensmaschinen und ihre Nervensysteme gebaut werden, üben sie die entscheidende Macht über das Verhalten aus. Aber die von einem Augenblick zum anderen zu treffenden Entscheidungen über das, was als nächstes zu tun ist, trifft das Nervensystem. Die Gene entscheiden im wesentlichen über die Taktik, die der Körper anzuwenden hat, das Gehirn ist das ausführende Organ. Doch in dem Maße, wie das Gehirn einen immer höheren Entwicklungsstand erreichte, übernahm es einen ständig größeren Teil der eigentlich taktischen Entscheidungen, wobei es Kunstgriffe wie Lernen und Simulation anwandte. Der logische Abschluß dieses Trends, der bisher noch bei keiner Art erreicht worden ist, wäre der, daß die Gene der Überlebensmaschine lediglich eine einzige umfassende taktische Anweisung geben: Tu das, was auch immer es sein mag, von dem du meinst, daß es für unseren Fortbestand am besten ist.

Vergleiche zwischen Computern und Menschen, die Entscheidungen treffen, sind schön und gut, aber wir müssen auf den Boden der Realität zurückkehren und uns daran erinnern, daß die

Evolution in Wirklichkeit Schritt für Schritt durch die unterschiedliche Überlebensrate von Genen im Genpool stattfindet. Damit sich ein Verhaltensmuster – ob altruistisch oder eigennützig – entwickelt, ist es daher erforderlich, daß ein Gen „für“ dieses Verhalten im Genpool erfolgreicher ist als ein rivalisierendes Gen oder Allel „für“ irgendein anderes Verhalten. Mit dem Ausdruck „Gen für altruistisches Verhalten“ ist jedes Gen gemeint, das die Entwicklung des Nervensystems so beeinflußt, daß es sich mit größerer Wahrscheinlichkeit selbstlos verhält.<sup>5</sup> Gibt es irgendwelche experimentellen Beweise für die genetische Erbllichkeit altruistischen Verhaltens? Nein, aber das ist kaum verwunderlich, da die Genetik des Verhaltens bisher wenig erforscht worden ist. Der Leser möge mir erlauben, statt dessen von der Untersuchung eines Verhaltensmusters zu berichten, das zwar zufällig nicht augenscheinlich selbstlos, aber komplex genug ist, um interessant zu sein. Wir benutzen es als Modell dafür, wie altruistisches Verhalten vererbt werden könnte.

Honigbienen leiden unter einer ansteckenden Krankheit, die Brutfäule genannt wird. Sie befällt die Larven in ihren Zellen. Von den zahmen Rassen, die die Imker verwenden, sind einige mehr durch Brutfäule gefährdet als andere, und es hat sich herausgestellt, daß der Unterschied zwischen den Völkern zumindest in einigen Fällen ein Verhaltensunterschied ist. Es gibt die sogenannten hygienischen Völker, die Epidemien rasch stoppen, indem sie die infizierten Larven lokalisieren, aus ihren Zellen zerren und aus dem Stock werfen. Die anfälligen Völker sind anfällig, weil sie diesen hygienischen Kindesmord nicht praktizieren. Das tatsächlich für diese Gesundheitspflege erforderliche Verhalten ist recht kompliziert: Die Arbeiterinnen müssen die Zellen aller kranken Larven lokalisieren, den Wachverschluss von der Zelle entfernen, die Larve herausziehen, sie durch den Eingang des Bienenstockes zerren und auf den Müllplatz werfen.

Die Durchführung genetischer Experimente mit Bienen ist aus verschiedenen Gründen eine ziemlich komplizierte Angelegen-



heit. Die Arbeiterinnen selbst reproduzieren sich gewöhnlich nicht, man muß daher die Königin eines Volkes mit einer Drohne (einem Männchen) eines anderen Volkes kreuzen und das Verhalten der Tochtergeneration von Arbeiterinnen beobachten. Genau das hat W. C. Rothenbuhler getan. Er stellte fest, daß alle hybriden Tochterstöcke in der ersten Generation keine Gesundheitspflege betrieben. Das Verhalten ihres hygienischen Elternteils schien verlorengegangen zu sein, obwohl die hygienischen Gene – wie sich später zeigen sollte – immer noch vorhanden waren: Sie waren rezessiv wie bei den Menschen die Gene für blaue Augen. Als Rothenbuhler die Hybriden in der ersten Generation mit einem reinerbigen hygienischen Volk „rückkreuzte“ (wobei er natürlich wieder Königinnen und Drohnen benutzte), erhielt er ein höchst eindrucksvolles Ergebnis: Die Tochterstöcke zerfielen in drei Gruppen. Eine dieser Gruppen zeigte perfektes hygienisches Verhalten, die zweite zeigte überhaupt kein hygienisches Verhalten, und die dritte hielt sich zwischen beiden. Diese letztere Gruppe entfernte zwar den Wachsdeckel der Waben, sie ging aber nicht so weit, die Larven hinauszuerwerfen. Rothenbuhler argwöhnte, daß es zwei getrennte Gene geben müsse, eins für das Aufdecken der Zellen und eins für das Hinauswerfen. Die gewöhnlichen hygienischen Völker besitzen beide Gene, anfällige Völker statt dessen die Allele – das heißt die Rivalen – der beiden Gene. Die Mischlinge, die nur teilweise hygienisches Verhalten an den Tag legten, besaßen vermutlich nur das Gen für Aufdecken (in doppelter Ausfertigung), nicht aber das für Hinauswerfen. Rothenbuhler vermutete, daß seine Versuchsgruppe anscheinend völlig unhygienischer Bienen eine Untergruppe verbarg, die das Gen für Hinauswerfen besaß, es aber nicht realisieren konnte, da ihr das Gen für Aufdecken fehlte. Er bewies dies auf höchst elegante Weise, indem er selbst die Deckel entfernte. Tatsächlich zeigte die Hälfte der scheinbar unhygienischen Bienen daraufhin völlig normales Verhalten in bezug auf das Hinauswerfen.<sup>6</sup>

Dieser Bericht veranschaulicht eine Reihe wichtiger Punkte, die im vorigen Kapitel zur Sprache kamen. Er zeigt, daß es völlig berechtigt sein kann, von einem „Gen für ein Verhalten x“ zu sprechen, selbst wenn wir nicht die geringste Ahnung haben, welche chemische Kette embryonaler Ursachen nun tatsächlich vom Gen zum Verhalten führt. Es könnte sich sogar herausstellen, daß die Kette der Ursachen das Lernen einschließt. Es wäre beispielsweise möglich, daß das Aufdeck-Gen seine Wirkung erzielt, indem es die Bienen mit einer Vorliebe für infiziertes Wachs ausstattet. Das heißt, daß sie den Genuß der Wachshauben, die die Opfer der Krankheit zudecken, als angenehm empfinden und ihn daher zu wiederholen suchen. Selbst wenn das Gen auf eine solche Weise funktioniert, ist es immer noch ein echtes Gen „für das Aufdecken“, vorausgesetzt, daß unter sonst gleichen Bedingungen Bienen, die das Gen besitzen, schließlich die Deckel entfernen, während Bienen, die das Gen nicht besitzen, dies nicht tun.

Zweitens veranschaulicht der Bericht die Tatsache, daß Gene in ihren Auswirkungen auf das Verhalten der gemeinschaftlichen Überlebensmaschine „zusammenarbeiten“. Das Hinauswerf-Gen ist sinnlos, solange es nicht von dem Aufdeck-Gen begleitet ist, und umgekehrt. Zugleich aber zeigen die genetischen Experimente ebenso klar, daß sich die beiden Gene auf ihrer Reise durch die Generationen im Prinzip durchaus trennen lassen. Soweit es ihre nützliche Tätigkeit betrifft, können wir sie uns als eine zusammenarbeitende Einheit vorstellen; als replizierende Gene sind sie jedoch zwei freie und unabhängige Subjekte.

Für die Zwecke unserer Erörterung wird es notwendig sein, über Gene „für“ das Erledigen aller möglichen unwahrscheinlichen Dinge zu spekulieren. Wenn ich beispielsweise von einem hypothetischen Gen „für das Erretten von Gefährten vor dem Ertrinken“ spreche und der Leser eine solche Vorstellung unglaublich findet, so möge er sich an die hygienischen Bienen erinnern. Er rufe sich ins Gedächtnis, daß wir nicht vom Gen als der einzigen vorangehenden Ursache all der komplexen Muskelkontraktio-

nen, Sinnesempfindungen und sogar bewußten Entscheidungen sprechen, die ins Spiel kommen, wenn ein Individuum ein anderes vor dem Ertrinken rettet. Wir machen keine Aussage über die Frage, ob Lernen, Erfahrung oder Umwelteinflüsse in die Entwicklung des Verhaltens eingehen. Der Leser braucht lediglich einzuräumen, daß unter sonst gleichen Bedingungen und in Anwesenheit zahlreicher anderer wichtiger Gene und Umweltfaktoren ein einzelnes Gen dafür verantwortlich sein kann, daß ein Körper mit größerer Wahrscheinlichkeit einen anderen vor dem Ertrinken rettet, als er das unter dem Einfluß seines Allels tun würde. Der Unterschied zwischen den beiden Genen mag sich im Grunde als eine geringfügige Verschiedenheit bei einer einfachen quantitativen Variablen herausstellen. Die Einzelheiten des embryonalen Entwicklungsvorgangs, so interessant sie auch sein mögen, sind für evolutionäre Überlegungen nicht relevant. Konrad Lorenz hat diese Ansicht überzeugend dargelegt.

Die Gene sind Meisterprogrammierer, und sie programmieren um ihr Leben. Sie werden danach beurteilt, wie erfolgreich ihre Programme all den Gefahren, die das Leben ihren Überlebensmaschinen entgegensetzt, gewachsen sind; und das Urteil fällt der unbarmherzige Richter des Überlebensgerichts. Wir werden später noch darauf zu sprechen kommen, auf welche Weise das Überleben der Gene durch scheinbar altruistisches Verhalten gefördert werden kann. Doch die eindeutig dringlichsten Aufgaben einer Überlebensmaschine und des Gehirns, das die Entscheidungen für sie trifft, sind individuelles Überleben und individuelle Fortpflanzung. Alle Gene in der „Kolonie“ wären sich über diese Prioritäten einig. Tiere machen sich daher beträchtliche Mühe damit, Nahrung zu suchen und zu erlegen, zu verhindern, daß sie selbst erlegt und gefressen werden, Krankheiten und Unfälle zu vermeiden, sich vor ungünstigen Witterungsbedingungen zu schützen, Angehörige des anderen Geschlechts zu finden und zur Paarung zu bewegen sowie ihren Kindern Vorteile weiterzugeben, die denen ähneln, welcher sie sich selbst erfreuen. Ich führe dazu keine

Beispiele an – wenn der Leser ein Beispiel sucht, so möge er nur das nächste freilebende Tier, das er sieht, sorgfältig beobachten. Eine besondere Art von Verhalten möchte ich allerdings erwähnen, weil wir uns ihm noch einmal zuwenden müssen, wenn wir auf Altruismus und Egoismus zu sprechen kommen. Dies ist das Verhalten, das man im weiteren Sinne als *Kommunikation* oder *Verständigung* bezeichnen kann.<sup>7</sup>

Man kann sagen, daß eine Überlebensmaschine sich mit einer anderen verständigt hat, wenn sie deren Verhalten oder den Zustand ihres Nervensystems beeinflußt. Das ist zwar eine Definition, die ich nicht gern für lange Zeit zu verteidigen hätte, aber für unsere gegenwärtigen Zwecke reicht sie. Mit Einfluß meine ich einen unmittelbaren, ursächlichen Einfluß. Beispiele für Verständigung gibt es viele: den Gesang der Vögel, Frösche und Grillen, das Schwanzwedeln und Sträuben der Nacken- und Rückenhaare bei Hunden, das „Grinsen“ der Schimpansen, Gestik und Sprache der Menschen. Eine Vielzahl von Dingen, die Überlebensmaschinen tun, verbessern das Wohlergehen ihrer Gene indirekt dadurch, daß sie das Verhalten anderer Überlebensmaschinen beeinflussen. Die Tiere machen sich beträchtliche Mühe, diese Verständigung wirkungsvoll zu gestalten. Der Gesang der Vögel bezaubert eine Menschengeneration nach der anderen. Ich habe bereits den sogar noch kunstvolleren und geheimnisvolleren Gesang des Buckelwals erwähnt, mit seiner gewaltigen Reichweite und einem Frequenzspektrum, das vom Infraschallknurren bis hin zum Ultraschallpfeifen reicht und damit über das Hörvermögen des Menschen hinausgeht. Maulwurfsgrillen verstärken ihren Gesang zu Stentorlautstärke, indem sie in einem Erdloch singen, das sie sorgfältig in Form eines doppelt exponentiellen Schalltrichters oder Megaphons graben. Bienen tanzen im dunklen Stock, um andere Bienen genau über Richtung und Entfernung von Nahrung zu informieren – eine Glanzleistung der Verständigung, die nur von der menschlichen Sprache übertroffen wird.

Nach der traditionellen Darstellung der Ethologen entstehen Verständigungssignale in der Evolution zum Vorteil sowohl des Senders als auch des Empfängers. Beispielsweise beeinflussen Hühnerküken das Verhalten ihrer Mütter, indem sie hohe durchdringende Piepslaute ausstoßen, wenn sie sich verlaufen haben oder frieren. Dies ruft gewöhnlich sofort die Mutter herbei, die das Küken dann zur übrigen Brut zurückführt. Von diesem Verhalten könnte man sagen, daß es sich zum gegenseitigen Vorteil entwickelt hat in dem Sinne, daß die natürliche Auslese Küken begünstigt hat, die piepsen, wenn sie sich verlaufen haben, und Mütter, die in der richtigen Weise auf das Piepsen reagieren.

Wenn wir wollen (es ist nicht wirklich nötig), können wir Signale wie den Piepslaut so auffassen, als ob sie eine Bedeutung hätten oder eine Information trügen, in diesem Fall beispielsweise: „Ich habe mich verlaufen.“ Von dem im ersten Kapitel erwähnten Alarmruf kleiner Vögel könnte man sagen, er übermittle die Information: „Da ist ein Falke.“ Individuen, die diese Information aufnehmen und entsprechend handeln, werden begünstigt. Man kann diese Information daher als wahr bezeichnen. Vermitteln Tiere aber jemals eine falsche Information – lügen Tiere mitunter?

Die Vorstellung, daß ein Tier lügt, kann zu Mißverständnissen führen. Ich muß daher vorab versuchen, dies zu verhindern. Ich erinnere mich, daß ich einmal einen Vortrag von Beatrice und Allen Gardner über ihre berühmte „sprechende“ Schimpansin Washoe hörte. (Washoe benutzt die amerikanische Zeichensprache für Taubstumme, und ihre Leistungen sind für Sprachforscher von großem potentielltem Interesse.) Unter den Zuhörern waren einige Philosophen, die sich in der dem Vortrag folgenden Diskussion viel Gedanken über die Frage machten, ob Washoe lügen könne. Ich vermutete, daß die Gardners meinten, es gäbe interessantere Fragen zu besprechen, und ich war derselben Meinung. In diesem Buch benutze ich Worte wie „täuschen“ und „lügen“ in einem sehr viel direkteren Sinne als jene Philosophen. Sie beschäftigten sich damit, ob bei Washoe eine bewußte Täuschungsabsicht möglich

war. Ich dagegen spreche einfach von einer Wirkung, die funktional der Täuschung entspricht. Würde ein Vogel das Da-ist-ein-Falke-Signal benutzen, wenn kein Falke in der Nähe ist, und dadurch seine Gefährten verscheuchen, so daß er ihre Nahrung für sich hätte, so könnten wir sagen, er habe gelogen. Wir würden damit nicht meinen, daß er sich absichtlich und bewußt vorgenommen hatte zu betrügen. Wir wollen lediglich sagen, daß der Lügner sich auf Kosten der anderen Vögel Nahrung verschaffte, und die anderen Vögel flogen deshalb weg, weil sie auf den Ruf des Lügners in einer Weise reagierten, wie dies angebracht ist, wenn tatsächlich ein Falke in der Nähe ist.

Viele genießbare Insekten wie die Schmetterlinge im vorigen Kapitel schützen sich dadurch, daß sie das Aussehen anderer, widerlich schmeckender oder stechender Insekten nachahmen. Wir selbst lassen uns häufig täuschen und halten gelb-schwarz gestreifte Schwebfliegen für Wespen. Einige Fliegen, die Bienen nachahmen, sind bei ihrer Täuschung sogar noch perfekter. Auch Räuber lügen. Anglerfische warten geduldig am Meeresgrund, wobei sie sich kaum vom Hintergrund unterscheiden. Der einzige auffällige Teil ist ein sich windendes wurmartiges Stück Fleisch am Ende einer langen „Angelrute“, die vom Kopf absteht. Kommt ein kleiner Beutefisch in die Nähe, so läßt der Angler seinen wurmartigen Köder vor ihm herumtanzen und lockt ihn hinunter in die Gegend, wo sein eigenes Maul verborgen ist. Plötzlich öffnet er die Kiefer, und der kleine Fisch wird eingesaugt und verspeist. Der Angler lügt und nutzt dabei die Gewohnheit des kleinen Fisches aus, sich wurmähnlichen, sich windenden Objekten zu nähern. Er sagt: „Hier ist ein Wurm“, und jeder kleine Fisch, der die Lüge „glaubt“, wird rasch verspeist.

Es gibt Überlebensmaschinen, die die sexuellen Wünsche anderer Überlebensmaschinen ausnutzen. Die Blüten der Hummelorchideen verleiten durch ihre starke Ähnlichkeit mit Hummelweibchen männliche Hummeln zu Kopulationsversuchen. Was die Orchidee bei dieser Täuschung zu gewinnen hat, ist die Bestäu-

bung, denn eine Hummel, die sich von zwei Orchideen täuschen läßt, trägt als Nebeneffekt Pollen von einer zur anderen. Glühwürmchen (die eigentlich Käfer sind) locken ihre Männchen an, indem sie Lichtblitze aussenden. Jede Art hat ihr eigenes spezifisches Punkt-Strich-Leuchtmuster, das Verwechslungen unter den Arten und daraus resultierende schädliche Hybridisierungen verhindert. So wie die Seeleute nach den Leuchtmustern bestimmter Leuchttürme Ausschau halten, suchen Leuchtkäfer die codierten Leuchtmuster ihrer eigenen Art. Die Weibchen der Gattung *Photuris* haben „entdeckt“, daß sie die Männchen der Gattung *Photinus* anlocken können, wenn sie den Leuchtcode der *Photinus*-Weibchen imitieren. Das tun sie, und wenn ein *Photinus*-Männchen sich von der Lüge täuschen läßt und näherkommt, wird es von dem *Photuris*-Weibchen sofort gefressen. Ein Vergleich mit den Sirenen und der Loreley drängt sich auf, die Bewohner von Cornwall werden jedoch eher an die Strandräuber vergangener Zeiten denken, die Schiffe mit Laternen auf die Felsen lockten und dann die aus den Wracks herausgeschleuderten Ladungen plünderten.

Bei jedem sich entwickelnden Kommunikationssystem besteht die Gefahr, daß einige es für ihre eigenen Zwecke ausnutzen. Da wir mit der Auffassung aufgewachsen sind, die Evolution diene dem „Wohle der Art“, gehen wir selbstverständlich davon aus, daß Lügner und Getäuschte jeweils verschiedenen Arten angehören: Räuber, Beute, Parasiten und so weiter. Wir müssen jedoch immer dann mit Lügen und Täuschung sowie selbstsüchtigem Ausnutzen der Verständigung rechnen, wenn die Interessen der Gene verschiedener Individuen nicht übereinstimmen. Dies gilt auch unter Individuen derselben Art. Wie wir sehen werden, müssen wir sogar erwarten, daß Kinder ihre Eltern täuschen, Ehemänner ihre Frauen betrügen und Brüder sich belügen.

Selbst die Überzeugung, daß die Verständigungssignale der Tiere sich zunächst zum wechselseitigen Nutzen entwickeln und später von böswilligen Individuen ausgenutzt werden, ist zu ein-

fach. Es ist ohne weiteres möglich, daß jegliche Verständigung unter Tieren von Anfang an ein Element der Täuschung enthält, da jede Interaktion zumindest einen gewissen Interessenkonflikt beinhaltet. Im nächsten Kapitel kommt eine eindrucksvolle Betrachtungsweise der Interessenkonflikte aus dem Blickwinkel der Evolution zur Sprache.



## 5. Aggression: Die egoistische Maschine und die Stabilität

In diesem Kapitel geht es hauptsächlich um das oft mißverstandene Thema Aggression. Wir werden das Individuum weiterhin als eine eigennützige Maschine auffassen, die programmiert ist, alles zu tun, was für ihre Gene als Gesamtheit von Vorteil ist. Dies ist eine zweckmäßige Betrachtungsweise. Am Ende des Kapitels kehren wir zum Blickwinkel der einzelnen Gene zurück.

Für eine Überlebensmaschine stellt eine andere Überlebensmaschine (die nicht ihr eigenes Kind oder ein enger Verwandter ist) einen Teil ihrer Umwelt dar, wie ein Felsen oder ein Fluß oder ein Brocken Nahrung. Sie ist etwas, das ihr in den Weg gerät, oder etwas, das ausgebeutet werden kann. Von einem Felsen oder einem Fluß unterscheidet sie sich in einem wichtigen Aspekt: Sie neigt dazu, zurückzuschlagen. Auch sie ist nämlich eine Maschine, die ihre unsterblichen Gene für die Zukunft verwaltet und vor nichts zurückschreckt, um deren Fortbestand zu sichern. Die natürliche Auslese begünstigt Gene, die ihre Überlebensmaschinen so steuern, daß sie den besten Nutzen aus ihrer Umwelt ziehen. Dies schließt die bestmögliche Nutzung anderer Überlebensmaschinen ein, ob diese nun der eigenen oder einer fremden Art angehören.

Es gibt Fälle, in denen Überlebensmaschinen relativ wenig auf das Leben anderer Überlebensmaschinen einzuwirken scheinen. Maulwurf und Amsel beispielsweise fressen sich nicht gegenseitig, paaren sich nicht miteinander und konkurrieren nicht um den gleichen Lebensraum. Doch selbst dann dürfen wir sie nicht als völlig isoliert voneinander betrachten. Vielleicht besteht zwischen ihnen doch irgendeine Konkurrenz, etwa um Regenwürmer. Das heißt nicht, daß wir jemals sehen werden, wie ein Maulwurf und

eine Amsel ein Tauziehen um einen Regenwurm veranstalten; tatsächlich bekommt eine Amsel vielleicht niemals in ihrem Leben einen Maulwurf zu Gesicht. Doch wenn man die Population der Maulwürfe auslöschen würde, hätte dies vielleicht gravierende Folgen für die Amseln, wenn ich auch im Moment keinerlei Vermutung darüber anstellen könnte, wie dies im einzelnen aussehen würde oder welche gewundenen Wege der Einfluß nehmen würde.

Überlebensmaschinen, die verschiedenen Arten angehören, beeinflussen einander auf vielerlei Weise. Sie können Räuber sein oder Beute, Parasiten oder Wirte, Konkurrenten um irgendeine knappe Ressource. Sie können auf spezielle Art ausgenutzt werden wie beispielsweise Bienen, die von Blumen als Pollenträger benutzt werden.

Überlebensmaschinen derselben Art wirken in ihrem Leben gewöhnlich direkter aufeinander ein. Dafür gibt es viele Gründe. Einer ist der, daß die Hälfte der Population der eigenen Art potentielle Geschlechtspartner und potentiell schwer arbeitende Väter beziehungsweise Mütter für die eigenen Kinder sein können. Ein anderer Grund ist, daß Angehörige derselben Art, die einander sehr gleichen, da sie Maschinen zur Bewahrung von Genen an einem gleichartigen Ort und mit derselben Lebensweise sind, besonders unmittelbar um alle zum Leben notwendigen Ressourcen konkurrieren. Für eine Amsel ist ein Maulwurf vielleicht ein Konkurrent, aber kein annähernd so starker Konkurrent wie eine andere Amsel. Maulwürfe und Amseln mögen um Würmer konkurrieren, Amseln untereinander aber konkurrieren um Würmer *und* um alles andere. Wenn sie demselben Geschlecht angehören, konkurrieren sie vielleicht außerdem noch um Geschlechtspartner. Aus Gründen, die wir noch kennenlernen werden, sind es gewöhnlich die Männchen, die miteinander um Weibchen konkurrieren. Das heißt, daß ein Männchen seinen eigenen Genen vielleicht einen Vorteil verschafft, wenn es etwas tut, das einem anderen Männchen, mit dem es konkurriert, schadet.

Es könnte daher scheinen, als sei die folgerichtige Taktik für eine Überlebensmaschine die, ihre Rivalen zu ermorden und dann am besten zu verzehren. Mord und Kannibalismus kommen zwar tatsächlich in der Natur vor, sind aber nicht so häufig, wie eine unbefangene Interpretation der Theorie des egoistischen Gens voraussagen würde. Konrad Lorenz etwa betont in seinem Buch *Das sogenannte Böse* den maßvollen und fairen Charakter der Tierkämpfe. Das Bemerkenswerte an diesen Kämpfen ist für ihn die Tatsache, daß es sich um formelle Turniere handelt, die nach Regeln wie denen des Boxens oder Fechtens abgehalten werden. Die Tiere kämpfen mit behandschuhter Faust und stumpfem Florett. Drohung und Bluff treten an die Stelle tödlichen Ernstes. Unterwerfungsgesten werden vom Sieger anerkannt, der dann darauf verzichtet, den Todesschlag oder -biß auszuteilen, den unsere Theorie in naiver Auslegung voraussagen würde.

Diese Interpretation, tierische Aggression sei verhalten und formal, läßt sich bestreiten. Insbesondere ist es sicherlich falsch, den armen alten *Homo sapiens* als die einzige Spezies zu verdammen, die ihre eigenen Artgenossen tötet, als den einzigen Erben des Kainsmales oder etwas ähnlich Melodramatisches. Ob ein Zoologe die Heftigkeit oder die Beherrschtheit der tierischen Aggression hervorhebt, hängt zum Teil von der Art der Tiere ab, die zu beobachten er gewöhnt ist, und zum Teil von seinen evolutionstheoretischen Vorurteilen – schließlich ist Lorenz ein Verfechter der These vom „Wohl der Art“. Doch wenn die Auffassung, daß die Tiere mit behandschuhter Faust kämpfen, auch übertrieben worden ist, so hat sie dennoch zumindest etwas Wahres an sich. Auf den ersten Blick sieht ein solches Verhalten wie eine Form von Altruismus aus. Die Theorie des egoistischen Gens muß sich der schwierigen Aufgabe stellen, eine Erklärung dafür zu finden. Warum versuchen nicht alle Tiere, bei jeder möglichen Gelegenheit rivalisierende Angehörige ihrer eigenen Art zu töten?

Die allgemeine Antwort darauf lautet, daß vorbehaltlose Kampfeswut nicht nur Vorteile, sondern auch Kosten mit sich bringt,

und zwar nicht nur die deutlich erkennbaren Kosten an Zeit und Energie. Nehmen wir beispielsweise an, B und C seien beide meine Rivalen und ich träfe B zufällig. Man könnte meinen, es sei für mich als egoistisches Individuum vernünftig, wenn ich versuchen würde, ihn zu töten. Doch halt! C ist ebenfalls mein Rivale, und C ist auch ein Rivale von B. Wenn ich B töte, erweise ich möglicherweise C einen guten Dienst, indem ich einen seiner Rivalen beseitige. Ich täte vielleicht besser daran, B leben zu lassen, denn dann würde er vielleicht mit C konkurrieren oder kämpfen und damit indirekt mir einen Vorteil bringen. Die Moral dieses einfachen hypothetischen Beispiels ist, daß es offensichtlich keinen Nutzen bringt, wenn man unterschiedslos Rivalen zu töten versucht. In einem umfangreichen und komplexen System von Rivalitäten ist es nicht zwangsläufig ein Vorteil, wenn man einen Rivale von der Bühne beseitigt: Es kann sein, daß andere Rivalen eher von dessen Tod profitieren als man selbst. Dies ist eine bittere Lektion, die auch Schädlingbekämpfer lernen müssen. Man hat es mit einem gefährlichen landwirtschaftlichen Schädling zu tun, man entdeckt ein gutes Mittel zu seiner Vernichtung, und man wendet es fröhlich an, nur um anschließend festzustellen, daß ein anderer Schädling von dieser Ausrottung noch mehr profitiert als die Landwirtschaft, und letzten Endes hat man sich statt eines Vorteils einen Nachteil eingehandelt.

Andererseits könnte es ein guter Schachzug sein, wenn man auf eine umsichtige Art und Weise bestimmte einzelne Rivalen tötete oder zumindest mit ihnen kämpfte. Wenn B ein See-Elefant ist, der einen großen Harem von Weibchen hat, und wenn ich, ein anderer See-Elefant, seinen Harem dadurch erwerben kann, daß ich ihn töte, so bin ich vielleicht gut beraten, wenn ich dies versuche. Aber selbst bei selektiver Kampflust entstehen Kosten und Risiken. Es liegt im Interesse von B, sich zu wehren, seinen wertvollen Besitz zu verteidigen. Wenn ich einen Kampf vom Zaun breche, ist es ebenso wahrscheinlich, daß ich tot daraus hervorgehe, wie daß er getötet wird. Vielleicht sogar noch wahrscheinlicher.

Er besitzt eine wertvolle Ressource, das ist der Grund, weshalb ich mit ihm kämpfen will. Aber warum besitzt er sie? Vielleicht hat er sie im Kampf gewonnen. Wahrscheinlich hat er vor mir schon andere Herausforderer zurückgeschlagen. Er ist wahrscheinlich ein guter Kämpfer. Selbst wenn ich siegreich aus dem Kampf hervorgehe und den Harem gewinne, werde ich während des Kampfes vielleicht so böse zugerichtet, daß ich die errungenen Vorteile nicht genießen kann. Außerdem kostet Kämpfen Zeit und Energie. Vielleicht wäre es besser, diese im Augenblick zu sparen. Wenn ich mich eine Zeitlang darauf konzentriere, zu fressen und mich aus Schwierigkeiten herauszuhalten, werde ich größer und stärker. Letzten Endes werde ich mit ihm um den Harem kämpfen, aber ich habe vielleicht eine bessere Chance, schließlich zu gewinnen, wenn ich noch warte, statt jetzt über ihn herzufallen.

Dieses subjektive Selbstgespräch soll lediglich zeigen, daß der Entscheidung für oder gegen einen Kampf im Idealfall eine komplexe, wenn auch unbewußte „Kosten-Nutzen-Rechnung“ vorausgehen sollte. Die potentiellen Vorteile liegen nicht alle auf seiten des Kampfes, einige tun dies allerdings zweifellos. Ähnlich ließen sich im Prinzip bei jeder taktischen Entscheidung im Verlauf eines Kampfes, diesen anzuheizen oder abkühlen zu lassen, Kosten und Vorteile analysieren. Dies hatten die Verhaltensforscher seit langem auf eine etwas verschwommene Weise erkannt, es bedurfte jedoch erst eines J. Maynard Smith, der normalerweise nicht zu den Ethologen gezählt wird, damit dieser Gedanke kraftvoll und klar zum Ausdruck gebracht wurde. Gemeinsam mit G. R. Price und G. A. Parker bedient er sich des als Spieltheorie bekannten Zweiges der Mathematik. Ihre eleganten Gedankengänge lassen sich, obwohl sie dabei etwas an Exaktheit einbüßen, ohne mathematische Symbole in Worten ausdrücken.

Der Grundbegriff, den Maynard Smith einführt, ist die **evolutionär stabile Strategie** – ein Gedanke, den er bis zu W. D. Hamilton und R. H. MacArthur zurückverfolgt. Eine „Strategie“ ist eine vorprogrammierte Verhaltenstaktik. Ein Beispiel einer Stra-

ategie ist: „Greif den Gegner an; wenn er flieht, verfolge ihn; wenn er zurückschlägt, lauf weg.“ Es ist wichtig, sich klarzumachen, daß wir die Strategie nicht als etwas betrachten, das von dem Individuum bewußt ausgearbeitet wird. Erinnern wir uns daran, daß wir uns das Tier als eine roboterartige Überlebensmaschine mit einem die Muskeln steuernden, vorprogrammierten Computer vorstellen. Wenn wir die Strategie als eine Reihe einfacher Instruktionen in normaler Sprache niederschreiben, soll uns dies lediglich dabei helfen, sie uns vorzustellen. Mittels eines nichtspezifizierten Mechanismus verhält sich das Tier so, als ob es diesen Anweisungen Folge leistete.

Eine evolutionär stabile Strategie oder ESS ist definiert als eine Strategie, die –wenn die Mehrzahl der Angehörigen einer Population sie sich zu eigen macht – von keiner alternativen Strategie übertroffen werden kann.<sup>1</sup> Dies ist ein komplizierter und wichtiger Gedanke. Anders ausgedrückt besagt er, daß die beste Strategie für ein Individuum davon abhängt, was die Mehrheit der Bevölkerung tut. Da der Rest der Bevölkerung aus Individuen besteht, von denen jedes seinen *eigenen* Erfolg zu maximieren sucht, wird nur eine solche Strategie fortbestehen, die, sobald sie sich einmal herausgebildet hat, von keinem abweichenden Individuum übertroffen werden kann. Nach einer größeren Umweltveränderung kann es in der Population eine kurze Periode der evolutionären Instabilität, vielleicht sogar des evolutionären Hin- und Herpendelns geben. Ist aber einmal eine ESS erreicht, so wird sie bleiben: Die Selektion wird jedes Abweichen von ihr bestrafen.

Um diesen Gedanken auf die Aggression anzuwenden, wollen wir einen von Maynard Smiths einfachsten hypothetischen Fällen betrachten. Nehmen wir an, es gäbe in einer Population einer speziellen Art lediglich zwei Kampfstrategien, die als **Falke** und **Taube** bezeichnet werden. (Die Namen sind entsprechend dem traditionellen menschlichen Sprachgebrauch gewählt und stehen in keiner Verbindung zu den Gewohnheiten der Vögel, von denen sie abgeleitet sind: Tauben sind in Wirklichkeit recht aggressive

Vögel.) Alle Individuen unserer hypothetischen Population sind entweder Falke oder Taube. Die Falken kämpfen so heftig und ungezügelt, wie sie nur können, und räumen das Feld erst, wenn sie ernstlich verletzt sind. Die Tauben drohen lediglich auf eine würdevolle, konventionelle Weise und verletzen niemals jemanden. Wenn ein Falke eine Taube angreift, läuft die Taube schnell fort und wird daher nicht verletzt. Wenn ein Falke mit einem Falken kämpft, hören sie erst auf, wenn einer von ihnen ernstlich verletzt oder tot ist. Trifft eine Taube auf eine andere Taube, so wird niemand verletzt; in Imponierstellung stehen sie einander geraume Zeit gegenüber, bis eine von ihnen müde wird oder den Entschluß faßt, sich nicht länger aufzuregen, und daher klein bei gibt. Einstweilen nehmen wir an, daß es für ein Individuum keine Möglichkeit gibt, im voraus festzustellen, ob ein spezieller Rivale ein Falke oder eine Taube ist. Es findet dies nur dadurch heraus, daß es mit ihm kämpft, und es hat keine Erinnerung an vergangene Kämpfe mit bestimmten Individuen, an der es sich orientieren könnte.

Wir setzen jetzt rein willkürlich Punktzahlen fest, die wir an die Kämpfenden verteilen. Beispielsweise 50 Punkte für einen Sieg, null Punkte für eine Niederlage, -100 für eine ernste Verletzung und -10 für Zeitverschwendung bei einer langen Auseinandersetzung. Wir können uns diese Punkte als unmittelbar in die Währung des Genüberlebens konvertierbar vorstellen. Ein Individuum, das hohe Punktzahlen erreicht, in der Regel also eine hohe „Prämie“ bekommt, ist ein Individuum, das viele Gene im Genpool hinterläßt. Innerhalb breiter Grenzen sind die tatsächlichen Zahlenwerte für die Analyse bedeutungslos, aber sie helfen uns beim Durchdenken des Problems.

Wichtig ist, daß wir *nicht* wissen wollen, ob die Falken gewöhnlich die Tauben besiegen, wenn sie mit ihnen kämpfen. Die Antwort darauf kennen wir bereits: Die Falken gewinnen immer. Wir wollen wissen, ob eine der beiden Strategien, Falke oder Taube, evolutionär stabil ist. Wenn eine von ihnen eine ESS ist und die

andere nicht, müssen wir erwarten, daß sich in der Evolution diejenige herausbildet, die die ESS ist. Theoretisch ist es möglich, daß es zwei evolutionär stabile Strategien gibt. Dies wäre der Fall, wenn – unabhängig davon, welches zufällig die Mehrheitsstrategie ist – die beste Strategie für jedes beliebige Individuum darin bestünde, dem Beispiel der anderen zu folgen. Die Population würde dann dazu tendieren, in demjenigen ihrer beiden stabilen Zustände zu verbleiben, den sie zufällig zuerst erreicht. Doch wie wir gleich sehen werden, wäre in Wirklichkeit keine der beiden Strategien – Falke oder Taube – auf sich allein gestellt evolutionär stabil, und wir sollten daher nicht erwarten, daß sich eine von ihnen entwickelt. Um dies deutlich zu machen, müssen wir die Durchschnittsprämien berechnen.

Nehmen wir an, wir haben eine Population, die ausschließlich aus Tauben besteht. Wann immer sie kämpfen, es wird niemand verletzt. Die Auseinandersetzungen bestehen aus langwierigen rituellen Turnieren, vielleicht aus Wettkämpfen im Anstarren, die erst enden, wenn einer der Rivalen klein beigt. Der Sieger erzielt dann 50 Punkte dafür, daß er die umstrittene Ressource gewonnen hat, aber er zahlt eine Strafe von  $-10$  für Zeitverschwendung bei einem langen Anstarr-Match; alles in allem erzielt er also 40 Punkte. Der Verlierer wird ebenfalls mit einer Strafe von  $-10$  für Zeitvergeudung belegt. Im Durchschnitt kann jede einzelne Taube erwarten, daß sie die Hälfte ihrer Auseinandersetzungen gewinnt und die Hälfte verliert. Ihre durchschnittliche Prämie pro Auseinandersetzung ist daher das Mittel von  $+40$  und  $-10$ , das heißt  $+15$ . Daher scheint es jeder einzelnen Taube in einer Population von Tauben recht gut zu gehen.

Nehmen wir nun aber an, in der Population trete ein durch Mutation entstandener Falke auf. Da er weit und breit der einzige Falke ist, sind alle Kämpfe, die er führt, gegen Tauben. Falken schlagen Tauben immer, somit erzielt er in jedem Kampf  $+50$ , und das ist seine durchschnittliche Prämie. Er erfreut sich eines enormen Vorteils gegenüber den Tauben, deren Nettoprämie lediglich



+15 beträgt. Infolgedessen werden sich die Falkengene schnell über die gesamte Population verbreiten. Aber jetzt kann sich ein Falke nicht mehr darauf verlassen, daß jeder Rivale, den er trifft, eine Taube ist. Um ein extremes Beispiel zu nennen: Wenn sich die Falkengene so erfolgreich ausbreiten würden, daß die gesamte Population schließlich aus Falken bestünde, wären alle Kämpfe nunmehr Falkenkämpfe. Jetzt liegen die Dinge völlig anders. Wenn zwei Falken aufeinandertreffen, wird einer von ihnen ernstlich verletzt und bekommt -100 Punkte, während der Gewinner +50 erzielt. Jeder Falke in einer Falkenpopulation kann damit rechnen, daß er die Hälfte seiner Kämpfe gewinnt und die Hälfte verliert. Die durchschnittliche Prämie, die er pro Kampf zu erwarten hat, liegt daher in der Mitte zwischen +50 und -100, das heißt bei -25. Denken wir uns jetzt eine einzelne Taube in einer Population von Falken. Zwar verliert sie alle ihre Kämpfe, andererseits aber wird sie auch niemals verletzt. Ihre durchschnittliche Prämie in einer Falkenpopulation ist null, wogegen die durchschnittliche Prämie für einen Falken in einer Falkenpopulation -25 beträgt. Die Taubengene werden daher dazu tendieren, sich in der gesamten Population auszubreiten.

So wie ich die Sache dargestellt habe, entsteht der Eindruck, als gäbe es in der Population eine fortwährende Pendelbewegung. Die Falkengene stürmen zur Vorherrschaft, als Folge der Überzahl der Falken erzielen dann die Taubengene einen Vorteil und nehmen an Zahl zu, bis die Falkengene von neuem erfolgreich sind. Eine derartige Pendelbewegung braucht jedoch nicht aufzutreten. Es gibt ein Verhältnis von Falken zu Tauben, das stabil ist. Für das willkürliche Punktsystem, das wir benutzen, errechnet sich ein Verhältnis von 5/12 Tauben zu 7/12 Falken. Wenn dieses stabile Verhältnis erreicht ist, dann ist die durchschnittliche Prämie für einen Falken genau gleich der durchschnittlichen Prämie für eine Taube. Daher begünstigt die Selektion keinen von beiden. Würde die Zahl der Falken in der Population zu steigen beginnen, so daß ihr Anteil nicht mehr 7/12 betrüge, so würde sich für die Tauben

ein zusätzlicher Vorteil einstellen, und die Relation würde zu dem stabilen Zustand zurückschwingen. So wie das stabile Geschlechterverhältnis 50:50 beträgt – was wir noch sehen werden –, beträgt die stabile Rate von Falken zu Tauben in diesem Beispiel 7:5. In jedem der beiden Fälle brauchen eventuelle Schwankungen um den Stabilitätspunkt nicht sehr groß zu sein.

Oberflächlich betrachtet erinnert dies ein wenig an Gruppenselektion, in Wirklichkeit ist es jedoch nichts dergleichen. Es klingt wie Gruppenselektion, weil wir in die Lage versetzt werden, uns vorzustellen, daß eine Population ein stabiles Gleichgewicht besitzt, zu dem sie nach einer Störung zurückzukehren tendiert. Doch das Konzept der ESS ist sehr viel subtiler als das der Gruppenselektion. Es hat nichts damit zu tun, daß einige Gruppen erfolgreicher sind als andere. Dies läßt sich mit dem willkürlichen Punktsystem unseres hypothetischen Beispiels sehr schön veranschaulichen. Wie sich herausstellt, beträgt die durchschnittliche Prämie für ein Individuum in einer stabilen Population aus 7/12 Falken und 5/12 Tauben  $6\frac{1}{4}$ . Dies gilt unabhängig davon, ob das Individuum ein Falke oder eine Taube ist. Nun ist  $6\frac{1}{4}$  sehr viel weniger als die durchschnittliche Prämie für eine Taube in einer Taubenpopulation (15). Wenn doch jedes einzelne Individuum damit einverstanden wäre, eine Taube zu sein! Im Falle einfacher Gruppenselektion wäre jede beliebige Gruppe, in der alle Individuen untereinander vereinbaren würden, Tauben zu sein, bei weitem erfolgreicher als eine bei der ESS-Relation verharrende rivalisierende Gruppe. (Um die Wahrheit zu sagen, eine „Verschwörung“ ausschließlich aus Tauben ist nicht ganz die erfolgreichste mögliche Gruppe. In einer Gruppe aus  $\frac{1}{6}$  Falken und  $\frac{5}{6}$  Tauben ist die durchschnittliche Prämie pro Kopf  $16\frac{2}{3}$ . Dies ist die erfolgreichste mögliche Verschwörung, für die Zwecke unserer Erörterung können wir sie aber vernachlässigen. Eine einfachere reine Taubenverschwörung mit ihrer durchschnittlichen Prämie von 15 ist für jedes einzelne Individuum weit besser als die ESS.) Die Theorie der Gruppenselektion würde daher eine

Tendenz zur Herausbildung einer reinen Taubenverschwörung voraussetzen, da eine *Gruppe*, in der die Falken einen Anteil von 7/12 hätten, weniger erfolgreich wäre. Doch das Dumme an Verschwörungen – sogar jenen, die langfristig für alle von Vorteil sind – ist, daß sie anfällig gegen Mißbrauch sind. Zwar geht es in einer Nur-Tauben-Gruppe allen besser als in einer ESS-Gruppe. Doch leider schneidet ein einzelner Falke in einer Taubenverschwörung so außerordentlich erfolgreich ab, daß nichts die Evolution von Falken aufhalten könnte. Die Verschwörung ist dazu verurteilt, durch Verrat von innen her zusammenzubrechen. Eine ESS-Gruppe ist stabil; nicht, weil sie für die an ihr beteiligten Individuen besonders gut ist, sondern einfach, weil sie gegen Verrat durch Mitglieder immun ist.

Menschen können Pakte und Verschwörungen eingehen, von denen alle Individuen profitieren, selbst wenn diese Absprachen nicht stabil im Sinne einer ESS sind. Aber das ist nur deshalb möglich, weil jeder Mensch vorausschauend denkt und zu erkennen vermag, daß es in seinem eigenen langfristigen Interesse liegt, die Regeln des Paktes zu befolgen. Doch selbst bei Absprachen unter Menschen besteht eine ständige Gefahr, daß einzelne Personen *kurzfristig* so viel zu gewinnen haben, wenn sie den Pakt brechen, daß die Versuchung dazu überwältigend wird. Das beste Beispiel ist vielleicht das der Preisabsprache. Langfristig liegt es im Interesse aller einzelnen Tankstellenbesitzer, den Benzinpreis einheitlich auf einem künstlich hohen Niveau festzulegen. Preiskartelle auf der Grundlage einer bewußten Veranschlagung der langfristig gesehen größten Vorteile können einen recht langen Zeitraum überdauern. Sehr häufig jedoch gibt ein einzelner Tankstellenbesitzer der Versuchung nach, einen schnellen Gewinn zu erzielen, indem er seine Preise herabsetzt. Sofort folgen seine Nachbarn diesem Beispiel, und eine Welle von Preissenkungen breitet sich im Lande aus. Bedauerlicherweise für die Autofahrer gewinnt die Voraussicht der Tankstellenbesitzer wieder die Oberhand, und diese treffen eine neue Preisabsprache. Selbst beim

Menschen, einer mit der Gabe des vorausschauenden Denkens ausgestatteten Spezies, stehen Pakte oder Abkommen auf der Grundlage der langfristig gesehen größten Vorteile also ständig am Rande des Zusammenbruches durch Verrat. Bei freilebenden, von kämpfenden Genen gesteuerten Tieren ist es sogar noch schwieriger, sich vorzustellen, wie sich Strategien zum Wohle der Gruppe oder Verschwörungsstrategien möglicherweise entwickeln könnten. Wir müssen erwarten, daß wir überall evolutionär stabile Strategien finden.

In unserem hypothetischen Beispiel sind wir von der einfachen Annahme ausgegangen, daß jedes Individuum entweder ein Falke oder eine Taube ist. Wir gelangten zu einem evolutionär stabilen Zahlenverhältnis von Falken und Tauben. In der Praxis bedeutet dies, daß im Genpool ein stabiles Verhältnis von Falkengenen zu Taubengenen erzielt würde. Der genetische Fachausdruck für diesen Zustand heißt stabiler Polymorphismus. Soweit es die Mathematik betrifft, läßt sich auch ohne Polymorphismus eine genau gleichwertige ESS folgendermaßen erzielen: Wenn *jedes Individuum* in der Lage ist, sich in jeder einzelnen Auseinandersetzung entweder wie ein Falke oder wie eine Taube zu verhalten, so läßt sich eine ESS erreichen, bei der die *Wahrscheinlichkeit*, sich wie ein Falke zu verhalten, für alle Individuen die gleiche ist, und zwar wäre sie in unserem speziellen Beispiel 7/12. In der Praxis würde dies bedeuten, daß jedes Individuum vor jedem Kampf, den es eingeht, aufs Geratewohl die Entscheidung trifft, ob es sich bei dieser Gelegenheit wie ein Falke oder wie eine Taube verhalten will – aufs Geratewohl, aber mit einer Tendenz von 7:5 zugunsten des Falken. Es ist sehr wichtig, daß die Entscheidungen zwar mit einer Voreingenommenheit zugunsten des Falken, aber dennoch aufs Geratewohl getroffen werden in dem Sinne, daß ein Rivale keine Möglichkeit hat zu erraten, wie sich sein Gegner bei einer bestimmten Auseinandersetzung verhalten wird. Es hat beispielsweise keinen Sinn, sieben Kämpfe hintereinander den Falken zu spielen, dann fünf Runden hintereinander Taube und so weiter.

Würde sich ein Individuum einer einfachen Reihenfolge dieser Art bedienen, so würden seine Rivalen dies schnell herausfinden und zu ihrem Vorteil ausnutzen. Einen solchen Gegner besiegt man, indem man ihm gegenüber nur dann Falke spielt, wenn man weiß, daß er die Taubenstrategie anzuwenden beabsichtigt.

Diese Geschichte von Falken und Tauben ist natürlich viel zu einfach. Sie ist ein Modell, etwas, das in der Natur nicht wirklich vorkommt, uns aber dabei hilft, Dinge, die in der Natur tatsächlich geschehen, zu verstehen. Modelle können wie dieses sehr einfach sein und dennoch nützlich für das Verständnis einer Frage oder die Vermittlung einer Idee. Einfache Modelle lassen sich weiter ausarbeiten und schrittweise komplexer gestalten. Wenn alles gutgeht, werden sie mit zunehmender Komplexität schließlich der realen Welt ähnlich. Eine Möglichkeit, das Falke-Taube-Modell auszubauen, besteht darin, einige weitere Strategien einzuführen. Falke und Taube sind nicht die einzigen Möglichkeiten. Eine komplexere Strategie, die Maynard Smith und Price einführten, heißt **Vergelter**.

Ein Vergelter verhält sich zu Beginn jedes Kampfes wie eine Taube. Das heißt, er inszeniert keinen ungehemmten wilden Angriff wie ein Falke, sondern er führt einen konventionellen Drohkampf. Doch wenn sein Gegner ihn angreift, schlägt er zurück. Mit anderen Worten: Ein Vergelter verhält sich wie ein Falke, wenn er von einem Falken angegriffen wird, und wie eine Taube, wenn er auf eine Taube trifft. Wenn er auf einen anderen Vergelter trifft, verhält er sich wie eine Taube. Ein Vergelter verfolgt eine **bedingte Strategie**: Sein Verhalten ist vom Verhalten seines Gegners abhängig.

Eine weitere bedingte Strategie heißt **Angeber**. Ein Angeber benimmt sich wie ein Falke, bis jemand zurückschlägt. Dann ergreift er sofort die Flucht. Noch eine andere bedingte Strategie ist die des **probierfreudigen Vergelters**. Ein probierfreudiger Vergelter verhält sich im wesentlichen wie ein Vergelter, aber er versucht gelegentlich experimentartig eine kurze Eskalation des

Kampfes. Wehrt sich sein Gegner nicht, so setzt er das falkenartige Verhalten fort. Schlägt sein Gegner dagegen zurück, so kehrt er zu der konventionellen Drohstrategie zurück. Wird er angegriffen, wehrt er sich genauso wie ein gewöhnlicher Vergelter.

Wenn man alle fünf Strategien, die ich erwähnt habe, in einer Computersimulation aufeinander losläßt, so geht nur eine von ihnen als evolutionär stabil daraus hervor: Vergelter.<sup>2</sup> Probierfreudiger Vergelter ist beinahe stabil. Taube ist nicht stabil, da eine Taubenpopulation mit der Invasion von Falken und Angebern zu rechnen hätte. Falke ist nicht stabil, weil eine Falkenpopulation von Tauben und Angebern unterwandert würde. Angeber ist nicht stabil, denn eine Angeberpopulation würde von Falken überfallen werden. In eine Vergelterpopulation würde keine andere Strategie eindringen, weil es keine andere Strategie gibt, die besser abschneidet als Vergelter. Die Taubenstrategie ist in einer Vergelterpopulation allerdings gleichfalls erfolgreich. Das bedeutet, daß unter sonst gleichen Bedingungen die Zahl der Tauben langsam zunehmen könnte. Würde sie eine gewisse Höhe erreichen, so würden probierfreudige Vergelter (und nebenbei gesagt auch Falken und Angeber) einen Vorteil zu verzeichnen beginnen, da sie Tauben gegenüber erfolgreicher sind als Vergelter. Probierfreudiger Vergelter selbst ist, im Gegensatz zu Falke und Angeber, nahezu eine ESS in dem Sinne, daß in einer Population probierfreudiger Vergelter nur eine einzige andere Strategie, die des Vergelters, erfolgreicher ist, und dies auch nur geringfügig. Wir könnten daher erwarten, daß tendenziell eine Mischung aus Vergelter und probierfreudigem Vergelter, vielleicht sogar mit einer leichten Pendelbewegung zwischen beiden, sowie eine zahlenmäßig schwankende kleine Taubenminderheit überwiegen wird. Wieder brauchen wir uns dies nicht im Sinne eines Polymorphismus vorzustellen, bei dem jedes Individuum jeweils nur die eine oder die andere Strategie anwendet. Jedes Individuum könnte eine komplexe Mischung aus Vergelter, probierfreudigem Vergelter und Taube spielen.

Dieses theoretische Ergebnis kommt dem, was bei den meisten freilebenden Tieren tatsächlich passiert, relativ nahe. Wir haben damit gewissermaßen den Aspekt der „behandschuhten Faust“ der tierischen Aggression erklärt. Selbstverständlich hängen die Einzelheiten davon ab, welche genaue Zahl von „Punkten“ für das Gewinnen, Verletztwerden, Zeitverschwenden und so weiter verteilt wird. Beim See-Elefanten kann der Preis für den Sieg in monopolartigen Rechten über einen großen Harem bestehen. Die Gewinnprämie ist daher als sehr hoch einzustufen. So ist es kaum verwunderlich, daß die Kämpfe heftig sind und die Wahrscheinlichkeit ernster Verletzungen ebenfalls hoch ist. Die Kosten der Zeitverschwendung sind, verglichen mit den Kosten des Verletztwerdens und dem Nutzen des Gewinnens, vermutlich als niedrig einzuschätzen. Für einen kleinen Vogel in kaltem Klima dagegen stehen die Kosten der Zeitverschwendung vielleicht an allererster Stelle. Eine Kohlmeise muß, wenn sie ihre Nestlinge füttert, im Durchschnitt alle 30 Sekunden ein Beutetier fangen. Jede Sekunde Tageslicht ist kostbar. Selbst die verhältnismäßig kurze Zeit, die ein Kampf zwischen zwei „Falken“ kosten würde, wiegt bei einem solchen Vogel vielleicht schwerer als das Verletzungsrisiko. Bedauerlicherweise wissen wir gegenwärtig noch zu wenig, um den Gewinnen und Verlusten der verschiedenen Ausgänge von Konflikten in der Natur realistische Zahlen zumessen zu können.<sup>3</sup> Wir müssen darauf bedacht sein, keine Schlüsse zu ziehen, die lediglich das Resultat unserer willkürlichen Zahlenauswahl sind. Die folgenden allgemeinen Schlußfolgerungen sind wichtig: Es gibt eine Tendenz zur Herausbildung evolutionär stabiler Strategien; eine ESS ist nicht dasselbe wie das von einer Gruppenverschwörung erzielte Optimum; der gesunde Menschenverstand kann zu Fehlschlüssen verleiten.

Ein anderes Kriegsspiel, über das Maynard Smith Betrachtungen anstellte, ist der **Zermürbungskrieg**. Man kann sich vorstellen, daß dieser bei einer Art auftritt, die sich niemals auf einen gefährlichen Kampf einläßt, vielleicht eine gutbewehrte Art, bei der

Verletzungen sehr unwahrscheinlich sind. Alle Auseinandersetzungen in dieser Spezies werden durch konventionelles Imponieren geregelt. Ein Streit endet immer damit, daß einer der beiden Rivalen klein beigt. Um zu gewinnen, braucht man nichts anderes zu tun, als die Stellung zu halten und den Gegner anzustarren, bis er aufgibt. Nun liegt es aber auf der Hand, daß kein Tier es sich leisten kann, unbegrenzte Zeit mit Drohgesten zu verbringen, es gibt wichtigere Dinge zu tun. Die Ressource, um die es konkurriert, mag wertvoll sein, aber sie ist nicht unbegrenzt wertvoll. Sie ist nur soundso viel wert, und wie bei einer Auktion ist jedes Individuum nur bereit, diese bestimmte Summe dafür auszugeben. Die Währung bei dieser Versteigerung unter zwei Bietern ist die Zeit.

Nehmen wir an, solche Individuen rechneten sich im voraus aus, wieviel eine bestimmte Ressource, beispielsweise ein Weibchen, ihrer Ansicht nach wert ist. Ein durch Mutation entstandenes Individuum, das bereit wäre, nur gerade ein kleines bißchen länger auszuhalten, würde immer gewinnen. Daher ist die Strategie einer festen Obergrenze für das Gebot instabil. Sie ist sogar dann instabil, wenn der Wert der Ressource sehr genau eingeschätzt werden kann und alle Individuen genau den richtigen Wert bieten. Immer würden zwei Individuen, die dieser Maximalstrategie entsprechend bieten, in genau demselben Augenblick aufgeben, und keiner würde die Ressource bekommen! Dann würde es sich für ein Individuum auszahlen, gleich zu Beginn aufzugeben, statt überhaupt Zeit auf den Streit zu verschwenden. Der wichtige Unterschied zwischen dem Zermürbungskrieg und einer echten Versteigerung ist im Grunde der, daß beim Zermürbungskrieg beide Parteien den Preis zahlen, aber nur einer die Ware bekommt. In einer Population von Höchstbietern wäre daher die Strategie, gleich zu Beginn aufzugeben, erfolgreich und würde sich in der Population ausbreiten. Infolgedessen würde ein gewisser Vorteil für jene Individuen aufzulaufen beginnen, die nicht sofort aufgeben, sondern ein paar Sekunden warten, bevor sie kapitulieren.



Diese Strategie würde sich auszahlen, wenn sie gegen die Sofort-Aufgeber eingesetzt wird, die gegenwärtig in der Population überwiegen. Daraufhin würde die Selektion eine fortschreitende Verlängerung der Zeit bis zum Aufgeben begünstigen, bis diese sich erneut dem Maximum annäherte, welches dem wahren wirtschaftlichen Wert der umstrittenen Ressource entspricht.

Wieder einmal haben wir mit Worten die Vorstellung einer Pendelbewegung in der Population heraufbeschworen. Wieder einmal zeigt uns die mathematische Analyse, daß diese Vorstellung nicht korrekt ist. Es gibt eine evolutionär stabile Strategie; sie kann als mathematische Formel ausgedrückt werden, läßt sich aber auch folgendermaßen in Worte fassen: Jedes Individuum hält eine *unvorhersagbar lange* Zeit durch. Das heißt bei jeder einzelnen Gelegenheit unvorhersagbar, im Durchschnitt jedoch gleich dem wahren Wert der Ressource. Bei der ESS hält ein bestimmtes Individuum vielleicht mehr als fünf Minuten durch oder weniger als fünf Minuten, es kann sogar genau fünf Minuten aushalten. Hauptsache ist, daß sein Gegner nicht erkennen kann, wie lange es bei dieser besonderen Gelegenheit auszuhalten bereit ist.

Es liegt auf der Hand, daß es beim Zermürbungskrieg von entscheidender Wichtigkeit ist, sich nicht anmerken zu lassen, wann man aufzugeben beabsichtigt. Jeder, der auch nur durch das kleinste Zittern eines Schnurrhaares verriet, daß er daran denkt, die Flinte ins Korn zu werfen, wäre sofort im Nachteil. Wenn, sagen wir, das Zittern von Barthaaren ein verlässliches Anzeichen dafür wäre, daß innerhalb einer Minute der Rückzug erfolgt, dann gäbe es eine sehr einfache Gewinnstrategie: „Wenn die Barthaare deines Gegners zittern, warte noch eine Minute länger, ganz gleich, wie deine eigenen Pläne hinsichtlich des Aufgebens zuvor ausgesehen haben mögen. Wenn die Schnurrhaare deines Gegners noch nicht gezittert haben und nur noch eine Minute fehlt bis zu dem Zeitpunkt, an dem du in jedem Fall aufgeben wolltest, dann gib sofort auf und verschwende keine weitere Zeit mehr. Zittere niemals selbst mit den Schnurrhaaren.“ So würde die natürliche

Auslese rasch das Zittern von Barthaaren und alle vergleichbaren verräterischen Hinweise auf das zukünftige Verhalten bestrafen. Es würde sich das Pokergesicht herausbilden.

Warum das Pokergesicht und nicht das ungenierte Lügen? Abermals aus dem Grund, daß Lügen nicht stabil ist. Nehmen wir an, es wäre zufällig so, daß die Mehrheit der Individuen ihre Nacken- und Rückenhaare nur dann aufstellten, wenn sie in dem Zermürbungskrieg wirklich sehr lange Zeit durchzuhalten beabsichtigten. Dies hätte eine Evolution des naheliegenden Gegenzuges zur Folge: Jedes Individuum würde sofort aufgeben, wenn sein Gegner die Nackenhaare sträubte. Nun aber könnten sich Lügner herauszubilden beginnen. Individuen, die in Wirklichkeit nicht die Absicht hätten, lange auszuhalten, würden bei jeder Gelegenheit die Nackenhaare aufstellen und die Früchte eines leichten und schnellen Sieges einheimsen. Auf diese Weise würden sich die Lügnergene verbreiten. Sobald die Lügner in der Mehrheit wären, würde die Selektion Individuen begünstigen, die sich nicht bluffen lassen. Daher würden die Lügner wieder zahlenmäßig abnehmen. Beim Zermürbungskrieg ist lügen evolutionär nicht stabiler als die Wahrheit sagen. Das Pokergesicht ist evolutionär stabil. Wenn es schließlich kapituliert, so geschieht dies unerwartet und unvorhersehbar.

Bisher haben wir nur Fälle berücksichtigt, die Maynard Smith **symmetrische Auseinandersetzungen** nennt: Wir sind davon ausgegangen, daß die Kämpfenden außer in ihrer Kampfstrategie in jeder Hinsicht identisch sind. Wir haben angenommen, daß Falken und Tauben gleich stark sind, gleich gut mit Waffen und Rüstungen ausgestattet und daß sie bei einem Sieg gleich viel gewinnen. Für ein Modell ist dies eine geeignete Annahme, aber sie ist nicht sehr realistisch. Parker und Maynard Smith beschäftigten sich als nächstes mit asymmetrischen Auseinandersetzungen. Wenn sich die Individuen beispielsweise in Größe und Kampffähigkeit unterscheiden und jedes Individuum in der Lage ist, die Größe eines Rivalen im Verhältnis zu seiner eigenen abzuschät-

zen, beeinflußt dies dann die sich herausbildende ESS? Ganz ohne Zweifel tut es das.

Es scheint drei Hauptarten von Asymmetrien zu geben. Die erste haben wir gerade erwähnt: Die Individuen können in Körpergröße oder Kampfausrüstung verschieden sein. Zweitens können sie sich darin unterscheiden, wieviel sie bei einem Sieg zu gewinnen haben. Zum Beispiel dürfte ein altes Männchen, das sowieso nicht mehr lange zu leben hat, weniger zu verlieren haben, wenn es verletzt wird, als ein junges Männchen, das den Hauptteil seines reproduktiven Lebens noch vor sich hat.

Drittens ist es eine seltsame Konsequenz der Theorie, daß eine rein willkürliche, augenscheinlich irrelevante Asymmetrie zu einer ESS führen kann, da sie zum schnellen Beilegen von Streitfällen benutzt werden kann. Beispielsweise wird in der Regel einer der Kämpfer zufällig früher auf dem Kampfplatz ankommen als der andere. Nennen wir sie den **Ansässigen** beziehungsweise den **Eindringling**. Der Einfachheit halber gehe ich zunächst davon aus, daß weder der Ansässige noch der Eindringling generell im Vorteil ist. Wie wir später sehen werden, gibt es praktische Gründe, weshalb diese Annahme vielleicht nicht der Realität entspricht, aber darum geht es jetzt nicht. Entscheidend ist folgendes: Selbst wenn es keinen Grund zu der Annahme gäbe, daß die Ansässigen den Eindringlingen gegenüber generell im Vorteil sind, würde sich wahrscheinlich eine von der Asymmetrie als solcher abhängige ESS entwickeln. Eine einfache Analogie ist das Werfen einer Münze, um einen Streit rasch und ohne viel Aufhebens beizulegen.

Die bedingte Strategie „Wenn du der Ansässige bist, greif an; wenn du der Eindringling bist, zieh dich zurück!“ könnte eine ESS sein. Da wir davon ausgehen, daß die Asymmetrie willkürlich ist, könnte die entgegengesetzte Strategie „Wenn Ansässiger, zieh dich zurück; wenn Eindringling, greif an!“ ebenso stabil sein. Welche der beiden evolutionär stabilen Strategien in einer bestimmten Population zur Anwendung kommt, wäre davon abhän-

gig, welche zufällig zuerst eine Mehrheit erreicht. Wenn einmal eine Mehrheit von Individuen eine dieser beiden bedingten Strategien anwendet, so werden jene bestraft, die von ihr abweichen. Das macht sie definitionsgemäß zu einer ESS.

Nehmen wir beispielsweise an, alle Individuen spielen „Ansässiger gewinnt, Eindringling läuft davon“. Das bedeutet, sie gewinnen die Hälfte ihrer Kämpfe und verlieren die andere Hälfte. Sie werden niemals verletzt und vergeuden niemals Zeit, da alle Auseinandersetzungen sofort durch die willkürliche Vereinbarung beigelegt werden. Stellen wir uns nun vor, es trete ein aus einer Mutation entstandener Rebell auf. Nehmen wir an, er spielt eine reine Falkenstrategie, greift also immer an und weicht niemals zurück. Er wird gewinnen, wenn sein Gegner ein Eindringling ist. Ist sein Gegner ein Ansässiger, so geht er ein großes Risiko ein, verletzt zu werden. Im Durchschnitt wird er eine niedrigere Prämie erzielen als Individuen, die sich entsprechend den willkürlichen Regeln der ESS verhalten. Ein Rebell, der die umgekehrte Strategie „Wenn Ansässiger, lauf fort; wenn Eindringling, greif an“ ausprobiert, wird sogar noch schlechter abschneiden. Nicht nur wird er häufig verletzt werden, er wird auch selten einen Kampf gewinnen. Stellen wir uns nun jedoch vor, durch einige zufällige Ereignisse gelänge es den Individuen, die sich nach dieser umgekehrten Regel verhalten, die Mehrheit zu erlangen. In diesem Fall würde ihre Strategie zur stabilen Norm werden, und nunmehr würde das Abweichen von *dieser Strategie* bestraft. Vermutlich könnten wir, wenn wir eine Population viele Generationen lang beobachten würden, eine Reihe gelegentlicher Umschwünge von einem stabilen Zustand in den anderen feststellen.

Doch im realen Leben existieren wahrscheinlich keine wirklich willkürlichen Asymmetrien. Beispielsweise haben Ansässige Eindringlingen gegenüber wahrscheinlich meist einen praktischen Vorteil. Sie verfügen über eine bessere Kenntnis des Terrains; zudem ist ein Eindringling wahrscheinlich eher außer Atem, weil er sich erst in das Kampfgebiet begeben mußte, während der Ansäs-

sige die ganze Zeit dort war. Außerdem gibt es noch einen mehr abstrakten Grund, warum von den zwei stabilen Zuständen der Zustand „Ansässiger gewinnt, Eindringling weicht zurück“ in der Natur wahrscheinlicher ist. Die umgekehrte Strategie „Eindringling gewinnt, Ansässiger zieht sich zurück“ weist nämlich eine inhärente Tendenz zur Selbstzerstörung auf – sie ist das, was Maynard Smith eine **paradoxe Strategie** nennen würde. In jeder bei dieser paradoxen Strategie verharrenden Population würden die Individuen sich stets bemühen, niemals als Ansässige angetroffen zu werden: Sie würden immer versuchen, bei jedem Zusammenreffen der Eindringling zu sein. Dies könnten sie nur durch unablässiges und ansonsten sinnloses Umherschweifen erreichen! Ganz abgesehen von den damit verbundenen Kosten an Zeit und Energie würde dieser evolutionäre Trend von selbst dazu führen, daß die Kategorie „Ansässiger“ zu existieren aufhörte. In einer Population in dem anderen Zustand „Ansässiger gewinnt, Eindringling weicht zurück“ würde die natürliche Auslese Individuen begünstigen, die danach strebten, Ansässige zu sein. Für jedes Individuum würde dies bedeuten, daß es an einem speziellen Stückchen Grund und Boden festhält, es so wenig wie möglich verläßt und zu „verteidigen“ scheint. Ein solches Verhalten ist in der Natur häufig zu beobachten und als **Territorialverhalten** bekannt.

Am treffendsten veranschaulicht hat diese Form der Verhaltensasymmetrie der große Ethologe Niko Tinbergen in einem Experiment von charakteristisch genialer Einfachheit.<sup>4</sup> In einem Aquarium hielt er zwei Stichlingsmännchen. Diese hatten an den entgegengesetzten Enden des Beckens jeweils ein Nest gebaut, und jedes „verteidigte“ das Revier in der Nähe seines Nestes. Tinbergen setzte die Stichlinge einzeln in je eine große Glasröhre; er hielt die beiden Röhren nebeneinander und beobachtete, wie die Männchen sich durch das Glas zu bekämpfen suchten. Und jetzt kommt das Interessante: Wenn er die beiden Röhren in die Nähe des Nestes von Männchen A brachte, so nahm A eine Angreifstellung ein, und B versuchte zurückzuweichen. Wenn er die beiden

Röhren jedoch in das Territorium von B hineinführte, so drehte sich der Spieß um. Durch ein einfaches Hin- und Herbewegen der Röhren von einem Ende des Beckens zum anderen konnte Tinbergen diktieren, welches Männchen angriff und welches zurückwich. Beide Fische spielten ganz offensichtlich die einfache bedingte Strategie: „Wenn Ansässiger, greif an; wenn Eindringling, zieh dich zurück!“

Biologen stellen häufig die Frage nach den biologischen „Vorteilen“ des Territorialverhaltens. Zahlreiche Hypothesen sind aufgestellt worden, von denen einige später erwähnt werden. Doch wir können bereits jetzt erkennen, daß die Frage an sich möglicherweise überflüssig ist. Es ist möglich, daß die „Verteidigung“ des Reviers einfach eine ESS ist, die sich aus der Asymmetrie der Ankunftszeit ergibt, welche gewöhnlich die Beziehung zwischen zwei Individuen und einem Stück Grund und Boden kennzeichnet.

Die wichtigste Art der nichtwillkürlichen Asymmetrie ist vermutlich die Asymmetrie in bezug auf Größe und allgemeine Kampfkraft. Körpergröße ist nicht unbedingt immer die wichtigste der Eigenschaften, die zum Gewinnen von Kämpfen nötig sind, aber doch eine der wichtigen. Wenn stets der größere von zwei Kämpfern gewinnt und wenn jedes Individuum mit Sicherheit weiß, ob es größer oder kleiner als sein Gegner ist, dann ist nur eine einzige Strategie sinnvoll: „Wenn dein Gegner größer ist als du, lauf fort. Suche den Kampf mit Leuten, die kleiner sind als du.“ Die Dinge werden ein wenig komplizierter, wenn die Bedeutung der Größe weniger eindeutig ist. Wenn eine große Körperstatur nur einen geringen Vorteil verleiht, ist die gerade genannte Strategie immer noch stabil. Besteht jedoch ein ernsthaftes Verletzungsrisiko, so könnte es eine Alternative geben, eine sogenannte **paradoxe Strategie**. Diese lautet: „Brich Streit vom Zaun mit Leuten, die größer sind als du, und lauf weg vor Leuten, die kleiner sind als du!“ Es liegt auf der Hand, warum dies paradox genannt wird. Es scheint völlig dem gesunden Menschenverstand zu

widersprechen. Der Grund, warum diese Strategie stabil sein kann, ist folgender: In einer Population, die nur aus Anwendern der paradoxen Strategie besteht, wird niemand verletzt, denn bei allen Auseinandersetzungen läuft einer der Beteiligten, und zwar der größere, davon. Ein Mutant von durchschnittlicher Größe, der die „vernünftige“ Strategie anwendet, sich kleinere Gegner auszusuchen, muß bei jeder zweiten Begegnung mit einem Artgenossen einen heftigen Kampf ausfechten. Das liegt daran, daß er angreift, wenn er jemanden trifft, der kleiner ist als er, während das kleinere Individuum sich heftig wehrt, weil es „paradox“ spielt; zwar ist es wahrscheinlicher, daß das Individuum mit der vernünftigen Strategie gewinnt als das mit der paradoxen, doch läuft es immer noch beträchtliche Gefahr, zu verlieren und verletzt zu werden. Da sich die Mehrheit der Population paradox verhält, ist das Verletzungsrisiko für den Anwender der vernünftigen Strategie größer als für jedes einzelne paradox agierende Individuum.

Obwohl eine paradoxe Strategie stabil sein kann, ist sie wahrscheinlich nur von theoretischem Interesse. Kämpfer, die sich paradox verhalten, erzielen nur dann eine höhere durchschnittliche Prämie, wenn sie den Individuen mit vernünftiger Strategie zahlenmäßig hoch überlegen sind. Man kann sich schwer vorstellen, wie dieser Zustand überhaupt jemals eintreten könnte. Und selbst wenn er einträte, brauchte sich das Verhältnis von vernünftig zu paradox handelnden Individuen in der Population nur ein wenig zugunsten der vernünftigen Strategie zu verschieben, um in den „Anziehungsbereich“ der anderen ESS, der vernünftigen, zu geraten. Der Anziehungsbereich ist die Gesamtheit aller Relationen in der Population, bei denen – in diesem Fall – die vernünftige Strategie vorteilhaft wäre: Wenn die Population erst einmal diese Zone erreicht, wird sie unweigerlich zu dem Stabilitätspunkt hingezogen, bei dem die Individuen mit vernünftiger Strategie in der Mehrzahl sind. Es wäre aufregend, ein Beispiel einer paradoxen ESS in der Natur zu finden, doch ich bezweifle, daß wir wirklich hoffen können, jemals eins zu finden. (Ich habe dies zu früh ge-

sagt. Nachdem ich diesen letzten Satz geschrieben hatte, machte mich Professor Maynard Smith auf die folgende Beschreibung aufmerksam, die J. W. Burgess vom Verhalten der in Mexiko vorkommenden sozialen Spinne *Oecobius civitas* gegeben hat: „Wenn eine Spinne gestört und aus ihrem Schlupfwinkel vertrieben wird, so schießt sie über den Felsen und sucht, wenn sie keinen leeren Felsspalt findet, in den sie sich verkriechen kann, vielleicht im Schlupfwinkel einer anderen Spinne derselben Art Zuflucht. Befindet sich die andere Spinne in ihrem Versteck, wenn der Eindringling hereinkommt, so greift sie nicht etwa an, sondern saust hinaus und sucht sich ihrerseits einen neuen Schlupfwinkel. Nachdem einmal die erste Spinne aufgescheucht worden ist, kann sich so das Verdrängen von Netz zu Netz mehrere Sekunden lang fortsetzen, wobei häufig die Mehrzahl der Spinnen in der Gruppe dazu gebracht wird, von ihrem bisherigen Zufluchtsort in einen fremden überzuwechseln.“ [*Social Spiders*. In: *Scientific American*, März 1976]. Dies ist paradox im hier gebrauchten Sinne.<sup>5)</sup>

Was geschieht, wenn die Individuen eine gewisse Erinnerung an den Ausgang früherer Kämpfe zurückbehalten? Das hängt davon ab, ob die Erinnerung spezifisch oder allgemein ist. Grillen haben eine generelle Erinnerung an das, was in vorangegangenen Kämpfen geschehen ist. Eine Grille, die in letzter Zeit eine Vielzahl von Kämpfen gewonnen hat, wird falkenähnlicher, eine Grille, die vor kurzem eine Reihe von Niederlagen einstecken mußte, taubenähnlicher. Dies ist von R. D. Alexander eindeutig demonstriert worden. Er bediente sich einer Grillenattrappe, mit der er echte Grillen besiegte. Nach dieser Behandlung stieg bei den Grillen die Wahrscheinlichkeit, daß sie Kämpfe gegen andere echte Grillen verloren. Man kann sich dies so vorstellen, daß jede Grille die eigene Einschätzung ihrer kämpferischen Fähigkeiten im Verhältnis zu denen eines durchschnittlichen Individuums in ihrer Population ständig auf den neuesten Stand bringt. Wenn Tiere, die wie Grillen mit einem allgemeinen Erinnerungsvermögen an vergangene Kämpfe ausgestattet sind, eine Zeitlang zu-



sammen in einer geschlossenen Gruppe gehalten werden, so wird sich wahrscheinlich eine Art Dominanzhierarchie herausbilden.<sup>6</sup> Ein Beobachter kann die einzelnen Tiere nach ihrem Status einordnen. Rangniedere Individuen geben gewöhnlich höherrangigen Individuen gegenüber nach. Dabei besteht keine Notwendigkeit zu der Annahme, daß die Individuen sich gegenseitig erkennen. Es geschieht weiter nichts, als daß bei Individuen, die zu siegen gewöhnt sind, die Wahrscheinlichkeit des Sieges noch größer wird, wogegen Individuen, die zu verlieren gewöhnt sind, mit ständig wachsender Wahrscheinlichkeit verlieren. Selbst wenn die Individuen zu Beginn völlig zufällig gewöhnen oder verlören, würden sie versuchen, sich selbst in eine Rangfolge einzuordnen. Dies hat nebenbei bemerkt zur Folge, daß die Zahl ernster Kämpfe in der Gruppe allmählich abnimmt.

Ich muß den Ausdruck „eine Art Dominanzhierarchie“ benutzen, weil viele Leute den Begriff Dominanzhierarchie für Fälle reservieren, bei denen sich die Tiere individuell erkennen. In diesen Fällen ist die Erinnerung an vorangegangene Kämpfe nicht so sehr allgemeiner, sondern vielmehr spezifischer Natur. Grillen erkennen einander nicht individuell, aber Hühner und Affen tun dies sehr wohl. Denken wir uns, ein Affe sei in der Vergangenheit von einem anderen besiegt worden, dann ist es wahrscheinlich, daß dieser ihn auch in Zukunft besiegen wird. Die beste Strategie für ein Individuum ist die, sich einem anderen gegenüber, von dem es früher einmal besiegt wurde, relativ taubenartig zu verhalten. Läßt man eine Schar Hühner, die niemals zuvor zusammengetroffen sind, aufeinander los, so gibt es gewöhnlich zahlreiche Kämpfe. Nach einer Weile nimmt die Zahl der Kämpfe ab, allerdings nicht aus demselben Grund wie bei den Grillen. Vielmehr lernt jedes Huhn, wo „sein Platz“ jedem anderen Individuum gegenüber ist. Dies ist nebenbei gesagt gut für die Gruppe als Gesamtheit. Als Zeichen dafür hat man festgestellt, daß in etablierten Hühnergruppen, in denen heftige Kämpfe selten sind, die Eierproduktion höher ist als in Hühnergruppen, deren Zusammensetzung ständig ge-

ändert wird und in denen infolgedessen Kämpfe häufiger sind. Biologen sprechen häufig davon, der biologische Vorteil oder die biologische „Funktion“ der Rangordnungen läge darin, die offene Aggression in der Gruppe zu mildern. So ausgedrückt, ist dies jedoch falsch. Von einer Dominanzhierarchie *per se* kann man nicht sagen, daß sie eine Funktion im evolutionären Sinne hat, da es sich um die Eigenschaft einer Gruppe, nicht eines Individuums handelt. Funktionen kann man nur den individuellen Verhaltensmustern zuschreiben, die sich, auf der Ebene der Gruppe betrachtet, in Form von Dominanzhierarchien manifestieren. Noch besser ist es jedoch, auf das Wort „Funktion“ ganz und gar zu verzichten und Dominanzhierarchien als Ausfluß evolutionär stabiler Strategien bei asymmetrischen Auseinandersetzungen mit individuellem Erkennen und spezifischer Erinnerung zu verstehen.

Bisher haben wir uns mit Auseinandersetzungen zwischen Artgenossen befaßt. Wie sieht es nun mit Auseinandersetzungen zwischen unterschiedlichen Arten aus? Wie wir bereits festgestellt haben, sind Angehörige verschiedener Arten weniger unmittelbare Konkurrenten als Angehörige derselben Art. Aus diesem Grunde sollten wir zwischen ihnen weniger Kontroversen um Ressourcen erwarten, und unsere Erwartung bestätigt sich. Zum Beispiel verteidigen Rotkehlchen ihre Territorien gegenüber anderen Rotkehlchen, nicht aber gegenüber Kohlmeisen. Man kann eine Karte mit den Revieren der einzelnen Rotkehlchen in einem Wald zeichnen und in diese Karte zusätzlich die Territorien einzelner Kohlmeisen eintragen. Die Reviere der beiden Arten überschneiden sich völlig wahllos. Sie könnten sich genausogut auf verschiedenen Planeten befinden.

Doch geraten die Interessen von Individuen verschiedener Arten auf andere Weise scharf miteinander in Konflikt. Beispielsweise will ein Löwe den Körper einer Antilope fressen, doch die Antilope hat ganz andere Pläne für ihren Körper. Dies wird normalerweise nicht als Konkurrenz um eine Ressource angesehen, aber logisch betrachtet ist schwer einzusehen warum nicht. Die

Ressource ist in diesem Fall Fleisch. Die Gene des Löwen „wollen“ das Fleisch als Nahrung für ihre Überlebensmaschine. Die Antilopengene wollen es als arbeitende Muskeln und Organe für ihre Überlebensmaschine. Diese beiden Verwendungszwecke schließen sich gegenseitig aus; wir haben es daher mit einem Interessenkonflikt zu tun.

Die Angehörigen der eigenen Art bestehen ebenfalls aus Fleisch. Warum ist Kannibalismus relativ selten? Wie wir im Fall der Lachmöwe gesehen haben, fressen erwachsene Tiere gelegentlich die Jungen ihrer eigenen Art. Doch sieht man niemals ausgewachsene Fleischfresser andere erwachsene Individuen ihrer eigenen Art aktiv verfolgen in der Absicht, sie zu verspeisen. Warum nicht? Wir sind immer noch so sehr daran gewöhnt, in Begriffen der Arterhaltungstheorie der Evolutionstheorie zu denken, daß wir häufig vergessen, völlig vernünftige Fragen zu stellen wie: „Warum jagen Löwen keine anderen Löwen?“ Eine weitere gute Frage, die zu einer selten gestellten Art von Fragen gehört, lautet: „Warum laufen Antilopen vor Löwen davon, statt sich zu wehren?“

Löwen jagen deshalb keine Löwen, weil dies für sie keine ESS wäre. Eine Kannibalenstrategie wäre instabil, und zwar aus demselben Grund wie die Falkenstrategie in unserem Beispiel: Die Gefahr des Zurückschlagens wäre zu groß. Diese Gefahr ist bei Auseinandersetzungen zwischen Angehörigen verschiedener Arten geringer, und das wiederum ist der Grund dafür, daß so viele Beutetiere davonlaufen, statt sich zu wehren. Ursprünglich ergibt sich dies vermutlich aus der Tatsache, daß beim Aufeinandertreffen zweier Tiere, die verschiedenen Arten angehören, die Asymmetrie von vornherein größer ist als bei Angehörigen derselben Art. Wann immer bei einer Auseinandersetzung eine starke Asymmetrie besteht, ist es wahrscheinlich, daß die evolutionär stabilen Strategien bedingte, von der Asymmetrie abhängige Strategien sind. Bei Konflikten zwischen Angehörigen verschiedener Arten werden sich – weil es so viele mögliche Asymmetrien gibt – mit

großer Wahrscheinlichkeit analoge Strategien zu „Wenn du kleiner bist, lauf fort; bist du größer, greif an“ herausbilden. Löwen und Antilopen haben durch die evolutionäre Divergenz, welche die ursprüngliche Asymmetrie der Auseinandersetzung ständig weiter verschärft hat, eine Art stabilen Zustand erreicht. Sie haben es in der Kunst des Jagens beziehungsweise des Davonlaufens außerordentlich weit gebracht. Eine durch Mutation entstandene Antilope, die Löwen gegenüber die Strategie „Behaupte dich und kämpfe“ anwenden wollte, wäre weniger erfolgreich als rivalisierende Antilopen, die am Horizont verschwinden.

Ich könnte mir vorstellen, daß wir eines Tages auf die Entwicklung des Konzepts der ESS als auf einen der bedeutendsten Fortschritte in der Evolutionstheorie seit Darwin zurückblicken werden.<sup>7</sup> Dieses Konzept ist überall dort anwendbar, wo wir einen Interessenkonflikt vorfinden, und das heißt fast überall. In der Verhaltensforschung hat man sich angewöhnt, über etwas zu reden, das man als „soziale Organisation“ bezeichnet. Zu oft wird die gesellschaftliche Organisation einer Art wie ein eigenständiges Gebilde mit seinem eigenen biologischen „Vorteil“ behandelt. Ein Beispiel dafür, das ich bereits genannt habe, ist die „Dominanzhierarchie“. Ich glaube, daß hinter einer großen Zahl von Aussagen, die Biologen über die soziale Organisation machen, Auffassungen verborgen sind, die auf dem Gruppenselektionsdenken aufbauen. Maynard Smiths Konzept der ESS versetzt uns zum ersten Mal in die Lage, deutlich zu erkennen, auf welche Weise eine Ansammlung unabhängiger egoistischer Organismen wie ein einziges organisiertes Ganzes aussehen kann. Meiner Meinung nach gilt dies nicht nur für die soziale Organisation innerhalb einer Art, sondern auch für „Ökosysteme“ sowie „Gemeinschaften“, die aus vielen Arten bestehen. Langfristig gesehen rechne ich damit, daß das Konzept der ESS die ökologische Wissenschaft revolutionieren wird.

Auch auf eine Frage, die wir in Kapitel 3 zurückgestellt hatten, können wir dieses Konzept anwenden. Ausgangspunkt war das

Bild der (die Gene in einem Körper darstellenden) Ruderer in einem Boot, die guten Teamgeist brauchen. Gene werden selektiert, nicht weil sie für sich genommen „gut“ sind, sondern weil sie vor dem Hintergrund der anderen Gene im Genpool gut arbeiten. Ein gutes Gen muß sich mit den anderen Genen, mit denen es sich in eine lange Reihe aufeinanderfolgender Körper zu teilen hat, vertragen und diese ergänzen. Ein Gen für Zähne zum Zermahlen von Pflanzen ist im Genpool einer pflanzenfressenden Spezies ein gutes, im Genpool einer fleischfressenden Art aber ein schlechtes Gen.

Man kann sich vorstellen, daß ein zusammenpassender Satz von Genen gemeinsam *als eine Einheit* selektiert wird. Im Beispiel der Schmetterlingsmimikry von Kapitel 3 scheint genau dies eingetreten zu sein. Doch die Stärke des ESS-Konzepts liegt darin, daß es uns in die Lage versetzt zu erkennen, wie ein derartiges Ergebnis durch Selektion allein auf der Ebene des unabhängigen Gens erzielt werden könnte. Die Gene brauchen nicht auf demselben Chromosom miteinander gekoppelt zu sein.

Eigentlich reicht der Vergleich mit den Ruderern nicht zur Erklärung dieses Gedankens. Wir können uns ihr nur soweit wie möglich annähern: Nehmen wir an, für eine wirklich erfolgreiche Mannschaft sei es wichtig, daß die Ruderer ihre Bewegungen mit Hilfe der Sprache koordinieren. Nehmen wir weiter an, von den dem Trainer zur Verfügung stehenden Ruderern sprächen einige nur Englisch und andere nur Deutsch. Die Engländer sind nicht durchweg bessere oder schlechtere Ruderer als die Deutschen. Dennoch wird wegen der Bedeutung der Verständigung eine gemischte Mannschaft gewöhnlich weniger Rennen gewinnen als eine entweder rein englische oder rein deutsche Mannschaft.

Der Trainer ist sich dessen nicht bewußt. Er tut nichts weiter, als seine Leute herumschieben, den Individuen in Siegerbooten Pluspunkte anzuschreiben und die Individuen in Verliererbooten zu notieren. Wenn nun unter den ihm zur Verfügung stehenden Bewerbern zufällig die Engländer überwiegen, so folgt daraus,

daß jeder Deutsche, der in ein Boot hineingerät, dieses wahrscheinlich zum Verlieren bringen wird, weil die Verständigung zusammenbricht. Umgekehrt wird, wenn das Reservoir von Ruderern in der Überzahl aus Deutschen besteht, ein Engländer feststellen, daß er jedes Boot, in dem er sich befindet, zum Verlieren bringt. Die Mannschaft, welche als die insgesamt beste aus den Wettkämpfen hervorgeht, wird einem der beiden stabilen Zustände entsprechen – rein englisch oder rein deutsch, aber nicht gemischt. Oberflächlich betrachtet sieht es so aus, als ob der Trainer ganze Gruppen mit derselben Sprache *als Einheiten* auswählt. Doch das tut er nicht. Er wählt einzelne Ruderer nach ihrer offensichtlichen Fähigkeit aus, Rennen zu gewinnen. So kommt es, daß die Wahrscheinlichkeit, mit der ein Individuum Rennen gewinnt, davon abhängig ist, aus welchen anderen Individuen das Bewerberangebot besteht. Bewerber, die zur Minderheit gehören, werden automatisch bestraft. Nicht, weil sie schlechte Ruderer sind, sondern einfach, weil sie einer Minderheit angehören. In ähnlicher Weise bedeutet die Tatsache, daß Gene wegen ihrer gegenseitigen Vereinbarkeit ausgewählt werden, nicht zwangsläufig, daß wir uns eine Selektion vorstellen müssen, deren Einheit Gengruppen sind, wie dies im Beispiel der Schmetterlinge der Fall war. Die Selektion auf der niedrigen Ebene des einzelnen Gens kann den Eindruck einer Selektion auf einem höheren Niveau erwecken.

In diesem Beispiel begünstigt die Auslese einfach Konformität. Interessanter ist es, wenn Gene selektiert werden, weil sie einander ergänzen. Nehmen wir beispielsweise an, eine ideal ausgewogene Rudermannschaft bestünde aus vier Rechts- und vier Linkshändern. Nehmen wir außerdem wieder an, der Trainer sei sich dieser Tatsache nicht bewußt und wähle blind nach „Verdienst“ aus. Wenn nun der Bewerberkreis zufällig in der Überzahl aus Rechtshändern bestünde, wäre jeder einzelne Linkshänder tendenziell im Vorteil: Wahrscheinlich würde er jedem Boot, in dem er sich befände, zum Sieg verhelfen und erschiene daher als ein

guter Ruderer. Umgekehrt würde in einem überwiegend aus Linkshändern bestehenden Bewerberkreis ein Rechtshänder einen Vorteil haben. Dies ist ähnlich wie der Fall des Falken, der in einer Taubenpopulation, und der Taube, die in einer Falkenpopulation erfolgreich ist. Der Unterschied besteht darin, daß es in jenem Fall um Wechselbeziehungen zwischen einzelnen Körpern – egoistischen Maschinen – ging, während wir hier mit Hilfe unseres Bildes über Wechselbeziehungen zwischen Genen im Innern von Körpern sprechen.

Die blinde Auswahl „guter“ Ruderer durch den Trainer wird am Ende zu einer idealen Mannschaft führen, die aus vier Links- und vier Rechtshändern besteht. Es wird so aussehen, als habe er sie alle zusammen als eine komplette, ausgewogene Einheit ausgewählt. Ich halte es für ökonomischer, mir vorzustellen, daß er seine Auswahl auf einer niedrigeren Ebene trifft, der Ebene der unabhängigen Bewerber. Der evolutionär stabile Zustand (das Wort „Strategie“ wäre in diesem Zusammenhang irreführend) von vier Links- und vier Rechtshändern wird sich einfach als eine Konsequenz der Auslese auf der Basis des erkennbaren Verdienstes ergeben.

Der Genpool ist die langfristige Umwelt des Gens. „Gute“ Gene werden durch blinde Selektion ausgewählt, es sind diejenigen, die im Genpool überleben. Dies ist keine Theorie, es ist noch nicht einmal eine beobachtete Tatsache: Es ist einfach eine Tautologie. Die interessante Frage ist, was genau ein Gen zu einem guten Gen macht. Als erste Näherung hatte ich gesagt, was ein Gen zu einem guten Gen macht, sei die Fähigkeit, effiziente Überlebensmaschinen zu bauen – Körper. Wir müssen diese Aussage nunmehr ergänzen. Der Genpool wird zu einem *evolutionär stabilen Satz* von Genen, definiert als ein Genpool, in den kein neues Gen eindringen kann. Die Mehrheit neuer Gene, die entstehen – durch Mutation, Neuordnung oder Einwanderung – werden durch die natürliche Auslese rasch bestraft: Der evolutionär stabile Satz wird wiederhergestellt. Gelegentlich jedoch gelingt es

einem neuen Gen, in den Satz einzudringen: Es breitet sich erfolgreich im Genpool aus. Dies führt zu einer vorübergehenden Periode der Instabilität, die in einen neuen evolutionär stabilen Satz mündet – ein Stückchen Evolution hat stattgefunden. Analog zu den Aggressionsstrategien könnte eine Population mehr als einen alternativen Stabilitätspunkt besitzen und gelegentlich von einem zu einem anderen überspringen. Die fortschreitende Evolution ist vielleicht weniger ein stetes Aufwärtssteigen als vielmehr eine Reihe getrennter Schritte von einem stabilen Plateau zu einem anderen.<sup>8</sup> Es mag so aussehen, als ob die Population insgesamt sich wie eine einzige, sich selbst regelnde Einheit verhielte. Aber dieser falsche Eindruck wird durch eine Selektion erweckt, die auf der Ebene des einzelnen Gens erfolgt. Gene werden auf Grund ihres „Verdienstes“ selektiert. Verdienst jedoch wird beurteilt auf der Basis der Leistung vor dem Hintergrund des evolutionär stabilen Satzes, der den jeweiligen Genpool darstellt.

Maynard Smith konnte dadurch, daß er aggressive Interaktionen zwischen ganzen Individuen betrachtete, die Dinge sehr klar machen. Es ist leicht, sich stabile Zahlenverhältnisse von Falkenköpern zu Taubenköpern vorzustellen, weil Körper große Dinge sind, die man sehen kann. Derartige Wechselwirkungen zwischen Genen, die in *verschiedenen* Körpern sitzen, sind jedoch lediglich die Spitze des Eisberges. Die große Mehrheit der signifikanten Interaktionen zwischen Genen in dem evolutionär stabilen Satz – dem Genpool – besteht innerhalb ein und desselben Körpers. Diese Interaktionen sind schwer zu erkennen, denn sie finden im Innern von Zellen statt, insbesondere im Innern der Zellen sich entwickelnder Embryos. Vollständige Körper existieren, weil sie das Produkt eines evolutionär stabilen Satzes egoistischer Gene sind.

Doch ich muß zu den Wechselbeziehungen auf dem Niveau ganzer Tiere zurückkehren, welche den Gegenstand dieses Buches bilden. Zum Verständnis der Aggression war es angebracht, die einzelnen Tiere als unabhängige selbstsüchtige Maschinen zu



behandeln. Dieses Modell hilft uns nicht mehr weiter, wenn es um enge Verwandte geht – Brüder und Schwestern, Cousinen und Cousins, Eltern und Kinder. Das liegt daran, daß Verwandte einen wesentlichen Teil ihrer Gene gemeinsam haben. Jedes egoistische Gen verteilt daher seine Loyalität auf verschiedene Körper. Dies soll im nächsten Kapitel näher erklärt werden.

## 6. Genverwandtschaft

Was ist das egoistische Gen? Es ist nicht einfach nur ein einzelnes materielles Stückchen DNA. Es ist vielmehr – wie in der Ursuppe – die *Gesamtheit aller* über die ganze Welt verteilten *Kopien* eines speziellen Stückchens DNA. Wenn wir uns die Freiheit nehmen, über Gene zu sprechen, als ob sie bewußte Ziele verfolgten – wobei wir uns immer wieder rückversichern müssen, daß wir unsere etwas saloppe Sprache in eine korrekte Ausdrucksweise zurückübersetzen könnten, wenn wir wollten –, so können wir die Frage stellen, welche Absicht ein einzelnes egoistisches Gen denn eigentlich verfolgt. Es versucht, im Genpool immer zahlreicher zu werden. Dies erreicht es im wesentlichen, indem es dazu beiträgt, die Körper, in denen es sich befindet, so zu programmieren, daß sie überleben und sich fortpflanzen. Für die folgenden Betrachtungen ist jedoch vor allem der Aspekt bedeutsam, daß „es“ ein verbreitetes, vielfach vorhandenes Gebilde ist, das in vielen verschiedenen Individuen gleichzeitig existiert. Die Kernaussage dieses Kapitels lautet: Möglicherweise ist ein Gen in der Lage, den *Kopien* seiner selbst, die in anderen Körpern sitzen, zu helfen. Dies würde wie individueller Altruismus aussehen, wäre aber tatsächlich das Ergebnis des Genegoismus.

Betrachten wir das Gen für Albinismus beim Menschen. Tatsächlich gibt es mehrere Gene, die Albinismus hervorrufen, ich spreche aber nur von einem von ihnen. Es ist rezessiv, das heißt, es muß in doppelter Ausfertigung vorhanden sein, damit ein Mensch ein Albino wird. Dies ist bei jeweils einem von 20 000 Menschen der Fall. Außerdem liegt das Gen jedoch bei einem von etwa 70 Menschen in einfacher Ausfertigung vor, und diese Indi-

viduen sind keine Albinos. Da ein Gen wie das für Albinismus auf viele Individuen verteilt ist, könnte es theoretisch selbst sein Überleben im Genpool fördern, indem es seine Körper dahingehend programmiert, sich anderen Albinokörpern gegenüber selbstlos zu verhalten, da diese bekanntlich dasselbe Gen enthalten. Das Albinogen sollte ganz glücklich darüber sein, wenn einige der Körper sterben, in denen es lebt, vorausgesetzt diese helfen damit anderen Körpern, die dasselbe Gen enthalten, beim Überleben. Wenn das Albinogen einen seiner Körper dazu veranlassen könnte, das Leben von zehn Albinokörpern zu retten, dann wäre die zahlenmäßige Zunahme der Albinogene im Genpool eine reichliche Entschädigung sogar für den Tod des Altruisten.

Sollten wir also erwarten, daß Albinos besonders freundlich zueinander sind? Tatsächlich sind sie es wahrscheinlich nicht. Wenn wir erkennen wollen, warum das so ist, müssen wir vorübergehend unser Bild von dem Gen als einem bewußt handelnden Etwas aufgeben, weil es in diesem Zusammenhang ausgesprochen irreführend ist. Wir müssen auf die konventionelle, wenn auch langatmigere Ausdrucksweise zurückgreifen. Es ist nicht so, daß Albinogene wirklich überleben oder anderen Albinogenen helfen „wollen“. Doch wenn das Albinogen seine Körper rein zufällig dazu bewegen würde, sich anderen Albinos gegenüber uneigennützig zu verhalten, hätte dies die Folge, daß es im Genpool wohl oder übel zahlreicher würde. Doch damit dies geschähe, müßte das Gen zwei voneinander unabhängige Wirkungen auf die Körper ausüben. Es müßte ihnen nicht nur die typische, sehr helle Hautfarbe verleihen, sondern darüber hinaus eine Tendenz, sich gegenüber Individuen mit sehr heller Hautfarbe altruistisch zu verhalten. Ein derartiges Gen mit zwei Effekten könnte, wenn es existierte, in der Population sehr erfolgreich sein.

Nun stimmt es zwar, daß Gene tatsächlich mehrfache Wirkungen erzielen, wie ich in Kapitel 3 betont habe. Theoretisch ist es möglich, daß ein Gen auftritt, welches ein äußerlich sichtbares „Kennzeichen“, beispielsweise eine helle Haut oder einen grünen

Bart oder irgend etwas Auffälliges, hervorriefe und darüber hinaus eine Tendenz, zu anderen Trägern dieses auffälligen Merkmals besonders freundlich zu sein. Es ist möglich, aber nicht sonderlich wahrscheinlich. Genausogut könnte Grünbärtigkeit mit einer Tendenz verbunden sein, eingewachsene Zehennägel oder irgendein anderes Merkmal zu entwickeln, und eine Vorliebe für grüne Bärte könnte ebenso wahrscheinlich mit der Unfähigkeit einhergehen, Freesienduft wahrzunehmen. Es ist nicht sehr wahrscheinlich, daß ein und dasselbe Gen zusätzlich zu einem „Kennzeichen“ auch die entsprechende Art von Altruismus erzeugt. Nichtsdestoweniger ist das, was wir als den Grünbart-Altruismuseffekt bezeichnen können, eine theoretische Möglichkeit.

Ein beliebiges Merkmal wie ein grüner Bart ist lediglich eine Methode, mit deren Hilfe ein Gen Kopien seiner selbst in anderen Individuen „erkennen“ kann. Gibt es noch andere Methoden? Ein besonders direktes mögliches Verfahren ist das folgende. Der Besitzer eines altruistischen Gens könnte einfach an der Tatsache erkannt werden, daß er altruistisch handelt. Ein Gen könnte im Genpool Erfolg haben, wenn es etwas „sagte“, das der folgenden Anweisung entspräche: „Körper, wenn A untergeht, weil er versucht, jemand anderen vor dem Ertrinken zu retten, so spring hinein und rette A!“ Ein solches Gen könnte gut abschneiden, weil eine mehr als durchschnittliche Chance besteht, daß A ebendieses altruistische Lebensrettergen trägt. Die Tatsache, daß A dabei gesehen wird, wie er jemand anderen zu retten versucht, ist ebenso ein „Kennzeichen“ wie ein grüner Bart. Es ist weniger willkürlich als ein grüner Bart, scheint aber immer noch ziemlich unwahrscheinlich. Gibt es irgendwelche plausiblen Möglichkeiten für Gene, ihre Kopien in anderen Körpern zu „erkennen“?

Die Antwort lautet ja. Wie sich leicht zeigen läßt, besteht bei *nahen Verwandten* – Familienangehörigen – eine mehr als durchschnittliche Chance für den gemeinsamen Besitz von Genen. Schon seit langem gibt es keinen Zweifel mehr daran, daß dies der Grund für die weit verbreitete Selbstlosigkeit von Eltern gegen-

über ihren Nachkommen sein muß. Wie R. A. Fisher, J. B. S. Haldane und vor allem W. D. Hamilton erkannt haben, gilt das gleiche für andere enge Verwandte – Brüder und Schwestern, Neffen und Nichten, nahe Cousins und Cousinen. Wenn ein Individuum stirbt, um zehn nahe Verwandte zu retten, so geht zwar eine Kopie des Gens für Familienaltruismus verloren, doch eine größere Zahl von Kopien desselben Gens wird gerettet.

Der Ausdruck „eine größere Zahl“ ist ein wenig vage, „nahe Verwandte“ ebenso. Wie Hamilton gezeigt hat, können wir uns genauer ausdrücken. Seine beiden Aufsätze aus dem Jahre 1964 gehören zu den bedeutendsten Beiträgen zur Sozialethologie, die jemals geschrieben worden sind, und ich habe nie verstehen können, warum sie von den Ethologen so wenig beachtet worden sind. (Sein Name erscheint nicht einmal im Index zweier großer Ethologielehrbücher, die beide 1970 veröffentlicht wurden.)<sup>1</sup> Glücklicherweise gibt es in jüngster Zeit Anzeichen für ein Wiederaufleben des Interesses an seinen Ideen. Hamiltons Aufsätze sind ziemlich mathematisch; die Grundprinzipien lassen sich jedoch, wenngleich auf Kosten einer etwas zu starken Vereinfachung, auch ohne strenge Mathematik leicht intuitiv begreifen. Was wir berechnen wollen, ist die Wahrscheinlichkeit oder die Chance, daß zwei Individuen, beispielsweise zwei Schwestern, ein bestimmtes Gen gemeinsam haben.

Der Einfachheit halber werde ich davon ausgehen, daß wir über Gene reden, die im Genpool insgesamt selten sind.<sup>2</sup> Die meisten Menschen haben, unabhängig davon, ob sie miteinander verwandt sind oder nicht, „das Gen für Nichtalbinismus“ gemeinsam. Dieses Gen ist deshalb so verbreitet, weil Albinos in der Natur weniger Überlebenschancen haben als Nichtalbinos. Beispielsweise werden sie leichter von der Sonne geblendet und übersehen daher mit größerer Wahrscheinlichkeit sich nähernde Räuber. Aber wir wollen nicht erklären, warum solch offensichtlich „gute“ Gene wie das für Nichtalbinismus im Genpool überwiegen. Uns interessieren vielmehr die Ursachen des Erfolgs, den Gene spezifisch auf

Grund ihres Altruismus haben. Wir können daher für unsere Überlegungen davon ausgehen, daß diese Gene zumindest in den frühen Phasen des Evolutionsprozesses selten sind. Der wichtige Punkt ist nun, daß selbst ein Gen, das in der Population insgesamt selten vorkommt, innerhalb einer Familie allgemein verbreitet ist. Ich besitze eine Reihe von Genen, die in der Population selten sind, und auch der Leser hat solche Gene. Die Chance, daß wir beide dieselben seltenen Gene besitzen, ist außerordentlich klein. Doch die Wahrscheinlichkeit, daß meine Schwester über dasselbe besonders seltene Gen verfügt wie ich, ist groß, und mit der gleichen Wahrscheinlichkeit hat der Leser ein seltenes Gen mit seiner Schwester gemeinsam. Die Chancen sind in diesem Fall genau 50 Prozent, und es läßt sich leicht erklären, warum das so ist.

Nehmen wir an, ich besitze eine Kopie des Gens G. Ich muß es entweder von meinem Vater oder von meiner Mutter erhalten haben. (Der Einfachheit halber können wir verschiedene nicht sehr häufige Möglichkeiten vernachlässigen – daß G eine neue Mutation ist, daß beide Eltern es besaßen oder daß jeder Elternteil zwei Kopien davon enthielt.) Nehmen wir an, es war mein Vater, der mir das Gen vererbt hat. Dann muß jede seiner gewöhnlichen Körperzellen eine Kopie von G enthalten haben. Erinnern wir uns nun daran, daß ein Mann, wenn er eine Samenzelle erzeugt, die Hälfte seiner Gene an sie weitergibt. Es besteht daher eine 50prozentige Chance, daß der Samen, der meine Schwester erzeugte, das Gen G bekam. Wenn ich andererseits G von meiner Mutter erhielt, so zeigt die genau parallele Beweisführung, daß die Hälfte ihrer Eizellen G enthalten haben muß; die Chancen, daß meine Schwester G enthält, betragen abermals 50 Prozent. Das bedeutet, wenn ich 100 Brüder und Schwestern hätte, würde ungefähr die Hälfte von ihnen ein bestimmtes seltenes Gen tragen, das ich besitze. Es bedeutet außerdem: Wenn ich 100 seltene Gene besitze, sind etwa 50 von ihnen im Körper jedes meiner Brüder und jeder meiner Schwestern vorhanden.

Dieselbe Art von Rechnung kann man für jeden beliebigen Verwandtschaftsgrad durchführen. Eine wichtige Beziehung ist die zwischen Eltern und Kind. Wenn ich eine Kopie des Gens H besitze, so ist die Chance, daß ein einzelnes meiner Kinder dieses Gen trägt, 50 Prozent, weil die Hälfte meiner Geschlechtszellen H enthält und das Kind aus einer jener Geschlechtszellen entstanden ist. Wenn ich umgekehrt eine Kopie des Gens J besitze, so ist die Chance, daß auch mein Vater J in sich hatte, ebenfalls 50 Prozent, weil ich die Hälfte meiner Gene von ihm und die andere Hälfte von meiner Mutter geerbt habe. Zur Erleichterung bedienen wir uns eines Index für den **Verwandtschaftsgrad**. Er ist ein Ausdruck für die Wahrscheinlichkeit, daß zwei Verwandte ein Gen gemeinsam haben. Der Verwandtschaftsgrad zwischen zwei Brüdern ist  $1/2$ , weil die Hälfte der Gene, die einer von ihnen besitzt, auch in dem anderen vorhanden ist. Dabei handelt es sich um einen Durchschnittswert: Durch den Zufall der meiotischen Ziehung können einzelne Brüderpaare mehr oder weniger als die Hälfte ihrer Gene gemeinsam haben. Der Verwandtschaftsgrad zwischen Elternteil und Kind beträgt immer genau  $1/2$ .

Nun ist diese Art der Berechnung ziemlich ermüdend; im folgenden eine nicht übermäßig genaue, aber leicht anzuwendende Regel, mit der sich der Verwandtschaftsgrad zwischen zwei beliebigen Individuen A und B ausrechnen läßt. Der Leser mag sie nützlich finden, wenn er sein Testament machen oder augenfällige Ähnlichkeiten in seiner Familie interpretieren will. Sie gilt für alle einfachen Fälle, versagt jedoch, wie wir sehen werden, in Fällen von Inzest und bei bestimmten Insekten.

Als erstes sind alle *gemeinsamen Vorfahren* von A und B festzustellen. Bei zwei Cousins oder Cousinen ersten Grades beispielsweise sind das ihre gemeinsamen Großeltern. Wenn A und B einen gemeinsamen Vorfahren finden, sind dessen Vorfahren natürlich alle ebenfalls gemeinsame Vorfahren von A und B. Wir lassen aber alle außer den jüngsten gemeinsamen Ahnen unberücksichtigt. In diesem Sinne haben Cousins und Cousinen ersten

Grades nur zwei gemeinsame Vorfahren. Wenn B ein direkter Nachkomme von A ist, zum Beispiel sein Urenkel, dann ist A selbst der „gemeinsame Ahne“, nach dem wir suchen.

Nachdem wir die (oder den) gemeinsamen Vorfahren von A und B gefunden haben, zählen wir den **Generationsabstand** folgendermaßen. Wir beginnen bei A, verfolgen den Stammbaum, bis wir auf einen gemeinsamen Ahnen treffen, und kehren dann wieder bis zu B zurück. Die Gesamtzahl der Schritte den Baum hinauf und wieder hinunter ist der Generationsabstand. Wenn etwa A der Onkel von B ist, so beträgt der Generationsabstand 3. Der gemeinsame Vorfahre ist beispielsweise A's Vater und B's Großvater. Wenn wir bei A anfangen, müssen wir eine Generation hinaufsteigen, um zu dem gemeinsamen Vorfahren zu kommen. Anschließend, um zu B zu gelangen, müssen wir auf der anderen Seite wieder zwei Generationen hinuntersteigen. Der Generationsabstand ist daher  $1 + 2 = 3$ .

Nachdem wir über einen bestimmten gemeinsamen Ahnen den Generationsabstand zwischen A und B gefunden haben, berechnen wir den Anteil an ihrem Verwandtschaftsgrad, für den jener Ahne verantwortlich ist. Dazu multiplizieren wir pro Schritt des Generationsabstandes  $1/2$  einmal mit sich selbst. Wenn der Generationsabstand 3 beträgt, müssen wir also  $1/2 \times 1/2 \times 1/2$  oder  $(1/2)^3$  rechnen. Beträgt der Generationsabstand über einen speziellen Ahnen  $g$  Schritte, so ist der auf diesen Ahnen zurückzuführende Verwandtschaftsgrad  $(1/2)^g$ .

Doch dies macht nur einen Teil des Verwandtschaftsgrades zwischen A und B aus. Wenn sie mehr als einen gemeinsamen Vorfahren haben, müssen wir den entsprechenden Wert für jeden dieser Vorfahren hinzuzählen. Gewöhnlich ist der Generationsabstand für alle gemeinsamen Vorfahren von zwei Individuen gleich. Daher braucht man, wenn man den Verwandtschaftsgrad von A und B aufgrund irgendeines beliebigen dieser Ahnen ausgerechnet hat, in der Praxis nichts anderes mehr zu tun, als ihn mit der Zahl der Ahnen zu multiplizieren. Vettern ersten Grades beispielsweise



haben zwei gemeinsame Vorfahren, und der Generationsabstand über jeden von ihnen ist 4. Ihr Verwandtschaftsgrad beträgt daher  $2 \times (1/2)^4 = 1/8$ . Wenn A der Urenkel von B ist, so ist der Generationsabstand 3, und die Zahl der gemeinsamen „Vorfahren“ ist 1 (B selbst). Der Verwandtschaftsgrad ist daher  $1 \times (1/2)^3 = 1/8$ . Genetisch gesehen entspricht mein Vetter ersten Grades meinem Urenkel. Und es ist ebenso wahrscheinlich, daß ich meinem Onkel „nachschiere“ (Verwandtschaftsgrad:  $2 \times (1/2)^3 = 1/4$ ) wie meinem Großvater (Verwandtschaftsgrad:  $1 \times (1/2)^2 = 1/4$ ).

Für so entfernte Verwandte wie Vettern dritten Grades nähert sich der Verwandtschaftsgrad ( $2 \times (1/2)^8 = 1/128$ ) der sehr geringen Wahrscheinlichkeit, daß A ein bestimmtes seiner Gene mit einem beliebigen Individuum der Population gemeinsam hat. Soweit es ein altruistisches Gen betrifft, ist ein Vetter dritten Grades nicht sehr viel mehr als jeder Hinz oder Kunz. Ein Vetter zweiten Grades (Verwandtschaftsgrad  $1/32$ ) ist, verglichen mit dem Rest der Population, nur ein klein wenig etwas Besonderes, ein Vetter ersten Grades etwas mehr ( $1/8$ ). Leibliche Geschwister sowie Eltern und Kinder sind für uns etwas ganz Besonderes ( $1/2$ ), und eineiige Zwillinge (Verwandtschaftsgrad 1) sind genauso besonders wie man selbst. Onkel, Tanten, Neffen und Nichten, Großeltern und Enkel sowie Halbgeschwister liegen mit einem Verwandtschaftsgrad von  $1/4$  dazwischen.

Jetzt sind wir in der Lage, sehr viel präziser über Gene für Familienaltruismus zu sprechen. Ein Gen für das selbstmörderische Retten von fünf Vettern würde in der Population nicht zahlreicher werden, aber ein Gen zum Retten von fünf Brüdern oder zehn Vettern würde dies sehr wohl. Damit ein selbstmörderisch altruistisches Gen erfolgreich ist, muß es mehr als zwei Geschwister (beziehungsweise Kinder oder Eltern) oder mehr als vier Halbgeschwister (beziehungsweise Onkel, Tanten, Neffen, Nichten, Großeltern, Enkel) oder mehr als acht Vettern ersten Grades retten und so weiter. Ein derartiges Gen lebt im Durchschnitt in

den Körpern von so vielen geretteten Individuen weiter, daß der Tod des Altruisten ausgeglichen wird.

Wenn ein Individuum sicher sein könnte, daß ein bestimmtes anderes Individuum sein eineiiger Zwilling ist, so sollte es um dessen Wohlergehen genauso besorgt sein wie um sein eigenes. Jedes Gen für Zwillingsaltruismus muß zwangsläufig in beiden Zwillingen vorhanden sein; wenn daher einer einen heldenhaften Tod stirbt, um den anderen zu retten, so lebt das Gen weiter. Neunbindengürteltiere werden in einem Wurf von eineiigen Vierlingen geboren. Soweit mir bekannt ist, liegen keine Berichte über heroische Selbstaufopferungstaten unter jungen Gürteltieren vor, doch ist darauf aufmerksam gemacht worden, daß mit Sicherheit eine starke Selbstlosigkeit unter ihnen zu erwarten ist, und es würde sich lohnen, wenn jemand nach Südamerika führe, um das nachzuprüfen.<sup>3</sup>

Wir können nunmehr erkennen, daß die elterliche Fürsorge lediglich ein Sonderfall von Familienaltruismus ist. Genetisch gesprochen sollte ein Erwachsener seinem verwaisten kleinen Bruder ebensoviel Pflege und Aufmerksamkeit entgegenbringen wie einem seiner eigenen Kinder. Sein Verwandtschaftsgrad mit beiden Kleinkindern ist genau identisch, nämlich  $1/2$ . Im Sinne der Genselektion müßte ein Gen für altruistisches Verhalten der großen Schwester eine ebenso gute Chance haben, sich in der Population auszubreiten, wie ein Gen für Altruismus seitens der Eltern. In der Praxis ist dies aus mehreren Gründen, auf die wir später noch zu sprechen kommen werden, eine allzu große Vereinfachung, und die brüderliche und schwesterliche Fürsorge ist in der Natur bei weitem nicht so verbreitet wie die elterliche. Worauf ich hier hinauswill, ist jedoch, daß *genetisch* gesehen an der Eltern-Kind-Beziehung, verglichen mit der Bruder-Schwester-Beziehung, nichts Besonderes ist. Die Tatsache, daß Eltern Gene an Kinder vererben, aber Schwestern untereinander keine Gene austauschen, ist nicht relevant, da beide Schwestern identische Kopien derselben Gene von denselben Eltern erhalten.

Einige Leute benutzen den Ausdruck **Familienselektion** oder **Verwandtschaftsselektion**, um diese Art der natürlichen Auslese von der Gruppenselektion (der unterschiedlichen Überlebensrate in verschiedenen Gruppen) und der Individualselektion (der unterschiedlichen Überlebensdauer von Individuen) zu unterscheiden. Die Familienselektion erklärt den innerfamiliären Altruismus; je näher die Verwandtschaft, desto stärker die Auslese. Es ist nichts gegen den Ausdruck einzuwenden; doch bedauerlicherweise wird man ihn vielleicht aufgeben müssen, da er kürzlich grob mißbraucht wurde, was in den kommenden Jahren vermutlich Unklarheit und Verwirrung unter den Biologen stiften wird. E. O. Wilson definiert in seinem ansonsten bewundernswerten Buch *Sociobiology : The New Synthesis* die Familienselektion als einen Sonderfall der Gruppenselektion. Er stellt ein Diagramm auf, aus dem deutlich hervorgeht, daß er sie zwischen der „Individualselektion“ und der „Gruppenselektion“ im konventionellen Sinne – in dem Sinne also, wie ich den Begriff in Kapitel 1 benutzt habe – ansiedelt. Nun bedeutet Gruppenselektion – sogar nach Wilsons eigener Definition – die unterschiedliche Überlebensrate in *Gruppen* von Individuen. Zugegeben, in einem gewissen Sinne kann man sagen, daß eine Familie eine besondere Art von Gruppe ist. Doch der Kern von Hamiltons Argumentation ist gerade der, daß die Trennung zwischen Familie und Nicht-Familie nicht eindeutig ist, sondern eine Frage der mathematischen Wahrscheinlichkeit. Hamiltons Theorie besagt nicht, daß Tiere sich allen „Familienangehörigen“ gegenüber uneigennützig verhalten und allen anderen Individuen gegenüber eigennützig. Zwischen Familie und Nicht-Familie lassen sich keine genauen Grenzen ziehen. Wir brauchen nicht zu entscheiden, ob beispielsweise Vettern zweiten Grades als zur Familie gehörig angesehen werden sollen oder nicht: Wir erwarten einfach, daß die Wahrscheinlichkeit, Altruismus zu erfahren, für Vettern zweiten Grades  $1/16$  so groß ist wie für Kinder oder Geschwister. Familienselektion ist ganz entschieden

den *kein* Spezialfall der Gruppenselektion.<sup>4</sup> Sie ist eine besondere Folge der Genselektion.

Wilsons Definition der Familienselektion hat einen sogar noch schwerwiegenderen Mangel. Sie schließt bewußt die Nachkommen aus: Diese zählen nicht als Verwandte!<sup>5</sup> Nun weiß Wilson natürlich sehr genau, daß Kinder mit ihren Eltern verwandt sind, aber er zieht es vor, die Theorie der Familienselektion nicht zur Erklärung der selbstlosen Sorge von Eltern für ihre Kinder heranzuziehen. Selbstverständlich hat er das Recht, ein Wort zu definieren, wie immer es ihm gefällt, aber dies ist eine höchst verwirrende Definition, und ich hoffe, daß er sie in späteren Auflagen seines zu Recht einflußreichen Buches ändern wird. Genetisch gesehen entwickeln sich Brutpflege und Bruder-Schwester-Altruismus aus genau demselben Grund: In beiden Fällen besteht eine große Wahrscheinlichkeit, daß das altruistische Gen im Körper des Nutznießers vorhanden ist.

Ich bitte den Leser um Nachsicht dafür, daß ich hier ein wenig ausfällig geworden bin, und beeile mich, zu unserem Hauptthema zurückzukehren. Bisher habe ich etwas zu stark vereinfacht, und es ist nun an der Zeit, einige Einschränkungen vorzunehmen. Ich habe mit einfachen Worten von selbstmörderischen Genen für die Lebensrettung einer bestimmten Anzahl von Verwandten mit genau bekanntem Verwandtschaftsgrad gesprochen. Natürlich kann man im wirklichen Leben nicht erwarten, daß Tiere zählen, wie viele Verwandte sie gerade retten, und ebensowenig kann man erwarten, daß sie im Kopf Hamiltons Rechnungen durchführen, selbst wenn sie genau feststellen könnten, wer ihre Geschwister und Vettern sind. In der Realität müssen sicherer Selbstmord und „absolutes“ Retten von Leben durch die *statistischen Sterberisiken* des Altruisten und der zu rettenden Individuen ersetzt werden. Selbst bei einem Vetter dritten Grades mag es sich lohnen, ihn zu retten, wenn das Risiko für mich gering ist. Andererseits werden sowohl ich als auch der Verwandte, den zu retten ich vorhabe, eines Tages sowieso sterben. Jedes Individuum besitzt eine „Le-

benserwartung“, die ein Versicherungsstatistiker mit einer gewissen Irrtumswahrscheinlichkeit berechnen könnte. Wenn man das Leben eines Verwandten rettet, der aus Altersgründen sowieso bald sterben wird, so hat dies weniger Einfluß auf den zukünftigen Genpool, als wenn man einen ebenso nahen Verwandten rettet, der den größten Teil seines Lebens noch vor sich hat.

Wir müssen unsere sauberen symmetrischen Berechnungen des Verwandtschaftsgrades durch verwirrende versicherungskalkulatorische Gewichtungen modifizieren. Großeltern und Enkel haben genetisch gesehen den gleichen Grund, sich selbstlos zueinander zu verhalten, da sie  $1/4$  ihrer Gene teilen. Wenn aber die Enkel die größere Lebenserwartung haben, so verfügen Gene für Selbstlosigkeit von Großeltern zu Enkeln über einen höheren Selektionsvorteil als Gene für Altruismus von Enkeln gegenüber Großeltern. Es ist sehr gut möglich, daß der Nettonutzen der Hilfe, die man einem jüngeren entfernten Verwandten gewährt, größer ist als der Nettonutzen der Hilfeleistung gegenüber einem alten nahen Verwandten. (Nebenbei gesagt haben Großeltern natürlich nicht zwangsläufig eine kürzere Lebenserwartung als Enkelkinder. In Arten mit einer hohen Kindersterblichkeit gilt vielleicht das Gegenteil.)

Um im Bild der Versicherungsstatistik zu bleiben, können wir uns vorstellen, daß die Individuen eine Lebensversicherung abschließen. Man kann erwarten, daß ein Individuum einen bestimmten Anteil seines Vermögens in das Leben eines anderen Individuums investiert oder für es riskiert. Es berücksichtigt in seiner Berechnung seinen Verwandtschaftsgrad zu dem anderen Individuum sowie die Frage, ob dieses hinsichtlich der Lebenserwartung im Vergleich zu ihm selbst ein „gutes Risiko“ ist. Um genau zu sein, sollten wir von „Reproduktionserwartung“ sprechen oder, wenn wir noch genauer sein wollen, von der „generellen Erwartung, den eigenen Genen in Zukunft nützen zu können“. Damit sich uneigennütziges Verhalten entwickelt, muß das Nettorisiko für den Altruisten geringer sein als der Nettogewinn für den

Empfänger, multipliziert mit dem Verwandtschaftsgrad. Risiken und Vorteile müssen auf die komplizierte versicherungskalkulatorische Weise berechnet werden, die ich kurz umrissen habe.

Aber was für eine komplizierte Rechnung, die da von einer armen Überlebensmaschine verlangt wird, vor allem, wenn es schnell gehen muß!<sup>6</sup> Selbst der große mathematisch arbeitende Biologe J. B. S. Haldane bemerkte (in einem Aufsatz aus dem Jahre 1955, in dem er Hamilton vorwegnahm und die Verbreitung eines Gens für die Rettung naher Verwandter vor dem Ertrinken postulierte): „.... beide Male, als ich möglicherweise ertrinkende Personen (mit einem verschwindend geringen Risiko für mich selbst) aus dem Wasser zog, hatte ich keine Zeit für solche Berechnungen.“ Zum Glück ist es jedoch, wie Haldane sehr wohl wußte, nicht nötig anzunehmen, daß Überlebensmaschinen diese Dinge bewußt im Kopf durchrechnen. So wie wir uns vielleicht eines Rechenschiebers bedienen, ohne uns dessen bewußt zu sein, daß wir tatsächlich Logarithmen benutzen, kann ein Tier vorprogrammiert sein, sich so zu benehmen, *als ob* es eine komplizierte Rechnung angestellt hätte.

Sich dies vorzustellen ist nicht so schwer, wie es scheint. Wenn ein Mensch einen Ball hoch in die Luft wirft und wieder auffängt, verhält er sich so, als hätte er eine Reihe von Differentialgleichungen gelöst, um die Flugbahn des Balles voraussagen. Er mag gar nicht wissen oder sich dafür interessieren, was eine Differentialgleichung ist, aber das beeinträchtigt seine Geschicklichkeit beim Ballspiel nicht im geringsten. Auf einer unbewußten Ebene geschieht etwas, das funktionell den mathematischen Berechnungen entspricht. In ähnlicher Weise tut ein Mensch, der eine Entscheidung trifft, nachdem er das Für und Wider und alle denkbaren Konsequenzen dieser Entscheidung gegeneinander abgewogen hat, etwas, das funktionell einer umfangreichen „gewichteten Summenkalkulation“ entspricht, wie sie vielleicht ein Computer durchführen würde.

Wenn wir einen Computer so zu programmieren hätten, daß er ein Modell einer Überlebensmaschine simuliert, die Entscheidungen darüber trifft, ob sie sich altruistisch verhalten soll oder nicht, würden wir wahrscheinlich ungefähr folgendermaßen vorgehen. Wir würden eine Liste all der alternativen Dinge, die das Tier tun könnte, aufstellen. Dann würden wir für jedes dieser alternativen Verhaltensmuster eine gewichtete Summenkalkulation programmieren. Alle Vorteile bekommen ein Pluszeichen, alle Risiken ein Minuszeichen; sowohl Vorteile als auch Risiken werden vor dem Addieren *gewichtet*, indem sie mit dem entsprechenden Index des Verwandtschaftsgrades multipliziert werden. Der Einfachheit halber können wir zunächst andere Gewichtungen, beispielsweise für Alter und Gesundheit, vernachlässigen. Da der „Verwandtschaftsgrad“ eines Individuums mit sich selbst 1 ist (weil es – selbstverständlich – 100 Prozent seiner eigenen Gene besitzt), werden Risiken und Vorteile für es selbst überhaupt nicht im Wert herabgesetzt, sondern erhalten in der Rechnung ihr volles Gewicht. Die Gesamtsumme für jedes der alternativen Verhaltensmuster sieht folgendermaßen aus: Nettonutzen des Verhaltensmusters = eigener Vorteil – eigenes Risiko +  $1/2$  Vorteil für Bruder –  $1/2$  Risiko für Bruder +  $1/2$  Vorteil für anderen Bruder –  $1/2$  Risiko für anderen Bruder +  $1/8$  Vorteil für Vetter ersten Grades –  $1/8$  Risiko für Vetter ersten Grades +  $1/2$  Vorteil für Kind –  $1/2$  Risiko für Kind und so weiter.

Das Ergebnis der Addition ist eine Zahl, die als Nettovorteil bezeichnet wird. Sodann berechnet das Computermodell unseres Tieres die entsprechende Summe für jedes alternative Verhaltensmuster seines Repertoires. Am Ende beschließt es, dasjenige Verhaltensmuster zu realisieren, das den größten Nettovorteil aufweist. Selbst wenn alle Berechnungen negativ ausfallen, sollte es immer noch die Handlung mit der höchsten Punktzahl, also das kleinste Übel, auswählen. Bedenken wir, daß jede wirklich ausgeführte Handlung den Verbrauch von Energie und Zeit bedeutet, die beide auf andere Dinge hätten verwendet werden können.

Wenn sich herausstellt, daß Nichtstun das „Verhalten“ mit dem höchsten Nettonutzen ist, wird das Tiermodell nichts tun.

Hier nun ein sehr stark vereinfachtes Beispiel, diesmal in Form eines Selbstgesprächs ausgedrückt statt in Form einer Computersimulation. Ich bin ein Tier, das eine Stelle mit acht Pilzen gefunden hat. Nachdem ich ihren Nährwert zur Kenntnis genommen und etwas für das geringe Risiko abgezogen habe, daß sie giftig sein können, würde ich sagen, daß jeder von ihnen +6 Einheiten wert ist (die Einheiten sind willkürliche Prämien wie im vorigen Kapitel). Die Pilze sind so groß, daß ich nur drei von ihnen essen könnte. Soll ich jemand anderem meinen Fund mitteilen, indem ich einen „Futterruf“ ausstoße? Wer ist in Hörweite? Mein Bruder B (sein Verwandtschaftsgrad zu mir beträgt  $1/2$ ), mein Vetter C (Verwandtschaftsgrad  $1/8$ ) und D (keine besondere Beziehung: Sein Verwandtschaftsgrad zu mir ist eine derart kleine Zahl, daß sie für praktische Zwecke als gleich null behandelt werden kann). Der Nettovorteil für mich, wenn ich meinen Fund verschweige, ist +6 für jeden der drei Pilze, die ich esse, das heißt insgesamt +18. Mein Nettovorteil, wenn ich den Futterruf ausstoße, verlangt etwas Rechenarbeit. Die acht Pilze werden zu gleichen Teilen unter uns vieren aufgeteilt. Die Prämie für mich aus den zweien, die ich selbst esse, beträgt +6 Einheiten pro Pilz, das heißt insgesamt +12. Doch wegen unserer gemeinsamen Gene bekomme ich auch eine Prämie, wenn mein Bruder und mein Vetter jeder ihre zwei Pilze essen. Die tatsächliche Punktzahl beläuft sich auf  $(1 \times 12) + (1/2 \times 12) + (1/8 \times 12) + (0 \times 12) = +19 \frac{1}{2}$ . Der entsprechende Nettovorteil für das egoistische Verhalten war +18. Die Differenz ist gering, aber nichtsdestoweniger ist das Urteil eindeutig: Ich sollte den Futterruf ausstoßen; mein Altruismus würde in diesem Fall meinen egoistischen Genen zugute kommen.

Ich habe vereinfachend angenommen, daß das einzelne Tier sich ausrechnet, was für seine Gene am besten ist. In Wirklichkeit füllt sich der Genpool mit Genen, welche die Körper veranlassen,



sich so zu verhalten, als hätten sie derartige Rechnungen angestellt.

In jedem Fall ist die obige Berechnung nur eine sehr vorläufige erste Annäherung an das, was sie im Idealfall sein sollte. Sie läßt viele Dinge unberücksichtigt, einschließlich des Alters der betroffenen Individuen. Außerdem ist, wenn ich gerade eine gute Mahlzeit verzehrt habe und nur noch einen Pilz fressen kann, der Nettonutzen des Futterrufes größer, als wenn ich ausgehungert bin. In der vollkommensten aller möglichen Welten ließe sich die Berechnung *ad infinitum* verfeinern. Aber das reale Leben wird nicht in der vollkommensten aller möglichen Welten gelebt. Wir können nicht erwarten, daß Tiere in der Realität jede kleinste Einzelheit berücksichtigen, um zu einer optimalen Entscheidung zu gelangen. Wir werden mit Hilfe von Beobachtungen und Freilandexperimenten herausfinden müssen, wie nahe die echten Tiere einer idealen Kosten-Nutzen-Analyse kommen.

Um sicherzugehen, daß wir uns nicht zu sehr von subjektiven Beispielen haben mitreißen lassen, sollten wir kurz auf die Ebene des Gens zurückkehren. Lebende Körper sind Maschinen, die von überlebenden Genen programmiert worden sind. Diese Gene haben unter Bedingungen überlebt, die *im Durchschnitt* für die Umwelt der Spezies in der Vergangenheit kennzeichnend waren. Die „Schätzungen“ von Kosten und Nutzen beruhen daher auf vorangegangenen „Erfahrungen“, genau wie bei menschlichen Entscheidungen. Erfahrung in diesem Fall hat jedoch die besondere Bedeutung von Generfahrung oder, genauer, von den früheren Bedingungen, unter denen die Gene überlebt haben. (Da die Gene die Überlebensmaschine auch mit der Fähigkeit zu lernen ausstatten, könnte man sagen, daß einige der Schätzungen über Kosten und Nutzen auch auf der Grundlage individueller Erfahrung getroffen werden.) Solange die Bedingungen sich nicht allzu drastisch ändern, werden die Schätzungen gut sein und die Überlebensmaschinen im Durchschnitt die richtigen Entscheidungen treffen. Wenn die Bedingungen sich grundlegend ändern, werden

die Überlebensmaschinen dazu tendieren, falsche Entscheidungen zu treffen, und ihre Gene werden dafür bezahlen müssen. Gradeso sind menschliche Entscheidungen, die auf überholter Information beruhen, gewöhnlich falsch.

Auch die Einschätzung des Verwandtschaftsgrades unterliegt Irrtümern und Unwägbarkeiten. Bei unseren zu stark vereinfachten Berechnungen haben wir bisher so getan, als ob die Überlebensmaschinen *wüßten*, wer mit ihnen verwandt ist und wie nah. Im wirklichen Leben ist solche Gewißheit gelegentlich möglich, häufiger aber läßt sich der Verwandtschaftsgrad nur als Durchschnittswert schätzen. Nehmen wir zum Beispiel an, A und B könnten ebenso gut Halbgeschwister wie leibliche Geschwister sein. Ihr Verwandtschaftsgrad beträgt entweder  $1/4$  oder  $1/2$ ; weil wir aber nicht wissen, ob sie Halbgeschwister oder leibliche Geschwister sind, ist die tatsächlich anwendbare Zahl der Durchschnittswert  $3/8$ . Wenn sie mit Sicherheit dieselbe Mutter haben, die Wahrscheinlichkeit, daß sie denselben Vater haben, aber nur eins zu zehn beträgt, dann ist es zu 90 Prozent sicher, daß sie Halbgeschwister sind, und zu zehn Prozent sicher, daß sie leibliche Geschwister sind, und der effektive Verwandtschaftsgrad ist  $1/10 \times 1/2 + 9/10 \times 1/4 = 0,275$ .

Doch wenn wir sagen, „es“ ist zu 90 Prozent sicher, auf welches „es“ beziehen wir uns dann? Meinen wir, daß ein Zoologe nach einer langen Feldstudie zu 90 Prozent sicher ist, oder meinen wir, daß die Tiere zu 90 Prozent sicher sind? Mit ein wenig Glück können beide Möglichkeiten auf fast dasselbe hinauslaufen. Um das zu erkennen, müssen wir überlegen, wie die Tiere es tatsächlich bewerkstelligen könnten abzuschätzen, welches ihre nahen Verwandten sind.<sup>7</sup>

Wir wissen, wer unsere Verwandten sind, weil man es uns sagt, weil wir ihnen Namen geben, weil wir formale Eheschließungen haben und weil wir schriftliche Unterlagen und ein gutes Gedächtnis besitzen. Viele Sozialanthropologen beschäftigen sich mit der „Verwandtschaft“ in den Gesellschaften, die sie untersu-

chen. Sie meinen keine wirkliche genetische Verwandtschaft, sondern subjektive und kulturelle Vorstellungen von Verwandtschaft. Die menschlichen Bräuche und Stammesrituale messen der Verwandtschaft gewöhnlich großes Gewicht bei, die Ahnenverehrung ist weit verbreitet, Verpflichtungen und Loyalität gegenüber der Familie beherrschen einen Großteil des Lebens. Blutrache und Stammesfehden sind im Sinne der Hamiltonschen genetischen Theorie leicht zu erklären. Inzesttabus zeugen von dem starken Verwandtschaftsbewußtsein des Menschen, obwohl der genetische Vorteil eines Inzesttabus nichts mit Altruismus zu tun hat; er hängt wahrscheinlich mit den schädlichen Einflüssen rezessiver Gene zusammen, die bei Inzucht auftreten. (Aus irgendeinem Grunde mögen viele Anthropologen diese Erklärung nicht.)<sup>8</sup>

Woher könnten freilebende Tiere „wissen“, wer ihre Verwandten sind, mit anderen Worten: Welche Verhaltensregeln könnten sie befolgen, um den Eindruck zu erwecken, sie seien über die Verwandtschaftsverhältnisse im Bilde? Die Regel „Sei nett zu deinen Verwandten“ setzt die Frage voraus, wie Verwandte in der Praxis zu erkennen sind. Die Tiere müssen von ihren Genen eine einfache Richtschnur zum Handeln bekommen, eine Richtschnur, die keine allwissende Erkenntnis der eigentlichen Ziele dieses Handelns erfordert, sondern eine Regel, die dessen ungeachtet funktioniert, zumindest unter durchschnittlichen Bedingungen. Wir Menschen sind mit Regeln vertraut, und sie haben so viel Macht über uns, daß wir – wenn wir engstirnig sind – einer Regel als solcher gehorchen, selbst wenn wir sehr wohl erkennen können, daß dies weder für uns noch für irgendwen sonst gut ist. Beispielsweise würden viele orthodoxe Juden und Moslems eher sterben als gegen das Verbot, Schweinefleisch zu essen, zu verstoßen. Welche einfachen praktischen Regeln könnten Tiere befolgen – Regeln, die unter normalen Bedingungen die indirekte Wirkung hätten, ihren nahen Verwandten zu nutzen?

Wenn Tiere eine Neigung zeigten, sich gegenüber Individuen, die ihnen äußerlich ähnlich sind, selbstlos zu verhalten, so könn-

ten sie indirekt ihren Verwandten etwas Gutes tun. Dabei hänge vieles von den Eigenheiten der jeweiligen Art ab. Eine derartige Regel würde in jedem Fall nur im statistischen Sinne zu „richtigen“ Entscheidungen führen. Wenn die Bedingungen sich änderten, wenn beispielsweise eine Art in viel größeren Gruppen zu leben begänne, könnte die Einhaltung der Regel ein Fehler sein. Vermutlich lassen sich Rassenvorurteile als eine irrationale Verallgemeinerung einer Tendenz der Familienselektion interpretieren, die dahingeht, sich mit physisch ähnlichen Individuen zu identifizieren und anders aussehenden Individuen gegenüber feindselig zu verhalten.

Bei einer Art, deren Angehörige relativ seßhaft sind oder sich in kleinen Gruppen bewegen, dürfte die Wahrscheinlichkeit groß sein, daß jedes Individuum, dem man zufällig über den Weg läuft, ein ziemlich naher Verwandter ist. In diesem Fall könnte die Regel „Sei nett zu jedem Artgenossen, den du triffst“ einen positiven Überlebenswert besitzen in dem Sinne, daß ein Gen, welches seine Träger zur Befolgung der Regel anhält, im Genpool zahlreicher werden könnte. Dies ist vielleicht der Grund dafür, daß so häufig von altruistischem Verhalten in Affenhorden oder Walschulen berichtet wird. Wale und Delphine ertrinken, wenn sie keine Luft atmen können. Man hat beobachtet, wie Walbabys und verletzte Tiere, die nicht an die Oberfläche schwimmen können, von den Gefährten im Rudel gerettet und oben gehalten werden. Es ist nicht bekannt, ob Wale eine Möglichkeit haben zu erkennen, wer ihre nahen Verwandten sind, aber es ist denkbar, daß dies keine Rolle spielt. Vielleicht ist die Wahrscheinlichkeit, daß ein beliebiger Angehöriger der Schule ein Verwandter ist, so hoch, daß die Selbstlosigkeit sich lohnt. Übrigens gibt es zumindest einen wohlverbürgten Bericht darüber, wie ein Mensch, der beim Schwimmen zu ertrinken drohte, von einem wilden Delphin gerettet wurde. Man könnte dies als eine Fehlleistung der Regel ansehen, ertrinkende Gefährten zu retten. Die Regel könnte einen ertrinkenden Angehörigen der Schule etwa folgendermaßen definieren:

„ein langgestrecktes Ding, das in der Nähe der Oberfläche um sich schlägt und keine Luft bekommt“.

Von erwachsenen Pavianmännern ist berichtet worden, daß sie ihr Leben riskieren, um den Rest der Gruppe gegen Räuber, beispielsweise Leoparden, zu verteidigen. Es ist ziemlich wahrscheinlich, daß ein durchschnittliches erwachsenes Männchen zahlreiche Gene mit anderen Gruppenmitgliedern teilt. Ein Gen, das sinngemäß sagt: „Körper, falls du ein erwachsenes Männchen bist, so verteidige die Gruppe gegen Leoparden“, könnte im Genpool zahlreicher werden. Bevor wir dieses oft zitierte Beispiel verlassen, sollten wir fairerweise hinzufügen, daß zumindest eine anerkannte Autorität ganz andere Tatsachen berichtet hat. Ihren Berichten zufolge sind die erwachsenen Männchen die ersten, die am Horizont verschwinden, sobald ein Leopard auftaucht.

Wenn Hühnerküken auf Nahrungssuche gehen, bilden sie mit ihren Geschwistern eine Schar, die der Henne folgt. Sie verfügen im wesentlichen über zwei Rufe: den bereits erwähnten durchdringenden Piepslaut sowie ein kurzes, melodioses Gezwitscher, das sie beim Fressen von sich geben. Die Piepslaute, welche die Hilfe der Mutter herbeiholen sollen, werden von den anderen Küken nicht zur Kenntnis genommen. Die Zwitscherlaute jedoch locken andere Küken an. Das bedeutet: Wenn ein Küken Nahrung findet, lockt sein Zwitschern auch andere Küken zu der Nahrungsquelle, es ist also ein „Futterruf“ im Sinne des früheren hypothetischen Beispiels. Wie in jenem Fall läßt sich auch hier der augenscheinliche Altruismus der Küken leicht mit der Verwandtschaftsauslese erklären. Da in der Natur die Küken alle leibliche Brüder und Schwestern sind, würde ein Gen für das Ausstoßen des Futtergezwitschers sich ausbreiten, vorausgesetzt die Kosten für den Zwitschernden betragen weniger als die Hälfte des Nettovorteils für die anderen Küken. Da der Vorteil unter die ganze Brut aufgeteilt wird, die gewöhnlich aus mehr als zwei Küken besteht, kann man sich denken, daß die Bedingung erfüllt ist. Unter den Bedingungen der Haustierhaltung oder auf Hühnerfarmen, wo

Hennen fremde Eier, sogar Truthahn- oder Enteneier, untergeschoben werden, versagt die Regel natürlich. Aber man kann weder von der Henne noch von ihren Küken erwarten, daß sie dies erkennen. Ihr Verhalten hat sich unter den üblicherweise in der Natur vorherrschenden Bedingungen herausgebildet, und dort findet man gewöhnlich keine Fremden in seinem Nest.

Gelegentlich kommen Fehler dieser Art jedoch auch bei freilebenden Tieren vor. Bei Arten, die in Rudeln oder Herden leben, kann ein verwaistes Jungtier von einem fremden Weibchen angenommen werden, meist von einem, das sein eigenes Junges verloren hat. Affenforscher benutzen gelegentlich das Wort „Tante“ für ein adoptierendes Weibchen. In den meisten Fällen liegen aber keinerlei Anzeichen dafür vor, daß es wirklich eine Tante oder überhaupt eine Verwandte ist. Wenn die Affenforscher so genbewußt wären, wie sie sein könnten, würden sie ein wichtiges Wort wie „Tante“ nicht derart unkritisch benutzen. In der Mehrzahl der Fälle sollten wir die Adoption, so rührend sie auch zu sein scheint, als Fehlanwendung einer eingebauten Regel betrachten. Das edelmütige Weibchen tut seinen eigenen Genen keinen Gefallen damit, daß es sich um das verwaiste Junge kümmert. Es verschwendet Zeit und Energie, die es in das Leben seiner eigenen Verwandten, insbesondere zukünftiger eigener Nachkommen, investieren könnte. Vermutlich kommt der Fehler zu selten vor, als daß sich die natürliche Auslese „die Mühe gemacht“ hätte, die Regel zu ändern, indem sie den mütterlichen Instinkt kritischer macht. In zahlreichen Fällen kommt es übrigens nicht zur Adoption, und das verwaiste Junge ist dem Tod ausgeliefert.

Wir kennen ein Beispiel für eine Fehlleistung, das so extrem ist, daß der Leser es vielleicht vorziehen wird, es überhaupt nicht als Fehler, sondern als Beweis gegen die Theorie des egoistischen Gens anzusehen. Ich meine den Fall trauernder Affenmütter, die dabei beobachtet worden sind, wie sie einem anderen Weibchen ein Baby stehlen und sich seiner annehmen. Ich halte dies für einen doppelten Fehler, da die Pflegemutter nicht nur ihre eigene

Zeit verschwendet, sondern zugleich ein rivalisierendes Weibchen der Last der Kinderaufzucht enthebt und es in die Lage versetzt, schneller ein weiteres Kind zu bekommen. Dies scheint mir ein entscheidend wichtiges Beispiel zu sein, das eine gründliche Erforschung verdient. Wir müssen wissen, wie häufig dieses Verhalten ist, welches der wahrscheinliche durchschnittliche Verwandtschaftsgrad zwischen Pflegemutter und Jungem ist und wie sich die richtige Mutter des Jungtieres verhält – schließlich ist es für sie ein Vorteil, daß ihr Kind adoptiert wird; versuchen Mütter absichtlich, unerfahrene junge Weibchen zur Adoption ihrer Kinder zu verleiten? (Es ist auch die Vermutung geäußert worden, Pflegemütter könnten vom Kidnapping insofern profitieren, als sie wertvolle Erfahrungen in der Kunst der Kinderpflege erwerben.)

Ein Beispiel für eine absichtlich herbeigeführte Fehlleistung des Mutterinstinkts liefern die Kuckucke und anderen „Brutparasiten“ – Vögel, die ihre Eier in die Nester anderer Vögel legen. Sie nutzen die den Vogeleltern eingepflanzte Anweisung aus: „Sei freundlich zu jedem kleinen Vogel, der in dem von dir gebauten Nest sitzt.“ Kuckucke ausgenommen, hat diese Regel normalerweise den gewünschten Effekt, den Altruismus auf die unmittelbare Familie zu beschränken, weil die Nester nun einmal voneinander isoliert sind und es kaum anders sein kann, als daß der Inhalt des eigenen Nestes die eigenen Küken sind. Erwachsene Silbermöwen erkennen ihre eigenen Eier nicht und brüten ganz zufrieden auf den Eiern anderer Möwen und sogar auf groben hölzernen Attrappen, die man ihnen ersatzweise ins Nest legt. In der Natur ist das Erkennen ihrer Eier für Möwen nicht wichtig, weil die Eier nicht weit genug wegrollen, um in die Nähe eines ein paar Meter entfernten Nachbarnestes zu geraten. Aber ihre eigenen Küken erkennen Möwen sehr wohl: Küken wandern – im Gegensatz zu Eiern – und können leicht in die Nähe einer benachbarten erwachsenen Möwe geraten, häufig mit fatalem Ergebnis, wie wir im ersten Kapitel gesehen haben.

Trottellummen dagegen erkennen ihre Eier an der gesprenkelten Zeichnung und bebrüten gezielt nur diese. Der Grund dafür ist vermutlich, daß sie auf flachen Felsen nisten, wo die Gefahr besteht, daß die Eier herumrollen und durcheinandergeraten. Nun könnte man fragen, warum sie sich die Mühe machen, zu unterscheiden und nur auf ihren eigenen Eiern zu brüten? Sicherlich würde es, wenn jedes Trottellummenweibchen dafür sorgen würde, daß es auf einem Ei (gleichgültig wessen) sitzt, keine Rolle spielen, ob jede einzelne Mutter auf ihrem eigenen oder einem fremden Ei säße. Dies ist das Argument eines Vertreters der Gruppenauslese. Überlegen wir nun einmal, was geschähe, wenn sich ein solcher Gruppen-Babysitterkreis tatsächlich herausbilden würde. Die durchschnittliche Gelegegröße bei Trottellummen ist eins. Das bedeutet, wenn der wechselseitige Babysitterkreis erfolgreich funktionieren soll, müßte jedes erwachsene Trottellummenweibchen im Durchschnitt ein Ei ausbrüten. Stellen wir uns nun vor, ein Weibchen schwindelte und weigerte sich zu brüten. Statt seine Zeit mit Brüten zu verschwenden, könnte es sie dazu benutzen, mehr Eier zu legen. Und das Schöne an dem System ist, daß die anderen, selbstloseren Erwachsenen sich an seiner Stelle dieser Eier annehmen würden. Sie würden getreu der Regel verfahren: „Wenn du ein vereinzelt Ei in der Nähe deines Nestes siehst, so hol es herein und brüte es aus.“ So würde das Gen für den Betrug an dem System sich in der gesamten Population verbreiten, und der schöne Babysitterkreis würde zusammenbrechen.

„Gut und schön“, könnte man sagen, „was aber, wenn die ehrlichen Vögel zurückschlugen, indem sie sich weigerten, sich erpressen zu lassen, und sich unbeirrbar entschlossen, auf einem und nur einem Ei zu brüten? Das dürfte die Betrüger vernichten, denn sie würden sehen, wie ihre Eier auf den Felsen herumlagten und von niemandem ausgebrütet würden. Es müßte sie bald zur Räson bringen.“ Leider würde es das nicht. Da wir als gegeben annehmen, daß die Brüterinnen die Eier nicht voneinander unterscheiden, wären die Eier, die schließlich vernachlässigt würden,



wenn die ehrlichen Vögel dieses System des Widerstands gegen den Schwindel in die Praxis umsetzen, ebenso wahrscheinlich ihre eigenen wie die der Schwindlerinnen. Die Schwindlerinnen wären immer noch im Vorteil, weil sie mehr Eier legen und mehr überlebende Junge haben würden. Ein ehrliches Trottellummenweibchen könnte die Betrügerinnen nur auf eine Weise schlagen: indem es seine eigenen Eier erkennt und sich beim Brüten für sie entscheidet. Es müßte also aufhören, selbstlos zu sein, und sich um seine eigenen Interessen kümmern.

Um die Sprache von Maynard Smith zu verwenden: Die altruistische „Adoptionsstrategie“ ist keine evolutionär stabile Strategie. Sie ist instabil in dem Sinne, daß sie von einer rivalisierenden egoistischen Strategie, mehr als den fairen Anteil an Eiern zu legen und sie dann nicht ausbrüten zu wollen, übertroffen werden kann. Diese letztere egoistische Strategie wiederum ist ebenfalls instabil, weil die altruistische Strategie, die sie ausnutzt, instabil ist und verschwinden wird. Die einzige evolutionär stabile Strategie für eine Trottellumme ist die, ihr eigenes Ei zu erkennen und ausschließlich dieses auszubrüten, und genau das geschieht auch.

Auch die Singvogelarten, bei denen der Kuckuck als Brutparasit auftritt, haben sich zur Wehr gesetzt. In diesem Fall nicht dadurch, daß sie gelernt haben, wie ihre eigenen Eier aussehen, sondern dadurch, daß sie sich instinktiv für Eier mit der arttypischen Musterung entscheiden. Da bei ihnen keine Gefahr besteht, von Angehörigen der eigenen Art ausgenutzt zu werden, ist dies eine wirksame Methode.<sup>9</sup> Die Kuckucke ihrerseits haben jedoch zurückgeschlagen, indem sie ihre Eier in Farbe, Größe und Zeichnung immer mehr den Eiern der Wirtsart angeglichen haben. Dies ist ein Beispiel für eine Lüge, und diese Lüge ist häufig erfolgreich. Das Ergebnis dieses evolutionären Wettrüstens ist eine bemerkenswerte Perfektion der Mimikry seitens der Kuckuckseier. Wir dürfen annehmen, daß ein Teil der Kuckuckseier und -jungen „entdeckt“ wird, und es sind diejenigen, die nicht entdeckt werden, welche die nächste Generation von Kuckuckseiern legen. So

breiten sich Gene für eine wirkungsvollere Täuschung im Kuckucksgenpool aus. Von den Wirtsvögeln wiederum werden diejenigen am meisten zu ihrem eigenen Genpool beitragen, deren Augen scharf genug sind, um jede kleinste Unvollkommenheit in der Mimikry der Kuckuckseier zu entdecken. So werden scharfe und skeptische Augen an die nächste Generation vererbt. Dies ist ein gutes Beispiel dafür, wie die natürliche Auslese die Unterscheidungsfähigkeit schärfen kann, in diesem Fall zum Nachteil einer anderen Art, deren Angehörige wiederum ihr möglichstes tun, um dieser Entwicklung entgegenzuwirken.

Kehren wir nun zu dem Vergleich zurück, den wir zwischen der Verwandtschaft mit anderen Angehörigen der Gruppe, wie ein Tier sie „einschätzt“, und der entsprechenden Bewertung durch einen erfahrenen Feldzoologen ziehen wollten. Brian Bertram hat viele Jahre damit zugebracht, die Biologie von Löwen im Serengeti-Nationalpark zu untersuchen. Auf der Grundlage seiner Kenntnisse ihrer Fortpflanzungsgewohnheiten hat er den durchschnittlichen Verwandtschaftsgrad unter den Individuen eines typischen Löwenrudels abgeschätzt. Um zu seinen Schätzwerten zu gelangen, ging er von Tatsachen aus wie: Ein typisches Rudel besteht aus sieben erwachsenen Weibchen, die dem Rudel ständig angehören, und zwei erwachsenen Männchen, die nur vorübergehend dazugehören. Ungefähr die Hälfte der erwachsenen Löwinen werfen ihre Jungen zur selben Zeit und ziehen sie zusammen auf, so daß sich schwer unterscheiden läßt, welches Junge zu wem gehört. Ein Wurf besteht im typischen Fall aus drei Jungen. Die erwachsenen Männchen des Rudels teilen sich die Vaterpflichten. Junge Weibchen bleiben im Rudel und nehmen die Stelle alter Löwinen ein, die sterben oder das Rudel verlassen. Junge männliche Tiere werden vertrieben, sobald sie herangewachsen sind. Sie streifen in kleinen Banden verwandter Tiere oder paarweise von Rudel zu Rudel umher, und es ist unwahrscheinlich, daß sie zu ihrer ursprünglichen Familie zurückkehren.

Von diesen und anderen Annahmen ausgehend, ließe sich, wie der Leser erkennen kann, ein Durchschnittswert für den Verwandtschaftsgrad zweier Individuen in einem typischen Löwenrudel berechnen. Bertram gelangt zu den Werten 0,22 für zwei willkürlich herausgegriffene Männchen und 0,15 für zwei Weibchen. Demzufolge sind die Männchen in einem Rudel im Durchschnitt geringfügig weniger nah verwandt als Halbbrüder und die Weibchen etwas näher als Cousinsen ersten Grades.

Nun besteht natürlich bei jedem konkreten Paar von Individuen die Möglichkeit, daß es sich um leibliche Geschwister handelt, aber Bertram konnte dies nicht nachprüfen, und es ist anzunehmen, daß die Löwen es ebensowenig wußten wie er. Andererseits sind die Mittelwerte, die Bertram berechnete, in einem gewissen Sinne auch den Löwen selbst verfügbar. Wenn diese Zahlen wirklich für ein durchschnittliches Löwenrudel typisch sind, dann hätte jedes Gen, das die Männchen dafür prädisponierte, sich anderen männlichen Tieren gegenüber so zu verhalten, als ob sie fast Halbbrüder wären, einen positiven Überlebenswert. Im Durchschnitt würde jedes Gen, das zu weit ginge und die Männchen dazu brächte, sich so freundlich zu verhalten, wie es eher einem leiblichen Bruder gegenüber angebracht ist, bestraft, ebenso wie ein Gen für ein zuwenig freundliches Verhalten, bei dem andere Männchen beispielsweise wie Vettern zweiten Grades behandelt würden. Wenn die Tatsachen des Löwenlebens so sind, wie Bertram sie darstellt, und wenn sie – was genauso wichtig ist – schon seit vielen Generationen so sind, dürfen wir erwarten, daß die natürliche Auslese einen Grad von Altruismus begünstigt hat, der dem durchschnittlichen Grad der Verwandtschaft in einem typischen Rudel entspricht. Dies meinte ich, als ich sagte, daß die Schätzungen des Verwandtschaftsgrades durch ein Tier und durch einen Zoologen schließlich auf ziemlich dasselbe hinauslaufen könnten.<sup>10</sup>

Wir kommen also zu dem Ergebnis, daß der „wahre“ Verwandtschaftsgrad bei der Evolution des Altruismus vielleicht weniger

wichtig ist als der beste *Schätzwert* des Verwandtschaftsgrades, den ein Tier erhalten kann. Diese Tatsache ist wahrscheinlich ein Schlüssel zum Verständnis zweier Fragen: Warum ist in der Natur elterliche Fürsorge soviel weiter verbreitet und aufopfernder als Bruder-Schwester-Altruismus, und wie ist es möglich, daß Tiere sich selbst höher bewerten als sogar mehrere Brüder. Damit will ich sagen, daß wir zusätzlich zu dem Verwandtschaftsindex so etwas wie einen Index der „Gewißheit“ anwenden sollten. Obwohl die Eltern-Kind-Beziehung genetisch nicht enger ist als die Bruder-Schwester-Beziehung, ist ihre Gewißheit größer. Ich kann normalerweise sehr viel sicherer sein, wer meine Kinder sind, als wer meine Geschwister sind. Und noch sicherer kann ich dessen sein, wer ich selbst bin!

Wir haben bereits Betrachtungen über Schwindler unter den Trottellummen angestellt, und wir werden in späteren Kapiteln noch mehr über Lügner, Betrüger und Ausbeuter zu sagen haben. In einer Welt, in der andere Individuen beständig auf Gelegenheiten lauern, den Verwandtschaftsaltruismus auszunutzen und für ihre Zwecke zu verwenden, muß eine Überlebensmaschine sich überlegen, wem sie vertrauen, wessen sie wirklich sicher sein kann. *Wenn B* wirklich mein kleiner Bruder ist, dann sollte ich ihm bis zur Hälfte der Pflege angedeihen lassen, die ich mir selbst zukommen lasse, und genausoviel wie meinem eigenen Kind. Aber kann ich seiner ebenso sicher sein wie meines eigenen Kindes? Woher weiß ich, daß er wirklich mein kleiner Bruder ist?

*Wenn C* mein eineiiger Zwilling ist, dann sollte ich doppelt so sehr für ihn sorgen wie für eins meiner Kinder, tatsächlich sollte ich sein Leben nicht niedriger bewerten als mein eigenes.<sup>11</sup> Aber kann ich seiner sicher sein? Er sieht zwar so aus wie ich, aber es könnte ja sein, daß wir nur zufällig die Gene für Gesichtszüge gemeinsam haben. Nein, ich werde mein Leben nicht für ihn hingeben. Denn wenngleich es *möglich* ist, daß er 100 Prozent meiner Gene besitzt, so *weiß* ich, was mich betrifft, mit absoluter Sicherheit, daß ich 100 Prozent meiner Gene in mir trage, und daher bin

ich mir selbst mehr wert, als er mir wert ist. Ich bin das einzige Individuum, dessen sich jedes einzelne meiner egoistischen Gene sicher sein kann. Und obwohl im Idealfall ein Gen für den individuellen Egoismus durch ein rivalisierendes Gen für das selbstlose Retten von mindestens einem eineiigen Zwilling, zwei Kindern oder Geschwistern oder zumindest vier Enkeln und so weiter ersetzbar ist, hat das Gen für den individuellen Egoismus den gewaltigen Vorteil der *Gewißheit* der individuellen Identität. Das rivalisierende familienaltruistische Gen läuft Gefahr, daß ihm Identifizierungsfehler unterlaufen, die entweder wirklich zufällig sind oder von Schwindlern und Parasiten absichtlich herbeigeführt werden. Wir müssen daher in der Natur ein größeres Ausmaß an individuellem Egoismus erwarten, als anhand des genetischen Verwandtschaftsgrades allein vorausgesagt werden könnte.

Bei vielen Arten kann eine Mutter ihrer Jungen sicherer sein als ein Vater. Die Mutter legt das sichtbare, greifbare Ei oder trägt das Kind aus. Sie hat eine gute Chance, die Träger ihrer Gene mit Sicherheit zu kennen. Der arme Vater ist der Täuschung sehr viel stärker ausgeliefert. Es ist daher zu erwarten, daß Väter weniger Anstrengungen in die Pflege der Jungen investieren als Mütter. Wie wir in Kapitel 9, dem Kapitel über den Krieg der Geschlechter, sehen werden, gibt es noch andere Gründe dafür, eben dies zu erwarten. Gleichmaßen können Großmütter mütterlicherseits ihrer Enkel sicherer sein als Großmütter väterlicherseits, und man kann erwarten, daß sie mehr Selbstlosigkeit zeigen als Großmütter väterlicherseits. Schließlich kann eine Großmutter der Kinder ihrer Tochter sicher sein, während ihr Sohn betrogen worden sein könnte. Großväter mütterlicherseits sind ihrer Enkelkinder ebenso sicher wie Großmütter väterlicherseits, weil beide auf eine Generation Gewißheit und eine Generation Ungewißheit zählen können. Ähnlich sollten Onkel mütterlicherseits mehr als Onkel väterlicherseits an dem Wohlergehen von Neffen und Nichten interessiert sein, und im allgemeinen müßten sie ebenso selbstlos sein wie Tanten. Tatsächlich sollten in einer Gesellschaft mit ei-

nem hohen Grad an mütterlicher Untreue Onkel mütterlicherseits selbstloser sein als „Väter“, da sie mehr Veranlassung zu der Überzeugung haben, mit dem Kind verwandt zu sein. Sie wissen, daß die Mutter des Kindes zumindest ihre Halbschwester ist. Der „offizielle“ Vater weiß gar nichts. Ich kann für diese Voraussagen keine Beweise anführen, aber ich bringe sie in der Hoffnung vor, daß andere Beweise kennen oder vielleicht danach zu suchen beginnen. Insbesondere die Sozialanthropologen haben möglicherweise interessante Dinge zu sagen.<sup>12</sup>

Kehren wir zu der Tatsache zurück, daß elterlicher Altruismus weiter verbreitet ist als geschwisterlicher Altruismus: Es scheint in der Tat vernünftig zu sein, dies mit dem „Identifizierungsproblem“ zu erklären. Die grundlegende Asymmetrie in der Eltern-Kind-Beziehung selbst läßt sich so jedoch nicht begründen. Eltern tragen mehr Sorge um ihre Kinder als umgekehrt, obwohl die genetische Verwandtschaft und die Gewißheit darüber in beiden Richtungen gleich groß ist. Ein Grund dafür ist, daß die Eltern in der Praxis besser in der Lage sind, ihren Jungen zu helfen, da sie älter und im Geschäft des Lebens erfahrener sind. Selbst wenn ein Baby seine Eltern füttern wollte, ist es nicht gut dafür ausgerüstet, dies auch tatsächlich zu tun.

Es gibt noch eine weitere Asymmetrie in der Eltern-Kind-Beziehung, die auf das Verhältnis zwischen Geschwistern nicht zutrifft. Kinder sind immer jünger als ihre Eltern. Das bedeutet häufig, wenn auch nicht immer, daß ihre Lebenserwartung größer ist. Wie ich oben betont habe, ist die Lebenserwartung eine wichtige Variable, die das Tier in der vollkommensten aller möglichen Welten in seine „Rechnung“ einbeziehen sollte, wenn es „entscheidet“, ob es sich uneigennützig verhalten soll oder nicht. In einer Spezies, in der die durchschnittliche Lebenserwartung der Kinder größer ist als die der Eltern, wäre jedes Gen für altruistisches Verhalten des Kindes im Nachteil. Es würde eine altruistische Selbstaufopferung zugunsten von Individuen herbeiführen, die dem Tod aus Altersgründen näher sind als der Altruist selbst. Ein Gen für

Elternaltruismus dagegen wäre, was die Komponenten für Lebenserwartung in der Gleichung betrifft, entsprechend im Vorteil.

Manchmal hört man sagen, Familienselektion als Theorie sei schön und gut, aber in der Praxis gäbe es wenig Beispiele für ihr Wirken. Diese Kritik kann nur von jemand kommen, der nicht versteht, was Familienselektion bedeutet. In Wirklichkeit sind alle Fälle, in denen Kinder beschützt werden, und alle Beispiele elterlicher Sorge sowie alle damit zusammenhängenden Organe des Körpers – Milchdrüsen, Känguruhbeutel und so weiter – Beispiele für das Wirken des Prinzips der Familienauslese in der Natur. Natürlich ist den Kritikern die weite Verbreitung der Brutpflege bekannt, doch können sie nicht verstehen, daß elterliche Fürsorge nicht weniger ein Beispiel für VerwandtschaftsSelektion ist als geschwisterlicher Altruismus. Wenn sie sagen, sie wollen Beispiele, so meinen sie damit, sie wollen andere Beispiele als die elterliche Fürsorge, und es ist richtig, daß solche Beispiele weniger verbreitet sind. Ich habe auf Gründe hingewiesen, weshalb dies so sein könnte. Ich hätte mich besonders bemühen können, Beispiele geschwisterlicher Selbstlosigkeit anzuführen – es gibt in der Tat gar nicht so wenige. Doch ich möchte dies nicht tun, weil es die irrige Ansicht verstärken würde (die, wie wir gesehen haben, von Wilson gefördert wird), daß die Familienselektion spezifisch mit solchen Beziehungen zu tun hat, die *keine* Eltern-Kind-Beziehungen sind.

Der Grund für das Entstehen dieses Irrtums ist weitgehend historischer Natur. Der evolutionäre Vorteil der elterlichen Fürsorge ist derart augenfällig, daß wir nicht auf Hamilton warten mußten, um darauf aufmerksam zu werden. Die Zusammenhänge sind seit Darwin verständlich. Als Hamilton die genetische Gleichwertigkeit anderer Beziehungen und deren evolutionäre Bedeutung bewies, mußte er natürlich das Gewicht auf diese anderen Beziehungen legen. Er entnahm seine Beispiele vor allem der Biologie sozialer Insekten wie Ameisen und Bienen, bei denen die Schwester-Schwester-Beziehung besonders wichtig ist, wie wir in einem

späteren Kapitel sehen werden. Ich habe sogar Leute sagen hören, sie meinten, Hamiltons Theorie gelte *nur* für die sozial lebenden Insekten!

Wenn jemand nicht zugeben möchte, daß elterliche Fürsorge ein Beispiel für das Wirken der Familienauslese ist, so ist es an ihm, eine allgemeine Theorie der natürlichen Auslese zu formulieren, welche zwar elterlichen Altruismus, *nicht* aber Altruismus unter Verwandten in der Seitenlinie voraussagt. Ich glaube, daß ihm dies nicht gelingen wird.



## 7. Familienplanung

Es ist nicht schwer zu erkennen, warum manche Leute die elterliche Fürsorge gegen die anderen Arten der durch Familienselektion bedingten Selbstlosigkeit abgrenzen wollen. Es sieht so aus, als sei die Pflege des Nachwuchses ein wesentlicher Bestandteil der Fortpflanzung, während dies beispielsweise für den Altruismus einem Neffen gegenüber nicht gilt. Ich meine, daß man tatsächlich eine wichtige Unterscheidung vornehmen muß, daß die Trennungslinie jedoch an der falschen Stelle gezogen wird. Man stellt Reproduktion und Brutpflege auf die eine Seite und alle anderen Arten von Altruismus auf die andere. Ich dagegen möchte zwischen dem *In-die-Welt-Setzen neuer Individuen* einerseits und dem *Sorgen für bestehende Individuen* andererseits unterscheiden. Ich werde diese beiden Aktivitäten das Kinderzeugen oder Gebären beziehungsweise das Kinderpflegen nennen. Eine einzelne Überlebensmaschine hat zwei ganz verschiedene Arten von Entscheidungen zu treffen, Pflegeentscheidungen und Zeugungsentscheidungen. Ich verwende das Wort Entscheidung zur der Bezeichnung eines unbewußten strategischen Zuges. Die Pflegeentscheidungen gestalten sich so: „Da ist ein Kind; der Grad seiner Verwandtschaft mit mir ist soundso; die Wahrscheinlichkeit, daß es stirbt, wenn ich es nicht ernähre, ist soundso; soll ich es ernähren?“ Zeugungsentscheidungen dagegen sehen folgendermaßen aus: „Soll ich die notwendigen Schritte, welche auch immer es sein mögen, unternehmen, um ein neues Individuum in die Welt zu setzen; soll ich mich fortpflanzen?“ In gewissem Maße müssen Pflegen und Gebären unweigerlich miteinander um die Zeit und andere Ressourcen eines Individuums konkurrieren.

Unter Umständen muß das Individuum wählen: „Soll ich dieses Kind hier betreuen, oder soll ich ein neues bekommen?“

Je nach der Lebensweise und den Lebensbedingungen einer Art können verschiedene Mischungen von Pflege- und Zeugungsstrategien evolutionär stabil sein. Das einzige, was nicht evolutionär stabil sein kann, ist eine *reine* Pflegestrategie. Wenn alle Individuen sich so sehr der Pflege der bereits vorhandenen Kinder annähmen, daß sie niemals neue Kinder auf die Welt brächten, würde die Population bald von Mutanten überrannt werden, die auf das Gebären spezialisiert wären. Das Pflegen kann nur als Teil einer gemischten Strategie evolutionär stabil sein – zumindest einige Nachkommen müssen geboren werden.

Die Arten, die wir am besten kennen – Säugetiere und Vögel – sind in der Regel sehr fürsorglich. Auf eine Entscheidung, ein Junges zu bekommen, folgt gewöhnlich die Entscheidung, es zu betreuen. Weil Kinderbekommen und -betreuen in der Praxis so häufig Hand in Hand gehen, hat man diese beiden Dinge durcheinandergebracht. Doch vom Standpunkt der egoistischen Gene aus gibt es, wie wir gesehen haben, im Prinzip keinen Unterschied zwischen der Pflege eines kleinen Bruders und der eines kleinen Sohnes. Beide Kleinkinder sind gleich nah mit mir verwandt. Wenn ich zu wählen habe, wen von beiden ich ernähre, gibt es genetisch keinen Grund, mich für meinen eigenen Sohn zu entscheiden. Andererseits kann ich *per definitionem* keinen kleinen Bruder gebären. Ich kann ihn nur pflegen, nachdem jemand anders ihn auf die Welt gebracht hat. Im vorigen Kapitel haben wir uns angesehen, wie die einzelnen Überlebensmaschinen im Idealfall entscheiden sollten, ob sie sich anderen, bereits existierenden Individuen gegenüber altruistisch verhalten sollen oder nicht. In diesem Kapitel wollen wir sehen, auf welche Weise sie entscheiden sollten, ob sie neue Individuen in die Welt setzen oder nicht.

Hauptsächlich an diesem Gegenstand hat sich die Auseinandersetzung über „Gruppenselektion“, die ich im ersten Kapitel erwähnt habe, entzündet. Und dies deshalb, weil Wynne-Edwards,

der Hauptverantwortliche für die Verbreitung des Gedankens der Gruppenselektion, diese Auffassung im Rahmen einer Theorie der „Regulierung der Populationsgröße“ vorbrachte.<sup>1</sup> Er äußerte die Ansicht, daß die einzelnen Tiere dem Wohl der Gruppe zuliebe freiwillig und selbstlos ihre Geburtenrate reduzieren.

Dies ist eine sehr verlockende Hypothese, weil sie so gut damit übereinstimmt, was die einzelnen Menschen eigentlich tun sollten. Die Menschheit produziert zu viele Kinder. Die Bevölkerungsgröße hängt von vier Faktoren ab: Geburten, Todesfällen, Einwanderungen und Auswanderungen. Wenn wir die Weltbevölkerung als Ganzes betrachten, so finden keine Immigrationen und Emigrationen statt, es bleiben also nur Geburten und Todesfälle. Solange jedes Paar im Durchschnitt mehr als zwei überlebende und sich fortpflanzende Nachkommen hat, wird die Geburtenziffer von Jahr zu Jahr mit ständig wachsender Geschwindigkeit zunehmen. In jeder Generation wächst die Bevölkerung nicht um einen festen Betrag, sondern um etwas, das mehr einem festen Anteil des Umfangs ähnelt, den sie bereits erreicht hat. Da dieser Umfang selbst zunimmt, wird auch der Zuwachs größer. Eine Population, in der diese Art des Wachstums sich unkontrolliert fortsetzen könnte, würde verblüffend schnell astronomische Ausmaße erreichen.

Nebenbei gesagt ist gelegentlich nicht einmal denjenigen, die sich um Bevölkerungsprobleme Sorgen machen, klar, daß das Bevölkerungswachstum ebenso davon abhängig ist, *wann* ein Mensch Kinder bekommt, wie davon, wie viele er bekommt. Da die Populationsgröße gewöhnlich um einen bestimmten Anteil *pro Generation* zunimmt, ist der jährliche Bevölkerungszuwachs geringer, wenn man die Generationsdauer verlängert. Auf Spruchbänder könnte man statt „Hör auf bei zwei!“ ebenso gut „Fang an mit 30!“ schreiben. In jedem Fall jedoch bedeutet die Beschleunigung des Bevölkerungswachstums ernstliche Schwierigkeiten.

Wir haben wahrscheinlich alle bereits Beispiele der alarmierenden Berechnungen gesehen, die dies veranschaulichen. Beispiels-

weise beläuft sich die gegenwärtige Bevölkerung Lateinamerikas auf rund 300 Millionen Menschen, und viele von ihnen sind bereits unterernährt. Würde die Bevölkerung mit der gegenwärtigen Rate weiterwachsen, so wäre in weniger als 500 Jahren der Punkt erreicht, an dem die Menschen dichtgedrängt nebeneinanderstehend einen zusammenhängenden, die ganze Fläche des Kontinents bedeckenden Menschenteppich bilden würden. Dies gilt auch dann, wenn wir annehmen, daß sie nur Haut und Knochen wären – eine nicht unrealistische Annahme. In 1000 Jahren würden sie sich in mehr als einer Million Schichten übereinander gegenseitig auf den Schultern stehen. In 2000 Jahren hätte der mit Lichtgeschwindigkeit in die Höhe wachsende Menschenberg den Rand des bekannten Universums erreicht.

Es wird dem Leser nicht entgangen sein, daß dies eine hypothetische Berechnung ist! In Wirklichkeit wird es nicht so kommen, und zwar aus zwingenden praktischen Gründen. Einige dieser Gründe heißen Hungersnot, Seuchen und Krieg *oder*, wenn wir Glück haben, Geburtenkontrolle. Es hat keinen Zweck, sich auf Fortschritte in der Landwirtschaft zu berufen – auf „grüne Revolutionen“ und dergleichen. Steigerungen in der Nahrungsmittelproduktion mögen das Problem zwar vorübergehend mildern, doch es ist mathematisch sicher, daß sie auf lange Sicht keine Lösung sein können; tatsächlich könnten sie, wie die Fortschritte in der Medizin, welche die Krise beschleunigt haben, die Situation sogar verschärfen, indem sie das Bevölkerungswachstum beschleunigen. Es ist eine einfache logische Wahrheit, daß ohne eine Massenemigration in den Weltraum, bei der mehrere Millionen Menschen pro Sekunde die Erde mit Raketen verlassen – unkontrollierte Geburtenraten unweigerlich zu schrecklich erhöhten Sterberaten führen müssen. Es fällt schwer zu glauben, daß diese einfache Wahrheit nicht von jenen Führern begriffen wird, die ihren Anhängern die Verwendung wirksamer Methoden zur Empfängnisverhütung verbieten. Sie zeigen eine Vorliebe für „natürliche“ Methoden der Bevölkerungskontrolle, und eine natürliche

Methode ist genau das, was sie bekommen werden. Sie heißt Hungertod.

Aber natürlich beruht die Beklommenheit, die solche langfristigen Berechnungen hervorrufen, auf der Sorge um das zukünftige Wohlergehen unserer Spezies insgesamt. Menschen (einige von ihnen) sind in der Lage, vorausschauend zu denken und die katastrophalen Folgen der Überbevölkerung vorherzusehen. Die grundlegende Annahme des vorliegenden Buches ist, daß Überlebensmaschinen im allgemeinen von egoistischen Genen gelenkt werden, und von diesen kann man ganz gewiß weder erwarten, daß sie in die Zukunft blicken, noch, daß ihnen das Wohl der gesamten Spezies am Herzen liegt. Dies ist der Punkt, an dem Wynne-Edwards anderer Meinung ist als die orthodoxen Evolutionstheoretiker. Er glaubt, es gäbe einen Weg, wie die Evolution zu einer echten selbstlosen Geburtenkontrolle führen kann.

Eine Tatsache wird in den Schriften von Wynne-Edwards oder in Ardreys populärer Darstellung seiner Vorstellungen nicht erwähnt, nämlich daß es eine große Menge akzeptierter Fakten gibt, über die keine Meinungsverschiedenheiten bestehen. Es ist eine offenkundige Tatsache, daß freilebende Tierpopulationen nicht mit den astronomischen Raten wachsen, deren sie theoretisch fähig wären. Manche sind relativ stabil, wobei Geburten- und Sterberate sich ungefähr die Waage halten. In vielen Fällen – ein berühmtes Beispiel sind die Lemminge – fluktuiert die Populationsgröße stark, heftige Bevölkerungsexplosionen wechseln sich ab mit Zusammenbrüchen und Rückgängen fast bis zum Aussterben. Gelegentlich ist das Resultat ein völliges Aussterben, zumindest der Population eines begrenzten Gebiets. Manchmal scheint die Population rhythmisch zu schwanken, etwa im Fall des kanadischen Luchses. Darauf deutet zumindest ein Vergleich der Anzahl von Fellen hin, die die Hudson Bay Company in aufeinanderfolgenden Jahren verkauft. Das einzige, was es bei Tierpopulationen nicht gibt, ist unbegrenztes Wachstum.

Freilebende Tiere sterben fast niemals an Altersschwäche: Sie fallen dem Hungertod, Krankheiten oder Räubern zum Opfer, lange bevor sie wirklich altersschwach werden. Bis vor kurzem traf diese Aussage auch auf den Menschen zu. Die meisten Tiere sterben im Kindesalter, und viele gelangen nicht über das Eistadium hinaus. Verhungern und andere Todesursachen sind letztlich die Gründe dafür, daß Populationen nicht unbegrenzt wachsen können. Doch es gibt, wie wir bei unserer eigenen Art gesehen haben, keinen zwingenden Grund, warum es jemals soweit kommen muß. Würden die Tiere ihre *Geburtenraten* kontrollieren, so gäbe es keinen Hungertod. Die These von Wynne-Edwards besagt, daß sie ebendies tun. Aber selbst in diesem Punkt gehen die Meinungen weniger auseinander, als der Leser dieses Buches meinen könnte. Die Anhänger der Theorie des egoistischen Gens würden ohne weiteres zustimmen, daß die Tiere *tatsächlich* ihre Geburtenraten regulieren. Jede Art hat gewöhnlich eine mehr oder weniger feste Gelege- oder Wurfgröße – kein Tier bekommt unendlich viele Junge. Die Meinungsverschiedenheiten betreffen nicht die Frage, *ob* Geburtenraten reguliert werden. Uneinigkeit besteht vielmehr darüber, *warum* sie reguliert werden: Durch welchen Prozeß der natürlichen Auslese hat sich die Familienplanung entwickelt? Mit anderen Worten, die Meinungen gehen darüber auseinander, ob die Geburtenkontrolle bei Tieren altruistisch ist, das heißt zum Wohle der Gruppe praktiziert wird, oder ob sie egoistisch ist, also zum Wohle des sich reproduzierenden Individuums geschieht. Ich werde mich nacheinander mit beiden Theorien befassen.

Wynne-Edwards äußerte die Vermutung, daß die Individuen zum Wohle der ganzen Gruppe weniger Nachkommen haben, als sie zu bekommen fähig sind. Er war sich darüber im klaren, daß die normale Selektion unmöglich zur Evolution eines solchen Altruismus führen kann: Die natürliche Auslese unterdurchschnittlicher Fortpflanzungsraten ist schon auf den ersten Blick ein Widerspruch in sich. Daher holte er die Gruppenselektion zu Hilfe, wie

wir im ersten Kapitel gesehen haben. Seiner Ansicht nach ist die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens bei Gruppen, deren einzelne Angehörige ihre Geburtenrate selbst beschränken, geringer als bei rivalisierenden Gruppen, deren Mitglieder sich derart rasch vermehren, daß sie das Nahrungsangebot gefährden. Daher wird die Welt von Gruppen bevölkert, deren Angehörige sich bei der Produktion von Nachwuchs zurückhalten. Die individuelle Zurückhaltung, die Wynne-Edwards suggeriert, läuft allgemein gesprochen auf Geburtenkontrolle hinaus, doch präzisiert er dies weiter und bringt in der Tat eine eindrucksvolle Konzeption vor, welche die Gesamtheit des sozialen Lebens als einen Mechanismus zur Populationsregulation versteht. Zwei wichtige Merkmale des Soziallebens bei vielen Tierarten sind beispielsweise *Territorialverhalten* und *Dominanzhierarchien*, die beide bereits in Kapitel 5 erwähnt wurden.

Viele Tiere verwenden einen großen Teil ihrer Zeit und Energie auf die offensichtliche „Verteidigung“ eines Stückes Gelände, das die Zoologen als Territorium bezeichnen. Dieses Phänomen ist im Tierreich weit verbreitet, nicht nur bei Vögeln, Säugetieren und Fischen, sondern auch bei Insekten und sogar Seeanemonen. Das Territorium kann ein größeres Waldareal sein, das beispielsweise einem Brutpaar Rotkehlchen als Hauptgebiet für die Futtersuche dient. Oder es kann, wie bei den Silbermöwen, eine kleine Fläche sein, die keine Nahrung bietet, doch in deren Mitte ein Nest liegt. Wynne-Edwards ist überzeugt davon, daß Tiere, die um ein Territorium kämpfen, um einen *symbolischen* und nicht um einen wirklichen Preis, beispielsweise um ein Stück Nahrung, kämpfen. In vielen Fällen weigern Weibchen sich, sich mit einem Männchen zu paaren, das kein Revier besitzt. Es kommt sogar häufig vor, daß ein Weibchen, dessen Männchen besiegt wird und sein Territorium verliert, sich prompt dem Sieger anschließt. Selbst bei augenscheinlich treuen, monogamen Arten ist das Weibchen möglicherweise eher mit dem Revier des Männchens als mit ihm selbst verheiratet.

Wenn eine Population zu groß wird, werden einige Individuen ohne Territorium bleiben und sich daher nicht vermehren. Die Eroberung eines Territoriums ist für Wynne-Edwards daher wie der Gewinn einer Erlaubnis zum Fortpflanzen. Es steht nur eine begrenzte Zahl von Revieren zur Verfügung, und dies wirkt sich so aus, als würde nur eine begrenzte Anzahl von Fortpflanzungsgenehmigungen ausgestellt. Die einzelnen Tiere mögen darum kämpfen, wer die Genehmigungen bekommt, aber der Gesamtzahl des Nachwuchses, den die Population haben kann, ist durch die Zahl der verfügbaren Territorien eine Grenze gesetzt. In einigen Fällen, beispielsweise beim Schottischen Moorschneehuhn, hat es tatsächlich auf den ersten Blick den Anschein, als hielten sich die Individuen zurück, denn diejenigen, die keine Territorien erringen können, vermehren sich nicht nur nicht, sie scheinen auch den Kampf um ein Revier aufzugeben. Es sieht so aus, als ob sie alle die Spielregeln akzeptierten: Wenn sich jemand bis zum Ende der Wettkampfperiode nicht eine der offiziellen Eintrittskarten für die Vermehrung gesichert hat, so verzichtet er freiwillig darauf, sich fortzupflanzen, und läßt die Erfolgreichen in Ruhe, damit sie den Fortbestand der Art sichern können.

Die Dominanzhierarchie interpretiert Wynne-Edwards auf eine ähnliche Weise. Bei vielen Tiergruppen, vor allem in Gefangenschaft, in einigen Fällen aber auch in freier Wildbahn, lernen die Tiere, einander individuell zu erkennen, und sie lernen außerdem, wen sie im Kampf besiegen können und von wem sie selbst gewöhnlich besiegt werden. Wie wir in Kapitel 5 gesehen haben, unterwerfen sie sich gewöhnlich den Individuen, von denen sie „wissen“, daß sie ihnen wahrscheinlich sowieso unterliegen würden. Daher kann ein Zoologe eine Dominanzhierarchie oder „Hackordnung“ (so genannt, weil sie zum ersten Mal bei Hennen beschrieben wurde) aufstellen – eine gesellschaftliche Rangordnung, in der jeder seinen Platz kennt und keiner auf Gedanken kommt, die seinem Rang nicht angemessen sind. Natürlich finden hin und wieder wirklich ernste Kämpfe statt, und zuweilen kön-



nen einzelne Tiere eine Beförderung über ihre früheren unmittelbaren Ranghöheren hinaus erringen. Doch wie wir in Kapitel 5 gesehen haben, wirkt sich die automatische Unterwerfung der rangniederen Individuen im allgemeinen so aus, daß tatsächlich wenige langwierige Kämpfe stattfinden und selten schwere Verletzungen vorkommen.

Viele Leute halten dies auf verschwommen gruppenselektionistische Weise für eine „gute Sache“. Wynne-Edwards' Interpretation ist aber sehr viel kühner. Die Wahrscheinlichkeit, sich zu vermehren, ist für ranghöhere Individuen größer als für rangniedere, entweder weil die Weibchen ranghöhere Männchen vorziehen oder weil diese mit physischer Gewalt rangniedere Männchen daran hindern, in die Nähe der Weibchen zu gelangen. In Wynne-Edwards' Augen ist hoher sozialer Rang eine weitere Eintrittskarte, die zur Reproduktion berechtigt. Statt unmittelbar um die Weibchen selbst zu kämpfen, kämpfen die Individuen um sozialen Status und akzeptieren dann, daß sie nicht zur Fortpflanzung berechtigt sind, wenn sie nicht hoch oben auf der sozialen Leiter ankommen. Sie halten sich, wenn es um die Weibchen selbst geht, zurück – obwohl sie immer wieder einmal versuchen mögen, einen höheren Status zu erringen; man könnte daher sagen, daß sie *mittelbar* um Weibchen konkurrieren. Doch dieses „freiwillige Akzeptieren“ der Regel, daß sich nur Männchen mit hohem Status vermehren dürfen, führt nach Wynne-Edwards' Ansicht wie im Fall des Territorialverhaltens dazu, daß die Populationen nicht zu schnell wachsen. Statt zu viele Junge zu bekommen und dann durch böse Erfahrungen herauszufinden, daß dies ein Fehler war, benutzen Populationen formale Auseinandersetzungen über Status und Territorium, um ihre Größe knapp unter dem Niveau zu halten, bei dem der Hungertod selbst tatsächlich einen Tribut verlangt.

Vielleicht die verblüffendste von Wynne-Edwards' Vorstellungen ist die des *epideiktischen* Verhaltens – ein Ausdruck, den er selbst geprägt hat. Viele Tiere bringen beträchtliche Zeit in Scha-

ren, Herden oder Schwärmen zu. Es gibt verschiedene mehr oder weniger vernünftige Vermutungen darüber, aus welchem Grunde die natürliche Auslese ein solches Ansammlungsverhalten gefördert haben mag, und auf einige von ihnen werde ich in Kapitel 10 noch zu sprechen kommen. Wynne-Edwards hat eine ganz eigene Vorstellung entwickelt. Seiner Ansicht nach führen Stare, wenn sie sich abends in riesigen Schwärmen sammeln, oder Mücken, die als Wolke über einem Torpfosten tanzen, eine Volkszählung durch. Da er vermutet, daß die einzelnen Tiere ihre Geburtenrate im Interesse der Gruppe beschränken und, wenn die Populationsdichte hoch ist, weniger Junge bekommen, ist es vernünftig, wenn er annimmt, daß sie eine Möglichkeit zur Messung der Populationsdichte haben müssen – ähnlich wie ein Thermostat als wichtigen Bestandteil seines Mechanismus ein Thermometer braucht. Für Wynne-Edwards ist epideiktisches Verhalten ein absichtliches Sammeln, das die Schätzung der Populationsgröße erleichtert. Er meint keine bewußte Schätzung, sondern einen automatischen nervösen oder hormonalen Mechanismus, der in den einzelnen Tieren eine Verbindung zwischen der Sinneswahrnehmung der Populationsdichte und den Reproduktionssystemen herstellt.

Ich habe, wenn auch in ziemlich knapper Form, Wynne-Edwards' Theorie gerecht zu werden versucht. Wenn mir dies gelungen ist, so sollte der Leser jetzt überzeugt sein, daß diese Theorie auf den ersten Blick ziemlich einleuchtend erscheint. Aber die vorangegangenen Kapitel dieses Buches müßten ihn skeptisch gestimmt haben, und zwar derart skeptisch, daß er sagt: So einleuchtend die Theorie auch klingen mag, die Beweise für sie müssen gut sein, andernfalls ... Und bedauerlicherweise sind die Beweise nicht gut. Sie bestehen aus einer langen Reihe von Beispielen, die zwar auf Wynne-Edwards' Art interpretiert werden können, die sich aber ebenso gut im Sinne der konventionellen Theorie vom „egoistischen Gen“ interpretieren lassen.

Der Haupturheber der Genegoismus-Theorie der Familienplanung – wenn er auch niemals diese Bezeichnung benutzt hätte –

war der große Ökologe David Lack. Er beschäftigte sich vor allem mit der Gelegegröße bei freilebenden Vögeln, doch seine Theorien und Schlußfolgerungen haben den Vorteil, allgemein anwendbar zu sein. Jede Vogelart hat eine typische Gelegegröße. Beispielsweise brüten Baßtöpel und Trottellummen jeweils ein Ei aus, Mauersegler drei, Kohlmeisen ein halbes Dutzend oder mehr. Dabei gibt es Variationen: Manche Mauersegler legen nur zwei Eier, Kohlmeisen bis zu zwölf. Es ist eine vernünftige Annahme, daß die Zahl der Eier, die ein Weibchen legt und ausbrütet, zumindest zum Teil genetisch kontrolliert ist, wie jedes andere Merkmal auch. Das heißt, es gibt vielleicht ein Gen für das Legen von zwei Eiern, ein rivalisierendes Allel für drei Eier, ein weiteres Allel für vier und so weiter, wenn es auch in der Realität nicht ganz so einfach sein dürfte. Nun verlangt die Theorie des egoistischen Gens, daß wir fragen, welches dieser Allele im Genpool zahlreicher werden wird. Oberflächlich betrachtet könnte man meinen, das Gen für das Legen von vier Eiern müsse gegenüber den Genen für das Legen von dreien oder zweien im Vorteil sein. Eine kurze Überlegung zeigt jedoch, daß diese einfache Vorstellung von „Je-mehr-desto-besser“ nicht richtig sein kann. Sie führt zu der Schlußfolgerung, daß fünf Eier besser sein müßten als vier, zehn noch besser, hundert wiederum besser und unendlich viele am allerbesten. Mit anderen Worten: Diese Logik führt zu einem absurden Ergebnis. Es liegt auf der Hand, daß das Legen einer großen Eierzahl nicht nur Vorteile bringt, sondern auch *Kosten* verursacht. Mehr Nachwuchs zu produzieren bedeutet unweigerlich, weniger für ihn sorgen zu können. Der Kernpunkt von Lacks Gedanken ist, daß es für jede Spezies in jeder gegebenen Umweltsituation eine optimale Gelegegröße geben muß. Der Unterschied zwischen Lacks und Wynne-Edwards' Meinung liegt in der Antwort auf die Frage: „Optimal von wessen Standpunkt?“ Wynne Edwards würde sagen, das wichtige Optimum, dem alle Individuen zustreben sollten, ist das Optimum für die Gruppe. Lack würde sagen, jedes egoistische Individuum wählt die Gelege-

größe, durch welche die Zahl der Jungen, die es aufzieht, maximiert wird. Wenn drei die optimale Gelegegröße für Mauersegler ist, so bedeutet dies für Lack, daß jedes Individuum, das vier Küken großzuziehen versucht, am Ende wahrscheinlich weniger Nachkommen haben wird als rivalisierende, vorsichtigere Individuen, die nur drei aufzuziehen versuchen. Der augenfällige Grund dafür wäre, daß die Nahrung – auf die vier Jungen verteilt – so knapp ist, daß nur wenige von ihnen bis ins Erwachsenenalter überleben. Dies würde sowohl für die anfängliche Verteilung von Dotter auf die vier Eier als auch für die später an die vier Küken verfütterte Nahrung gelten. Nach Lack regulieren die Individuen daher ihre Gelegegröße aus Gründen, die alles andere als altruistisch sind. Sie praktizieren Geburtenkontrolle nicht, um eine Überbelastung der Ressourcen der Gruppe zu verhindern, sondern um die Anzahl ihrer tatsächlich überlebenden Jungen zu maximieren – ein Ziel, das das genaue Gegenteil dessen ist, was wir gewöhnlich mit Geburtenkontrolle assoziieren.

Die Aufzucht junger Vögel ist eine kostspielige Angelegenheit. Die Mutter muß eine große Menge Nahrung und Energie für die Erzeugung der Eier aufwenden. Möglicherweise mit Hilfe des Männchens investiert sie beträchtliche Anstrengungen in den Bau eines Nestes, das ihre Eier beherbergen und schützen soll. Die Eltern verbringen Wochen mit geduldigem Ausbrüten der Eier. Wenn die Jungen dann ausgeschlüpft sind, arbeiten sich die Eltern fast zu Tode, indem sie mehr oder weniger pausenlos und ohne auszuruhen Futter für sie heranschleppen. Wie wir bereits gesagt haben, bringt eine Kohlmeise, solange Tageslicht herrscht, alle 30 Sekunden ein Bröckchen Futter zum Nest. Säugetiere wie wir selbst gehen auf eine geringfügig andere Weise vor, der Grundgedanke aber, daß Reproduktion eine kostspielige Angelegenheit ist, vor allem für die Mütter, ist deshalb nicht weniger wahr. Es liegt auf der Hand, daß eine Mutter, die versuchen würde, ihre begrenzten Mittel an Futter und Kraft auf zu viele Kinder zu verteilen, letzten Endes weniger großziehen würde, als wenn sie von vorn-

herein etwas bescheidener gewesen wäre. Sie muß Gebären und Pflegen gegeneinander abwägen. Die Gesamtmenge an Nahrung und anderen Mitteln, die ein einzelnes Weibchen oder ein Elternpaar aufbringen kann, ist der begrenzende Faktor, der bestimmt, wie viele Kinder sie aufziehen können. Die natürliche Auslese bewirkt nach der Lackschen Theorie ein Angleichen der anfänglichen Gelege- beziehungsweise Wurfgröße dergestalt, daß diese begrenzten Mittel maximal ausgenutzt werden.

Individuen, die zu viele Kinder haben, werden bestraft; nicht dadurch, daß die ganze Population ausstirbt, sondern einfach damit, daß nur wenige ihrer Kinder überleben. Gene für das Bekommen von zu vielen Kindern werden einfach nicht in großen Mengen an die nächste Generation weitergegeben, weil wenige der Kinder, die diese Gene in sich tragen, das Erwachsenenalter erreichen. Nun ist, was den modernen, zivilisierten Menschen betrifft, folgendes geschehen: Die Größe der Familie ist nicht mehr durch die begrenzten Mittel beschränkt, die die einzelnen Eltern aufbringen können. Wenn ein Mann und seine Frau mehr Kinder haben, als sie ernähren können, so greift einfach der Staat ein, das heißt der Rest der Bevölkerung, und hält die überzähligen Kinder am Leben und bei Gesundheit. Es gibt in der Tat nichts, was ein Ehepaar, welches keinerlei materielle Mittel besitzt, daran hindern könnte, so viele Kinder zu haben und aufzuziehen, wie die Frau physisch verkraften kann. Aber der Wohlfahrtsstaat ist eine sehr unnatürliche Sache. In der Natur haben Eltern, die mehr Kinder bekommen, als sie versorgen können, nicht viele Enkel, und ihre Gene werden nicht an zukünftige Generationen vererbt. Es besteht keine *Notwendigkeit* einer altruistischen Begrenzung der Geburtenrate, weil es in der Natur keinen Wohlfahrtsstaat gibt. Jedes Gen für Unmäßigkeit wird prompt bestraft: Die mit diesem Gen ausgestatteten Kinder verhungern. Da wir Menschen nicht zu den alten egoistischen Methoden zurückkehren wollen, die Kinder allzu großer Familien verhungern zu lassen, haben wir die Familie als eine autarke Einheit abgeschafft und dafür den Staat ein-

gesetzt. Aber das Privileg der verbürgten Unterstützung für Kinder sollte nicht mißbraucht werden.

Empfängnisverhütung wird zuweilen als „unnatürlich“ angegriffen. Und das ist sie, sehr unnatürlich sogar. Aber auch der Wohlfahrtsstaat ist unnatürlich, und ich glaube, daß die meisten von uns ihn für sehr wünschenswert halten. Doch man kann keinen unnatürlichen Wohlfahrtsstaat haben, wenn man nicht auch unnatürliche Geburtenkontrolle hat, andernfalls wird das Ergebnis noch größeres Elend sein, als es in der Natur vorherrscht. Der Wohlfahrtsstaat ist vielleicht das größte altruistische System, das das Tierreich je gekannt hat. Aber jedes altruistische System ist von Natur aus instabil, weil es dem Mißbrauch durch egoistische Individuen offensteht. Die einzelnen Menschen, die mehr Kinder bekommen, als sie versorgen können, sind in den meisten Fällen wahrscheinlich zu unwissend, als daß man sie böswilliger Ausnutzung beschuldigen könnte. Mächtige Institutionen und führende Persönlichkeiten, die sie bewußt dazu ermutigen, scheinen mir von diesem Verdacht weniger frei zu sein.

Kehren wir zu den freilebenden Tieren zurück: Die Lacksche Argumentation bezüglich der Gelegegröße läßt sich auf alle anderen Beispiele ausdehnen, die Wynne-Edwards benutzt hat: Territorialverhalten, Dominanzhierarchie und so weiter. Nehmen wir beispielsweise das Schottische Moorschneehuhn, über das er und seine Kollegen gearbeitet haben. Diese Vögel ernähren sich von Heidekraut und teilen das Heideland in Territorien auf, die augenscheinlich mehr Nahrung enthalten, als die Revierbesitzer tatsächlich brauchen. Zu Beginn der Paarungszeit kämpfen sie um Territorien, aber nach einer Weile scheinen die Verlierer zu akzeptieren, daß sie versagt haben, und kämpfen nicht weiter. Sie werden zu Ausgestoßenen, die niemals ein Revier bekommen. Bis zum Ende der Brutzeit sind sie größtenteils verhungert. Nur wer ein Territorium hat, vermehrt sich. Daß die revierlosen Individuen körperlich in der Lage sind, Nachkommen zu zeugen und aufzuziehen, zeigt sich, wenn ein Territoriumsbesitzer erlegt wird:

Sein Platz wird unverzüglich von einem der früheren Ausgestoßenen eingenommen, der sich dann vermehrt. Wynne-Edwards' Interpretation dieses extremen Territorialverhaltens zufolge „akzeptieren“ die Ausgestoßenen, wie wir gesehen haben, daß es ihnen nicht gelungen ist, eine Eintrittskarte oder Genehmigung zum Fortpflanzen zu erringen; sie machen keinen Versuch, Nachkommen zu zeugen.

Auf den ersten Blick scheint es schwierig zu sein, dieses Beispiel mit der Theorie des egoistischen Gens zu erklären. Warum versuchen die Ausgestoßenen nicht wieder und wieder, einen Territoriumsbesitzer zu verdrängen – so lange, bis sie vor Erschöpfung sterben? Sie haben doch allem Anschein nach nichts zu verlieren. Aber vielleicht trügt dieser Anschein. Wie wir bereits gesehen haben, hat ein Ausgestoßener die Chance, den Platz eines Revierbesitzers einzunehmen, wenn dieser sterben sollte, und daher auch eine Chance, sich fortzupflanzen. Wenn die Wahrscheinlichkeit, auf diese Weise ein Territorium übernehmen zu können, größer ist als die, eines im Kampf zu erringen, dann könnte es sich für einen Ausgestoßenen als selbstsüchtiges Individuum auszahlen, lieber zu warten – in der Hoffnung, daß jemand stirbt –, als sein bißchen Energie in aussichtslosen Kämpfen zu vergeuden. Für Wynne-Edwards besteht die Funktion des Ausgestoßenen für das Wohl der Gruppe darin, als Ersatzmann in den Kulissen zu warten – bereit, in die Rolle irgendeines Revierbesitzers zu schlüpfen, der auf der Bühne der Gruppenreproduktion stirbt. Wir haben jetzt erkannt, daß dies genauso gut die Strategie eines egoistischen Individuums sein könnte. Wie wir in Kapitel 4 gesehen haben, können wir die Tiere als Spieler betrachten. Die beste Strategie für einen Spieler ist zuweilen die des Abwartens und Hoffens und nicht die des „wütenden Stieres“.

Auf ähnliche Weise lassen sich die vielen anderen Beispiele von Tieren, die den nicht-reproduktiven Status passiv zu „akzeptieren“ scheinen, ziemlich leicht mit der Theorie des egoistischen Gens erklären. In ihrer allgemeinen Form ist die Erklärung immer

dieselbe: Der sicherste Schachzug für das Individuum ist, sich in der Hoffnung auf bessere Chancen vorerst zurückzuhalten. Ein Robbenmännchen, das die Haremsbesitzer in Ruhe läßt, tut dies nicht zum Wohl der Gruppe. Es wartet auf eine günstige Gelegenheit. Selbst wenn eine solche Gelegenheit niemals kommt und das Männchen schließlich ohne Nachkommen bleibt – die Taktik hätte sich auszahlen können, auch wenn wir im nachhinein wissen, daß sie es in diesem Fall nicht getan hat. Wenn Lemminge in Millionenscharen vom Zentrum der Bevölkerungsexplosion wegströmen, tun sie dies nicht, um die Populationsdichte in dem Gebiet, das sie verlassen, zu vermindern! Sie suchen – jeder einzelne egoistische Lemming sucht – einen weniger überfüllten Platz zum Leben. Daß es irgendeinem einzelnen unter ihnen nicht gelingt, einen solchen Platz zu finden, und daß er stirbt, ist etwas, das wir im nachhinein sehen können. Es ändert nichts an der Tatsache, daß Dableiben vielleicht eine noch schlechtere Strategie gewesen wäre.

Es ist gut dokumentiert, daß Überbevölkerung zuweilen die Geburtenrate reduziert. Dies wird manchmal als Beweis für die Theorie von Wynne-Edwards herangezogen, allerdings zu Unrecht. Diese Tatsache ist mit seiner Theorie vereinbar, und genauso vereinbar ist sie mit der Theorie des egoistischen Gens. Beispielsweise hat man bei einem Experiment Mäuse in ein Freigehege mit ausreichend Nahrung gesetzt und sich ungehindert vermehren lassen. Die Population wuchs nur bis zu einem bestimmten Punkt an und blieb dann zahlenmäßig gleich. Als Ursache dafür stellte sich heraus, daß die Fruchtbarkeit der Weibchen infolge der Überfüllung abnahm: Sie bekamen weniger Junge. Ein derartiger Effekt ist häufig beschrieben worden. Seine unmittelbare Ursache wird oft als „Streß“ bezeichnet, allerdings trägt die Bezeichnung als solche noch nichts zur Erklärung des Effekts bei. Was auch immer dessen unmittelbare Ursache sein mag, auf jeden Fall müssen wir nach der letzten, der evolutionären Ursache suchen. Warum fördert die natürliche Auslese Weibchen, die ihre



Geburtenrate bei Übervölkerung reduzieren? Die Antwort von Wynne-Edwards ist klar: Die Gruppenselektion begünstigt Gruppen, in denen die Weibchen die Größe der Population registrieren und ihre Geburtenrate so anpassen, daß die Nahrungsquellen nicht übernutzt werden. Unter den Bedingungen des Experiments war es nun zufällig so, daß die Nahrung niemals knapp wurde, aber es ist nicht davon auszugehen, daß die Mäuse dies wußten. Sie sind für das Leben in freier Wildbahn programmiert, und unter natürlichen Bedingungen dürfte Übervölkerung ein zuverlässiger Indikator für zukünftige Hungersnot sein.

Was sagt die Theorie des egoistischen Gens? Fast genau dasselbe, aber mit einem entscheidenden Unterschied. Der Leser wird sich erinnern, daß nach Lacks Ansicht die Tiere dazu tendieren, die von ihrem eigenen egoistischen Standpunkt aus gesehen optimale Zahl von Jungen zu haben. Wenn sie zu wenige oder zu viele *bekommen*, werden sie schließlich weniger *großziehen*, als wenn sie genau die richtige Zahl getroffen hätten. Nun ist „genau die richtige Zahl“ in einem Jahr mit sehr hoher Populationsdichte wahrscheinlich kleiner als in einem Jahr, in dem die Bevölkerungsdichte gering ist. Wir waren uns bereits darüber einig, daß Übervölkerung wahrscheinlich Hungersnot ankündigt. Zweifellos ist es im eigenen Interesse eines Weibchens, seine Geburtenrate zu reduzieren, wenn es verläßliche Vorzeichen einer Hungersnot entdeckt. Rivalen, die auf die Warnsignale nicht auf diese Weise reagieren, werden letzten Endes weniger Junge großziehen, selbst wenn sie mehr gebären. Wir kommen also beinahe zum gleichen Schluß wie Wynne-Edwards, aber wir gelangen mit einer völlig anderen Art der evolutionären Beweisführung dorthin.

Die Theorie des egoistischen Gens hat noch nicht einmal Schwierigkeiten mit den „epideiktischen Darstellungen“. Der Leser wird sich erinnern, daß Wynne-Edwards die Hypothese aufstellte, die Tiere versammelten sich absichtlich in großen Mengen, um es allen Individuen leicht zu machen, einen Zensus durchzuführen und ihre Geburtenraten entsprechend zu regulie-

ren. Es gibt keinen direkten Beweis dafür, daß irgendeine Ansammlung tatsächlich epideiktisch ist, aber nehmen wir ruhig einmal an, man fände einen derartigen Beweis. Würde dies die Theorie des egoistischen Gens in Verlegenheit bringen? Nicht im geringsten.

Stare verbringen die Nacht in riesigen Scharen. Nehmen wir an, es würde nicht nur bewiesen, daß Überbevölkerung im Winter die Fruchtbarkeit im darauffolgenden Frühjahr senkt, sondern auch, daß dies unmittelbar darauf zurückzuführen ist, daß die Vögel die Lautäußerungen der Schar registrieren. Es ließe sich vielleicht experimentell zeigen, daß Individuen, die der Tonbandaufnahme eines überfüllten und sehr lauten Starenschlafplatzes ausgesetzt wurden, weniger Eier legen als Individuen, die die Aufnahme eines ruhigeren, weniger stark frequentierten Schlafplatzes hörten. Definitionsgemäß würde dies darauf hindeuten, daß die Rufe der Stare tatsächlich eine epideiktische Darstellung sind. Die Theorie des egoistischen Gens würde dies fast genauso erklären wie den Fall der Mäuse.

Wieder gehen wir von der Annahme aus, daß Gene für die Produktion von mehr Nachwuchs, als man tatsächlich unterhalten kann, automatisch bestraft werden und im Genpool an Zahl abnehmen. Eine sich effizient fortpflanzende Vogelmutter muß voraussagen, welches in der kommenden Brutzeit die optimale Gelegegröße für sie in ihrer Eigenschaft als egoistisches Individuum sein wird. Der Leser wird sich von Kapitel 4 her an die besondere Bedeutung erinnern, in der wir das Wort Voraussage verwenden. Wie kann nun ein Vogelweibchen seine optimale Gelegegröße voraussagen? Welche Variablen sollten in seine Berechnung eingehen? Es mag sein, daß viele Arten eine feste Voraussage machen, die sich von einem Jahr zum anderen nicht ändert. So ist für einen Baßtöpel in der Regel ein Gelege mit nur einem Ei optimal. Möglicherweise steigt das tatsächliche Optimum in Rekordfischjahren vorübergehend auf zwei Eier. Doch wenn es für die Töpel keine Möglichkeit gibt vorherzusehen, ob ein bestimmtes Jahr ein Re-

kordjahr sein wird oder nicht, können wir nicht erwarten, daß einzelne Weibchen das Risiko eingehen, ihre Kräfte auf zwei Eier zu verschwenden, wenn dies in einem Durchschnittsjahr ihren Fortpflanzungserfolg beeinträchtigen würde.

Es mag aber andere Arten geben, vielleicht Stare, für die es im Prinzip möglich ist, im Winter vorauszusagen, ob eine bestimmte Nahrungsquelle im kommenden Frühjahr eine gute Ernte liefern wird. Es gibt zahlreiche alte Bauernregeln, denen zufolge Anzeichen wie beispielsweise der Überfluß von Stechpalmenbeeren gute Indikatoren für das Wetter im darauffolgenden Frühjahr sein können. Gleichgültig, ob irgendeine einzelne Altweibergeschichte wahr ist oder nicht, es ist auf jeden Fall logisch möglich, daß es solche Hinweise gibt und daß eine gute Prophetin theoretisch ihre Brutgröße von Jahr zu Jahr so steuern könnte, wie das für sie von Vorteil wäre. Stechpalmenbeeren mögen verlässliche Indikatoren sein oder nicht, die Populationsdichte dürfte jedoch – wie im Fall der Mäuse – mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit ein guter Indikator sein. Eine Starenmutter kann im Prinzip wissen, daß sie im kommenden Frühjahr, wenn sie ihre Jungen wird füttern müssen, mit rivalisierenden Artgenossen um Nahrung konkurriert. Wenn sie im Winter irgendwie die örtliche Dichte ihrer eigenen Art schätzen kann, so könnte ihr dies bei der Voraussage, wie schwierig es sein wird, im nächsten Frühjahr Futter für junge Vögel zu bekommen, eine wertvolle Hilfe sein. Stellt sie fest, daß die Winterpopulation besonders groß ist, so könnte es von ihrem eigenen egoistischen Standpunkt sehr wohl eine kluge Strategie sein, relativ wenige Eier zu legen: Der Schätzwert für ihre eigene optimale Gelegegröße würde vermindert.

Nun wird es in dem Moment, in dem die Individuen tatsächlich ihre Brutgröße auf der Basis ihrer Schätzung der Populationsdichte reduzieren, unmittelbar zum Vorteil jedes egoistischen Individuums sein, seinem Rivalen gegenüber vorzugeben, daß die Population groß ist – gleichgültig, ob sie dies wirklich ist oder nicht. Wenn Stare die Populationsgröße anhand des Geräuschvo-

lumens an einer Winterschlafstelle schätzen, so würde es sich für jedes Individuum auszahlen, so laut wie möglich zu rufen, damit es eher wie zwei Stare klingt als wie einer. Der Gedanke, daß Tiere vorgeben, mehrere Tiere auf einmal zu sein, ist in einem anderen Zusammenhang von J. R. Krebs entwickelt worden und wird als *Beau-Geste-Effekt* bezeichnet nach dem Roman, in dem eine ähnliche Taktik von einer Einheit der französischen Fremdenlegion angewendet wurde. Im Fall der Stare ginge es darum, benachbarte Individuen dazu zu veranlassen, *ihre* Gelegegröße auf ein Niveau zu reduzieren, das unter dem wirklichen Optimum liegt. Wenn ich ein Star bin, dem dies gelingt, so ist das für mich egoistisches Individuum ein Vorteil, da ich die Zahl der Individuen vermindere, die nicht meine Gene tragen. Wir kommen daher zu dem Schluß, daß Wynne-Edwards' Vorstellung der epideiktischen Schaustellung tatsächlich eine gute Idee sein dürfte: Möglicherweise hat er von Anfang an recht gehabt, aber aus den falschen Gründen. Im großen und ganzen ist die Lacksche Art der Hypothese überzeugend genug, um für alle Beweise, welche die Theorie der Gruppenselektion zu untermauern scheinen, eine Erklärung im Sinne des egoistischen Gens zu liefern – falls derartige Beweise auftauchen sollten.

Unsere Schlußfolgerung aus diesem Kapitel lautet, daß die einzelnen Eltern Familienplanung praktizieren, aber in dem Sinne, daß sie ihre Geburtenraten optimieren, statt sie um des Gemeinwohles willen einzuschränken. Sie versuchen, die Zahl ihrer überlebenden Jungen zu maximieren, und das bedeutet, weder zu viele noch zu wenige Nachkommen zu produzieren. Gene, die ein Individuum veranlassen, zu viele Nachkommen zu haben, tendieren dazu, im Genpool nicht weiterzubestehen, weil Kinder, die derartige Gene tragen, oft nicht bis zum Erwachsenenalter überleben.

Soviel also zu quantitativen Überlegungen über die Familiengröße. Wir wenden uns nun den Interessenkonflikten innerhalb der Familie zu. Wird es sich für eine Mutter immer auszahlen, wenn sie alle ihre Kinder gleich behandelt, oder sollte sie Lieb-

lingskinder haben? Funktioniert die Familie als eine kooperierende Einheit, oder müssen wir sogar zwischen den nächsten Verwandten Egoismus und Täuschung erwarten? Werden alle Mitglieder einer Familie auf dasselbe Optimum hin zusammenarbeiten, oder werden sie „uneinig sein“ darüber, welches dieses Optimum ist? Dies sind die Fragen, die wir im nächsten Kapitel zu beantworten suchen. Die damit zusammenhängende Frage, ob es möglicherweise einen Interessenkonflikt zwischen den Partnern gibt, stellen wir bis zum Kapitel 9 zurück.

## 8. Der Krieg der Generationen

Beginnen wir mit der ersten der am Ende des vorigen Kapitels gestellten Fragen: Soll eine Mutter Lieblingskinder haben, oder sollte sie zu allen gleich uneigennützig sein? Auch hier muß ich wieder meine gewohnte Warnung anbringen. Das Wort „Lieblingskind“ hat keinerlei subjektiven Beiklang und das Wort „sollte“ keinen moralischen. Ich betrachte eine Mutter als eine Maschine, die so programmiert ist, daß sie alles in ihrer Macht Stehende tut, um Kopien der in ihr eingeschlossenen Gene zu verbreiten. Weil der Leser und ich Menschen sind, die wissen, wie es ist, wenn man bewußt ein Ziel verfolgt, ist es für mich zweckmäßig, zur Erklärung des Verhaltens von Überlebensmaschinen eine Sprache zu benutzen, die normalerweise zielstrebiges Handeln beschreibt.

Was würde es in der Praxis bedeuten, wenn man sagte, daß eine Mutter ein Lieblingskind hat? Es würde bedeuten, daß sie ihre Mittel ungleich auf ihre Kinder verteilt. Die Mittel, die eine Mutter in ihre Kinder investieren kann, bestehen aus einer Vielzahl von Dingen. Das Augenfälligste ist die Nahrung sowie die Anstrengung, die auf die Futterbeschaffung verwendet wird, denn diese an sich kostet die Mutter ebenfalls etwas. Das Risiko, welches die Mutter auf sich nimmt, um ihre Jungen vor Räubern zu schützen, ist eine weitere Ressource, die sie „verausgaben“ oder zu verausgaben sich weigern kann. Kraft und Zeit, die die Erhaltung des Nestes oder der Wohnung und der Schutz vor den Elementen kosten, sowie bei einigen Arten die Zeit, die auf die Unterweisung der Jungen verwandt wird, sind wertvolle Gaben, die eine Mutter ih-

ren Kindern „nach Belieben“ gleichmäßig oder ungleichmäßig verteilt zukommen lassen kann.

Man kann sich schwer eine gemeinsame Währung vorstellen, in der sich alle diese Mittel, die ein Elternteil investieren kann, messen lassen. So wie die menschliche Gesellschaft das Geld als eine universal konvertierbare Währung benutzt, die in Nahrung oder Grund und Boden oder Arbeitszeit umgerechnet werden kann, benötigen wir eine Währung, in welcher wir die Mittel messen können, die eine einzelne Überlebensmaschine in das Leben eines anderen Lebewesens, insbesondere eines Kindes, investieren kann. Ein Energiemaß wie die Kalorie bietet sich an, und tatsächlich befassen sich einige Ökologen mit der Berechnung der Energiekosten in der Natur. Doch dieses Maß ist ungeeignet, da es nur ungenau in die Währung konvertierbar ist, auf die es wirklich ankommt, nämlich den „Goldstandard“ der Evolution, das Überleben der Gene. R. L. Trivers löste das Problem im Jahre 1972 auf geschickte Weise mit seinem Begriff des **Elternaufwands** (obwohl man, wenn man zwischen den dichtgedrängten Zeilen liest, den Eindruck hat, daß der größte Biologe des 20. Jahrhunderts, Sir Ronald Fisher, schon 1930 mit seinem Begriff der *parental expenditure* ziemlich genau dasselbe meinte).<sup>1</sup>

Der Elternaufwand ist definiert als „jede beliebige Investition des Elternteils in einen einzelnen Nachkommen, die dessen Chancen zu überleben (und damit auch sich fortzupflanzen) auf Kosten der Fähigkeit des Elternteils, in andere Nachkommen zu investieren, vergrößert“. Das Schöne am Triversschen Elternaufwand ist, daß er in Einheiten gemessen wird, die denen, auf die es wirklich ankommt, sehr nahekommen. Wenn ein Kind einen Teil der Milch seiner Mutter verbraucht, so wird die Menge dieser Milch weder in Litern noch in Kalorien gemessen, sondern in Einheiten des Nachteils für andere Kinder derselben Mutter. Wenn beispielsweise eine Mutter zwei Babys hat, X und Y, und X einen halben Liter Milch trinkt, so wird ein Großteil des Elternaufwandes, den dieser halbe Liter Milch verkörpert, in Einheiten der gestiegenen

Wahrscheinlichkeit gemessen, daß Y stirbt, weil es diesen halben Liter nicht getrunken hat. Der Elternaufwand wird in Einheiten der Herabsetzung der Lebenserwartung anderer – bereits geborener oder zukünftiger – Kinder gemessen.

Dennoch ist der Elternaufwand kein ideales Maß, weil er die Bedeutung der Elternschaft im Verhältnis zu anderen genetischen Verwandtschaftsverhältnissen überbetont. Im Idealfall sollten wir ein allgemeiner anwendbares Maß benutzen: den **Altruismusaufwand**. Man kann sagen, daß Individuum A in Individuum B investiert, wenn es dessen Überlebenschancen auf Kosten seiner eigenen Fähigkeit vergrößert, in andere Individuen einschließlich seiner selbst zu investieren, wobei alle Kosten entsprechend dem jeweiligen Verwandtschaftsgrad gewichtet werden. So sollte die Investition einer Mutter in irgendeines ihrer Kinder im Idealfall in Form der verminderten Lebenserwartung nicht nur ihrer anderen Kinder, sondern auch ihrer Neffen, Nichten, ihrer selbst und so weiter gemessen werden. In vielerlei Hinsicht ist dies jedoch nichts anderes als Haarspalterei, und Trivers' Maß ist in der Praxis sehr gut brauchbar.

Nun verfügt jedes einzelne erwachsene Weibchen in seiner gesamten Lebenszeit über eine bestimmte Gesamtmenge an Elternaufwand, die es in Kinder investieren kann (sowie in andere Verwandte und in sich selbst; der Einfachheit halber betrachten wir aber nur Kinder). Dieser Elternaufwand entspricht der Summe aller Nahrung, die die Mutter in einem Leben voller Arbeit sammeln oder produzieren kann, aller Risiken, die sie auf sich zu nehmen bereit ist, und aller Energie und Anstrengung, die sie für das Wohlergehen ihrer Kinder aufbringen kann. Wie sollte ein junges Weibchen, das an der Schwelle seines Erwachsenenlebens steht, das Kapital seines Lebens anlegen? Welches wäre eine kluge Anlagepolitik, die es befolgen könnte? Der Lackschen Theorie zufolge sollte es seine begrenzten Mittel nicht auf zu viele Junge verteilen. Auf diese Weise wird es zu viele Gene verlieren: Es wird nicht genug Enkel bekommen. Andererseits darf es auch nicht seine ge-



samten Mittel auf zu wenige Kinder – verzogene Gören – konzentrieren. Zwar mag es sich damit tatsächlich *ein paar* Enkelkinder sichern. Aber Rivalinnen, die in die optimale Kinderzahl investieren, werden letzten Endes mehr Enkel haben. Soviel über eine unparteiische Anlagepolitik. Im Moment interessiert uns die Frage, ob es sich für eine Mutter jemals auszahlen könnte, ihr Kapital ungleich unter ihre Kinder zu verteilen, das heißt, ob sie einige ihrer Kinder bevorzugen sollte.

Die Antwort lautet, daß es genetisch keinen Grund gibt, warum eine Mutter Lieblingskinder haben sollte. Ihr Verwandtschaftsgrad ist mit jedem ihrer Kinder der gleiche, nämlich  $1/2$ . Ihre optimale Strategie ist die *gleichmäßige* Investition in die größte Zahl von Kindern, die sie bis zu dem Alter aufziehen kann, in dem diese selber Kinder bekommen. Doch wir haben bereits gesehen, daß manche Individuen ein geringeres Lebensversicherungsrisiko sind als andere. Ein zu klein geratenes, verkümmertes Junges trägt genauso viele Gene seiner Mutter wie seine besser gediehenen Wurfgeschwister. Aber seine Lebenserwartung ist geringer. Anders ausgedrückt heißt das, daß es mehr als seinen gerechten Anteil des Elternaufwands *benötigt*, um überhaupt erst einmal den Vorsprung seiner Geschwister aufzuholen. Unter Umständen kann es sich für eine Mutter lohnen, wenn sie sich weigert, einen Kümmerling zu füttern, und statt dessen seinen gesamten Anteil an Elternaufwand auf seine Brüder und Schwestern verteilt. Es kann sich für sie sogar auszahlen, dieses Junge an seine Geschwister zu verfüttern oder es selber zu fressen und zur Milchproduktion zu verwenden. Schweine verschlingen gelegentlich ihre Jungen, aber ich weiß nicht, ob sie speziell die im Wachstum zurückgebliebenen Ferkel herausgreifen.

Das Beispiel des Kümmerlings ist ein Sonderfall. Allgemeinere Aussagen können wir darüber machen, wie die Bereitschaft einer Mutter, in ein Kind zu investieren, durch dessen Alter beeinflußt werden könnte. Wenn sie vor die Wahl gestellt wird, von zwei Kindern einem das Leben zu retten, wobei das, welches sie nicht ret-

tet, sterben muß, so sollte sie das ältere vorziehen. Wenn dieses stirbt, verliert sie nämlich einen höheren Anteil des Elternaufwands ihres gesamten Lebens, als wenn das jüngere Kind stirbt. Dies läßt sich vielleicht folgendermaßen besser ausdrücken: Wenn sie den kleinen Bruder rettet, so wird sie, allein um ihn bis zum Alter seines großen Bruders aufzuziehen, noch einige wertvolle Mittel in ihn investieren müssen.

Wenn andererseits die Wahl, die sie zu treffen hat, nicht eine derart unbarmherzige Entscheidung über Leben und Tod ist, so könnte es günstiger sein, das jüngere Kind zu bevorzugen. Nehmen wir zum Beispiel an, das Dilemma der Mutter bestehe in der Frage, ob sie einen bestimmten Futterbrocken einem kleinen oder einem großen Kind geben soll. Das größere ist wahrscheinlich eher in der Lage, sich sein Futter selbst zu suchen. Wenn sie aufhörte, es zu füttern, würde es also nicht unbedingt sterben müssen. Andererseits würde das kleine Kind, da es zu jung ist, um selbst Nahrung zu finden, mit größerer Wahrscheinlichkeit sterben müssen, wenn die Mutter das Futter seinem größeren Bruder gäbe. Deshalb kann es sein, daß die Mutter, selbst wenn ihr das Überleben des großen Bruders wichtiger ist als das des kleinen, dennoch dem kleinen das Futter gibt, weil es sowieso unwahrscheinlich ist, daß der große stirbt. Aus diesem Grund entwöhnen Säugetiermütter ihre Jungen, statt sie ihr ganzes Leben lang zu säugen. Es kommt im Leben eines Kindes eine Zeit, wo es sich für die Mutter auszahlt, ihr Anlagekapital von ihm ab- und zukünftigen Kindern zuzuwenden. Ist dieser Zeitpunkt gekommen, so möchte sie es entwöhnen. Von einer Mutter, die in Erfahrung bringen könnte, daß sie ihr letztes Kind geboren hat, könnte man erwarten, daß sie für den Rest ihres Lebens alle ihre Mittel in dieses Kind investiert und es vielleicht bis weit in das Erwachsenenalter hinein säugt. Nichtsdestoweniger müßte sie „abwägen“, ob es ihr nicht mehr einbringen würde, wenn sie ihr Kapital in Enkeln oder Neffen und Nichten anlegte; diese sind zwar nur halb so nah mit ihr verwandt wie ihre eigenen Kinder, sie können aber möglicherweise mehr als

doppelt so stark von dem Aufwand profitieren wie ihre eigenen Kinder.

Dies scheint mir ein guter Zeitpunkt für eine kurze Anmerkung über das verwirrende Phänomen der Menopause, das heißt der Tatsache, daß beim Menschen die Fortpflanzungsfähigkeit der Frau in den mittleren Lebensjahren ziemlich abrupt aufhört. Dieses Phänomen mag bei unseren primitiven Vorfahren nicht allzu häufig aufgetreten sein, da sowieso nicht viele Frauen so lange gelebt haben dürften. Nichtsdestoweniger läßt der Unterschied zwischen dem einschneidenden Wechsel im Leben der Frauen und dem allmählichen Abflauen der Fruchtbarkeit bei den Männern darauf schließen, daß an der Menopause genetisch gesehen etwas „beabsichtigt“ ist – daß sie eine „Anpassung“ darstellt. Dies ist ziemlich schwer zu erklären. Auf den ersten Blick könnten wir erwarten, daß eine Frau bis zu ihrem Ende immer weiter Kinder gebären würde, selbst wenn mit fortschreitendem Alter der Mutter die Überlebenswahrscheinlichkeit für jedes einzelne Kind stetig abnähme. Wäre es nicht immerhin den Versuch wert? Wir dürfen aber nicht vergessen, daß sie auch mit ihren Enkeln verwandt ist, wenngleich nur halb so nah.

Aus verschiedenen Gründen, die sich möglicherweise aus der Medawarschen Theorie des Alterns (Seite 80) ableiten lassen, wurden die Frauen zu Urzeiten mit fortschreitendem Alter allmählich weniger leistungsfähig bei der Aufzucht der Kinder. Daher hatte das Kind einer alten Mutter eine geringere Lebenserwartung als das einer jungen. Das bedeutet, wenn eine Frau an ein und demselben Tag ein Enkelkind bekam und selbst ein Kind gebar, war die Lebenserwartung des Enkelkindes höher als die des Kindes. Wenn eine Frau das Alter erreichte, in dem die Durchschnitts-chance jedes Kindes, bis zum Erwachsenenalter zu überleben, etwas weniger als halb so groß war wie die entsprechende durchschnittliche Chance jedes gleichaltrigen Enkelkindes, dann würde jedes Gen für die Investition in Enkelkinder statt in Kinder erfolgreicher werden. Zwar findet sich ein solches Gen nur in je-

weils einem von vier Enkeln wieder, während eines von zwei Kindern das rivalisierende Gen trägt, aber dies wird durch die größere Lebenserwartung der Enkel aufgewogen, und das Gen für „Altruismus gegenüber Enkelkindern“ gewinnt im Genpool die Oberhand. Eine Frau könnte nicht maximal in ihre Enkel investieren, wenn sie weiter eigene Kinder bekäme. Daher wurden Gene für das Unfruchtbarwerden im mittleren Lebensalter zahlreicher, denn sie waren in den Körpern der Enkel enthalten, zu deren Überleben der großmütterliche Altruismus beigetragen hatte.

Dies ist eine mögliche Erklärung für die Entwicklung der Menopause bei den Frauen. Die Fruchtbarkeit der Männer nimmt wahrscheinlich deshalb nicht abrupt, sondern allmählich ab, weil Männer sowieso weniger in jedes einzelne Kind investieren als Frauen. Vorausgesetzt, er kann mit jungen Frauen Kinder zeugen, wird es sich für einen Mann immer – selbst im hohen Alter noch – auszahlen, eher in Kinder als in Enkel zu investieren.

In diesem und im vorangehenden Kapitel haben wir bisher alle Fragen vom Standpunkt der Eltern aus betrachtet, hauptsächlich von dem der Mutter. Wir haben gefragt, ob zu erwarten ist, daß Eltern Lieblingskinder haben, und ganz allgemein, welches die beste Anlagepolitik für einen Elternteil ist. Doch vielleicht kann ein Kind Einfluß darauf nehmen, wieviel seine Eltern in es investieren und nicht in seine Geschwister. Selbst wenn die Eltern nicht „beabsichtigen“, eines ihrer Kinder zu bevorzugen, könnte es nicht sein, daß die Kinder selbst die Eltern rücksichtslos dazu drängen, sie zu bevorzugen? Wäre ein solches Vorgehen für sie lohnend? Genauer: Würden Gene für das eigennützige Streben nach bevorzugter Behandlung unter Kindern im Genpool zahlreicher werden als rivalisierende Gene für das Sich-Zufriedengeben mit nicht mehr als dem gerechten Anteil? Diese Frage hat Trivers in seinem 1974 veröffentlichten Aufsatz mit dem Titel *Parent-Offspring Conflict* auf brillante Weise analysiert.

Eine Mutter ist mit allen ihren Kindern – geborenen wie noch ungeborenen – gleich nah verwandt. Aus rein genetischen Grün-

den dürfte sie also, wie wir gesehen haben, keine Lieblingskinder haben. Wenn sie dennoch eines ihrer Kinder bevorzugt, so sollte der Grund dafür ein Unterschied in der Lebenserwartung sein, der seinerseits wieder vom Alter und von anderen Faktoren abhängig ist. Die Mutter ist, wie jedes andere Lebewesen, zweimal so nahe mit sich selbst „verwandt“ wie mit irgendeinem ihrer Kinder. Unter sonst gleichen Umständen würde das bedeuten, daß sie den Großteil ihrer Mittel eigennützig in sich selbst investieren sollte; aber die sonstigen Umstände sind nun einmal nicht gleich. Sie kann ihren Genen mehr Gutes tun, wenn sie einen angemessenen Teil ihres Kapitals in ihre Kinder investiert, denn diese sind jünger und hilfloser als sie und können daher stärker von jeder angelegten Einheit profitieren als sie selbst. Gene für das bevorzugte Investieren in Geschöpfe, die hilfloser sind als man selbst, können im Genpool die Oberhand gewinnen, auch dann, wenn man möglicherweise nur einen Bruchteil seiner Gene mit den Nutznießern teilt. Dies ist der Grund dafür, daß Tiere elterlichen Altruismus an den Tag legen oder überhaupt irgendeine Art verwandtschaftlich selektierter Uneigennützigkeit zeigen.

Betrachten wir die Situation nun aus dem Blickwinkel eines einzelnen Kindes. Es ist mit seinen Geschwistern ebenso nahe verwandt wie seine Mutter. Der Verwandtschaftsgrad beträgt in allen Fällen  $1/2$ . Das Kind „möchte“ daher, daß seine Mutter einen Teil ihrer Mittel in seine Geschwister investiert. Genetisch gesehen ist es ihnen gegenüber genauso uneigennützig eingestellt wie seine Mutter. Aber es ist ebenfalls doppelt so nahe mit sich selbst verwandt wie mit irgendeinem seiner Brüder und Schwestern, und deshalb wird es wünschen, daß seine Mutter unter sonst gleichen Umständen mehr in es selbst investiert als in irgendeines seiner Geschwister. In diesem Fall aber können die sonstigen Umstände in der Tat gleich sein. Wenn mein Bruder und ich gleich alt sind und wir beide gleich viel von einem halben Liter Muttermilch profitieren können, dann „sollte“ ich versuchen, mehr als meinen gerechten Anteil zu ergattern, und er sollte dasselbe tun. Hat der Le-

ser jemals einen Wurf Ferkel quieken gehört, von denen jedes als erstes zur Stelle sein will, wenn die Muttersau sich zum Säugen hinlegt? Oder kleine Jungen beobachtet, die sich um das letzte Stück Kuchen streiten? Eigennützige Gier scheint für einen Großteil des kindlichen Verhaltens bezeichnend zu sein.

Aber das ist noch nicht alles. Wenn ich mit meinem Bruder um einen Brocken Nahrung konkurriere und er viel jünger ist als ich, so daß er mehr als ich davon profitieren kann, so könnte es sich für meine Gene lohnen, wenn ich ihm diesen Brocken überlasse. Ein älterer Bruder kann genau dieselben Gründe für Selbstlosigkeit haben wie ein Elternteil: In beiden Fällen ist, wie wir gesehen haben, der Verwandtschaftsgrad  $1/2$ , und in beiden Fällen kann das jüngere Geschöpf besseren Gebrauch von der Ressource machen als das ältere. Wenn ich ein Gen für das Überlassen von Futter besitze, so besteht eine 50-prozentige Möglichkeit, daß mein kleiner Bruder dasselbe Gen trägt. Obwohl die Chance, daß sich das Gen in meinem eigenen Körper befindet, doppelt so groß ist – es ist mit 100prozentiger Sicherheit in meinem Körper –, brauche ich die Nahrung vielleicht weniger als halb so dringend. Generell „sollte“ ein Kind mehr als seinen gerechten Anteil an Elternaufwand an sich reißen, aber nur bis zu einem gewissen Ausmaß. Und bis zu welchem? Bis zu dem Punkt, an dem die Nettokosten für seine bereits geborenen und eventuell noch zur Welt kommenden Geschwister genau halb so groß sind wie der Vorteil, den es selbst aus dem gierigen Ansiehreißen zieht.

Betrachten wir die Frage nach dem richtigen Zeitpunkt zur Entwöhnung. Eine Mutter möchte mit dem Säugen ihres gegenwärtigen Jungen aufhören, damit sie sich auf das nächste vorbereiten kann. Das jetzige Kind dagegen möchte noch nicht entwöhnt werden, denn die Muttermilch ist eine bequeme, problemlos nutzbare Nahrungsquelle, und es will nicht auf sich allein gestellt für seinen Lebensunterhalt sorgen müssen. Um es genauer zu sagen: Irgendwann will es tatsächlich einmal für seinen Lebensunterhalt sorgen, aber erst dann, wenn es seinen Genen dadurch, daß es seine Mut-

ter für die Aufzucht seiner kleinen Geschwister freigibt, einen größeren Vorteil erweisen kann, als wenn es selbst noch bei der Mutter bliebe. Je älter ein Kind ist, desto kleiner ist relativ gesehen der Nutzen, den es aus jedem halben Liter Milch zieht. Zum einen weil es größer ist und ein halber Liter Milch daher einen kleineren Teil seines Bedarfs ausmacht, zum anderen weil es zunehmend besser in der Lage ist, sich allein durchs Leben zu schlagen, falls es dazu gezwungen sein sollte. Daher beansprucht ein älteres Kind, wenn es einen halben Liter Milch trinkt, der einem jüngeren Kind hätte zukommen können, relativ mehr Elternaufwand für sich, als wenn ein kleines Kind einen halben Liter trinkt. Bei jedem Kind kommt irgendwann ein Zeitpunkt, an dem es sich für seine Mutter bezahlt machen würde, wenn sie aufhörte, es zu füttern und ihre Mittel statt dessen in ein weiteres Kind investierte. Etwas später kommt eine Zeit, zu der auch das Kind selbst seinen Genen am meisten damit nützen würde, daß es sich selbst entwöhnt. Das ist der Moment, von dem an ein halber Liter Milch den *eventuell* in Geschwistern vorhandenen Kopien seiner Gene mehr nützen kann als den Genen, die *ganz sicher* in ihm selbst gegenwärtig sind.

Der Konflikt zwischen Mutter und Kind ist nicht absoluter, sondern quantitativer Natur; im vorliegenden Fall ist es ein Konflikt hinsichtlich des Zeitpunktes. Die Mutter möchte ihr jetziges Kind so lange weitersäugen, bis es seinen „gerechten“ Anteil an ihren Mitteln erhalten hat; dabei berücksichtigt sie seine Lebenserwartung sowie die bereits in dieses Kind investierte Kapitalmenge. Bis dahin besteht keinerlei Widerspruch. Desgleichen sind sich Mutter und Kind darin einig, daß das Kind nicht über den Punkt hinaus gesäugt werden sollte, an dem die Kosten für zukünftige Kinder mehr als das Doppelte seines Nutzens betragen. Uneinigkeit zwischen Mutter und Kind herrscht jedoch während der dazwischenliegenden Periode, das heißt während der Zeitspanne, in der das Kind nach Ansicht der Mutter mehr als seinen Anteil bekommt, die Kosten für die anderen Kinder aber noch weniger als das Doppelte des Nutzens für das gegenwärtige Kind betragen.

Die Entwöhnung ist lediglich ein Punkt, in dem Interessenkonflikte zwischen Mutter und Kind bestehen. In diesem Fall ließe sich der Konflikt auch als Auseinandersetzung zwischen einem Individuum und allen seinen noch ungeborenen Geschwistern auffassen, wobei die Mutter die Partei ihrer zukünftigen Kinder ergreift. Eine direktere Konkurrenz um die Anlagemittel der Mutter kann es zwischen gleichaltrigen Rivalen geben, also zwischen Wurf- oder Nestgeschwistern. Auch hier wird die Mutter gewöhnlich darum besorgt sein, daß es fair zugeht.

Viele Vogeljunge werden im Nest von ihren Eltern gefüttert. Sie alle sperren den Schnabel auf und schreien, und der Altvogel läßt einen Wurm oder einen anderen Leckerbissen in den Rachen eines von ihnen fallen. Die Lautstärke, mit der jedes Küken schreit, ist im Idealfall ein direktes Maß für seinen Hunger. Wenn also die Eltern das Futter immer dem größten Schreihals geben, sollten normalerweise alle ihren gerechten Anteil bekommen, da eines, das genug bekommen hat, nicht so laut schreien wird. Zumindest wäre dies in der vollkommensten aller Welten so, das heißt es wäre so, wenn niemand mogeln würde. Unserer Auffassung vom egoistischen Gen folgend, müssen wir jedoch erwarten, daß jedes Küken *ganz bestimmt* betrügt und *ganz bestimmt* hinsichtlich seines Hungers lügt. Dies führt, scheinbar ziemlich sinnlos, zu einer Eskalation, denn man sollte meinen, wenn alle lügen, indem sie zu laut schreien, dann wird dieses Lärmniveau zur Norm und hört damit praktisch auf, eine Lüge zu sein. Es kann jedoch nicht wieder abschwellen, da jedes Individuum, das den ersten Schritt tut und die Lautstärke seines Geschreis vermindert, dadurch bestraft wird, daß es weniger Futter bekommt und mit größerer Wahrscheinlichkeit verhungert. Daß das Lärmen junger Vögel nicht unbegrenzt anwächst, hat andere Ursachen. Beispielsweise ruft zu lautes Geschrei gewöhnlich Räuber auf den Plan, und außerdem verbraucht es Energie.

Wie wir gesehen haben, kommt es gelegentlich vor, daß eins der Tiere in einem Wurf zurückgeblieben ist, also viel kleiner als die



übrigen. Es kann nicht so heftig um Futter kämpfen wie die anderen, und häufig stirbt es. Wir haben untersucht, unter welchen Bedingungen es sich für eine Mutter auszahlen würde, einen Kümmerling verhungern zu lassen. Man könnte intuitiv vermuten, daß das zurückgebliebene Junge selbst bis zum letzten weiterkämpft, aber der Theorie zufolge muß dies nicht zwangsläufig so sein. Sobald ein schwächeres Junges so klein und schwach geworden und seine Lebenserwartung so weit abgesunken ist, daß der Nutzen, den es aus dem Elternaufwand zieht, kleiner ist als die Hälfte des Nutzens, den derselbe Aufwand den anderen Jungen bringen könnte, sollte es unauffällig und bereitwillig sterben. Damit kann es seinen Genen am meisten dienen. Das heißt, ein Gen, das die Anweisung gibt: „Körper, wenn du sehr viel kleiner bist als deine Wurfgeschwister, gib den Kampf auf und stirb“, könnte im Genpool erfolgreich sein, denn die Chance, daß es im Körper jedes überlebenden Geschwisters existiert, beträgt 50 Prozent, und die Chance, daß es im Körper des Kümmerlings überlebt, ist sowieso sehr klein. Es dürfte also im Lebenslauf eines verkümmerten Jungtieres einen Punkt ohne Wiederkehr geben. Bevor es diesen Punkt erreicht, darf es den Kampf nicht aufgeben. Hat es ihn aber erreicht, so sollte es sofort aufgeben und sich am besten von seinen Wurfgeschwistern oder seinen Eltern verspeisen lassen.

Bei der Erörterung der Lackschen Theorie über die Gelegegröße habe ich die folgende Strategie zwar nicht erwähnt, sie ist aber für einen Elternvogel, der hinsichtlich seiner optimalen Gelegegröße für das laufende Jahr unentschlossen ist, durchaus vernünftig. Die Vogelmutter könnte ein Ei mehr legen als die Anzahl, die sie eigentlich als das wahre Optimum „einschätzt“. Wenn sich dann herausstellt, daß das Nahrungsangebot in diesem Jahr besser ist als erwartet, so wird sie das zusätzliche Junge aufziehen. Wenn nicht, kann sie ihre Verluste minimieren: Indem sie sorgfältig darauf achtet, daß sie ihre Jungen immer in derselben Reihenfolge füttert, beispielsweise der Größe nach, sorgt sie dafür, daß eines, vielleicht ein Kümmerling, schnell stirbt und daß – abgesehen von der

anfänglichen Investition in Gestalt des Eidotters oder einer entsprechenden Ressource – nicht zuviel Futter auf ihn verschwendet wird. Vom Standpunkt der Mutter aus gesehen, kann dies die Erklärung für das Phänomen des Kümmerlings sein. Er stellt eine Absicherung der Spekulation der Mutter dar. Dieses Phänomen ist bei zahlreichen Vogelarten beobachtet worden.

Mit Hilfe unseres Bildes vom einzelnen Tier als einer Überlebensmaschine, die sich so verhält, als „beabsichtige“ sie, den Fortbestand ihrer Gene zu sichern, können wir von einem Konflikt zwischen Eltern und Jungen sprechen, einem Krieg der Generationen. Dieser Kampf ist eine subtile Angelegenheit, und auf beiden Seiten sind alle Griffe erlaubt. Ein Kind wird sich keine Gelegenheit zur Täuschung entgehen lassen. Es wird vorgeben, hungriger zu sein, als es ist, vielleicht jünger, als es ist und gefährdeter, als es in Wirklichkeit ist. Es ist zu klein und zu schwach, um seine Eltern physisch zu tyrannisieren, aber es wird jede psychologische Waffe einsetzen, die ihm zur Verfügung steht: Es wird lügen, betrügen, täuschen, ausbeuten – genau bis zu dem Punkt, an dem es seine Verwandten stärker zu benachteiligen beginnt, als die genetische Verwandtschaft mit ihnen erlaubt. Die Eltern andererseits müssen vor Betrug und Täuschung auf der Hut sein und versuchen, sich dadurch nicht hinters Licht führen zu lassen. Man könnte meinen, dies sei eine einfache Aufgabe. Wenn ein Elternteil weiß, daß sein Kind in bezug auf seinen Hunger wahrscheinlich lügt, so könnte er die Taktik anwenden, ihm eine feste Menge Nahrung zu geben und nicht mehr, auch wenn das Junge noch weiter schreit. Das Problem dabei ist nur, daß das Junge möglicherweise nicht gelogen hat, und wenn es nun stirbt, weil es nicht gefüttert worden ist, hätte der Altvogel einige seiner kostbaren Gene verloren. Freilebende Vögel können sterben, wenn sie nur ein paar Stunden nichts zu fressen bekommen haben.

A. Zahavi hat auf die Möglichkeit einer besonders teuflischen Form kindlicher Erpressung hingewiesen: Das Junge lärmt absichtlich derart, daß es Räuber an das Nest heranlockt. Es „ruft“:

„Fuchs, Fuchs, komm und hol mich!“ Die Eltern können es nur zum Schweigen bringen, indem sie es füttern. So erzielt das Junge mehr als seinen gerechten Futteranteil, doch auf Kosten eines gewissen Risikos für sich selbst. Dieser skrupellosen Taktik liegt dasselbe Prinzip zugrunde wie der eines Luftpiraten, der das Flugzeug, in dem er sich selbst befindet, in die Luft zu sprengen droht, wenn er kein Lösegeld bekommt. Ich bezweifle, daß diese Taktik in der Evolution jemals begünstigt werden kann; nicht, weil sie allzu rücksichtslos ist, sondern weil ich nicht glaube, daß sie sich für das erpresserische Junge jemals auszahlen könnte. Es hat zuviel zu verlieren, wenn wirklich ein Räuber käme. Dies ist eindeutig bei einem einzigen Jungen, in dem Fall also, den Zahavi selbst untersucht. Ganz gleich, wieviel die Mutter bereits in das Junge investiert haben mag, das Junge selbst sollte sein Leben immer noch höher bewerten, als sie dies tut, da sie ja nur die Hälfte seiner Gene besitzt. Überdies würde sich die Taktik nicht einmal dann auszahlen, wenn der Erpresser zu einer gemeinsam in einem Nest hockenden Brut ungeschützter Küken gehörte, da er mit einem genetischen „Einsatz“ von 50 Prozent an jedem seiner gefährdeten Geschwister und mit einem 100-prozentigen Einsatz an sich selbst beteiligt ist. Meines Erachtens könnte die Theorie eventuell zutreffen, wenn der Haupträuber die Gewohnheit hätte, jeweils nur den größten Nestling aus einem Nest herauszuholen. Dann könnte es sich für ein kleineres Vogeljunges auszahlen, damit zu drohen, daß es einen Räuber herbeiruft, da es sich selbst damit keiner großen Gefahr aussetzen würde. Dies entspräche der Taktik, seinem Bruder die Pistole an die Schläfe zu setzen, statt damit zu drohen, sich selbst in die Luft zu jagen.

Es leuchtet eher ein, daß diese erpresserische Taktik sich für ein Kuckucksjunges bezahlt machen könnte. Wie jeder weiß, legen Kuckucksweibchen in mehrere Wirtsnester je ein Ei und überlassen es dann den nichtsahnenden Pflegeeltern einer ganz anderen Art, das Kuckucksjunge aufzuziehen. Ein Jungkuckuck hat daher kein genetisches Interesse an seinen Stiefbrüdern und -schwestern.

(Die Jungen mancher Kuckucksarten haben aus einem schlimmen Grunde, auf den wir noch zu sprechen kommen werden, überhaupt keine Stiefgeschwister. Im Moment gehe ich jedoch davon aus, daß wir es mit einer jener Arten zu tun haben, bei denen Stiefgeschwister und Kuckucksjunge nebeneinander existieren.) Würde ein Kuckucksjunge so laut schreien, daß es Räuber herbeilockte, so hätte es eine Menge zu verlieren – nämlich sein Leben –, aber die Pflegemutter hätte noch mehr zu verlieren, vielleicht vier ihrer Jungen. Es könnte sich daher für sie bezahlt machen, dem kleinen Kuckuck mehr als seinen Anteil am Futter zu geben, und für den Kuckuck könnte der Nutzen, den er daraus zieht, das Risiko aufwiegen.

An dieser Stelle sollten wir innehalten und vorübergehend auf die Ebene der Gene zurückkehren, nur um sicherzugehen, daß wir uns nicht zu sehr von einer subjektivierenden Sprache haben hinreißen lassen. Was bedeutet es wirklich, wenn wir die Hypothese aufstellen, Kuckucksjunge „erpreßten“ ihre Pflegeeltern, indem sie schreien: „Räuber, Räuber, komm und hol mich und alle meine kleinen Geschwister“? Genetisch gesehen heißt es folgendes:

Kuckucksgene für lautes Schreien sind im Kuckucksgenpool zahlreicher geworden, weil das Lärmen die Wahrscheinlichkeit erhöht hat, daß die Pflegeeltern die Kuckucksjungen füttern. Die Pflegeeltern sprachen deshalb in dieser Weise auf das Schreien an, weil die entsprechenden Gene sich im Genpool der Wirtsart ausgebreitet hatten. Das lag wiederum daran, daß die einzelnen Pflegeeltern, die den Kuckucken kein Extrafutter zukommen ließen, weniger eigene Kinder aufzogen – weniger als rivalisierende Eltern, die die Kuckucke besser fütterten –, weil durch die Kuckucksschreie Räuber zu ihren Nestern hingelockt wurden. Zwar landeten Kuckucksgene für Nichtschreien wahrscheinlich weniger häufig im Magen von Räubern als Gene für Schreien, aber die nichtschreienden Kuckucke litten unter dem größeren Übel, daß sie keine Extrarationen zu fressen bekamen. Daher breiteten sich die Gene für Schreien im Kuckucksgenpool aus.

Wie eine ähnliche, von der obigen subjektiveren Argumentation ausgehende Beweisführung zeigen würde, ist es zwar vorstellbar, daß sich ein derartiges Erpressergen in einem Kuckucksgenpool ausbreiten könnte, im Genpool einer gewöhnlichen Art wird es jedoch wahrscheinlich nicht überhand nehmen, zumindest nicht deshalb, weil es Räuber anlockt. Natürlich könnte es in einer gewöhnlichen Spezies – wie wir bereits gesehen haben – andere Gründe geben, weshalb sich Gene für Lärmen ausbreiten, und diese würden als *Nebeneffekt* gelegentlich Räuber auf den Plan rufen. Aber hier würde der Selektionsdruck durch natürliche Feinde, wenn überhaupt, dann dahingehend wirken, die Schreie leiser werden zu lassen. Im hypothetischen Fall der Kuckucke könnte, so paradox dies auch auf den ersten Blick scheinen mag, der Nettoeffekt der Räuber dahin gehen, die Schreie lauter werden zu lassen.

Es gibt keinerlei Beweismaterial dafür, daß Kuckucke und ähnliche „Brutparasiten“ tatsächlich die Erpressertaktik anwenden. Aber es fehlt ihnen mit Sicherheit nicht an Rücksichtslosigkeit. Da gibt es zum Beispiel die Honiganzeiger, die wie Kuckucke ihre Eier in die Nester anderer Arten legen. Der junge Honiganzeiger ist mit einem scharfen gebogenen Schnabel ausgestattet. Kaum ist er ausgeschlüpft, noch blind, nackt und ansonsten hilflos, so schneidet und schlägt er seine Stiefbrüder und -schwestern tot: Tote Geschwister konkurrieren nicht um Futter! Der uns vertraute europäische Kuckuck erzielt auf etwas anderem Wege dasselbe Resultat. Seine Brutdauer ist kurz, und so schafft es das Kuckucksjunge, einige Tage vor seinen Stiefgeschwistern auszuschlüpfen. Sofort nach dem Schlüpfen wirft es, blind und instinktiv, aber mit verheerender Effizienz, die anderen Eier aus dem Nest. Es schiebt sich unter ein Ei und manövriert dieses in eine Vertiefung auf seinem Rücken. Dann bewegt es sich langsam rückwärts zum Rand des Nestes, wobei es das Ei zwischen seinen Flügelansätzen balanciert, und wirft das Ei hinaus. Dasselbe macht es mit allen anderen Eiern, bis es das Nest und daher die Aufmerksamkeit seiner Pflegeeltern ganz für sich allein hat.

Eine der bemerkenswertesten Tatsachen, von denen ich im vorigen Jahr erfahren habe, ist von F. Alvarez, L. Arias de Reyna und H. Segura aus Spanien berichtet worden. Diese drei Wissenschaftler erforschten die Fähigkeit potentieller Pflegeeltern – also potentieller Kuckucksopfer –, Eindringlinge (Kuckuckseier oder junge Kuckucke) zu entdecken. Im Verlauf ihrer Versuche hatten sie die Möglichkeit, Kuckuckseier und junge Kuckucke sowie zu Vergleichszwecken Eier und Küken anderer Arten, beispielsweise Schwalben, in Elsternnester hineinzulegen. Einmal setzten sie ein Schwalbenküken in ein Elsternnest. Am nächsten Tag bemerkten sie, daß eines der Elsterneier unter dem Nest auf dem Boden lag. Es war nicht zerbrochen, und so hoben sie es auf, legten es wieder zurück und beobachteten, was geschah. Was sie sahen, war im höchsten Grade bemerkenswert. Das Schwalbenjunge verhielt sich genauso, als ob es ein Kuckucksjunges wäre, und warf das Ei hinaus. Sie legten das Ei erneut zurück, und wieder geschah genau das gleiche. Das Schwalbenbaby benutzte dieselbe Methode wie der Kuckuck, es balancierte das Ei auf seinem Rücken zwischen den Flügelansätzen und bewegte sich rückwärts zum Nestrand, bis das Ei hinauspurzelte.

Vielleicht war es klug, daß Alvarez und seine Kollegen keinen Versuch machten, ihre erstaunliche Beobachtung zu erklären. Wie konnte sich ein derartiges Verhalten im Schwalbengenpool entwickelt haben? Es muß zu etwas passen, das im normalen Leben einer Schwalbe vorkommt. Schwalbenjunge sind nicht daran gewöhnt, sich in Elsternnestern wiederzufinden. Sie befinden sich normalerweise niemals in einem anderen Nest als ihrem eigenen. Könnte das Verhalten eine evolutionäre Anti-Kuckuck-Anpassung darstellen? Hat die natürliche Auslese im Schwalbengenpool eine Politik des Gegenangriffs gefördert, also Gene hervorgebracht, die den Kuckuck mit seinen eigenen Waffen schlagen? Es scheint eine Tatsache zu sein, daß Schwalbennester gewöhnlich nicht von Kuckucken heimgesucht werden. Vielleicht ist dies der Grund dafür. Dieser Theorie zufolge hätten die Elsterneier in dem Experiment

zufällig dieselbe Behandlung erfahren, vielleicht weil sie wie Kuckuckseier größer sind als Schwalbeneier. Doch wenn ein Schwalbenküken den Unterschied zwischen einem großen Ei und einem normalen Schwalbenei erkennen kann, dürfte die Mutter mit Sicherheit ebenfalls dazu in der Lage sein. Warum ist es dann nicht die Mutter, die das Kuckucksei hinauswirft, da dies für sie soviel leichter wäre als für das Küken? Derselbe Einwand gilt auch für die Theorie, daß das Verhalten des Schwalbenkükens normalerweise die Funktion hat, unbefruchtete Eier und anderen Abfall aus dem Nest zu entfernen. Wieder könnte die Aufgabe vom Altvogel besser erledigt werden – und wird es auch. Die Tatsache, daß ein schwaches und hilfloses Schwalbenküken dabei beobachtet wurde, wie es die schwierige und Geschicklichkeit erfordernde Operation des Hinauswerfens durchführte, die einer erwachsenen Schwalbe sicherlich viel leichter fiel, zwingt mich zu dem Schluß, daß das Küken, mit den Augen der Eltern gesehen, nichts Gutes im Schilde führte.

Ich könnte mir vorstellen, daß die richtige Erklärung überhaupt nichts mit Kuckucken zu tun hat. Das Blut mag einem stocken bei dem Gedanken – aber könnte es nicht sein, daß Schwalbenjunge sich gegenseitig etwas Derartiges antun? Da das Erstgeborene mit seinen noch nicht ausgeschlüpften Geschwistern um elterliche Mittel konkurrieren wird, könnte es zu seinem Vorteil sein, wenn es sein Leben damit begänne, eines der übrigen Eier hinauszuerwerfen.

Bei der Lackschen Theorie über die Gelegegröße betrachteten wir das Optimum vom Standpunkt der Eltern. Wenn ich eine Schwalbenmutter bin, ist die optimale Gelegegröße von meinem Standpunkt aus gesehen zum Beispiel fünf. Bin ich dagegen ein Schwalbenküken, so kann die in meinen Augen optimale Gelegegröße sehr wohl kleiner sein, vorausgesetzt ich gehöre dazu! Die Mutter besitzt eine bestimmte Menge an elterlichen Mitteln, die sie unparteiisch unter fünf Junge verteilen „möchte“. Aber jedes Küken will mehr als den ihm zustehenden fünften Teil. Im Gegen-

satz zum Kuckuck will es zwar nicht alles, weil es mit den anderen Küken verwandt ist, aber es will mehr als ein Fünftel. Indem es einfach ein Ei hinauswirft, kann es ein Viertel bekommen, durch das Hinauswerfen eines weiteren Eies ein Drittel. Betrachten wir dies auf der Ebene der Gene, so wäre denkbar, daß sich ein Gen für Brudermord im Genpool ausbreitet, da es sich mit 100-prozentiger Sicherheit im Körper des Brudermörders befindet, aber nur mit 50-prozentiger Wahrscheinlichkeit im Körper des Opfers.

Gegen diese Theorie läßt sich vor allem einwenden, daß niemand dieses teuflische Verhalten bisher beobachtet hat, was doch der Fall sein müßte, wenn es wirklich vorkäme. Ich habe keine überzeugende Erklärung dafür. Bei Schwalben gibt es geographische Rassen, die in verschiedenen Teilen der Welt vorkommen. Es ist bekannt, daß die spanische Rasse sich in bestimmten Verhaltensweisen beispielsweise von der britischen unterscheidet. Die spanische Rasse ist bisher nicht dem gleichen Grad intensiver Beobachtung unterworfen wie die britische, und ich vermute, es wäre einfach möglich, daß Brudermord vorkommt, aber bisher übersehen worden ist.

Ich bringe an dieser Stelle einen derart unwahrscheinlichen Gedanken wie die Brudermord-Hypothese vor, weil ich eine allgemeine These aufstellen möchte. Nämlich die, daß das skrupellose Verhalten eines jungen Kuckucks lediglich ein Extremfall dessen ist, was in jeder Familie vor sich gehen muß. Leibliche Geschwister sind untereinander näher verwandt als ein Kuckucksjunges mit seinen Stiefgeschwistern, aber der Unterschied ist lediglich quantitativer Art. Selbst wenn wir nicht glauben können, daß sich offener Brudermord entwickeln könnte, muß es zahllose weniger extreme Beispiele von Eigennutz geben, bei denen die Kosten, die einem Kind in Form von Verlusten für seine Geschwister entstehen, mehr als doppelt aufgewogen werden durch den Nutzen, den es selbst davonträgt. In solchen Fällen, etwa wenn es um den Zeitpunkt der Entwöhnung geht, existiert ein echter Interessenkonflikt zwischen Eltern und Kind.



Wer geht mit größerer Wahrscheinlichkeit als Sieger aus diesem Krieg der Generationen hervor? R. D. Alexander schlägt in einem interessanten Aufsatz eine allgemeingültige Antwort auf diese Frage vor. Seiner Ansicht nach gewinnen immer die Eltern.<sup>2</sup> Falls dies zutrifft, hat der Leser seine Zeit vergeudet, als er dieses Kapitel las. Alexanders These hat viele interessante Implikationen. Zum Beispiel könnte sich uneigennütziges Verhalten allein wegen der Vorteile entwickeln, die es den Genen der Eltern altruistisch handelnder Individuen bringt, nicht wegen der Vorteile für die Gene der Altruisten selbst. Die elterliche Manipulation – um Alexanders Begriff zu gebrauchen – wird, unabhängig von einfacher Verwandtschaftsselektion, zu einer alternativen Ursache für die Evolution altruistischen Verhaltens. Es ist für uns daher wichtig, Alexanders Gedankengang zu untersuchen und uns davon zu überzeugen, daß wir verstehen, warum er unrecht haben muß. Dies müßte eigentlich auf mathematische Weise geschehen, aber wir vermeiden in diesem Buch die unmittelbare Anwendung der Mathematik, und es läßt sich auch so eine intuitive Vorstellung davon vermitteln, was an Alexanders These falsch ist.

Seine grundlegende genetische Aussage ist im folgenden, verkürzt wiedergegebenen Zitat enthalten. „Nehmen wir an, ein Junges ... verursacht eine ungleiche Verteilung elterlicher Leistungen zu seinen eigenen Gunsten und verringert damit die Gesamtproduktion seiner Mutter. Ein Gen, das auf diese Weise die Fitneß eines Individuums im Jugendalter verbessert, muß dessen Fitneß als Erwachsener zwangsläufig mindern, denn solche durch Mutation entstandenen Gene werden bei den Nachkommen des mutierten Individuums überdurchschnittlich häufig sein.“ Die Tatsache, daß Alexander ein gerade erst durch Mutation entstandenes Gen betrachtet, ist für das Argument nicht von Bedeutung. Es ist besser, sich ein vererbtes seltenes Gen vorzustellen. Der Begriff „Fitneß“ bedeutet in diesem Zusammenhang Fortpflanzungserfolg. Alexanders Aussage ist im wesentlichen die folgende: Ein Gen, das ein Lebewesen dazu veranlaßt, im Kindesalter mehr als seinen gerech-

ten Anteil an sich zu reißen, und zwar auf Kosten des Fortpflanzungserfolgs seiner Eltern, könnte in der Tat seine Überlebenschancen vergrößern. Es würde es aber zu büßen haben, wenn es eines Tages selbst Vater oder Mutter werden sollte, weil seine Kinder wahrscheinlich dasselbe egoistische Gen besitzen und dies seinen eigenen Fortpflanzungserfolg senken würde. Es würde mit seinen eigenen Waffen geschlagen werden. Daher kann das Gen nicht erfolgreich sein, und in dem Konflikt müssen immer die Eltern gewinnen.

Dieses Argument sollte sofort unseren Verdacht erregen, denn es beruht auf der Annahme einer genetischen Asymmetrie, die in Wirklichkeit nicht existiert. Alexander benutzt die Worte „Eltern“ und „Nachkommen“, als ob zwischen ihnen ein grundlegender genetischer Unterschied bestünde. Wie wir gesehen haben, gibt es zwischen Eltern und Kindern zwar praktische Unterschiede – beispielsweise sind Eltern älter als Kinder, und Kinder entstammen den Körpern ihrer Eltern –, aber es existiert keinerlei grundsätzliche *genetische* Asymmetrie. Der Verwandtschaftsgrad zwischen ihnen beträgt aus beiden Richtungen betrachtet 50 Prozent. Um zu zeigen, was ich meine, werde ich Alexanders Worte wiederholen, dabei aber die Begriffe „Eltern“, „Kind“ und andere entsprechende Wörter umkehren: „Nehmen wir an, ein *Elternteil* besitzt ein Gen, das tendenziell eine *gleichmäßige* Verteilung elterlicher Leistungen verursacht. Ein Gen, das auf diese Weise die Fitneß eines Individuums verbessert, wenn dieses ein *Elternteil* ist, muß dessen Fitneß im *Kindesalter* zwangsläufig gemindert haben.“ Wir kommen daher zum entgegengesetzten Schluß wie Alexander, nämlich, daß in jedem Eltern-Kind-Konflikt das Kind gewinnen muß!

Es liegt auf der Hand, daß hier etwas nicht stimmt. Beide Argumente sind zu stark vereinfacht. Zweck meiner Umkehrung des Zitats ist nicht, das Gegenteil von Alexanders Behauptung zu beweisen, sondern lediglich zu zeigen, daß man nicht auf diese künstlich asymmetrische Art und Weise argumentieren kann. Sowohl Ale-

xanders Beweisführung als auch meine Umkehrung davon waren falsch, weil sie die Dinge vom Standpunkt eines *Individuums* aus betrachteten – in Alexanders Fall dem des Elternteils, in meinem dem des Kindes. Ich glaube, diese Art von Irrtum unterläuft einem nur zu leicht, wenn man den Fachausdruck „Fitneß“ benutzt. Aus diesem Grunde habe ich es vermieden, das Wort in diesem Buch zu verwenden. Es gibt in Wirklichkeit nur eine Einheit, deren Standpunkt in der Evolution wichtig ist, und diese Einheit ist das egoistische Gen. Die Gene in den Körpern von Kindern werden auf Grund ihrer Fähigkeit selektiert, Elternkörper zu überlisten; Gene in Elternkörpern werden umgekehrt auf Grund ihrer Fähigkeit selektiert, die Jungen zu überlisten. Die Tatsache, daß genau dieselben Gene nacheinander in einem Kinder- und einem Erwachsenenkörper sitzen, ist dabei keineswegs paradox. Gene werden nach ihrer Fähigkeit selektiert, die ihnen zur Verfügung stehenden Machtmittel am besten zu gebrauchen: Sie werden ihre praktischen Möglichkeiten ausnutzen. Wenn ein Gen in einem Kinderkörper sitzt, werden seine praktischen Möglichkeiten anders aussehen, als wenn es in einem Elternkörper sitzt. Daher wird seine optimale Taktik in beiden Phasen der Lebensgeschichte seines Körpers verschieden sein. Es gibt aber auch keinen Grund zu Alexanders Annahme, daß die spätere optimale Taktik zwangsläufig über die frühere die Oberhand gewinnt.

Man kann auch noch anders gegen Alexander argumentieren. Er legt stillschweigend eine Asymmetrie zwischen der Eltern-Kind-Beziehung einerseits und der Bruder-Schwester-Beziehung andererseits zugrunde, die in Wirklichkeit nicht besteht. Der Leser wird sich daran erinnern, daß nach Trivers die Kosten, die einem eigennützigen Kind daraus entstehen, daß es sich mehr als seinen Anteil aneignet – also auch der Grund dafür, daß es nur bis zu einem bestimmten Punkt eigennützig ist –, in der Gefahr des Verlusts seiner Geschwister bestehen, von denen jedes die Hälfte seiner Gene in sich trägt. Doch Geschwister sind lediglich ein Sonderfall von Verwandten mit einem Verwandtschaftsgrad von 50 Prozent. Die zu-

künftigen Kinder des eigennützigen Kindes sind für dieses nicht mehr und nicht weniger „wertvoll“ als seine Geschwister. Daher sollten die Gesamtnettokosten für das Ansichreißen von mehr als dem gerechten Anteil der elterlichen Mittel eigentlich nicht nur in Geschwistern, sondern auch in zukünftigen Nachkommen gemessen werden, die aufgrund des Egoismus der Kinder untereinander verlorengehen. Alexanders Äußerung über den Nachteil, der darin liegt, daß der Eigennutz eines jungen Individuums an dessen Kinder weitergegeben wird und daher auf lange Sicht den eigenen Fortpflanzungserfolg dieses Individuums beeinträchtigt, ist zutreffend, aber das bedeutet lediglich, daß wir diesen Faktor auf der Kostenseite der Gleichung einkalkulieren müssen. Ein einzelnes Kind wird, solange sein Nettovorteil mindestens halb so groß ist wie die Nettokosten für nahe Verwandte, immer noch gut daran tun, eigennützig zu sein. Zu den „nahen Verwandten“ sollten jedoch nicht nur Brüder und Schwestern, sondern auch zukünftige Kinder gerechnet werden. Ein Individuum sollte sein eigenes Wohlergehen als doppelt so wertvoll einschätzen wie das seiner Geschwister – das ist Trivers’ grundlegende Annahme. Es sollte sich aber ebenfalls doppelt so hoch bewerten wie eins seiner eigenen zukünftigen Kinder. Alexanders Schlußfolgerung, daß es im Interessenkonflikt einen eingebauten Vorteil auf der elterlichen Seite gibt, ist nicht richtig.

Neben seiner grundlegenden genetischen These bringt Alexander auch eher praktische Argumente vor, die auf unleugbare Asymmetrien in der Eltern-Kind-Beziehung zurückgehen. Der Elternteil ist der aktive Partner, derjenige, der tatsächlich die Arbeit der Futterbeschaffung leistet und daher in der Lage ist, den Ton anzugeben. Wenn er beschließt, seine Arbeit einzustellen, so kann das Kind nicht viel dagegen tun, da es kleiner ist und nicht zurückschlagen kann. Daher sind die Eltern in einer Position, in der sie ihren Willen ohne Rücksicht auf die Wünsche des Kindes durchsetzen können. Dieses Argument ist nicht offensichtlich falsch, da in diesem Fall die Asymmetrie, die es postuliert, real ist.

Eltern sind tatsächlich größer, stärker und welterfahrener als Kinder. Sie scheinen alle Trümpfe in der Hand zu haben. Aber auch die Jungen haben ein paar Asse im Ärmel. Zum Beispiel ist es für Eltern wichtig zu wissen, wie hungrig jedes ihrer Kinder ist, damit sie das Futter möglichst effizient austeilen können. Sie könnten die Nahrung natürlich genau gleich für alle rationieren, aber selbst im Idealfall wäre dies weniger effizient als ein System, bei dem diejenigen ein bißchen mehr bekommen, die es am besten verwerten können. Für die Eltern wäre ein System, bei dem jedes Kind sagt, wie hungrig es ist, ideal, und ein solches System scheint sich, wie wir gesehen haben, entwickelt zu haben. Die Jungen allerdings befinden sich stark im Vorteil, wenn sie die Eltern belügen wollen, denn sie *wissen* genau, wie hungrig sie sind, während die Eltern nur *raten* können, ob sie die Wahrheit sagen oder nicht. Ein Elternteil kann zwar vielleicht eine große Lüge durchschauen, eine kleine Lüge zu entdecken ist für ihn aber fast unmöglich.

Für Eltern ist es vorteilhaft, wenn sie wissen, wann ein Kind glücklich ist, und für ein Kind ist es gut, seinen Eltern mitteilen zu können, wann es glücklich ist. Signale wie Schnurren und Lächeln mögen selektiert worden sein, weil sie es den Eltern möglich machen zu erkennen, welche ihrer Handlungen für ihre Kinder am wohlthuendsten sind. Der Anblick ihres lächelnden Kindes oder das Geräusch ihres schnurrenden Kätzchens ist für eine Menschenbeziehungsweise Katzenmutter in demselben Sinne lohnend wie eine Futtergabe für eine Ratte im Labyrinthversuch. Doch sobald ein süßes Lächeln oder ein lautes Schnurren lohnend geworden ist, kann das Kind das Lächeln oder das Kätzchen das Schnurren zur Manipulation der Eltern einsetzen, um mehr als seinen gerechten Anteil am Elternaufwand zu erhalten.

Es gibt also keine allgemeingültige Antwort auf die Frage, wer mit größerer Wahrscheinlichkeit den Krieg der Generationen gewinnt. Das Resultat dieses Krieges ist ein Kompromiß zwischen der für das Kind und der für den Erwachsenen idealen Situation. Es ist ein Kampf, der dem zwischen Kuckuck und Pflegeeltern

vergleichbar ist – natürlich kein derart verbissener Kampf, denn die Gegner haben einige genetische Interessen gemeinsam; ihre Gegnerschaft besteht nur bis zu einem gewissen Grad oder während bestimmter sensibler Perioden. Dennoch mögen Jungtiere viele der von Kuckucken angewandten Taktiken der Täuschung und Ausbeutung gegen ihre eigenen Eltern praktizieren; allerdings werden sie dabei nicht so grenzenlos egoistisch sein, wie man es von einem Kuckuck erwarten muß.

Dieses Kapitel wie auch das nächste, in dem wir den Konflikt zwischen Geschlechtspartnern erörtern werden, wirken möglicherweise furchtbar zynisch, und sie mögen schrecklich sein für Menscheneltern, die in inniger Zuneigung an ihren Kindern und aneinander hängen. Ich muß daher noch einmal betonen, daß ich nicht von bewußten Motiven spreche. Niemand behauptet, daß Kinder wegen der eigennützigen Gene, die sie in sich tragen, absichtlich und bewußt ihre Eltern täuschen. Und ich muß wiederholen: Wenn ich etwas sage wie „Ein Kind sollte sich keine Gelegenheit zum Betrügen ... Lügen, Täuschen, Ausbeuten ... entgehen lassen“, so benutze ich das Wort „sollte“ in einem speziellen Sinne. Keineswegs verfechte ich diese Art von Verhalten als moralisch oder gar wünschenswert. Ich sage lediglich, daß die natürliche Auslese tendenziell Kinder begünstigen wird, die so handeln, und daß wir daher, wenn wir freilebende Populationen beobachten, im engsten Familienkreis Betrug und Eigennutz erwarten müssen. Der Satz „Das Kind sollte betrügen“ bedeutet, daß Gene, die Kinder zum Betrug veranlassen, einen Vorteil im Genpool erringen werden. Wenn für den Menschen eine Moral daraus abzuleiten ist, dann die, daß wir unsere Kinder zur Selbstlosigkeit *erziehen* müssen, denn wir können nicht damit rechnen, daß Selbstlosigkeit zu ihrer biologischen Natur gehört.

## 9. Der Krieg der Geschlechter

Wenn es einen Interessenkonflikt zwischen Eltern und Kindern gibt, die 50 Prozent ihrer Gene gemeinsam haben, wieviel ernster muß dann der Konflikt zwischen Gatten sein, die ja nicht miteinander verwandt sind?<sup>1</sup> Das einzige, was sie gemeinsam haben, ist ein genetischer Aktienbesitz von je 50 Prozent an denselben Kindern. Da Vater und Mutter am Wohlergehen verschiedener Hälften derselben Kinder interessiert sind, kann es für beide von Nutzen sein, bei der Aufzucht dieser Kinder zusammenzuarbeiten. Wenn ein Elternteil jedoch ungestraft weniger als seinen gerechten Anteil an wertvollen Ressourcen in jedes Kind investieren kann, so ist er dem anderen gegenüber im Vorteil, da er mehr in weitere Kinder mit anderen Geschlechtspartnern anlegen und auf diese Weise eine größere Menge seiner Gene vererben kann. Man kann sich daher vorstellen, daß jeder Partner den anderen ausbeuten möchte, indem er ihn zu zwingen versucht, mehr zu investieren. Was ein Individuum im Idealfall „gern hätte“ (ich meine nicht physisch gern haben, obwohl das auch sein könnte), wäre, sich mit so vielen Angehörigen des anderen Geschlechts zu paaren wie möglich und die Aufzucht der Kinder dann stets dem Partner zu überlassen. Wie wir sehen werden, hat das männliche Geschlecht bei einer Reihe von Arten diesen Zustand erreicht, bei anderen Arten jedoch sind die Männchen gezwungen, sich mit einem gleich großen Anteil an der Last der Kinderaufzucht zu beteiligen. Diese Auffassung der sexuellen Partnerschaft als einer Beziehung gegenseitigen Mißtrauens und wechselseitiger Ausbeutung ist besonders von Trivers hervorgehoben worden. Sie ist für die Verhaltensforscher relativ neu. Wir haben Sexualverhalten, Paarung und

die ihr vorausgehende Werbung bisher meist als ein im wesentlichen gemeinschaftliches Unterfangen angesehen, das zum wechselseitigen Nutzen oder sogar zum Wohle der Art unternommen wird!

Lassen Sie uns bis ganz zu den Anfängen zurückgehen und die eigentliche Natur des Männlichen und des Weiblichen untersuchen. In Kapitel 3 haben wir uns mit der Sexualität befaßt, ohne ihre grundlegende Asymmetrie zu betonen. Wir haben einfach akzeptiert, daß einige Tiere als männlich, andere als weiblich bezeichnet werden, ohne zu fragen, was diese Worte wirklich bedeuten. Was aber ist das Wesen des Männlichen? Wodurch ist ein weibliches Geschöpf prinzipiell gekennzeichnet? Für uns als Säugetiere sind die Geschlechter durch ganze Merkmalskomplexe definiert – den Besitz eines Penis, das Austragen von Jungen, das Säugen mit Hilfe spezieller Milchdrüsen, bestimmte Chromosomenmerkmale und so weiter. Diese Kriterien für das Geschlecht eines Individuums sind schön und gut, was die Säugetiere betrifft, für Tiere und Pflanzen im allgemeinen sind sie jedoch ebenso wenig zuverlässig wie die Neigung zum Hosentragen als Kriterium für die Geschlechtszugehörigkeit beim Menschen. Bei den Fröschen beispielsweise hat keines der beiden Geschlechter einen Penis. Vielleicht haben dann die Wörter männlich und weiblich keine allgemeine Bedeutung? Es sind schließlich nur Wörter, und wenn wir feststellen, daß sie für die Beschreibung von Fröschen nicht brauchbar sind, so steht es uns völlig frei, auf sie zu verzichten. Wenn wir wollten, könnten wir die Frösche willkürlich in Geschlecht 1 und Geschlecht 2 einteilen. Es gibt jedoch ein grundlegendes Geschlechtsmerkmal, das dazu benutzt werden kann, bei allen Tieren und Pflanzen Männchen als Männchen und Weibchen als Weibchen zu klassifizieren. Und zwar sind die Geschlechtszellen oder „Gameten“ der männlichen Organismen viel kleiner und zahlreicher als die weiblichen Gameten. Dies gilt sowohl für Tiere als auch für Pflanzen. Die eine Gruppe von Lebewesen hat große Geschlechtszellen, und es ist zweckmäßig, sie als Weibchen zu



bezeichnen. Die andere Gruppe, die man der Einfachheit halber Männchen nennt, hat kleine Geschlechtszellen. Der Unterschied ist bei Reptilien und Vögeln besonders ausgeprägt, bei denen eine einzige Eizelle groß und nährstoffhaltig genug ist, um einen sich entwickelnden Embryo mehrere Monate lang zu ernähren. Selbst die mikroskopisch kleinen Eizellen des Menschen sind immer noch viele Male größer als die Spermien. Wie wir sehen werden, lassen sich alle anderen Unterschiede zwischen den Geschlechtern aus diesem einen grundlegenden Unterschied ableiten.

Bei bestimmten niederen Organismen, beispielsweise einigen Pilzen, gibt es keine männlichen und weiblichen Geschlechtszellen, obwohl eine Art geschlechtlicher Fortpflanzung stattfindet. Bei dem als Isogamete bezeichneten System lassen sich die Individuen nicht in zwei Geschlechter unterteilen. Jedes Individuum kann sich mit jedem paaren. Es gibt nicht zwei verschiedene Gametensorten – Samen- und Eizellen –, sondern alle Geschlechtszellen sind gleich und heißen Isogameten. Neue Lebewesen entstehen aus der Verschmelzung von zwei Isogameten, von denen jeder durch meiotische Teilung entstanden ist. Wenn wir drei Isogameten haben, A, B und C, so könnte A mit B oder C und B mit A oder C verschmelzen. Dies ist bei normaler geschlechtlicher Fortpflanzung niemals der Fall. Wenn A eine Samenzelle ist und sich mit B und C vereinigen kann, dann müssen B und C Eizellen sein, und B kann nicht mit C verschmelzen.

Wenn zwei Isogameten sich vereinigen, tragen sie beide die gleiche Anzahl von Genen zu dem neuen Lebewesen bei und ebenso gleiche Mengen an Nahrungsreserven. Auch Spermien und Eizellen tragen die gleiche Genzahl bei, doch was die Nahrungsreserven betrifft, so ist der Beitrag der Eier sehr viel größer: Tatsächlich leisten die Samenzellen überhaupt keinen Beitrag und sind lediglich daran interessiert, ihre Gene so schnell wie möglich zu einem Ei zu transportieren. Zum Zeitpunkt der Befruchtung hat der Vater daher weniger als den auf ihn entfallenden Anteil (das heißt 50 Prozent) an Mitteln in die Nachkommenschaft investiert.

Da jedes Spermium so winzig ist, kann ein männlicher Organismus es sich leisten, jeden Tag viele Millionen davon zu produzieren. Das bedeutet, daß er potentiell in der Lage ist, in einer kurzen Zeitspanne – mit verschiedenen Weibchen – eine sehr große Zahl von Kindern zu zeugen. Dies ist nur deshalb möglich, weil jeder neue Embryo von der jeweiligen Mutter mit ausreichend Nahrung versorgt wird. Der Kinderzahl, die ein Weibchen haben kann, ist daher eine Grenze gesetzt, während ein Männchen praktisch unbegrenzt viele Kinder zeugen kann. Damit beginnt die Ausbeutung des weiblichen Geschlechts.<sup>2</sup>

Parker und andere haben gezeigt, wie diese Asymmetrie sich aus einem ursprünglich isogamen Zustand entwickelt haben könnte. Zu der Zeit, als alle Geschlechtszellen austauschbar und ungefähr gleich groß waren, mag es einige gegeben haben, die rein zufällig geringfügig größer waren als die anderen. Ein großer Isogamet würde in gewisser Hinsicht einem Isogameten durchschnittlicher Größe gegenüber im Vorteil sein, denn er würde seinem Embryo dadurch, daß er ihn zu Beginn mit einer großen Nahrungsreserve ausstattet, einen guten Start sichern. Daher könnte es einen evolutiven Trend zu größeren Gameten gegeben haben. Die Sache hat jedoch einen Haken. Die Entwicklung von Gameten, die größer sind als unbedingt erforderlich, würde der egoistischen Ausbeutung Tür und Tor öffnen. Individuen, die *kleinere* als die durchschnittlichen Gameten produzieren würden, könnten davon profitieren, vorausgesetzt sie könnten sicherstellen, daß ihre kleinen Gameten sich mit extra großen vereinigen. Dies könnte dadurch erreicht werden, daß die kleinen beweglicher gemacht und in die Lage versetzt werden, große Gameten gezielt aufzuspiüren. Der Vorteil für ein Individuum, das kleine, schnell bewegliche Gameten herstellt, könnte darin bestehen, daß dieses es sich leisten könnte, eine größere Zahl von Gameten herzustellen, und daß es daher potentiell mehr Kinder haben könnte. Die natürliche Auslese würde die Produktion von Geschlechtszellen begünstigen, die kleiner wären und aktiv darangingen, große Gameten zur Kopula-

tion ausfindig zu machen. So können wir uns die Herausbildung von zwei divergierenden sexuellen „Strategien“ vorstellen. Die eine war die „aufrichtige“ Strategie, die der großen Investition. Diese bahnte automatisch einer „ausbeuterischen“ Strategie der kleinen Investitionen den Weg. Nachdem die Auseinanderentwicklung der beiden Strategien erst einmal begonnen hatte, mußte sie sich unaufhaltsam weiter fortsetzen. Dazwischenliegende mittelgroße Gameten wurden bestraft, denn sie erfreuten sich weder der Vorteile der einen noch der anderen extremen Strategie. Die arglistigen Gameten wurden im Laufe der Evolution immer kleiner und beweglicher. Die aufrichtigen wurden immer größer, um die zunehmend kleinere Investition der ausbeuterischen Geschlechtszellen auszugleichen, und immer unbeweglicher, da die Ausbeuter sowieso immer Jagd auf sie gemacht hätten. Jeder ehrliche Gamet wäre zwar „lieber“ mit einem anderen ehrlichen Gameten verschmolzen. Aber der Selektionsdruck für den Ausschluß der ausbeuterischen Gameten war geringer als der auf diese wirkende Druck, durch die Sperre hindurchzuschlüpfen: Die Ausbeuter hatten mehr zu verlieren, und daher trugen sie im Evolutionskrieg den Sieg davon. Die ehrlichen Gameten wurden zu Eizellen, die unehrlichen zu Spermien.

Das männliche Geschlecht scheint also aus ziemlich wertlosen Burschen zu bestehen, und unter dem Aspekt des Wohles der Art wäre zu erwarten, daß die männlichen Organismen weniger zahlreich würden als die weiblichen. Da ein einziges Männchen theoretisch genug Spermien erzeugen kann, um einen Harem von 100 Weibchen zu begatten, sollten wir annehmen, daß in Tierpopulationen die Zahl der Weibchen um den Faktor 100 größer wäre als die der Männchen. Anders ausgedrückt heißt dies, daß die Männchen für die Art „entbehrlicher“ und die Weibchen „wertvoller“ sind. Vom Standpunkt der Art als Gesamtheit betrachtet, ist dies natürlich völlig richtig. Um ein extremes Beispiel zu nennen: Bei einer Untersuchung über See-Elefanten waren vier Prozent der männlichen Tiere für 88 Prozent aller beobachteten Kopulationen

verantwortlich. In diesem und in vielen anderen Fällen besteht ein großer Überschuß an Junggesellen, die wahrscheinlich niemals in ihrem ganzen Leben eine Chance zur Paarung bekommen werden. Doch diese überschüssigen Männchen führen ein ansonsten normales Leben und verzehren die Nahrungsressourcen der Population mit genauso großem Appetit wie andere Erwachsene. Aus einem am „Wohl der Art“ orientierten Blickwinkel gesehen, ist das eine furchtbare Verschwendung. Man könnte die Junggesellen als soziale Parasiten betrachten. Dies ist nur ein weiteres Beispiel für die Schwierigkeiten, mit denen die Theorie der Gruppenselektion zu kämpfen hat. Die Theorie vom egoistischen Gen dagegen erklärt ohne weiteres die Tatsache, daß die Zahl männlicher und weiblicher Individuen sich ungefähr im Gleichgewicht befindet, selbst wenn die Männchen, die sich tatsächlich fortpflanzen, möglicherweise nur einen kleinen Bruchteil der Gesamtpopulation darstellen. Die Erklärung wurde zuerst von R. A. Fisher geliefert.

Das Problem, wie viele männliche und wie viele weibliche Kinder geboren werden sollen, stellt einen Sonderfall des Problems der Elternstrategie dar. In der gleichen Weise, in der wir erörtert haben, welches die optimale Familiengröße für eine Mutter ist, die den Fortbestand ihrer Gene zu maximieren versucht, können wir auch die optimale Geschlechterverteilung erörtern. Sollte man seine kostbaren Gene lieber Söhnen oder Töchtern anvertrauen? Nehmen wir an, eine Mutter investierte alle ihre Mittel in Söhne und hätte daher keine übrig, um sie in Töchtern anzulegen: Würde sie im Durchschnitt mehr zum Genpool der Zukunft beitragen als eine rivalisierende Mutter, die in Töchter investiert? Nehmen Gene für das Bevorzugen von Söhnen gegenüber Genen für das Bevorzugen von Töchtern an Zahl zu oder ab? Fisher bewies, daß unter normalen Umständen das optimale Geschlechterverhältnis 50 zu 50 beträgt. Wenn wir wissen wollen, warum dies so ist, müssen wir uns zunächst ein wenig mit dem Mechanismus der Geschlechtsbestimmung befassen.

Bei den Säugetieren wird das Geschlecht genetisch folgendermaßen festgelegt. Alle Eier sind in der Lage, sich entweder zu männlichen oder zu weiblichen Lebewesen zu entwickeln. Die Spermien sind diejenigen, welche die für das Geschlecht ausschlaggebenden Chromosomen beherbergen. Die Hälfte der von einem Mann produzierten Spermien sind X-Spermien, die Töchter erzeugen, die andere Hälfte, die Y-Spermien, erzeugt Söhne. Die beiden Spermientypen sehen gleich aus. Sie unterscheiden sich lediglich in bezug auf ein einziges Chromosom. Ein Gen, durch dessen Wirkung ein Mann ausschließlich Töchter bekäme, könnte dies erreichen, indem es ihn nur X-Spermien erzeugen ließe. Ein Gen, das eine Frau ausschließlich Töchter bekommen ließe, könnte so funktionieren, daß es sie veranlaßte, ein selektives Spermizid auszuschleiden oder männliche Embryos vorzeitig abzustößen. Was wir suchen, ist etwas, das einer evolutionär stabilen Strategie (ESS) entspricht, wobei allerdings hier das Wort „Strategie“ sogar noch mehr als in dem Kapitel über Aggression lediglich ein bildhafter Ausdruck ist. Ein Individuum kann nicht tatsächlich das Geschlecht seiner Kinder auswählen. Aber Gene dafür, daß man eher Kinder des einen oder des anderen Geschlechts bekommt, sind möglich. Wenn wir von der Existenz solcher Gene ausgehen, die ein unausgewogenes Geschlechterverhältnis begünstigen, ist es dann wahrscheinlich, daß einige von ihnen im Genpool zahlreicher werden als ihre rivalisierenden Allele, die eine ausgeglichene Verteilung der Geschlechter fördern?

Nehmen wir an, bei den oben erwähnten See-Elefanten trete durch Mutation ein Gen auf, das bei seinen Trägern eine Tendenz verursachte, überwiegend Töchter zu bekommen. Da es in der Population keinen Mangel an männlichen Tieren gibt, hätten die Töchter keine Schwierigkeiten, Gatten zu finden, und das töchtererzeugende Gen könnte sich ausbreiten. Das Geschlechterverhältnis in der Population würde sich dann in Richtung eines Weibchenüberschusses verschieben. Vom Gesichtspunkt der Arterhaltungsthese aus betrachtet, wäre dies ganz in Ordnung,

weil, wie wir gesehen haben, nur wenige männliche Tiere ohne weiteres ausreichen würden, um die selbst für einen riesigen Überschuß an Weibchen erforderlichen Spermien zu liefern. Oberflächlich gesehen könnten wir daher erwarten, daß das töchterproduzierende Gen sich weiter ausbreitet, bis die Geschlechterverteilung so unausgeglichene wäre, daß die wenigen verbleibenden Männchen, wenn sie sich völlig verausgaben, ihre Aufgabe gerade bewerkstelligen könnten. Doch bedenken wir jetzt, welchen enormen genetischen Vorteil jene wenigen Eltern genießen, die Söhne haben. Jeder, der in einen Sohn investiert, hat eine sehr gute Chance, Großvater oder Großmutter von Hunderten von See-Elefanten zu werden. Diejenigen, die ausschließlich Töchter erzeugen, werden zwar mit Sicherheit einige wenige Enkelkinder bekommen, doch ist dies nichts im Vergleich zu den großartigen genetischen Möglichkeiten, die sich jedem eröffnen, der sich auf Söhne spezialisiert. Daher werden die Gene für das Erzeugen von Söhnen wieder zahlreicher werden, und das Pendel wird zurückschwingen.

Der Einfachheit halber habe ich das Bild einer Pendelschwingung benutzt. In der Praxis wäre es dem Pendel niemals gestattet worden, derart weit in Richtung einer weiblichen Vorherrschaft auszuschlagen, da der Druck zugunsten der Erzeugung von Söhnen es sofort in die entgegengesetzte Richtung angestoßen hätte, sobald die Geschlechterverteilung unausgeglichene geworden wäre. Die Strategie, gleich viele Söhne und Töchter zu erzeugen, ist eine evolutionär stabile Strategie in dem Sinne, daß jedes Gen für das Abweichen von ihr einen Nettoverlust zu verzeichnen hat.

Ich habe diese Geschichte so erzählt, als ginge es um die Zahl der Söhne gegenüber der Zahl der Töchter. Dies erleichtert unsere Überlegungen, doch genaugenommen sollten wir über den Elternaufwand sprechen, das heißt über die Gesamtheit an Nahrung und anderen Ressourcen, die ein Elternteil anzubieten hat, wobei dieser Elternaufwand so gemessen wird, wie wir dies im vorigen Kapitel erörtert haben. Eltern sollten zu gleichen Teilen in Söhne und

in Töchter *investieren*. Das bedeutet gewöhnlich, daß sie zahlenmäßig ebenso viele Söhne haben sollten wie Töchter. Es könnte aber auch ungleiche Geschlechterverteilungen geben, die evolutionär stabil sind, vorausgesetzt, daß in die einzelnen Kinder je nach Geschlecht entsprechend ungleiche Mengen von Mitteln investiert werden. Im Fall der See-Elefanten könnte eine Politik, dreimal so viele Töchter wie Söhne zu haben, jeden Sohn dafür jedoch durch die dreifache Investition von Futter und anderen Ressourcen zu einem „Supermann“ zu machen, durchaus stabil sein. Dadurch, daß ein Elternteil mehr Nahrung in einen Sohn investiert und ihn groß und stark macht, kann er die Chancen dieses Sohnes vergrößern, den Höchstpreis – einen Harem – zu gewinnen. Doch dies ist ein Sonderfall. Gewöhnlich wird der in jeden Sohn investierte Betrag ungefähr dem in jede Tochter investierten Betrag entsprechen, und das Geschlechterverhältnis wird gewöhnlich eins zu eins sein.

Auf seiner Reise durch die Generationen wird ein Durchschnittsgen daher ungefähr die Hälfte seiner Zeit in männlichen und die andere Hälfte in weiblichen Körpern verbringen. Manche Genwirkungen manifestieren sich nur bei einem Geschlecht. Sie werden als geschlechtsgebundene Genwirkungen bezeichnet. Ein Gen, das die Penislänge reguliert, zeigt diese Wirkung nur in männlichen Körpern, es befindet sich aber auch in weiblichen Körpern und kann auf diese eine völlig andere Wirkung haben. Es gibt keinen Grund, warum ein Mann die Anlage, einen langen Penis herauszubilden, nicht von seiner Mutter erben sollte.

In welcher der beiden Sorten von Körpern ein Gen sich auch befinden mag, wir können erwarten, daß es von den Möglichkeiten, die diese Sorte Körper bietet, den besten Gebrauch macht. Diese Möglichkeiten mögen je nachdem, ob es sich um einen männlichen oder einen weiblichen Körper handelt, recht verschieden sein. Als eine brauchbare Näherung können wir wieder einmal annehmen, daß jeder einzelne Körper eine egoistische Maschine ist, die das Beste für alle ihre Gene zu tun versucht. Die beste Politik

für eine solche egoistische Maschine wird häufig etwas ganz anderes sein, wenn es sich um eine weibliche, als wenn es sich um eine männliche Maschine handelt. Um der Kürze willen stellen wir uns das Individuum wieder so vor, als ob es eine bewußte Absicht verfolgte. Wie zuvor werden wir uns immer dessen bewußt sein, daß es sich hierbei lediglich um eine bildhafte Ausdrucksweise handelt. Ein Körper ist in Wirklichkeit eine von ihren eigennützigen Genen blind programmierte Maschine.

Betrachten wir wieder das Gattenpaar vom Anfang des Kapitels. In ihrer Eigenschaft als eigennützige Maschinen „wünschen“ sich beide Partner gleich viele Söhne und Töchter. Soweit sind sie sich einig. Nicht mehr einig sind sie sich darin, wer die Hauptlast der Kosten für die Aufzucht jedes einzelnen dieser Kinder tragen soll. Jedes Individuum wünscht sich so viele lebende Kinder wie möglich. Je weniger er oder sie in jedes dieser Kinder zu investieren gezwungen ist, desto mehr Kinder kann er oder sie haben. Wie dieser wünschenswerte Zustand zu erreichen ist, liegt auf der Hand: Ich muß meinen Geschlechtspartner dazu veranlassen, mehr als seinen gerechten Anteil an Mitteln in jedes Kind zu investieren und damit mich zu entlasten, so daß ich mit anderen Gatten weitere Kinder bekommen kann. Dies wäre für beide Geschlechter eine wünschenswerte Strategie; sie in die Praxis umzusetzen, ist aber für die Weibchen schwerer. Da eine Mutter bereits ganz zu Anfang – in Form eines großen, nahrhaften Eies – mehr als das Männchen investiert, ist sie schon zum Zeitpunkt der Empfängnis jedem Kind tiefer „verbunden“ als der Vater. Sie hat, wenn das Kind stirbt, mehr zu verlieren als dessen Vater. Wichtiger noch: Sie müßte *in Zukunft* mehr als der Vater investieren, wenn sie als Ersatz ein neues Kind bis zum selben Entwicklungsstadium bringen wollte. Versuchte sie die Taktik, den Vater den Kopf hinhalten und das Kind versorgen zu lassen, während sie mit einem anderen Männchen auf und davon geht, so könnte der Vater sich mit relativ geringem eigenem Verlust dadurch rächen, daß er das Baby ebenfalls verläßt. Daher ist es, wenn überhaupt einer der



Gatten den anderen im Stich läßt, zumindest in den frühen Entwicklungsphasen des Kindes vermutlich eher der Vater, der die Mutter verläßt, und nicht umgekehrt. Gleichermaßen kann man erwarten, daß die Weibchen nicht nur zu Beginn, sondern während der gesamten Entwicklung der Jungen mehr in diese investieren als die Männchen. So ist es bei den Säugetieren zum Beispiel das Weibchen, in dessen Körper der Fötus heranwächst und das die Milch produziert, um das Junge nach der Geburt zu säugen, und es ist das Weibchen, das den Hauptteil der Last seiner Aufzucht und seines Schutzes trägt. Das weibliche Geschlecht wird ausgebeutet, und die grundlegende evolutionäre Basis für diese Ausbeutung ist die Tatsache, daß Eizellen größer sind als Samenzellen.

Natürlich gibt es viele Arten, bei denen der Vater schwer arbeitet und pflichtgetreu an der Pflege der Jungen teilhat. Aber dennoch müssen wir erwarten, daß gewöhnlich ein gewisser evolutionärer Druck auf die Männchen wirkt, ein kleines bißchen weniger in jedes Kind zu investieren und zu versuchen, von anderen Weibchen weitere Kinder zu haben. Damit meine ich lediglich, daß Gene, die sagen: „Körper, wenn du männlichen Geschlechts bist, so verlaß deine Gattin ein klein bißchen früher, als du dies auf Veranlassung meines rivalisierenden Gens tun würdest, und such dir ein anderes Weibchen“, im Genpool wahrscheinlich erfolgreich sein werden. In welchem Umfang dieser evolutionäre Druck in der Praxis tatsächlich zum Tragen kommt, variiert von Art zu Art stark. Bei vielen Spezies, beispielsweise bei den Paradiesvögeln, erhält das Weibchen keinerlei Hilfe von irgendeinem Männchen und zieht seine Jungen allein auf. Andere Arten, wie die Dreizehenmöwen, bilden monogame Paare von beispielhafter Treue, und beide Partner teilen sich die Aufgabe der Kinderaufzucht. Hier müssen wir vermuten, daß ein evolutionärer Gegen-druck wirksam war: Mit der eigennützigen Gattenausbeutungsstrategie muß nicht nur ein Vorteil, sondern auch ein Nachteil verbunden sein, und bei den Dreizehenmöwen ist der Nachteil

größer als der Vorteil. Es wird sich jedenfalls nur dann für einen Vater lohnen, Frau und Kind zu verlassen, wenn eine vernünftige Chance besteht, daß seine Partnerin das Kind allein aufziehen kann.

Trivers hat sich Gedanken darüber gemacht, welche Handlungsweisen einer Mutter offenstehen, die von ihrem Mann verlassen worden ist. Für sie am vorteilhaftesten wäre es zu versuchen, ein anderes Männchen soweit zu täuschen, daß es ihr Kind adoptiert in dem „Glauben“, es sei sein eigenes. Das dürfte, wenn das Junge noch ein Fötus, also noch nicht geboren ist, nicht allzu schwierig sein. Natürlich trägt das Junge dann zwar die Hälfte der Gene seiner Mutter, aber überhaupt keine Gene des leichtgläubigen Stiefvaters. Die natürliche Auslese würde eine solche Leichtgläubigkeit bei männlichen Tieren streng bestrafen und vielmehr Männchen begünstigen, die sofort nach der Paarung mit einer neuen Gattin wirksame Schritte unternähmen, um alle potentiellen Stiefkinder zu töten. Dies ist sehr wahrscheinlich die Erklärung für den sogenannten Bruce-Effekt: Männliche Mäuse scheiden eine Substanz aus, deren Geruch bei einem trächtigen Weibchen eine Fehlgeburt verursachen kann. Dieses verliert seine Jungen aber nur, wenn der Geruch von dem seines früheren Gatten verschieden ist. Auf diese Weise entledigt sich das Männchen potentieller Stiefkinder und macht seine neue Partnerin für seine eigenen sexuellen Annäherungsversuche empfänglich. Ardrey hält, nebenbei gesagt, den Bruce-Effekt für einen Mechanismus der Populationskontrolle. Ein ähnliches Beispiel ist vom Löwen bekannt: Wenn ein männlicher Löwe neu in ein Rudel kommt, so tötet er gewöhnlich alle vorhandenen Löwenbabys, vermutlich weil diese nicht seine eigenen Kinder sind.

Ein Männchen kann dasselbe Ergebnis auch erreichen, ohne seine Stiefkinder zu töten. Es kann, bevor es mit einem Weibchen kopuliert, auf einer langen Werbungszeit bestehen, während der es alle anderen Männchen vertreibt, die sich seiner Auserwählten nähern, und sie ihrerseits daran hindert, ihm zu entkommen. Auf

diese Weise kann es abwarten, ob sie ungeborene Stiefkinder in sich trägt, und sie verlassen, wenn dies der Fall ist. Wir werden weiter unten einen Grund kennenlernen, aus dem ein Weibchen vor der Kopulation eine sehr lange „Verlobungszeit“ wünschen könnte. Hier haben wir einen entsprechenden Grund für ein Männchen. Vorausgesetzt es gelingt ihm, das Weibchen von allen Kontakten mit anderen Männchen zu isolieren, so kann es mit Hilfe einer langen Verlobungszeit verhindern, daß es unwissentlich zum Wohltäter der Nachkommen eines anderen Männchens wird.

Wenn wir also annehmen, daß eine verlassene Mutter kein neues Männchen dazu verleiten kann, ihr Kind zu adoptieren, was kann sie dann tun? Viel mag davon abhängen, wie alt das Kind ist. Wenn es gerade erst empfangen worden ist, hat sie zwar ein ganzes Ei in es investiert und vielleicht mehr, aber es könnte sich für sie immer noch auszahlen, eine Fehlgeburt zu haben und so schnell wie möglich einen neuen Gatten zu finden. Unter diesen Umständen wäre es sowohl für sie selbst als auch für den potentiellen neuen Partner von Vorteil, wenn sie eine Fehlgeburt hätte – da wir davon ausgehen, daß sie nicht hoffen kann, das Männchen zur Adoption des Kindes zu verleiten. Dies könnte eine Erklärung dafür sein, warum der Bruce-Effekt vom Standpunkt des Weibchens aus funktioniert.

Eine weitere Möglichkeit wäre, die Sache durchzustehen und zu versuchen, das Kind allein aufzuziehen. Dies wird sich für eine Mutter vor allem dann bezahlt machen, wenn das Kind schon ziemlich groß ist. Je älter es ist, um so mehr hat sie bereits in es investiert und um so weniger wird es sie kosten, die Aufgabe, es großzuziehen, zu Ende zu führen. Auch wenn das Kind noch ziemlich klein ist, könnte es für eine Mutter eventuell lohnend sein, wenn sie versuchte, etwas von ihrer anfänglichen Investition zu retten, selbst wenn sie jetzt ohne Männchen doppelt so schwer arbeiten muß, um das Kind zu ernähren. Es ist kein Trost für sie, daß das Kind auch die Hälfte der Gene des Vaters enthält und sie

diesem eins auswischen könnte, indem sie es im Stich läßt. Boshaftigkeit um ihrer selbst willen ist sinnlos. Das Kind trägt die Hälfte ihrer Gene, und nur sie steht jetzt vor einem Dilemma.

So paradox das scheinen mag, könnte es für ein Weibchen, das Gefahr läuft, verlassen zu werden, eine vernünftige Politik sein, den Gatten im Stich zu lassen, *bevor* er es im Stich läßt. Diese Politik könnte sich selbst dann bezahlt machen, wenn das Weibchen bereits mehr in das Junge investiert hat als das Männchen. Die traurige Wahrheit ist, daß unter gewissen Umständen demjenigen Partner ein Vorteil entsteht, der sich *als erster* aus dem Staub macht, gleichgültig, ob Vater oder Mutter. Trivers drückt es so aus, daß der zurückbleibende Partner in eine „grausame Bindung“ (*cruel bind*) hineingestellt wird. Das ist ein ziemlich schrecklicher, aber feinsinniger Gedanke. Man kann erwarten, daß ein Elternteil sich davonmacht, sobald er oder sie sagen kann: „Dieses Kind ist jetzt so weit entwickelt, daß jeder von uns es allein zu Ende aufziehen *könnte*. Deshalb würde es sich für mich lohnen, jetzt zu gehen, vorausgesetzt ich kann sicher sein, daß mein Partner nicht ebenfalls geht. Wenn ich jetzt tatsächlich ginge, würde mein Partner das tun, was für seine Gene am besten ist. Er wäre gezwungen, eine einschneidendere Entscheidung zu treffen, als ich es jetzt tue, denn ich wäre bereits gegangen. Mein Partner würde ‚wissen‘, daß das Kind mit Sicherheit sterben würde, wenn er ebenfalls davonliefe. Wenn ich davon ausgehe, daß er die Entscheidung treffen wird, die für seine eigenen Gene am besten ist, komme ich daher zu dem Schluß: Das beste, was ich tun kann, ist, mich zuerst aus dem Staub zu machen. Vor allem deshalb, weil mein Partner möglicherweise ganz genauso ‚denkt‘ und jederzeit die Initiative ergreifen und mich verlassen kann!“ Wie immer dient das imaginäre Selbstgespräch lediglich der Erläuterung. Das Wesentliche ist, daß Gene für das Verlassen *als erster* einfach deshalb bevorzugt selektiert werden könnten, weil Gene für das Verlassen *als zweiter* es nicht würden.

Wir haben einige der Schritte betrachtet, die ein Weibchen unternehmen könnte, nachdem es von seinem Partner verlassen worden ist. Aber sie alle haben den Beigeschmack des „Retten, was zu retten ist“. Kann ein Weibchen nicht irgend etwas tun, um überhaupt erst einmal das Ausmaß seiner Ausbeutung durch den Partner zu reduzieren? Es hat tatsächlich einen Trumpf in der Hand: Es kann die Kopulation verweigern. Es ist gefragt, und zwar auf einem Markt, auf dem die Nachfrage größer ist als das Angebot. Das liegt daran, daß es als Morgengabe ein großes, nährstoffreiches Ei mitbringt. Ein Männchen, dem es gelingt, sich mit dem Weibchen zu paaren, gewinnt eine wertvolle Nahrungsreserve für seine Nachkommen. Das Weibchen ist potentiell in einer Position, die es ihm erlaubt, seine Interessen rücksichtslos durchzusetzen, bevor es kopuliert. Hat es jedoch erst einmal kopuliert, so hat es sein As ausgespielt – es hat sein Ei dem Männchen zur Verfügung gestellt. Nun ist es natürlich recht einfach, vom rücksichtslosen Durchsetzen von Interessen zu sprechen, aber wir wissen sehr gut, daß es nicht wirklich so ist. Gibt es irgendeine realistische Möglichkeit, wie sich durch die natürliche Auslese etwas entwickeln könnte, das dem rücksichtslosen Vertreten der eigenen Interessen entspricht? Ich werde zwei Hauptmöglichkeiten untersuchen, die Strategie der „trauten Häuslichkeit“ (*domestic bliss*) und die des „Supermannes“.

Die einfachste Version der Strategie der Häuslichkeit sieht so aus: Das Weibchen mustert die Männchen sorgfältig und versucht im voraus, Anzeichen von Treue und Häuslichkeit zu entdecken. Es muß in der männlichen Population Unterschiede in der Veranlagung zum treuen Ehemann geben. Wenn die Weibchen solche Eigenschaften im voraus entdecken könnten, könnten sie sich einen Vorteil sichern, indem sie Männchen auswählten, die diese Eigenschaften besitzen. Eine Möglichkeit, wie ein Weibchen dies tun kann, besteht darin, sich eine lange Zeit hindurch schwer erobert zu lassen, also spröde zu sein. Ein Männchen, das nicht genügend Geduld aufbringt, um zu warten, bis das Weibchen end-

lich zur Paarung bereit ist, ist wahrscheinlich kein guter Kandidat für einen treuen Ehemann. Dadurch, daß ein Weibchen auf einer langen Verlobungszeit besteht, sondert es flatterhafte Freier aus und paart sich schließlich mit einem Männchen, das seine Qualitäten an Treue und Beharrlichkeit im voraus unter Beweis gestellt hat. Weibliche Zurückhaltung ist in der Tat in der Tierwelt weit verbreitet, ebenso wie lange Werbe- oder Brautzeiten. Wie wir bereits gesehen haben, kann eine lange Verlobung auch für ein Männchen vorteilhaft sein, wenn die Gefahr besteht, daß es dazu verleitet wird, für die Nachkommenschaft eines anderen Männchens zu sorgen.

Die Werbungsrituale erfordern häufig eine beträchtliche Investition durch das Männchen, die es vor der Paarung zu leisten hat. Das Weibchen verweigert beispielsweise die Kopulation, bis das Männchen ihm ein Nest gebaut hat, oder das Männchen muß es erst mit recht beachtlichen Futtermengen versorgen. Dies ist natürlich von großem unmittelbarem Vorteil für das Weibchen, aber es läßt darüber hinaus noch an eine andere mögliche Version der Strategie der Häuslichkeit denken: Könnte es sein, daß die Weibchen, *bevor* sie die Kopulation gestatten, die Männchen zwingen, derart viel in ihre Nachkommen zu investieren, daß es sich für sie nicht mehr lohnt, sich *nach* der Kopulation aus dem Staub zu machen? Das ist ein reizvoller Gedanke. Ein Männchen, das darauf wartet, daß sich ein abweisendes Weibchen schließlich mit ihm paart, zahlt einen Preis: Es verzichtet auf die Chance, sich mit anderen Weibchen zu paaren, und es verwendet eine Menge Zeit und Energie darauf, seiner Braut den Hof zu machen. Bis es schließlich mit einem bestimmten Weibchen kopulieren darf, wird es diesem unweigerlich stark „verbunden“ sein. Es wird kaum in Versuchung kommen, es zu verlassen, wenn es weiß, daß jedes Weibchen, dem es sich in Zukunft nähern mag, ebenfalls in der gleichen Weise zögern wird, bevor es zur Sache kommt.

Wie ich in einem Aufsatz gezeigt habe, enthält Trivers' Gedankengang hier einen Fehler. Er ist der Meinung, die vorausgehende

Investition als solche verpflichte ein Individuum auch zu zukünftiger Investition. Das ist wirtschaftlich nicht richtig gedacht. Ein Geschäftsmann sollte niemals sagen: „Ich habe bereits so viel in die Concorde (zum Beispiel) investiert, daß ich es mir jetzt nicht leisten kann, sie zu verschrotten.“ Er sollte sich statt dessen immer fragen, ob es sich für ihn *in Zukunft* auszahlen würde, seine Verluste zu mindern, indem er das Projekt jetzt aufgibt, auch wenn er bereits viel in es investiert hat. Ähnlich hat es keinen Zweck, wenn ein Weibchen seinen Bewerber zwingt, stark in es zu investieren, in der Hoffnung, dies allein würde ihn davon abhalten, es anschließend im Stich zu lassen. Diese Version der Strategie der trauten Häuslichkeit hängt von einer weiteren entscheidend wichtigen Voraussetzung ab, nämlich der, daß die Mehrheit der Weibchen zuverlässig das gleiche Spiel spielt. Wenn es in der Population „leichte Mädchen“ gibt, die bereit sind, Männchen freundlich aufzunehmen, die ihre Frauen verlassen haben, dann könnte es sich für ein Männchen lohnen, seine Partnerin im Stich zu lassen, ganz gleich, wieviel er bereits in ihre Kinder investiert hat.

Viel hängt daher davon ab, wie sich die Mehrheit der Weibchen verhält. Wenn wir im Sinne einer Verschwörung der Weibchen denken dürften, so würde sich das Problem gar nicht stellen. Aber eine solche Verschwörung ist ebensowenig möglich wie die Verschwörung der Tauben, die wir in Kapitel 5 betrachtet haben. Wir müssen uns statt dessen nach evolutionär stabilen Strategien umsehen. Lassen Sie uns Maynard Smiths Methode der Analyse aggressiver Konflikte auf die Geschlechter anwenden.<sup>3</sup> Es wird ein wenig komplizierter sein als im Fall der Falken und der Tauben, da wir es mit zwei weiblichen und zwei männlichen Strategien zu tun haben.

Wie bei Maynard Smiths Analyse bezieht sich auch hier der Ausdruck „Strategie“ auf ein blindes, unbewußtes Verhaltensprogramm. Wir werden die beiden weiblichen Strategien als *spröde* und *leichtfertig* und die beiden männlichen als *treu* und *flatterhaft*

bezeichnen. Die Verhaltensnormen der vier Typen sehen folgendermaßen aus: Spröde Weibchen paaren sich nicht mit einem Männchen, bevor dieses nicht eine lange und kostspielige Brautzeit von mehreren Wochen durchgehalten hat. Leichtfertige Weibchen kopulieren sofort mit jedem. Treue Männchen sind bereit, das Weibchen lange Zeit zu umwerben; nach der Kopulation bleiben sie bei ihm und helfen ihm bei der Aufzucht der Jungen. Flatterhafte Männchen verlieren rasch die Geduld, wenn ein Weibchen sich nicht auf der Stelle mit ihnen paaren will: Sie gehen weg und suchen sich ein anderes Weibchen. Nach der Paarung bleiben sie nicht und betragen sich wie gute Väter, sondern sie machen sich gleich wieder auf die Suche nach neuen Eroberungen. Wie im Fall der Falken und Tauben sind dies nicht die einzigen möglichen Strategien; nichtsdestoweniger ist es aufschlußreich, ihr Schicksal zu untersuchen.

Wie Maynard Smith werden wir für die verschiedenen Kosten und Nutzen einige willkürliche hypothetische Werte benutzen. Wenn man eine allgemeingültigere Aussage erhalten will, so kann man sich algebraischer Symbole bedienen, aber mit Zahlen ist es leichter verständlich. Nehmen wir an, die genetische Prämie, die jeder Elternteil für ein erfolgreich aufgezogenes Kind gewinnt, ist +15 Einheiten. Die Kosten für das Aufziehen eines Kindes, das heißt die Kosten für die gesamte Nahrung, die gesamte auf seine Pflege verwendete Zeit und alle für es eingegangenen Risiken, betragen -20 Einheiten. Die Kosten erhalten ein Minuszeichen, weil sie von den Eltern „verausgabt“ werden. Ebenfalls negativ sind die Kosten der Zeitverschwendung in einer langen Brautzeit. Wir wollen sie mit -3 Einheiten ansetzen.

Stellen wir uns vor, wir haben es mit einer Population zu tun, in der alle Weibchen zurückhaltend und alle Männchen treu sind. Es ist eine ideale monogame Gemeinschaft. Bei jedem Paar erhalten Männchen und Weibchen dieselbe Durchschnittsprämie ausbezahlt. Sie erhalten +15 für jedes aufgezogene Kind ; sie teilen sich zu zweit gleichmäßig in die Kosten seiner Erziehung (-20), das



heißt, im Durchschnitt entfallen auf jeden  $-10$ . Für die auf eine lange Werbung verschwendete Zeit zahlen sie beide eine Strafe von  $-3$  Punkten. Die durchschnittliche Prämie für jeden ist daher  $+15 - 10 - 3 = +2$ .

Nehmen wir nun an, in der Population tritt ein leichtfertiges Weibchen auf. Es schneidet sehr gut ab. Es bezahlt keine Strafe für Zeitverschwendung, weil es keiner langen Brautzeit frönt. Da alle Männchen in der Population treu sind, kann es damit rechnen, einen guten Vater für seine Kinder zu finden, gleichgültig mit wem es sich paart. Seine durchschnittliche Prämie pro Kind beträgt  $+15 - 10 = +5$ . Es schneidet drei Einheiten besser ab als seine zurückhaltenden Rivalinnen. Daher werden sich Gene für Leichtfertigkeit auszubreiten beginnen.

Wenn der Erfolg leichtfertiger Weibchen so groß ist, daß sie schließlich in der Population überwiegen, beginnen sich die Dinge auch im männlichen Lager zu ändern. Bisher hatten die treuen Männchen ein Monopol. Doch wenn jetzt ein Schürzenjäger in der Population auftritt, wird er besser abschneiden als seine treuen Rivalen. In einer Population, in der alle Weibchen leichtfertig sind, ist der Gewinn für ein flatterhaftes Männchen tatsächlich groß. Es bekommt die 15 Punkte, wenn ein Kind erfolgreich aufgezogen worden ist, und es trägt keinerlei Kosten. Dieses Fehlen von Kosten bedeutet für es hauptsächlich, daß es sich erlauben kann, wegzugehen und sich mit neuen Weibchen zu paaren. Jede seiner bedauernswerten Frauen schlägt sich mit dem Kind allein durch und zahlt den vollen Preis von  $-20$  Punkten. Allerdings hat sie nichts für auf die Werbung vergeudete Zeit zu bezahlen. Wenn ein leichtfertiges Weibchen auf ein flatterhaftes Männchen trifft, so beträgt die Nettoprämie des Weibchens  $+15 - 20 = -5$ . Die Prämie für den Schürzenjäger selbst ist  $+15$ . In einer Population, in der alle Weibchen leichtfertig sind, verbreiten sich Schürzenjäger wie ein Lauffeuer.

Wenn die Schürzenjäger so erfolgreich zunehmen, daß sie im männlichen Teil der Population die Oberhand gewinnen, geraten

die leichtfertigen Weibchen in böse Schwierigkeiten. Jedes spröde Weibchen wäre stark im Vorteil. Wenn ein zurückhaltendes Weibchen einen Schürzenjäger trifft, so führt dies zu nichts. Sie besteht auf einer langen Werbezeit; er weigert sich und macht sich auf die Suche nach einem anderen Weibchen. Keiner der beiden zahlt eine Strafe für verschwendete Zeit. Und keiner gewinnt etwas, da kein Kind erzeugt wird. Dies ergibt eine Nettoprämie von null für ein sprödes Weibchen in einer Population, in der alle Männchen flatterhaft sind. Null mag nicht viel scheinen, aber es ist besser als  $-5$ , die durchschnittliche Punktzahl für ein leichtfertiges Weibchen. Selbst wenn ein leichtfertiges Weibchen sich entschliesse, seine Jungen zu verlassen, nachdem es selbst von einem Schürzenjäger im Stich gelassen worden ist, hätte es immer noch den beträchtlichen Preis eines Eies bezahlt. So breiten sich Gene für Sprödigkeit wieder im Genpool aus.

Um den hypothetischen Kreislauf zu schließen: Wenn spröde Weibchen zahlenmäßig so stark zunehmen, daß sie überwiegen, geraten die flatterhaften Männchen, die mit den leichtfertigen Weibchen ein so sorgenfreies Leben hatten, in Schwierigkeiten. Ein Weibchen nach dem anderen besteht darauf, daß ihm lang und ausdauernd der Hof gemacht wird. Die Schürzenjäger flattern von Weibchen zu Weibchen, es ist immer dasselbe. Wenn alle Weibchen spröde sind, ist die Nettoprämie für einen flatterhaften Bewerber gleich null. Wenn jetzt ein einzelner treuer Ehemann auftritt, so ist er der einzige, mit dem die spröden Weibchen sich paaren werden. Seine Nettoprämie beträgt  $+2$ , also mehr als die der Schürzenjäger. So beginnen Gene für Treue wieder zuzunehmen, und der Kreis schließt sich.

Wie bei der Analyse der Aggression habe ich das Ganze so dargestellt, als ob es sich um eine endlose Pendelbewegung handele. Doch wie in jenem Fall läßt sich auch hier zeigen, daß in Wirklichkeit keine Pendelbewegung stattfinden würde. Das System würde sich einem stabilen Zustand annähern.<sup>4</sup> Wenn man es durchrechnet, so stellt sich heraus, daß eine Population, in der 5/6

der Weibchen zurückhaltend und  $5/8$  der Männchen treu sind, evolutionär stabil ist. Dies gilt selbstverständlich nur für die speziellen willkürlichen Zahlen, von denen wir ausgegangen sind, doch die stabilen Relationen für beliebige andere Zahlenwerte lassen sich leicht ausrechnen.

Wie bei den Analysen von Maynard Smith brauchen wir uns nicht vorzustellen, daß es zwei verschiedene Arten von Männchen und zwei verschiedene Arten von Weibchen gibt. Die evolutionär stabile Strategie ließe sich ebensogut erreichen, wenn jedes Männchen  $5/8$  seiner Zeit treu wäre und den Rest mit Herumtändeln verbrächte und wenn jedes Weibchen  $5/6$  seiner Zeit spröde und  $1/6$  seiner Zeit leichtfertig wäre. Gleichgültig, wie wir uns die ESS vorstellen, sie bedeutet folgendes: Jeder Versuch der Angehörigen eines der beiden Geschlechter, von der für dieses Geschlecht stabilen Proportion abzuweichen, wird durch eine daraus resultierende Veränderung in der Strategienrelation des anderen Geschlechts bestraft, was wiederum für das ursprünglich abweichende Geschlecht ein Nachteil ist. Daher wird die ESS fortbestehen.

Wir kommen zu dem Ergebnis, daß sich sicherlich eine Population entwickeln kann, die weitgehend aus spröden Weibchen und treuen Männchen besteht. Unter diesen Bedingungen scheint die Strategie der trauten Häuslichkeit für die Weibchen tatsächlich zu funktionieren. Wir brauchen uns dies nicht in Gestalt einer Verschwörung der spröden Weibchen vorzustellen. Zurückhaltung kann sich für die egoistischen Gene eines Weibchens tatsächlich bezahlt machen.

Es gibt verschiedene Möglichkeiten, wie die Weibchen diese Art von Strategie in die Praxis umsetzen können. Ich habe bereits angedeutet, daß ein Weibchen sich weigern kann, mit einem Männchen zu kopulieren, das ihm nicht zuvor ein Nest gebaut oder zumindest beim Nestbau geholfen hat. Tatsächlich kommt es bei vielen monogamen Vögeln nicht zur Paarung, bevor das Nest gebaut ist. Das führt dazu, daß zum Zeitpunkt der Befruchtung

das Männchen beträchtlich mehr in das Junge investiert hat als lediglich seinen ohne Anstrengung erhältlichen Samen.

Von einem angehenden Partner zu fordern, daß er ein Nest baut, ist für ein Weibchen eine wirksame Methode, ihn einzufangen. Man sollte meinen, daß theoretisch fast alles, was das Männchen viel kostet, den Zweck erfüllt, selbst wenn es den ungeborenen Kindern keinen unmittelbaren Vorteil bringt. Würden alle Weibchen einer Population die Männchen zwingen, eine schwierige und kostspielige Tat zu vollbringen – beispielsweise einen Drachen zu töten oder einen Berg zu besteigen –, bevor sie einverstanden wären, sich mit ihnen zu paaren, so könnten sie theoretisch die Versuchung für die Männchen, sie nach der Kopulation zu verlassen, herabsetzen. Jedes Männchen, das versucht wäre, seine Gattin im Stich zu lassen und mit Hilfe eines anderen Weibchens mehr Gene zu vererben, würde von dem Gedanken abgeschreckt, daß es einen weiteren Drachen zu töten hätte. In der Praxis ist es jedoch unwahrscheinlich, daß eine Braut ihrem Freier derart willkürliche Aufgaben wie das Drachentöten oder die Suche nach dem Heiligen Gral auferlegt. Der Grund ist, daß rivalisierende Frauen, die nicht weniger schwere, für sie und die Kinder jedoch nützlichere Aufgaben verlangen, den romantischer gesinnten, eine zwecklose Liebesmüh' fordernden Frauen gegenüber im Vorteil sind. Ein Nest zu bauen mag weniger romantisch sein, als einen Drachen zu erschlagen oder den Hellespont zu durchschwimmen, aber es ist sehr viel nützlicher.

Ebenfalls nützlich für das Weibchen ist die bereits erwähnte Praxis, daß das männliche Tier das weibliche während der Balzperiode füttert. Bei den Vögeln hat man dies gewöhnlich als eine Art Rückkehr zum kindlichen Verhalten seitens des Weibchens angesehen. Es erbettelt Futter von dem Männchen, indem es dieselben Gesten benutzt, die ein junger Vogel benutzen würde. Man hat vermutet, daß dies auf das Männchen automatisch anziehend wirkt, so wie ein Mann bei einer erwachsenen Frau ein Lispeln oder einen Schmollmund attraktiv finden mag. Die Vogelfrau

braucht zu dieser Zeit so viel Extrafutter, wie sie nur bekommen kann, denn sie stockt ihre Reserven auf für die anstrengende Aufgabe, ihre riesenhaften Eier zu produzieren. Das Füttern des Weibchens während der Balzperiode stellt wahrscheinlich eine unmittelbare Investition des Männchens in die Eier dar. Es führt somit dazu, die zwischen beiden Eltern bestehende Disparität der Anfangsinvestition in die Jungen zu verringern.

Auch bei manchen Insekten und Spinnen gehört das Füttern des Weibchens zum Balzverhalten. Hier liegt zuweilen eine andere Interpretation nahe. Da das Männchen, wie im Fall der Gottesanbeterin, Gefahr laufen kann, von dem größeren Weibchen verspeist zu werden, dürfte alles, was es tun kann, um den Appetit seiner Gattin abzuschwächen, für es von Vorteil sein. In einem makabren Sinne kann man sagen, daß das bedauernswerte Gottesanbetermännchen in seine Kinder investiert. Es bildet das Futter, welches zur Herstellung der Eier beiträgt, die dann posthum mit seinem eigenen gespeicherten Samen befruchtet werden.

Ein Weibchen, das die Strategie der Häuslichkeit anwendet und dabei die Männchen lediglich mustert und im voraus Zeichen für Treue zu *erkennen* sucht, setzt sich der Gefahr der Täuschung aus. Jeder Freier, dem es gelingt, sich als guter, zuverlässiger, häuslicher Typ auszugeben, der aber in Wirklichkeit eine starke Anlage zu Abtrünnigkeit und Untreue verbirgt, zieht daraus erhebliche Vorteile. Solange die Frauen, die von einem Schürzenjäger verlassen wurden, auch nur die geringste Chance haben, einige ihrer Kinder aufzuziehen, wird dieser unweigerlich einen größeren Teil seiner Gene vererben als ein rivalisierendes Männchen, das ein rechtschaffener Ehemann und Vater ist. Gene, die die Männchen zu einer wirksamen Täuschung befähigen, werden im Genpool tendenziell begünstigt werden.

Umgekehrt wird die natürliche Auslese gemeinhin Weibchen begünstigen, die die Fähigkeit entwickeln, eine derartige Täuschung zu durchschauen. Eine mögliche Vorgehensweise für sie besteht darin, sich besonders abweisend zu verhalten, wenn ihnen

ein neues Männchen den Hof macht, in den aufeinanderfolgenden Fortpflanzungsperioden aber zunehmend schneller bereit zu sein, die Annäherungsversuche des Gatten vom vorigen Jahr zu akzeptieren. Dies führt automatisch zu einer Benachteiligung junger Männchen, für die es die erste Paarungszeit ist, unabhängig davon, ob sie Betrüger sind oder nicht. Die erste Brut unerfahrener Weibchen enthält gewöhnlich einen relativ hohen Anteil an Genen untreuer Väter, aber im zweiten Jahr sowie in darauffolgenden Jahren im Leben einer Mutter sind treue Väter im Vorteil, da sie nicht mehr dieselben langwierigen, kraft- und zeitvergeudenden Balzrituale absolvieren müssen. Wenn die Mehrheit der Individuen in einer Population von erfahrenen und nicht von unkritischen jungen Müttern abstammt – in jeder langlebigen Art eine vernünftige Annahme –, dann werden Gene für rechtschaffene, gute Vaterschaft im Genpool die Oberhand gewinnen.

Der Einfachheit halber habe ich mich so ausgedrückt, als ob ein Männchen entweder völlig ehrlich oder durch und durch falsch wäre. In der Realität ist es eher wahrscheinlich, daß alle Männchen, ja alle Individuen ein kleines bißchen betrügerisch sind insofern, als sie dafür programmiert sind, jede Gelegenheit zum Ausnutzen ihrer Gatten wahrzunehmen. Die natürliche Auslese hat die großangelegte Täuschung auf einem recht niedrigen Niveau gehalten, indem sie die Fähigkeit jedes Partners, beim anderen Unehrlichkeit zu entdecken, verschärft hat. Das männliche Geschlecht kann durch Unehrlichkeit mehr gewinnen als das weibliche, und wir müssen selbst bei jenen Arten, deren Männchen beachtliche elterliche Selbstlosigkeit an den Tag legen, mit einer männlichen Tendenz rechnen, ein kleines bißchen weniger zu arbeiten als die Weibchen und ein kleines bißchen eher bereit zu sein, sich davonzumachen. Bei Vögeln und Säugetieren ist dies mit Sicherheit gewöhnlich der Fall.

Es gibt jedoch auch Arten, bei denen das Männchen mehr für die Pflege der Jungen tut als das Weibchen. Bei Vögeln und Säugetieren sind diese Fälle väterlicher Aufopferung außerordentlich

rar, aber unter den Fischen sind sie weit verbreitet. Warum?<sup>5</sup> Diese Frage ist eine Herausforderung an die Theorie des egoistischen Gens, die mir eine geraume Zeit zu denken gegeben hat. Eine geniale Lösung ist mir vor kurzem in einer Diskussion von Tamsin R. Carlisle vorgeschlagen worden. Sie wendet den oben erwähnten Triversschen Gedanken der „grausamen Bindung“ folgendermaßen an.

Viele Fische kopulieren nicht, sondern setzen ihre Geschlechtszellen ins Wasser ab. Die Befruchtung findet im offenen Wasser statt, nicht im Körper eines der Partner. So hat die geschlechtliche Fortpflanzung vermutlich einmal angefangen. Auf dem Land lebende Tiere wie Vögel, Säugetiere und Reptilien können sich diese Art äußerer Befruchtung nicht leisten, weil ihre Geschlechtszellen zu anfällig gegen Austrocknen sind. Die Gameten eines Geschlechts – des männlichen, da Spermien beweglich sind – werden in das feuchte Innere eines Angehörigen des anderen Geschlechts – des weiblichen – hineingebracht. Soweit die Tatsachen. Jetzt kommt die Idee. Bei Landtieren verbleibt nach der Kopulation der Embryo physisch im Besitz der Mutter. Er befindet sich im Innern ihres Körpers. Selbst wenn sie das befruchtete Ei fast unverzüglich legt, hat das Männchen immer noch Zeit, zu verschwinden und damit das Weibchen in Trivers' „grausame Bindung“ hineinzuzwingen. Zwangsläufig erhält das Männchen die Gelegenheit, sich als erster davonzumachen, womit es der Entscheidungsfreiheit des Weibchens ein Ende setzt und diesem die Alternative aufzwingt, entweder das Junge dem sicheren Tod auszuliefern oder bei ihm zu bleiben und es aufzuziehen. Daher ist die mütterliche Pflege bei den Landtieren stärker verbreitet als die väterliche Pflege.

Aber für Fische und andere im Wasser lebende Tiere sehen die Dinge ganz anders aus. Wenn das Männchen sein Sperma nicht physisch in den Körper des Weibchens hineinbringt, besteht für dieses keinerlei Notwendigkeit, „den Kopf hinzuhalten“. Jeder der beiden Partner könnte sich schnell davonmachen und den an-

deren mit den gerade erst befruchteten Eiern zurücklassen. Es gibt aber sogar einen möglichen Grund, warum häufig das Männchen eher in Gefahr ist, im Stich gelassen zu werden. Wahrscheinlich wird ein evolutionärer Krieg darum entbrennen, wer seine Geschlechtszellen zuerst abgibt. Der Gatte, der dies tut, hat den Vorteil, daß er oder sie dann den anderen mit den gerade erst entstandenen Embryos zurücklassen kann. Andererseits geht der Partner, der zuerst ablaicht, das Risiko ein, daß der angehende Gatte es anschließend versäumt, seinem Beispiel zu folgen. Nun ist das Männchen in diesem Punkt im Nachteil, und sei es auch nur deshalb, weil Spermien leichter sind und sich leichter verteilen als Eier. Wenn ein Weibchen zu früh ablaicht, das heißt bevor das Männchen bereit ist, so spielt das keine große Rolle, weil die Eier, da sie relativ groß und schwer sind, wahrscheinlich einige Zeit lang als eine zusammenhängende Masse zurückbleiben werden. Daher kann ein Fischweibchen es sich leisten, das „Risiko“ des frühen Ablaichens auf sich zu nehmen. Das Männchen wagt dieses Risiko nicht einzugehen, denn wenn es seinen Samen zu früh abgibt, wird dieser sich überallhin zerstreut haben, bevor das Weibchen soweit ist, und das Weibchen wird seinen Laich dann nicht mehr ablegen, weil es nicht mehr der Mühe wert ist. Wegen dieses Problems muß das Männchen das Ablaichen des Weibchens abwarten und dann seinen Samen über die Eier ausschütten. Doch die Fischmutter gewinnt ein paar kostbare Sekunden, in denen sie verschwinden kann, wobei sie das Männchen mit den Embryos zurückläßt und ihm die beiden Alternativen des Triversschen Dilemmas aufzwingt. So liefert diese Theorie eine gute Erklärung dafür, warum die väterliche Pflege im Wasser verbreitet, an Land aber selten ist.

Verlassen wir nun die Fische und wenden uns der anderen weiblichen Hauptstrategie zu, der des „Supermannes“. Bei Arten, die sich diese Politik zu eigen gemacht haben, finden die Weibchen sich praktisch damit ab, daß sie keinerlei Hilfe vom Vater ihrer Kinder erhalten, und bemühen sich statt dessen uneingeschränkt



um gute Gene. Wieder einmal benutzen sie die Waffe, die Paarung zu versagen. Sie weigern sich, mit jedem beliebigen Männchen zu kopulieren, und üben äußerste Sorgfalt bei der Auswahl des Männchens, dem sie schließlich erlauben, sie zu begatten. Zweifellos verfügen einige Männchen über eine größere Zahl guter Gene als andere, das heißt sie besitzen Gene, die den Überlebenschancen von Söhnen wie Töchtern zugute kommen würden. Wenn ein Weibchen anhand äußerlich sichtbarer Anhaltspunkte auf irgendeine Weise gute Gene bei Männchen entdecken kann, so kann es seinen eigenen Genen einen Vorteil verschaffen, indem es sie mit guten väterlichen Genen vereint. Denken wir an unseren Vergleich mit den Rudermannschaften: Ein Weibchen kann die Wahrscheinlichkeit minimieren, daß seine Gene durch schlechte Gesellschaft beeinträchtigt werden. Es kann versuchen, mit aller Sorgfalt gute Mannschaftskameraden für sie auszuwählen.

Wahrscheinlich wird die Mehrzahl der Weibchen sich darüber einig sein, welches die besten Männchen sind, da die Information, nach der sie sich richten können, für alle gleich ist. Daher werden diese wenigen glücklichen Männchen für den Großteil der Kopulationen verantwortlich sein. Dazu sind sie ohne weiteres in der Lage, da sie jedem Weibchen nicht mehr als einige ohne Anstrengung erhältliche Spermien zu geben brauchen. Etwas Derartiges hat sich vermutlich bei den See-Elefanten und Paradiesvögeln abgespielt. Die Weibchen gestatten lediglich ein paar Männchen, ungestraft mit der von allen männlichen Individuen angestrebten, idealen egoistischen Ausbeutungsstrategie davonzukommen – aber sie stellen sicher, daß nur die besten Männchen diesen Luxus genießen.

Wonach hält nun ein Weibchen Ausschau, das gute Gene herauszufinden sucht, um sie mit seinen eigenen Genen zu vereinen? Auf jeden Fall will es einen Beweis der Überlebensfähigkeit. Es liegt auf der Hand, daß jeder potentielle Geschlechtspartner, der ihm den Hof macht, seine Fähigkeit bewiesen hat, zumindest bis ins Erwachsenenalter zu überleben; aber das bedeutet noch nicht

zwangsläufig, daß er noch viel länger überleben kann. Eine recht gute Politik dürfte es sein, alte Männchen auszuwählen. Was auch immer ihre Mängel sein mögen, sie haben zumindest bewiesen, daß sie überleben können, und das Weibchen wird seine Gene wahrscheinlich mit Genen für Langlebigkeit verbinden. Allerdings hat es für das Weibchen keinen Zweck, dafür zu sorgen, daß seine Kinder lange leben, wenn diese ihm nicht auch eine Menge Enkel schenken. Langlebigkeit an sich ist kein Beweis der Virilität. Tatsächlich kann ein langlebiges Männchen gerade *deshalb* überlebt haben, *weil* es für die Fortpflanzung keine Risiken eingeht. Ein Weibchen, das sich für ein altes Männchen entscheidet, hat nicht unbedingt mehr Nachkommen als ein rivalisierendes Weibchen, das ein junges Männchen auswählt, welches irgendeinen anderen Beweis für gute Gene liefert.

Welchen anderen Beweis? Es gibt viele Möglichkeiten. Vielleicht starke Muskeln als Beweis für die Fähigkeit, sich Nahrung zu beschaffen, vielleicht lange Beine als Beweis für die Fähigkeit, vor Räubern davonzulaufen. Ein Weibchen dürfte seinen Genen dadurch einen Vorteil verschaffen, daß es sie mit solchen Merkmalen vereint, da diese sowohl seinen Söhnen als auch seinen Töchtern nützlich sein dürften. Wir müssen uns also vorstellen, daß die Weibchen ihre Geschlechtspartner zunächst aufgrund völlig unverfälschter Merkmale oder Anzeichen auswählen, die gewöhnlich auf gute zugrundeliegende Gene hinweisen. Doch hier kommt nun ein sehr interessanter Punkt, den bereits Darwin erkannte und der von Fisher deutlich formuliert wurde. In einer Gemeinschaft, in der die männlichen Individuen miteinander darum konkurrieren, von den Weibchen als Supermänner ausgewählt zu werden, ist es eines der besten Dinge, die eine Mutter für ihre Gene tun kann, daß sie einen Sohn erzeugt, der sich seinerseits wieder als ein attraktiver Supermann entpuppt. Wenn sie dafür sorgen kann, daß ihr Sohn eines der wenigen vom Glück begünstigten Männchen wird, das, wenn es herangewachsen ist, die meisten Kopulationen in der Gemeinschaft erlangt, so wird sie

eine gewaltige Zahl von Enkeln bekommen. Infolgedessen ist eine der wünschenswertesten Eigenschaften, die ein Männchen in den Augen eines Weibchens haben kann, ganz einfach die sexuelle Anziehungskraft als solche. Ein Weibchen, das sich mit einem hochattraktiven Supermann paart, hat mit größerer Wahrscheinlichkeit Söhne, die für die Weibchen der nächsten Generation attraktiv sind und ihm eine Menge Enkel schenken werden. Ursprünglich also, so kann man sich vorstellen, wählten die Weibchen die Männchen auf der Basis offensichtlich nützlicher Eigenschaften wie starke Muskeln aus; nachdem solche Eigenschaften aber einmal unter den Weibchen einer Spezies allgemein als attraktiv galten, begünstigte die natürliche Auslese sie lediglich um dieser Attraktivität willen weiter.

Extravaganzen wie die Schwänze der Paradiesvogelmännchen mögen sich daher durch eine Art instabilen, unaufhaltsamen Prozeß herausgebildet haben.<sup>6</sup> Zu Beginn wählten die Weibchen vielleicht einen Schwanz, der geringfügig länger als normal war, als eine erwünschte Eigenschaft bei den Männchen aus; möglicherweise, weil er eine kräftige und gesunde Konstitution bezeichnete. Ein kurzer Schwanz bei einem Männchen mag ein Zeichen für irgendeinen Vitaminmangel gewesen sein – Beweis für eine mangelhafte Fähigkeit, sich Nahrung zu verschaffen. Oder vielleicht waren kurzschwänzige Männchen nicht besonders gut, wenn es darum ging, vor Räubern davonzulaufen, und deshalb wurden ihnen die Schwänze abgeissen. Man beachte, daß wir nicht anzunehmen brauchen, der kurze Schwanz selbst sei genetisch vererbt worden, sondern lediglich, daß er als Erkennungsmerkmal für eine genetische Unterlegenheit diene. Wie dem auch sei, nehmen wir an, daß aus irgendwelchen Gründen die Weibchen der vor Urzeiten lebenden Paradiesvogelart vorzugsweise Männchen mit überdurchschnittlich langen Schwänzen aussuchten. Vorausgesetzt, die natürliche Variation der Schwanzlänge bei den Männchen war zumindest *teilweise* genetisch bedingt, so würde dies mit der Zeit zu einer Zunahme der durchschnittlichen

Schwanzlänge der Männchen in der Population führen. Die Weibchen folgten einer sehr einfachen Regel: Mustere sorgfältig alle Männchen und entscheide dich für das mit dem längsten Schwanz. Jedes Weibchen, das von dieser Regel abwich, wurde bestraft, auch dann noch, als die Schwänze bereits so lang geworden waren, daß sie ihre Besitzer tatsächlich behinderten! Denn wenn ein Weibchen keine langschwänzigen Söhne produzierte, hatte es kaum eine Chance, daß einer ihrer Söhne für attraktiv gehalten werden würde. Wie eine Mode in der Frauenkleidung oder bei amerikanischen Automodellen kam der Trend zu längeren Schwänzen ins Rollen und gewann seine eigene Dynamik. Er wurde erst gestoppt, als die Schwänze so grotesk lang wurden, daß ihre offenkundigen Nachteile den Vorteil der sexuellen Anziehungskraft zu überwiegen begannen.

Dieser Gedanke ist nicht leicht zu schlucken und hat seit der Zeit, als Darwin ihn unter dem Namen sexuelle Auslese zum ersten Mal vorbrachte, Skeptiker auf den Plan gerufen. Einer derer, die ihre Zweifel daran haben, ist A. Zahavi, dessen Theorie der kindlichen Erpressung wir bereits kennengelernt haben. Er bringt als rivalisierende Erklärung sein eigenes, aufreizend dazu im Widerspruch stehendes „Handikap-Prinzip“ vor.<sup>7</sup> Seiner Ansicht nach öffnet allein die Tatsache, daß die Weibchen versuchen, Männchen mit guten Genen auszuwählen, der Täuschung durch die Männchen Tür und Tor. Starke Muskeln mögen eine wirklich gute Eigenschaft sein, die ein Weibchen auswählen kann, aber was sollte ein Männchen daran hindern, sich Scheinmuskeln wachsen zu lassen, die nicht mehr echte Substanz haben als wattierte Schultern beim Menschen? Wenn es ein Männchen weniger kostet, sich falsche Muskeln zuzulegen als echte, dann sollte die sexuelle Auslese Gene für die Erzeugung falscher Muskeln begünstigen. Es wird jedoch nicht lange dauern, bis die Gegenselektion zur Entwicklung von Weibchen führt, die in der Lage sind, die Täuschung zu durchschauen. Zahavis grundlegende Prämisse ist die, daß falsche sexuelle Reklame schließlich von den Weib-

chen durchschaut wird. Er kommt daher zu dem Schluß, daß wirklich erfolgreich nur diejenigen sein werden, die keine falschen Tatsachen vorspiegeln, sondern greifbar demonstrieren, daß sie nicht täuschen. Wenn es um starke Muskeln geht, werden Männchen, die lediglich den optischen Eindruck starker Muskeln vermitteln, bald von den Weibchen entlarvt werden. Ein Männchen jedoch, das durch etwas dem Heben von Gewichten oder dem ostentativen Spielenlassen der Muskeln Vergleichbares demonstriert, daß es wirklich starke Muskeln hat, wird die Weibchen erfolgreich überzeugen. Mit anderen Worten: Zahavi meint, ein Supermann dürfe nicht nur ein erstklassiger Mann zu sein *scheinen*, er müsse auch wirklich ein erstklassiger Mann *sein*, sonst würde er von den skeptischen Weibchen nicht als solcher akzeptiert. Es werden sich daher „Turniere“ entwickeln, denen nur ein wirklicher Supermann gewachsen ist.

So weit, so gut. Jetzt kommt der Teil von Zahavis Theorie, der wirklich nicht zu schlucken ist. Er äußert die Ansicht, daß die Schwänze von Paradiesvögeln und Pfauen, die gewaltigen Geweihe von Hirschen sowie die anderen sexuell selektierten Merkmale, die immer schon paradox erschienen, weil sie für ihren Besitzer eine Belastung zu sein scheinen, sich gerade deshalb so herausbilden, *weil* sie Handikaps sind. Ein männlicher Vogel mit einem langen und hinderlichen Schwanz präsentiert sich den Weibchen damit als Supermann, der so stark ist, daß er *trotz* seines Schwanzes überleben kann. Denken wir uns eine Frau, die einem Wettlauf zweier Männer zusieht. Wenn beide gleichzeitig am Ziel ankommen, einer sich jedoch absichtlich mit einem Sack Kohlen auf dem Rücken gehandikapt hat, so wird die Frau natürlich zu dem Schluß kommen, daß der Mann mit der Last in Wirklichkeit der schnellere Läufer ist.

Ich halte nicht sehr viel von dieser Theorie, obwohl ich in meiner Skepsis nicht mehr ganz so sicher bin, wie ich es war, als ich sie zum ersten Mal hörte. Ich wies damals darauf hin, daß die logische Folge davon die Entwicklung von Männern mit nur einem

Bein und einem Auge sein müßte. Zahavi, der aus Israel kommt, gab auch prompt zurück : „Einige unserer besten Generäle haben nur ein Auge!“ Nichtsdestoweniger bleibt das Problem bestehen, daß die Handikap-Theorie einen fundamentalen Widerspruch zu enthalten scheint. Wenn das Handikap echt ist – und seine Echtheit ist ein wesentlicher Bestandteil der Theorie –, dann wird es mit derselben Sicherheit, mit der es Frauen anziehen mag, die Nachkommen benachteiligen. In jedem Fall ist es wichtig, daß das Handikap nicht an Töchter weitervererbt wird.

Wenn wir die Handikap-Theorie auf der Ebene der Gene formulieren, so erhalten wir etwa folgendes: Ein Gen, das männliche Individuen dazu bringt, ein Handikap zu entwickeln, zum Beispiel einen langen Schwanz, wird im Genpool zahlreicher, weil die Weibchen Partner mit Handikaps bevorzugen. Die Weibchen entscheiden sich deshalb für Männchen mit Handikaps, weil die Gene, die sie zu dieser Wahl veranlassen, ebenfalls im Genpool zunehmen. Der Grund ist, daß Weibchen mit einer Vorliebe für behinderte Männchen sich automatisch für Partner mit ansonsten guten Genen entscheiden, denn diese Männchen haben trotz ihres Handikaps bis in das Erwachsenenalter überlebt. Die „guten“ Gene werden den Körpern der Kinder einen Vorteil verschaffen; die Kinder werden daher überleben, um die Gene für das Handikap selbst sowie die Gene für das Auswählen gehandikapter Männchen weiterzugeben. Wenn man voraussetzt, daß die Gene für das Handikap ihren Einfluß nur in Söhnen ausüben und die Gene für die sexuelle Vorliebe für Handikapträger nur bei Töchtern wirken, so könnte die Theorie gerade zum Funktionieren zu bringen sein. Doch solange sie lediglich in Worten ausgedrückt ist, können wir nicht sicher sein, ob sie funktioniert oder nicht. Wir bekommen eine bessere Vorstellung davon, wie praktikabel eine derartige Theorie ist, wenn sie in Gestalt eines mathematischen Modells umformuliert ist. Bisher sind die Mathematiker unter den Genetikern, die das Handikap-Prinzip in ein brauchbares Modell umzusetzen versucht haben, erfolglos geblieben. Das

kann entweder daran liegen, daß es kein brauchbares Prinzip ist, oder daran, daß sie nicht klug genug sind. Einer von ihnen ist Maynard Smith, und ich habe den Verdacht, daß eher die erstere Möglichkeit zutrifft.

Wenn ein Männchen seine Überlegenheit über andere Männchen auf eine Weise demonstrieren kann, die nicht verlangt, daß es sich selbst behindert, dann könnte es – daran würde niemand zweifeln – damit den Erfolg seiner Gene vergrößern. So erobern und behaupten See-Elefanten ihre Harems nicht, weil sie für die Weibchen ästhetisch attraktiv sind, sondern durch das einfache Mittel, daß sie jeden Bullen durchprügeln, der in den Harem einzudringen droht. Gewöhnlich gewinnen die Haremsbesitzer diese Kämpfe mit Möchtegern-Usurpatoren, und sei es auch nur aus dem naheliegenden Grund, daß sie eben gerade deswegen Haremsbesitzer sind. Eindringlinge gewinnen nicht oft den Kampf, denn wenn sie zu gewinnen fähig wären, so hätten sie dies bereits früher getan! Jedes Weibchen, das sich nur mit einem Haremsbesitzer paart, verbindet seine Gene daher mit denen eines Bullen, der stark genug ist, eine Herausforderung nach der anderen seitens der großen Überzahl verzweifelter Junggesellen zurückzuschlagen. Wenn es Glück hat, werden seine Söhne die Fähigkeiten ihres Vaters erben, einen Harem zu erringen. In der Praxis hat eine See-Elefantenkuh allerdings kaum eine andere Wahl, der Haremsbesitzer verprügelt *sie* nämlich ebenfalls, wenn sie wegzulaufen versucht. Das Prinzip bleibt jedoch bestehen: Weibchen, die sich vorzugsweise mit Männchen paaren, welche im Kampf gewinnen, erweisen ihren Genen damit einen Gefallen. Wie wir gesehen haben, gibt es Arten, deren Weibchen es vorziehen, sich mit Männchen zu paaren, die Reviere besitzen oder einen hohen Rang in der Dominanzhierarchie einnehmen.

Fassen wir dieses Kapitel soweit zusammen: Die verschiedenen Fortpflanzungssysteme, die wir bei den Tieren finden – Monogamie, Promiskuität, Harems und so weiter –, lassen sich im Sinne eines Interessenkonflikts zwischen dem männlichen und dem

weiblichen Geschlecht verstehen. Die Individuen beider Geschlechter „wollen“ ihren Fortpflanzungserfolg maximieren. Auf Grund eines fundamentalen Unterschieds zwischen Spermien und Eizellen hinsichtlich deren Größe und Anzahl ist es generell wahrscheinlich, daß das männliche Geschlecht eher zu Promiskuität und Vernachlässigung der Vaterpflichten neigt. Dem weiblichen Geschlecht stehen zwei Gegenzüge zur Verfügung, die ich die Strategie des „Supermannes“ und die Strategie der „trauten Häuslichkeit“ genannt habe. Zu welchem dieser Schachzüge die Weibchen neigen, wird durch die ökologischen Bedingungen bestimmt, unter denen eine Art lebt; das gleiche gilt für die Reaktion der Männchen auf die weibliche Strategie. In der Realität finden sich alle Zwischenstufen zwischen „Supermann“ und „trauter Häuslichkeit“, und es gibt, wie wir gesehen haben, auch Fälle, in denen der Vater sogar mehr Brutpflege betreibt als die Mutter. Dieses Buch befaßt sich nicht mit den Details bei einzelnen Tierarten, daher will ich nicht die Frage erörtern, wodurch eine Art eher für dieses oder für jenes Fortpflanzungssystem prädisponiert werden könnte. Statt dessen möchte ich mich mit verbreiteten generellen Unterschieden zwischen den Geschlechtern beschäftigen und zeigen, wie diese sich interpretieren lassen. Ich werde daher den Schwerpunkt nicht auf Arten legen, bei denen die Unterschiede zwischen den Geschlechtern gering sind; das sind im allgemeinen diejenigen, deren Weibchen sich für die Strategie der Häuslichkeit entschieden haben.

Erstens sind es gemeinhin die Männchen, die sexuell attraktive, grelle Farben bevorzugen, während die Weibchen in der Regel unauffälliger gefärbt sind. Die Angehörigen beider Geschlechter wollen vermeiden, von Räubern verspeist zu werden, und so wird bei beiden Geschlechtern ein gewisser evolutionärer Druck zugunsten gedeckter Farben wirksam sein. Leuchtende Farben locken die Räuber nicht weniger an, als sie Geschlechtspartner anziehen. Gene für auffallende Farben enden also mit größerer Wahrscheinlichkeit im Magen eines Räubers als Gene für ein un-



scheinbares Äußeres. Andererseits werden sich Gene für unauffällige Farben vielleicht mit geringerer Wahrscheinlichkeit in der nächsten Generation wiederfinden als Gene für leuchtende Farben, da farblose Individuen Schwierigkeiten haben, einen Gatten anzulocken. Es bestehen also zwei gegensätzliche Selektionsdrücke: Der durch die Räuber begünstigt die Beseitigung der Gene für leuchtende Farben aus dem Genpool, der durch die Geschlechtspartner richtet sich gegen die Gene für unauffällige Farben. Wie in so vielen anderen Fällen auch lassen sich effiziente Überlebensmaschinen als das Ergebnis eines Kompromisses zwischen gegensätzlichen Selektionsdrücken ansehen. An dieser Stelle interessiert uns, daß der für Männchen optimale Kompromiß sich von dem für Weibchen optimalen Kompromiß zu unterscheiden scheint. Das steht natürlich völlig im Einklang mit unserer Auffassung von den Männchen als Spielern mit hohem Einsatz und hohem Gewinn. Da auf jede von einem Weibchen produzierte Eizelle viele Millionen von einem Männchen erzeugte Spermien entfallen, sind die Spermien in der Population den Eizellen zahlenmäßig weit überlegen. Daher ist die Chance einer Eizelle, mit einem Spermium zu verschmelzen, sehr viel größer als die einer Samenzelle, sich mit einer Eizelle zu vereinigen. Eier sind eine relativ wertvolle Ressource, deshalb braucht ein Weibchen sexuell nicht so attraktiv zu sein wie ein Männchen, um sicherzugehen, daß seine Eier befruchtet werden. Ein Männchen ist durchaus in der Lage, alle Kinder zu zeugen, die in einer großen Weibchenpopulation geboren werden. Selbst wenn ein Männchen nicht alt wird, weil sein auffälliger Schwanz Räuber anlockt oder sich im Gebüsch verfängt, kann es eine sehr große Zahl von Kindern gezeugt haben, bevor es stirbt. Ein wenig attraktives oder unscheinbares Männchen lebt vielleicht sogar so lange wie ein Weibchen, aber es hat wenige Nachkommen, und seine Gene werden nicht vererbt. Was nützt es einem Männchen, wenn es die ganze Welt gewinnt, seine unsterblichen Gene aber einbüßt?

Ein anderer weitverbreiteter Unterschied zwischen den Geschlechtern ist der, daß Weibchen mehr Aufhebens darum machen, mit wem sie sich paaren. Einer der Gründe, warum die Angehörigen beider Geschlechter bei der Wahl des Partners heikel sein sollten, ist die Notwendigkeit, die Paarung mit einem Angehörigen einer anderen Art zu vermeiden. Solche Kreuzungen sind aus verschiedenen Gründen unvorteilhaft. Mitunter, zum Beispiel wenn ein Mensch mit einem Schaf kopuliert, führt die Kopulation nicht zur Bildung eines Embryos, und so ist nicht viel verloren. Wenn sich jedoch enger miteinander verwandte Arten wie Pferde und Esel kreuzen, so kann der Preis, zumindest für den weiblichen Teil, erheblich sein. Wahrscheinlich wird ein Mauleselembryo entstehen, und er wird den Leib der Stute elf Monate lang mit Beschlag belegen. Er verbraucht eine große Menge ihres Elternaufwands, nicht nur in Gestalt der über die Plazenta aufgenommenen Nahrung und dann später in Gestalt von Milch, sondern vor allem an Zeit, die auf die Aufzucht anderer Jungen hätte verwandt werden können. Wenn der Maulesel dann das Erwachsenenalter erreicht, stellt sich heraus, daß er unfruchtbar ist. Das liegt vermutlich daran, daß Pferde- und Eselchromosomen einander zwar hinreichend ähnlich sind, um beim Bau eines guten, starken Mauleselkörpers zusammenzuarbeiten, daß sie aber nicht ähnlich genug sind, um bei der Meiose richtig zusammenzuwirken. Welches auch immer der genaue Grund sein mag, die erhebliche Investition der Mutter in das Aufziehen eines Maulesels ist vom Standpunkt ihrer Gene aus betrachtet restlos vergeudet. Pferdestuten sollten sehr, sehr sorgfältig darauf bedacht sein, daß das Individuum, mit dem sie kopulieren, ebenfalls ein Pferd ist und nicht ein Esel. Auf der Ebene der Gene heißt das: Jedes Pferdeggen, das sagt: „Körper, wenn du eine Stute bist, so kopuliere mit jedem x-beliebigen guten alten Hengst, gleichgültig, ob Esel oder Pferd“, könnte sich demnächst in dem ausgewogenen Körper eines Maulesels wiederfinden, und die Investition der Mutter in den jungen Maulesel würde ihre Fähigkeit, fruchtbare Pferde großzuziehen,

erheblich schmälern. Ein Hengst dagegen hat weniger zu verlieren, wenn er sich mit einer Angehörigen der falschen Art paart, und obwohl er vielleicht auch nichts zu gewinnen hat, dürfen wir dennoch erwarten, daß Hengste in der Wahl ihrer Geschlechtspartner weniger heikel sind. Wo immer diese Frage untersucht wurde, hat sich gezeigt, daß dies tatsächlich so ist.

Selbst innerhalb einer Art mag es Gründe dafür geben, bei der Partnerwahl eigen zu sein. Inzest zum Beispiel hat, wie die Hybridisation, wahrscheinlich schädliche genetische Folgen, und zwar, weil letale und semiletale Gene zum Tragen kommen. Wieder einmal haben die Weibchen mehr zu verlieren als die Männchen, weil ihre Investition in jedes einzelne Kind gewöhnlich größer ist. Wo Inzesttabus bestehen, sollten wir erwarten, daß die Weibchen strenger darauf beharren als die Männchen. Wenn wir annehmen, daß bei einem Inzestverhältnis mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit der ältere Partner der aktive Initiator ist, dann sollten wir erwarten, daß inzestuöse Vereinigungen, bei denen der männliche Partner älter ist als der weibliche, häufiger sind als solche, bei denen der weibliche Partner älter ist. Beispielsweise dürfte Vater-Tochter-Inzest weiter verbreitet sein als Mutter-Sohn-Inzest. Bruder-Schwester-Inzest dürfte in der Häufigkeit dazwischenliegen.

Im großen und ganzen neigen Männchen mehr zu Promiskuität als Weibchen. Da ein Weibchen eine begrenzte Zahl von Eizellen in relativ großen Abständen produziert, kann es durch zahlreiche Kopulationen mit verschiedenen Männchen nicht viel gewinnen. Ein Männchen andererseits, das jeden Tag Millionen von Spermien erzeugen kann, hat durch möglichst viele wahllose Paarungen alles zu gewinnen. Übermäßig viele Kopulationen mögen ein Weibchen nicht eigentlich viel kosten, außer ein wenig verlorener Zeit und Kraft, aber sie bringen ihm auch keinen ausdrücklichen Vorteil. Für ein Männchen andererseits kann die Zahl der Kopulationen mit so vielen verschiedenen Weibchen wie nur möglich niemals zu groß sein: Das Wort übermäßig hat in diesem Zusammenhang für ein Männchen keine Bedeutung.

Ich habe nicht ausdrücklich über den Menschen gesprochen, doch wenn wir es mit evolutionären Argumenten wie denen in diesem Kapitel zu tun haben, so können wir kaum umhin, auch über unsere eigene Art und unsere eigenen Erfahrungen nachzusinnen. Der Gedanke, daß ein Weibchen die Kopulation verweigert, bis ein Männchen einige Anzeichen langfristiger Treue erkennen läßt, läßt vielleicht vertraute Saiten in uns anklingen. Demzufolge dürften wir vermuten, daß bei den Menschen die Frauen eher die Strategie der trauten Häuslichkeit verfolgen als die des Supermannes. Viele menschliche Gesellschaften sind in der Tat monogam. In unserer eigenen Gesellschaft ist der Elternaufwand beider Eltern groß und nicht offenkundig unausgeglichen. Zweifellos leisten die Mütter mehr unmittelbare Arbeit für die Kinder als die Väter, aber die Väter arbeiten häufig schwer, um die materiellen Mittel zu beschaffen, die die Kinder verbrauchen. Auf der anderen Seite gibt es einige menschliche Gesellschaften, in denen Promiskuität herrscht, und viele, die auf der Institution des Harems beruhen. Diese erstaunliche Vielfalt läßt vermuten, daß die Lebensweise des Menschen in einem hohen Maße von der Kultur und weniger von den Genen bestimmt wird. Dennoch ist es möglich, daß bei Männern generell eine Tendenz zur Promiskuität besteht und bei Frauen eine Tendenz zur Monogamie, wie wir es aus evolutionären Gründen voraussagen würden. Welche der beiden Tendenzen in einer Gesellschaft zum Tragen kommt, hängt von den jeweiligen kulturellen Gegebenheiten ab, gerade so wie es bei verschiedenen Tierarten von ökologischen Einzelheiten abhängig ist.

Ein Merkmal unserer eigenen Gesellschaft, das entschieden ungewöhnlich zu sein scheint, betrifft die sexuellen Lockmittel. Wie wir gesehen haben, ist aus evolutionären Gründen mit ziemlicher Sicherheit zu erwarten, daß es bei Arten, deren Geschlechter sich im Aussehen unterscheiden, die Männchen sein sollten, die sich sexuell anpreisen, und die Weibchen, die farblos sind. Der moderne westliche Mensch stellt in dieser Hinsicht zweifellos eine

Ausnahme dar. Natürlich gibt es auch Männer, die sich auffallend, und Frauen, die sich langweilig kleiden, aber im Durchschnitt kann kein Zweifel daran bestehen, daß in unserer Gesellschaft das Gegenstück des Pfauenschwanzes von der Frau und nicht vom Mann zur Schau getragen wird. Frauen bemalen sich das Gesicht und kleben sich falsche Wimpern an. Von Sonderfällen, etwa Schauspielern, abgesehen, tun Männer das nicht. Frauen scheinen an ihrer persönlichen Erscheinung interessiert zu sein, und sie werden darin von ihren Magazinen und Zeitschriften bestärkt. Männermagazine beschäftigen sich weniger mit der sexuellen Attraktivität ihrer Leser, und ein Mann, der seiner Kleidung und Erscheinung ungewöhnlich viel Bedeutung beimißt, erregt leicht Verdacht, und zwar bei Männern wie bei Frauen. Wenn in einer Unterhaltung von einer Frau die Rede ist, so ist es ziemlich wahrscheinlich, daß ihre sexuelle Anziehungskraft oder deren Fehlen an hervorragender Stelle erwähnt werden wird. Dies gilt unabhängig davon, ob der Sprecher ein Mann oder eine Frau ist. Wenn ein Mann beschrieben wird, so ist es sehr viel wahrscheinlicher, daß die benutzten Adjektive nichts mit Sex zu tun haben.

Angesichts dieser Tatsachen müßte ein Biologe argwöhnen, daß er es mit einer Gesellschaft zu tun hat, in der das weibliche Geschlecht um das männliche konkurriert und nicht umgekehrt. Im Falle der Paradiesvögel kamen wir zu dem Schluß, daß die Weibchen unscheinbar sind, weil sie nicht um Männchen zu konkurrieren brauchen. Die Männchen andererseits sind farbenprächtig und auffallend, weil die Weibchen sehr begehrt sind und es sich leisten können, wählerisch zu sein. Dies hat wiederum den Grund, daß Eier eine seltenere Ressource darstellen als Spermien. Was ist mit dem modernen westlichen Menschen geschehen? Ist der Mann wirklich das umworbene Geschlecht geworden, das Geschlecht, das gefragt ist, das Geschlecht, das es sich leisten kann, wählerisch zu sein? Wenn ja, warum?

## **10. Kratz mir meinen Rücken, dann reite ich auf deinem!**

Wir haben nun Betrachtungen über elterliche, sexuelle und aggressive Wechselbeziehungen zwischen Überlebensmaschinen angestellt, die derselben Art angehören. Es gibt aber auch auffällige tierische Interaktionen, die sich offensichtlich keiner dieser Kategorien zuordnen lassen. Dazu gehört das im Tierreich weitverbreitete Zusammenleben in Gruppen. Vögel, Insekten und Fische bilden Schwärme, Wale Schulen, in der Ebene lebende Säugetiere leben in Herden oder jagen in Rudeln. Diese Aggregationen bestehen gewöhnlich nur aus den Angehörigen einer einzigen Art, aber es gibt Ausnahmen. Zebras bilden häufig mit Gnus zusammen eine Herde, und zuweilen sieht man Vogelschwärme aus mehreren Arten.

Die Vorteile, die ein egoistisches Individuum vermutlich dem Leben in einer Gruppe abgewinnen kann, sind sehr unterschiedlicher Art. Ich habe nicht vor, den Katalog hier im einzelnen aufzulisten, sondern will lediglich ein paar Vermutungen erwähnen. Dabei möchte ich auf die restlichen Beispiele anscheinend uneigennütigen Verhaltens zurückkommen, die ich im ersten Kapitel genannt habe und zu erklären versprach. Dies wird uns zu einer Betrachtung über die staatenbildenden Insekten führen, ohne die keine Darstellung tierischer Uneigennützigkeit vollständig wäre. Schließlich werde ich in diesem ziemlich abwechslungsreichen Kapitel noch auf den wichtigen Gedanken des wechselseitigen Altruismus zu sprechen kommen, auf das Prinzip „Kratz mir meinen Rücken, dann kratze ich deinen“.

Wenn Tiere in Gruppen zusammenleben, muß dies ihren Genen mehr Nutzen bringen, als es sie Investitionen kostet. Ein Rudel

Hyänen kann ein soviel größeres Beutetier fangen als eine einzelne Hyäne, daß es sich für jedes egoistische Individuum bezahlt macht, im Rudel zu jagen, obwohl das bedeutet, daß die Nahrung geteilt werden muß. Aus wahrscheinlich ähnlichen Gründen arbeiten einige Spinnen bei der Errichtung eines riesigen gemeinschaftlichen Netzes zusammen. Kaiserpinguine halten sich warm, indem sie sich zusammendrängen. Jeder gewinnt dadurch, daß er den Elementen eine kleinere Oberfläche aussetzt, als wenn er allein wäre. Ein Fisch, der schräg hinter einem anderen herschwimmt, gewinnt vielleicht einen hydrodynamischen Vorteil aus der Turbulenz, die der vordere Fisch erzeugt. Dies könnte zum Teil erklären, warum Fische Schwärme bilden. Radrennfahrer kennen einen ähnlichen Trick im Zusammenhang mit der Luftturbulenz, und dies mag auch die Erklärung für die V-Formation fliegender Vögel sein. Wahrscheinlich gibt es einen Konkurrenzkampf um die Ablösung von der unvorteilhaften Position an der Spitze des Schwarmes. Möglicherweise wechseln sich die Vögel nur widerwillig als Anführer ab – eine Form des verzögerten wechselseitigen Altruismus, der am Ende dieses Kapitels zu erörtern sein wird.

Viele der mutmaßlichen Vorteile des Gruppenlebens haben damit zu tun, daß die Tiere zu verhindern suchen, Räubern zum Opfer zu fallen. Eine elegante Formulierung einer derartigen Theorie lieferte W. D. Hamilton in einem Aufsatz mit dem Titel *Geometry for the Selfish Herd*. Um keine Mißverständnisse aufkommen zu lassen, muß ich betonen, daß er mit „egoistischer Herde“ eine „Herde egoistischer Individuen“ meinte.

Wieder einmal beginnen wir mit einem einfachen „Modell“, das zwar abstrakt ist, uns aber die reale Welt zu verstehen hilft. Nehmen wir an, eine Art wird von einem Räuber gejagt, der immer dazu neigt, das am nächsten befindliche Beutetier anzugreifen. Vom Standpunkt des Räubers aus betrachtet, ist dies eine vernünftige Strategie, da sie darauf abzielt, Kraft zu sparen. Vom Standpunkt der Beute aus gesehen, hat sie eine interessante Konsequenz. Sie bedeutet nämlich, daß jedes Beutetier fortwährend

versuchen wird zu verhindern, dem Räuber am nächsten zu sein. Wenn das Beutetier den Räuber von weitem entdecken kann, wird es einfach davonlaufen. Aber auch wenn der Räuber plötzlich ohne Warnung auftauchen kann, wenn er sich beispielsweise im hohen Gras auf die Lauer legt, kann jedes einzelne Beutetier etwas tun, um die Wahrscheinlichkeit, daß es dem Räuber am nächsten ist, zu minimieren. Wir können uns jedes Beutetier als von einer „Gefahrenzone“ umgeben vorstellen. Diese ist definiert als diejenige Bodenfläche, innerhalb derer der Abstand jedes beliebigen Punktes zu diesem Individuum kleiner ist als zu jedem anderen Individuum. Wenn die Beutetiere beispielsweise in einer regelmäßigen geometrischen Formation dahermarschieren würden, so könnte die Gefahrenzone um jedes einzelne Tier ungefähr sechseckig sein (es sei denn, das Tier befände sich am Rand). Wenn nun zufällig ein Räuber in der Individuum A umgebenden Gefahrenzone lauert, so ist es wahrscheinlich, daß Individuum A gefressen wird. Die Individuen am Rande der Herde sind besonders ungeschützt, da ihre Gefahrenzone nicht ein relativ kleines Sechseck ist, sondern eine weite Fläche auf der offenen Seite einschließt.

Nun wird ein vernünftiges Individuum selbstverständlich versuchen, seine Gefahrenzone so klein wie möglich zu halten. Insbesondere wird es den Rand der Herde zu meiden suchen. Wenn es sich am Rand wiederfindet, wird es sofort Schritte ergreifen, um sich zur Mitte hin zu begeben. Leider ist es nun einmal so, daß jemand am Rand sein muß, doch wenn es nach jedem einzelnen Tier ginge, so wäre es selbst nicht dieser Jemand! Es wird ein unaufhörliches Hineinwandern vom Rand einer Aggregation in ihre Mitte geben. War die Herde zuvor locker verstreut, so wird sie infolge der Einwärtsbewegung bald dicht zusammengepfertcht sein. Selbst wenn wir in unserem Modell keinerlei Aggregationsneigung voraussetzen und die Beutetiere zu Beginn aufs Geratewohl zerstreut sind, wird der eigennützige Drang jedes Individuums dahingehen, seine Gefahrenzone zu verkleinern, indem es sich in eine Lücke zwischen anderen Tieren zu plazieren sucht. Dies wird



rasch zur Bildung von Aggregationen führen, die sich immer dichter zusammendrängen werden.

Es liegt auf der Hand, daß dieser Tendenz zum Zusammendrängen im wirklichen Leben von entgegengesetzten Drücken eine Grenze gesetzt wird: Andernfalls würden schließlich alle Individuen einen sich windenden Haufen bilden! Nichtsdestoweniger ist das Modell interessant, denn es zeigt uns, daß sich die Aggregation sogar auf Grund sehr einfacher Annahmen voraussagen läßt. Es sind noch andere, kompliziertere Modelle entwickelt worden. Die Tatsache, daß sie realistischer sind, tut dem Wert von Hamiltons einfacherem Modell als Denkhilfe bei der Betrachtung der Tieraggregationen keinen Abbruch.

Das Modell der „egoistischen Herde“ an sich läßt keinen Raum für kooperatives Verhalten. Hier gibt es keinen Altruismus, lediglich egoistische Ausnutzung jedes Individuums durch jedes andere. Im wirklichen Leben gibt es aber Fälle, in denen einzelne Tiere wirksame Maßnahmen zu ergreifen scheinen, um die übrigen Gruppenmitglieder vor Räubern zu schützen. Sofort fallen einem die Alarmrufe der Vögel ein. Diese haben mit Sicherheit die Funktion von Alarmsignalen, insofern als sie die Individuen, die sie hören, zur sofortigen Flucht veranlassen. Es gibt keinerlei Hinweis darauf, daß der Rufer „den Angriff des Räubers von seinen Kumpanen abzulenken versucht“. Er setzt sie einfach über die Anwesenheit des Raubvogels in Kenntnis – warnt sie. Dennoch scheint der Akt des Warnens, zumindest auf den ersten Blick, uneigennützig zu sein, weil er den *Effekt* hat, die Aufmerksamkeit des Räubers auf den Rufenden zu lenken. Wir können dies indirekt aus einer Tatsache ableiten, die P. R. Marler festgestellt hat. Die physikalischen Merkmale der Alarmrufe scheinen in idealer Weise so beschaffen zu sein, daß der Rufer schwer zu lokalisieren ist. Würde man einen Akustiker beauftragen, ein Geräusch zu entwickeln, an das ein Räuber sich nur schwer heranpirschen kann, so würde er etwas produzieren, das den tatsächlichen Alarmrufen vieler kleiner Singvögel sehr ähnlich wäre. Nun muß in der Natur

die natürliche Auslese die Gestaltung der Rufe übernommen haben, und wir wissen, was das bedeutet. Es bedeutet, daß unzählige Vögel gestorben sind, weil ihre Alarmrufe nicht ganz perfekt waren. Also scheint das Ausstoßen des Alarmrufes mit Gefahr verbunden zu sein. Die Theorie des egoistischen Gens muß einen überzeugenden Vorteil für Warnrufe aufzeigen können, einen Vorteil, der so groß ist, daß er diese Gefahr aufwiegt.

Tatsächlich ist das nicht sehr schwierig. Die Warnrufe der Vögel sind derart oft als ein für die Darwinsche Theorie problematisches Phänomen hingestellt worden, daß es zu einer Art Sport geworden ist, sich Erklärungen für sie auszudenken. Infolgedessen haben wir heute so viele gute Erklärungen, daß man sich kaum noch daran erinnern kann, worum es bei der ganzen Aufregung eigentlich ging. Wenn die Möglichkeit besteht, daß der Schwarm einige enge Verwandte enthält, so leuchtet es ein, daß ein Gen für das Ausstoßen des Alarmrufes im Genpool gedeihen kann, weil es sich sehr wahrscheinlich im Körper einiger der geretteten Individuen befindet. Das gilt sogar dann, wenn der Rufer seinen Altruismus teuer bezahlt, indem er die Aufmerksamkeit des Räubers auf sich selbst lenkt.

Sollte jemand mit diesem auf der Verwandtschaftsselektion aufbauenden Gedanken nicht zufrieden sein, so hat er eine ganze Reihe anderer Theorien zur Auswahl. Es gibt zahlreiche Möglichkeiten, wie der Warner aus dem Alarmieren seiner Kumpane einen egoistischen Nutzen ziehen könnte. Trivers weiß auf Anhieb fünf gute Thesen zu nennen, ich finde jedoch die beiden folgenden, von mir entwickelten noch überzeugender.

Die erste nenne ich die cave-Theorie, aus dem Lateinischen für „nimm dich in acht“. Dieser Ausdruck wird in England heute noch von Schülern als Warnung beim Nahen von Autoritätspersonen benutzt. Die Theorie eignet sich für Vögel mit Tarnfarben, die sich, wenn Gefahr droht, unbeweglich ins Unterholz ducken.

Nehmen wir an, ein Schwarm solcher Vögel sei auf einem Feld bei der Nahrungssuche. In einiger Entfernung fliegt ein Falke vo-

rüber. Er hat den Schwarm noch nicht gesehen und fliegt auch nicht unmittelbar auf ihn zu, aber es besteht die Gefahr, daß seine scharfen Augen ihn jeden Augenblick entdecken und er dann auf ihn herunterstößt. Nehmen wir an, ein Mitglied dieses Schwarmes sieht den Falken, die übrigen haben ihn aber noch nicht gesehen. Dieses eine scharfäugige Individuum könnte sofort erstarren und sich ins Gras ducken. Doch würde ihm das wenig nützen, weil seine Kumpane immer noch auffällig und lärmend herumspazierten. Jeder von ihnen könnte die Aufmerksamkeit des Falken erregen, und dann wäre der ganze Schwarm in Gefahr. Von einem rein egoistischen Standpunkt aus ist es für das Individuum, welches den Falken zuerst erspährt, die beste Politik, seinen Kumpanen einen raschen Warnruf zuzuzischen, sie damit zum Schweigen zu bringen und so die Wahrscheinlichkeit zu verringern, daß sie den Falken unbeabsichtigt in seine Nähe rufen.

Die zweite Theorie, die ich erwähnen möchte, folgt dem Prinzip „Verlaß niemals Reih und Glied“ oder „Tanz niemals aus der Reihe“. Sie eignet sich für Vogelarten, die beim Herannahen eines Räubers im Schwarm davonfliegen, vielleicht auf einen Baum. Stellen wir uns wieder vor, daß ein Individuum aus einem Schwarm fressender Vögel einen Räuber erspährt hat. Was soll es tun? Es könnte einfach selbst davonfliegen, ohne seine Gefährten zu warnen. Doch dann wäre es ein einzelner Vogel, nicht mehr Teil eines relativ anonymen Schwarmes, sondern ein Außenseiter. Falken sind in der Tat dafür bekannt, daß sie auf einzelne Tauben Jagd machen, aber selbst wenn dies nicht so wäre, gäbe es viele theoretische Gründe für die Annahme, daß Ausscheren aus Reih und Glied eine selbstmörderische Taktik sein dürfte. Selbst wenn seine Gefährten ihm schließlich folgen, vergrößert das Individuum, das als erstes vom Boden auffliegt, vorübergehend seine Gefahrenzone. Gleichgültig, ob Hamiltons spezielle Theorie richtig oder falsch ist, irgendeinen bedeutenden Vorteil muß das Leben im Schwarm bieten, sonst würden die Vögel sich nicht zusammentun. Welches auch immer jener Vorteil sein mag, das Individuum, das

den anderen voraus den Schwarm verläßt, wird dieses Vorteils zumindest zum Teil verlustig gehen. Wenn der wachsame Vogel also nicht aus der Reihe tanzen darf, was soll er dann tun? Vielleicht sollte er einfach weiterfressen, als ob nichts geschehen wäre, und sich auf den Schutz verlassen, den die Zugehörigkeit zum Schwarm ihm verleiht. Aber auch das ist mit einem schweren Risiko verbunden. Er ist ja noch draußen im offenen Feld und so aufs höchste gefährdet. Oben auf einem Baum wäre er viel sicherer. Die beste Politik besteht tatsächlich darin, auf einen Baum hinaufzufliegen, aber gleichzeitig sicherzustellen, daß alle anderen dies auch tun. Auf diese Weise wird er nicht zu einem Außenseiter und braucht nicht auf die Vorteile zu verzichten, Mitglied im Schwarm zu sein, er gewinnt aber dennoch den Vorteil, in Deckung fliegen zu können. Wieder sieht man, daß das Ausstoßen eines Warnrufes einen rein egoistischen Nutzen bringt. E. L. Charnov und J. R. Krebs haben eine ähnliche Theorie aufgestellt, in der sie sogar so weit gehen, für das, was der den Ruf ausstoßende Vogel mit dem restlichen Schwarm macht, das Wort „Manipulation“ zu benutzen. Damit sind wir meilenweit von einem reinen, selbstlosen Altruismus entfernt!

Auf den ersten Blick mag es so aussehen, als seien diese Theorien mit der Feststellung unvereinbar, daß das den Alarmruf ausstoßende Individuum sich selbst in Gefahr bringt. Tatsächlich gibt es jedoch keinerlei Unvereinbarkeit. Der Vogel würde sich, wenn er nicht rief, noch größerer Gefahr aussetzen. Manche Vögel sind gestorben, weil sie Alarmrufe ausgestoßen haben, vor allem diejenigen, deren Rufe leicht zu lokalisieren waren. Andere wiederum sind gestorben, weil sie nicht gerufen haben. Die „Nimm dich in acht“-Theorie und die „Tanz niemals aus der Reihe“-Theorie sind nur zwei unter vielen, die erklären warum.

Wie steht es nun mit der springenden Thomsongazelle, die ich im ersten Kapitel erwähnt habe und deren anscheinend selbstmörderischer Altruismus Ardrey zu der kategorischen Feststellung verleitete, er lasse sich nur mit Hilfe der Gruppenselektion erklä-

ren? Hier hat die Theorie vom egoistischen Gen es mit einer größeren Herausforderung zu tun. Die Alarmrufe der Vögel erfüllen ihren Zweck, aber sie sind eindeutig so strukturiert, daß sie möglichst unauffällig und vorsichtig wirken können. Nicht so die Prellsprünge der Gezellen. Sie sind derart auffällig, daß sie beinahe schon eine ausgesprochene Provokation darstellen. Es sieht so aus, als forderten die Gazellen absichtlich die Aufmerksamkeit des Räubers heraus, fast als wollten sie ihn reizen. Diese Beobachtung hat zu einer herrlich kühnen Theorie geführt, die in ihren Grundzügen auf N. Smythe zurückgeht, deren Ausarbeitung bis zum logischen Schluß aber unverwechselbar die Handschrift von A. Zahavi trägt.

Zahavis Theorie läßt sich folgendermaßen darstellen. Sie weicht von der üblichen Vorstellung entscheidend dadurch ab, daß ihr zufolge das „Prellen“ – weit davon entfernt, ein Signal für die anderen Gazellen zu sein – sich in Wirklichkeit an den Räuber richtet. Zwar wird es von den anderen Gazellen zur Kenntnis genommen und beeinflußt ihr Verhalten, doch das ist nebensächlich, denn selektiert wurde es hauptsächlich als ein Signal für den Räuber. In menschliche Sprache übersetzt, lautet es ungefähr: „Sieh, wie hoch ich springen kann! Ich bin offensichtlich eine so kräftige und gesunde Gazelle, daß du mich nicht fangen kannst; du tätest sehr viel klüger daran, wenn du meinen Nachbarn zu fangen versuchtest, der nicht so hoch springt!“ Weniger anthropomorph ausgedrückt: Gene für hohes und auffälliges Springen werden von den Räubern wahrscheinlich nicht aufgefressen, weil diese sich eher Beute aussuchen, die leicht zu erlegen ist. Insbesondere sind viele fleischfressende Säugetiere dafür bekannt, daß sie sich alte und kranke Opfer aussuchen. Ein Individuum, das hoch springt, signalisiert auf übertriebene Art und Weise die Tatsache, daß es weder alt noch krank ist. Nach dieser Theorie ist die Zurschaustellung weit davon entfernt, altruistisch zu sein. Wenn überhaupt, dann ist sie egoistisch, denn ihre Absicht ist, den Räuber davon zu überzeugen, daß er jemand anderes jagen soll. In gewisser Weise spielt

sich zwischen den möglichen Beutetieren ein Wettkampf darum ab, wer am höchsten springen kann, und der Räuber entscheidet, wer der Verlierer ist.

Das andere Beispiel, auf das ich zurückkommen wollte, ist der Fall der Kamikaze-Bienen, die Honigdiebe stechen, dabei aber fast mit Sicherheit Selbstmord begehen. Die Honigbiene ist nur eine Art der staatenbildenden Insekten. Weitere Beispiele sind Wespen, Ameisen und Termiten oder „weiße Ameisen“. Ich möchte die staatenbildenden Insekten im allgemeinen erörtern, nicht nur die selbstmörderischen Bienen. Die Großtaten der sozialen Insekten sind legendär, vor allem ihre erstaunlichen Leistungen der Zusammenarbeit und anscheinenden Selbstlosigkeit. Die selbstmörderischen Stechmissionen sind typisch für ihre Wunder-taten der Selbstverleugnung. Bei den Honigameisen gibt es eine Arbeiterkaste mit grotesk angeschwollenen, mit Honig vollge-stopften Hinterleibern, deren einzige Lebensaufgabe darin besteht, wie aufgedunsene Glühbirnen bewegungslos von der Decke herabzuhängen und sich von den anderen Arbeiterinnen als Nah-rungsspeicher (sogenannte Honigtöpfe) benutzen zu lassen. In der menschlichen Bedeutung des Wortes leben sie als Individuen gar nicht; ihre Individualität ist offenbar dem Wohlergehen der Ge-meinschaft geopfert worden. Eine Gesellschaft von Ameisen, Bie-nen oder Termiten erzielt eine Art Individualität auf einer höheren Ebene. Die Nahrung wird in einem solchen Ausmaß untereinander geteilt, daß man von einem gemeinschaftlichen Magen sprechen könnte. Informationen werden mit Hilfe chemischer Signale und des berühmten „Tanzes“ der Bienen derart effizient ausgetauscht, daß die Gemeinschaft sich nahezu so verhält, als wäre sie eine Ein-heit mit eigenem Nervensystem und eigenen Sinnesorganen. Ein-dringlinge werden erkannt und vernichtet, und zwar mit einer Se-lektivität, die der des Immunsystems von Säugetieren vergleichbar ist. Die relativ hohe Temperatur im Innern eines Bienenstockes wird fast ebenso genau reguliert wie die eines menschlichen Kör-pers, obwohl eine einzelne Biene kein „warmblütiges“ Tier ist.

Schließlich und vor allem erstreckt sich die Analogie auch auf die Fortpflanzung. Die Mehrheit der Individuen in einem Insektenstaat sind sterile Arbeiter. Die „Keimbahn“ – die kontinuierliche Linie der unsterblichen Gene – fließt durch die Körper einer kleinen Minderheit sich fortpflanzender Individuen, der Geschlechts-tiere. Diese bilden die Gegenstücke zu unseren eigenen Geschlechtszellen in unseren Hoden und Eierstöcken. Die sterilen Arbeiter entsprechen unseren Leber-, Muskel- und Nervenzellen.

Das Kamikaze-Verhalten und andere Formen von Uneigennützigkeit und Zusammenarbeit der Arbeiter sind nicht mehr erstaunlich, sobald wir bedenken, daß es sich um unfruchtbare Individuen handelt. Normalerweise ist der Körper eines Tieres so manipuliert, daß er das Überleben seiner Gene sichert, und zwar zum einen, indem er Nachkommen erzeugt, und zum anderen durch die Fürsorge für andere, dieselben Gene besitzende Individuen. Selbstmord um der Sorge für andere Individuen willen ist mit der zukünftigen Produktion eigener Nachkommen unvereinbar. Daher ist tödliche Selbstaufopferung selten. Aber eine Bienenarbeiterin hat niemals eigene Nachkommen. Alle ihre Bemühungen richten sich darauf, den Fortbestand ihrer Gene dadurch zu sichern, daß sie andere Verwandte als ihre Nachkommen pflegt. Der Tod einer einzelnen sterilen Arbeiterin ist für deren Gene nicht schlimmer als das Abfallen eines Blattes im Herbst für die Gene eines Baumes.

Man gerät in Versuchung, mystisch zu werden, wenn man über staatenbildende Insekten spricht, doch dazu besteht keinerlei Notwendigkeit. Es lohnt, sich etwas eingehender damit zu befassen, wie die Theorie des egoistischen Gens sich mit ihnen auseinandersetzt, insbesondere wie sie den evolutionären Ursprung jenes außergewöhnlichen Phänomens der Unfruchtbarkeit der Arbeiterinnen erklärt, das so weitreichende Folgen zu haben scheint.

Ein Insektenstaat ist eine riesige Familie, deren Angehörige gewöhnlich alle von derselben Mutter abstammen. Die Arbeiter, die sich selten oder nie fortpflanzen, sind häufig in eine Reihe ver-

schiedener Kasten unterteilt, zu denen kleine Arbeiter, große Arbeiter, Soldaten und hochspezialisierte Kasten wie die „Honigtöpfe“ gehören. Die fortpflanzungsfähigen Weibchen heißen Königinnen, die fruchtbaren Männchen werden teilweise als Drohnen oder Könige bezeichnet. In höher entwickelten Insektenstaaten betätigen sich die Geschlechtstiere niemals mit etwas anderem als der Produktion von Nachwuchs, aber bei dieser einen Aufgabe leisten sie Außergewöhnliches. Was ihre Ernährung und ihren Schutz betrifft, verlassen sie sich auf die Arbeiter, und diese sind auch für die Brutpflege verantwortlich. Bei manchen Ameisen- und Termitenarten ist die Königin zu einer gigantischen Eierfabrik angeschwollen, überhaupt kaum noch als Insekt erkennbar, Hunderte von Malen größer als ein Arbeiter und völlig unfähig, sich zu bewegen. Sie wird fortwährend von Arbeitern umsorgt, die sie pflegen, füttern und ihren unaufhörlichen Eiersegen in die gemeinschaftlichen Kinderstuben transportieren. Wenn eine solche monströse Königin ihre Königinnenzelle jemals verlassen muß, so reitet sie mit großem Aufwand auf dem Rücken ganzer Schwadronen von sich mühsam fortschleppenden Arbeitern.

In Kapitel 7 habe ich die Unterscheidung zwischen Zeugen und Pflegen eingeführt. Ich sagte, daß sich normalerweise gemischte Strategien entwickeln würden, bei denen Kinderbekommen und Kinderpflegen kombiniert sind. In Kapitel 5 haben wir gesehen, daß es generell zwei Typen von gemischten evolutionär stabilen Strategien geben kann. Entweder verhält sich jedes Mitglied einer Population gemischt; auf diese Weise erreichen Individuen gewöhnlich eine vernünftige Mischung aus Produktion und Pflege ihrer Nachkommenschaft. *Oder* die Population ist in zwei verschiedene Typen von Individuen aufgeteilt; so haben wir uns zunächst das Gleichgewicht zwischen Falken und Tauben vorgestellt. Nun ist es theoretisch durchaus möglich, daß ein evolutionär stabiles Gleichgewicht zwischen Zeugen und Pflegen auf die letztgenannte Art und Weise erreicht wird: Die Population könnte in kinderzeugende und pflegende Individuen aufgeteilt sein. Ein sol-



cher Zustand kann jedoch nur dann evolutionär stabil sein, wenn die Pfleger eng mit den Gepflegten verwandt sind, und zwar mindestens ebenso eng, wie sie mit ihren eigenen Nachkommen verwandt wären, wenn sie welche hätten. Obwohl die Evolution theoretisch diese Richtung nehmen kann, scheint sie es nur bei den staatenbildenden Insekten tatsächlich getan zu haben.<sup>1</sup>

Bei diesen Insekten sind die Individuen in zwei Hauptklassen aufgeteilt: in Zeugende und Pflegende. Die Zeugenden sind die fortpflanzungsfähigen Männchen und Weibchen. Die Pflegenden sind die Arbeiter – unfruchtbare Männchen und Weibchen bei den Termiten, unfruchtbare Weibchen bei allen anderen staatenbildenden Insekten. Beide Klassen erfüllen ihre Aufgabe effizienter, weil sie nicht auch noch die andere Aufgabe übernehmen müssen. Aber von wessen Standpunkt aus betrachtet effizient? Die Frage, die man der Darwinschen Theorie entgegenschleudern wird, ist der vertraute Aufschrei: „Was haben die Arbeiter davon?“

Einige haben geantwortet: „Nichts!“ Ihrer Meinung nach richtet sich die Königin alles zu ihrem eigenen Vorteil ein, indem sie die Arbeiterinnen durch chemische Mittel manipuliert und sie ihre wimmelnde Brut pflegen läßt. Dies ist eine Version der Alexander-schen Theorie der „elterlichen Manipulation“, die wir in Kapitel 8 kennengelernt haben. Die entgegengesetzte Vorstellung lautet, daß die Arbeiterinnen die Geschlechtstiere „kultivieren“ oder „bewirtschaften“, daß sie sie manipulieren, um ihre Produktivität bei der Erzeugung von Kopien der Arbeitergene zu erhöhen. Zwar sind die von der Königin produzierten Überlebensmaschinen keine Nachkommen der Arbeiterinnen, aber sie sind dennoch enge Verwandte. Es war Hamilton, der zu der brillanten Erkenntnis kam, daß – zumindest bei den Ameisen, Bienen und Wespen – die Arbeiterinnen tatsächlich näher mit der Brut verwandt sein können als die Königin selbst!

Dies verhalf ihm und später Trivers und Hare zu einem der spektakulärsten Triumphe der Theorie des egoistischen Gens. Die Beweisführung ist die folgende.

Die sogenannten Hautflügler oder Hymenopteren – zu dieser Insektengruppe gehören Ameisen, Bienen und Wespen – haben ein seltsames System der Geschlechtsbestimmung. Die Termiten gehören zu einer anderen Gruppe und besitzen diese Eigenart nicht. In einem typischen Hymenopterennest gibt es nur eine einzige reife Königin. Sie hat in ihrer Jugend einen Begattungsflug unternommen und die Spermien für den Rest ihres langen Lebens gespeichert – für zehn Jahre oder sogar noch mehr. Im Laufe der Jahre verteilt sie die Samenflüssigkeit auf ihre Eier, die auf dem Weg durch die Eileiter besamt werden. Aber nicht alle Eier werden befruchtet. Die unbefruchteten entwickeln sich zu Männchen. Ein Männchen hat daher keinen Vater, und alle seine Zellen enthalten nur einen einzigen Satz von Chromosomen (die es alle von seiner Mutter bekommen hat) statt eines doppelten Satzes (einen vom Vater und einen von der Mutter), wie wir ihn haben. In unserem Bild aus Kapitel 3 ausgedrückt, heißt das: Ein männlicher Hautflügler besitzt in jeder seiner Zellen lediglich eine Kopie jedes „Bandes“ statt der üblichen zwei.

Ein Hymenopterenweibchen dagegen ist insofern normal, als es einen Vater hat, und es besitzt in jeder seiner Körperzellen den doppelten Chromosomensatz. Ob sich ein Weibchen zu einer Arbeiterin oder zu einer Königin entwickelt, hängt nicht von seinen Genen ab. Jedes Weibchen hat einen vollständigen Satz von Genen für die Entwicklung zur Königin und einen kompletten Satz für die Entwicklung zur Arbeiterin (oder vielmehr Gegensätze für die Erzeugung jeder spezialisierten Kaste von Arbeiterinnen, Soldaten und so weiter). Welcher Satz von Genen „eingeschaltet“ wird, hängt davon ab, wie das Weibchen aufgezogen wird, insbesondere von der Nahrung, die es erhält.

In Wirklichkeit ist dies alles noch sehr viel komplizierter, aber im wesentlichen stimmt es so. Wir wissen nicht, warum sich dieses ungewöhnliche System der sexuellen Fortpflanzung entwickelt hat. Zweifellos gab es gute Gründe dafür, aber vorerst müssen wir es einfach als eine sonderbare Erscheinung bei den Hautflüglern

hinnehmen. Aus welchem Grund auch immer sich diese Besonderheit ursprünglich entwickelt haben mag, sie macht jedenfalls die sauberen Regeln zunichte, die wir in Kapitel 6 für die Berechnung des Verwandtschaftsgrades aufgestellt haben. Sie bedeutet nämlich, daß sich die einzelnen Spermien eines Hymenopterenmännchens, etwa einer Drohne, nicht wie bei uns voneinander unterscheiden, sondern daß sie alle genau gleich sind. Eine Drohne besitzt in jeder ihrer Körperzellen lediglich einen einzelnen Satz von Genen, keinen doppelten. In jedes Spermium muß daher der gesamte Satz eingehen, nicht nur eine Auswahl von 50 Prozent, und daher sind alle Spermien einer Drohne identisch. Versuchen wir nun, den Verwandtschaftsgrad zwischen einer Mutter und ihrem Sohn zu berechnen. Wenn wir wissen, daß eine Drohne ein Gen A besitzt, wie groß ist dann die Wahrscheinlichkeit, daß ihre Mutter das Gen mit ihr teilt? Die Antwort muß lauten 100 Prozent, da die Drohne keinen Vater hatte und alle ihre Gene von der Mutter bekam. Nehmen wir jetzt aber an, wir wissen, daß eine Königin das Gen B besitzt. Die Möglichkeit, daß ihr Sohn das Gen mit ihr gemeinsam hat, ist nur 50 Prozent, da er nur die Hälfte ihrer Gene besitzt. Das klingt wie ein Widerspruch, ist es aber nicht. Eine Drohne bekommt *alle* ihre Gene von ihrer Mutter, aber eine Mutter gibt nur die *Halfte* ihrer Gene an ihren Sohn weiter. Die Lösung für dieses scheinbare Paradoxon liegt in der Tatsache, daß eine Drohne lediglich die Hälfte der üblichen Genzahl besitzt. Es hat keinen Sinn herumzurätseln, ob der „richtige“ Verwandtschaftsindex  $1/2$  oder eins ist. Dieser Index ist nur ein vom Menschen gemachtes Maß, und wenn er in besonderen Fällen zu Schwierigkeiten führt, so werden wir ihn wohl aufgeben und zu den Quellen zurückgehen müssen. Vom Standpunkt eines Gens A im Körper einer Königin aus gesehen, ist die Wahrscheinlichkeit, daß es auch in einem Sohn enthalten ist,  $1/2$ , geradeso wie bei einer Tochter. Eine Insektenkönigin ist daher – von ihrem Standpunkt aus betrachtet – genauso nah mit ihren Nachkommen bei-

derlei Geschlechts verwandt wie bei uns Menschen eine Mutter mit ihren Kindern.

Wirklich spannend wird es, wenn wir zum Verwandtschaftsgrad zwischen Schwestern kommen. Bei Hautflüglern haben leibliche Schwestern nicht nur denselben Vater: Die beiden Spermien, die sie gezeugt haben, waren darüber hinaus in jedem Gen identisch. Die Schwestern entsprechen daher, soweit es ihre väterlichen Gene betrifft, eineiigen Zwillingen. Wenn ein Weibchen ein Gen A besitzt, so muß es dieses entweder von seinem Vater oder von seiner Mutter bekommen haben. Wenn das Gen von seiner Mutter stammt, so besteht eine Chance von 50 Prozent, daß seine Schwester es ebenfalls besitzt. Hat es das Gen aber von seinem Vater bekommen, so ist die Chance, daß die Schwester es teilt, 100 Prozent. Daher ist der Verwandtschaftsgrad zwischen leiblichen Schwestern bei den Hautflüglern nicht  $1/2$ , wie bei normalen Tieren mit geschlechtlicher Fortpflanzung, sondern  $3/4$ .

Daraus folgt, daß bei den Hymenopteren ein Weibchen mit seinen leiblichen Schwestern näher verwandt ist als mit seinen Nachkommen beiderlei Geschlechts.<sup>2</sup> Wie Hamilton erkannte (obwohl er es nicht ganz genauso formulierte), könnte dieser Umstand sehr wohl ein Weibchen dazu prädisponieren, seine eigene Mutter als effiziente Schwestern produzierende Maschine zu „betreiben“. Ein Gen für die stellvertretende Herstellung von Schwestern repliziert sich schneller als ein Gen für die direkte Erzeugung von Nachkommen. Hieraus entwickelte sich die Unfruchtbarkeit der Arbeiterinnen. Es ist vermutlich kein Zufall, daß echte Tierstaaten mit Sterilität der Arbeiterinnen sich bei den Hymenopteren nicht weniger als elf Mal *unabhängig* voneinander entwickelt haben und im gesamten übrigen Tierreich nur ein einziges Mal, nämlich bei den Termiten.

Das Ganze hat jedoch einen Haken. Wenn die Arbeiterinnen ihre Mutter erfolgreich als Schwestern produzierende Maschine betreiben wollen, müssen sie auf irgendeine Weise deren natürliche Neigung, ihnen auch eine gleiche Zahl von kleinen Brüdern zu schen-

ken, eindämmen. Vom Standpunkt einer Arbeiterin aus gesehen, beträgt die Wahrscheinlichkeit, daß irgendeiner ihrer Brüder ein spezielles Gen mit ihr teilt, nur  $1/4$ . Wenn man daher der Königin erlauben würde, zu gleichen Teilen männliche und weibliche fortpflanzungsfähige Nachkommen zu erzeugen, so würde die „Farm“, soweit es die Arbeiterinnen betrifft, keinen Gewinn erbringen. Sie würden die Vermehrung ihrer kostbaren Gene nicht maximieren.

Trivers und Hare erkannten, daß die Arbeiterinnen versuchen müssen, das Geschlechterverhältnis zugunsten der Weibchen zu beeinflussen. Sie nahmen die Fisherschen Berechnungen über die optimale Geschlechterverteilung (auf die wir im vorigen Kapitel einen Blick geworfen haben) und überarbeiteten sie für den speziellen Fall der Hymenopteren. Es stellte sich heraus, daß das optimale Investitionsverhältnis für eine Mutter wie üblich 1:1 beträgt. Das optimale Verhältnis für eine Schwester beträgt 3:1 zugunsten der Schwestern beziehungsweise zum Nachteil der Brüder. Wenn ich ein Hautflüglerweibchen bin, so kann ich meine Gene am wirksamsten verbreiten, wenn ich darauf verzichte, mich selbst fortzupflanzen, und statt dessen meine Mutter veranlasse, mich mit fortpflanzungsfähigen Schwestern und Brüdern im Verhältnis 3:1 zu versorgen. Wenn ich aber eigene Nachkommen haben *muß*, so kann ich meinen Genen am meisten nützen, wenn ich Söhne und Töchter zu gleichen Teilen bekomme.

Wie wir gesehen haben, ist der Unterschied zwischen Königinnen und Arbeiterinnen nicht genetischer Natur. Soweit es seine Gene betrifft, könnte ein weiblicher Embryo sowohl dazu bestimmt sein, eine Arbeiterin zu werden, die sich ein Geschlechterverhältnis von 3:1, als auch eine Königin, die sich ein Verhältnis von 1:1 „wünscht“. Was bedeutet dieses Wünschen also? Es bedeutet, daß ein Gen, welches sich im Körper einer Königin befindet, sich am besten vermehren kann, wenn jener Körper zu gleichen Teilen in fortpflanzungsfähige Söhne und Töchter investiert. Wenn das gleiche Gen sich aber im Körper einer Arbeiterin befin-

det, so kann es sich am besten dadurch vermehren, daß es die Mutter jenes Körpers dazu bringt, mehr Töchter als Söhne zu haben. Es besteht hier kein wirklicher Widerspruch. Ein Gen muß die Machtmittel, die ihm zufällig zur Verfügung stehen, bestmöglich ausnutzen. Wenn es sich in der Lage sieht, die Entwicklung eines Körpers zu beeinflussen, der dazu bestimmt ist, eine Königin zu werden, so ist seine optimale Strategie zur erfolgreichen Nutzung dieser Kontrollmöglichkeit eine Sache. Wenn es in der Lage ist, darauf Einfluß auszuüben, auf welche Weise sich der Körper einer Arbeiterin entwickelt, so ist die optimale Strategie zur Ausnutzung dieser Macht eine andere Sache.

Dies bedeutet, daß es auf unserer „Farm“ einen Interessenkonflikt gibt. Die Königin „versucht“, gleichmäßig in männliche und weibliche Nachkommen zu investieren. Die Arbeiterinnen dagegen versuchen, das Verhältnis der Geschlechtstiere so zu verschieben, daß auf jedes Männchen drei Weibchen entfallen. Wenn wir recht haben mit unserer Vorstellung von den Arbeiterinnen als Farmern und der Königin als ihrer Zuchtstute, so werden die Arbeiterinnen vermutlich das von ihnen „gewünschte“ Verhältnis 3:1 durchsetzen können. Wenn nicht, wenn die Königin also wirklich ihrem Namen Ehre macht und die Arbeiterinnen ihre Sklaven und gehorsamen Wächterinnen der königlichen Kinderstube sind, dann sollten wir erwarten, daß das von der Königin „bevorzugte“ Verhältnis 1:1 sich durchsetzt. Wer gewinnt in diesem Spezialfall eines Krieges der Generationen? Diese Frage läßt sich praktisch klären, und genau das haben Trivers und Hare in einer Untersuchung getan, bei der sie eine beträchtliche Zahl von Ameisenarten benutzten.

Das Geschlechterverhältnis, um das es hier geht, ist das Verhältnis von männlichen zu weiblichen Geschlechtstieren. Das sind die großen geflügelten Individuen, die in periodischen Ausbrüchen aus den Ameisennestern herausströmen, um ihren Begattungsflug anzutreten, wonach die jungen Königinnen häufig neue Kolonien zu gründen versuchen. Diese geflügelten Tiere muß man zählen,

um einen Schätzwert für das Geschlechterverhältnis zu erhalten. Nun haben die männlichen und weiblichen fortpflanzungsfähigen Individuen bei vielen Arten eine sehr unterschiedliche Körpergröße. Das kompliziert die Dinge, da sich die Fisherschen Berechnungen der optimalen Geschlechterverteilung, wie wir im vorigen Kapitel gesehen haben, genau genommen nicht auf die *Anzahl* von Männchen und Weibchen, sondern auf die in Männchen und Weibchen angelegte Investitionsmenge beziehen. Trivers und Hare berücksichtigten dies, indem sie Männchen und Weibchen wogen. Sie griffen 20 Ameisenarten heraus und schätzten das Verhältnis der Investitionen in fortpflanzungsfähige Weibchen zu den Investitionen in Männchen. Das Ergebnis kam dem Quotienten von 3:1 überzeugend nahe, der nach der Theorie, daß die Arbeiterinnen ihren Willen durchzusetzen verstehen, zu erwarten war.<sup>3</sup>

Es sieht also so aus, als ob bei den untersuchten Ameisen der Interessenkonflikt von den Arbeiterinnen „gewonnen“ wird. Dies ist nicht allzu überraschend, da die Arbeiterinnenkörper als Wächter der Kinderstuben in der Praxis mehr Macht haben als Königinnenkörper. Gene, die die Welt durch Königinnenkörper zu manipulieren suchen, werden von Genen ausmanövriert, die die Welt durch Arbeiterinnenkörper manipulieren. Nun ist es interessant, sich nach besonderen Umständen umzusehen, unter denen man erwarten könnte, daß die Königinnen mehr praktische Macht als die Arbeiterinnen besitzen. Trivers und Hare erkannten, daß es genau so einen Umstand gibt, der als entscheidender Test für die Theorie dienen kann.

Dieser Umstand ergibt sich aus der Tatsache, daß einige Ameisenarten Sklaven halten. Die Arbeiterinnen einer solchen sklavenhaltenden Art leisten überhaupt keine gewöhnliche Arbeit, oder sie tun sie ziemlich schlecht. Gut sind sie dagegen in der Sklavenjagd. Richtige Kriege, in denen große Armeen sich gegenseitig bis aufs Messer bekämpfen, gibt es, soviel man weiß, nur beim Menschen und bei den staatenbildenden Insekten. Bei vielen Ameisenarten besitzt die spezialisierte Arbeiterkaste der Soldaten fürchterliche

für den Kampf spezialisierte Mundwerkzeuge, und sie widmet ihre Zeit ausschließlich dem Kampf gegen andere Ameisenarmeen. Sklavenjagden sind lediglich eine spezielle Art kriegerischer Betätigung. Die Sklavenhalter überfallen ein Nest einer anderen Ameisenart, versuchen die es verteidigenden Arbeiter oder Soldaten zu töten und tragen die noch nicht geschlüpfte Brut davon. Diese Jungen schlüpfen im Nest ihrer Entführer aus. Sie „merken“ nicht, daß sie Sklaven sind, und machen sich, ihren eingebauten Nervenprogrammen folgend, an die Arbeit. Sie erledigen alle Aufgaben, die sie normalerweise in ihrem eigenen Nest verrichten würden. Die Arbeiter oder Soldaten der Sklavenhalter gehen auf neue Sklavenexpeditionen, während die Sklaven zu Hause bleiben und die tagtäglich in einem Ameisenstaat anfallenden Arbeiten – Säubern, Auf-Futtersuche-Gehen und Brutpflege – erledigen.

Die Sklaven leben natürlich in seliger Unkenntnis der Tatsache, daß sie mit der Königin und der Brut, die sie hegen, nicht verwandt sind. Ohne es zu wissen, ziehen sie neue Aufgebote von Sklavenjägern groß. Zweifellos begünstigt die natürliche Auslese, die auf die Gene der Sklavenspezies wirkt, gegen die Sklaverei gerichtete Anpassungen. Doch sind diese offenbar nicht voll wirksam, denn die Sklaverei ist eine weit verbreitete Erscheinung.

Für unsere gegenwärtigen Betrachtungen interessant ist die folgende Konsequenz der Sklaverei: Die Königin einer sklavenhaltenden Art ist in der Lage, das Geschlechterverhältnis in die von ihr „bevorzugte“ Richtung zu verschieben. Der Grund ist, daß ihre eigenen leiblichen Kinder, die Sklavenhalter, nicht mehr die praktische Gewalt in der Kinderstube innehaben. Diese Macht haben jetzt die Sklaven. Die Sklaven „glauben“, daß sie ihre eigenen Geschwister versorgen, und sie tun vermutlich alles, was *in ihren eigenen Nestern geeignet wäre*, das von ihnen gewünschte Verhältnis von 3:1 zugunsten der Schwestern zu erzielen. Aber die Königin der sklavenhaltenden Art kann diesmal wirksame Gegenmaßnahmen ergreifen; es gibt auf Seiten der Sklaven keine Selektion.



tion, die dahingehend wirkt, diese Maßnahmen wirkungslos zu machen, da die Sklaven überhaupt nicht mit der Brut verwandt sind.

Nehmen wir zum Beispiel an, bei irgendeiner Ameisenart „versuchten“ die Königinnen, männliche Eier zu tarnen, indem sie sie wie weibliche Eier riechen ließen. Die natürliche Auslese wird normalerweise jede Tendenz der Arbeiterinnen fördern, die Tarnung zu „durchschauen“. Wir können uns einen evolutionären Krieg vorstellen, in dessen Verlauf die Königinnen ständig „den Code ändern“ und die Arbeiterinnen „den Code entschlüsseln“. Sieger in diesem Krieg wird derjenige sein, dem es gelingt, über die Körper der Geschlechtstiere einen größeren Teil seiner Gene an die nächste Generation weiterzugeben. Dies werden, wie wir gesehen haben, gewöhnlich die Arbeiterinnen sein. Wenn jedoch die Königin einer *sklavenhaltenden* Art den Code verändert, können die Arbeiterinnen der Sklavenart keinerlei Fähigkeit entwickeln, ihn zu entschlüsseln. Denn jedes Gen für „das Entschlüsseln des Codes“, das in einer versklavten Arbeiterin vorhanden sein mag, fehlt im Körper der reproduktiven Individuen und wird daher nicht vererbt. Alle fortpflanzungsfähigen Individuen gehören der sklavenhaltenden Art an und sind mit der Königin, nicht aber mit den Sklaven verwandt. Wenn die Gene der Sklaven überhaupt den Weg in irgendwelche Geschlechtstiere finden, dann in diejenigen, die in ihrem eigenen Nest heranwachsen, aus welchem sie geraubt wurden. Wenn überhaupt, so sind die Sklavenarbeiter damit beschäftigt, den falschen Code zu entschlüsseln! Daher können die Königinnen einer sklavenhaltenden Art ihren Code ungestraft ändern, wie es ihnen gefällt; es besteht keinerlei Gefahr, daß Gene für seine Entschlüsselung an die nächste Generation vererbt werden.

Das Fazit dieser komplizierten Argumentation ist, daß wir bei sklavenhaltenden Arten ein Verhältnis der Investitionen in fortpflanzungsfähige Weibchen zu den Investitionen in Männchen erwarten sollten, das näher bei 1:1 als bei 3:1 liegt. Dieses eine Mal

bekommt die Königin ihren Willen. Genau dies haben Trivers und Hare herausgefunden; allerdings untersuchten sie lediglich zwei sklavenhaltende Arten.

Ich muß betonen, daß ich das Ganze idealisiert dargestellt habe. Das wirkliche Leben ist nicht so sauber und ordentlich. Beispielsweise scheint die am besten bekannte Art der staatenbildenden Insekten, die Honigbiene, ganz und gar das „Falsche“ zu tun. Die Investition in Drohnen ist viel größer als die in Königinnen – etwas, das keinen Sinn zu ergeben scheint, weder vom Standpunkt der Arbeiterinnen noch vom Standpunkt der Mutter, das heißt der Königin, aus gesehen. Hamilton hat eine mögliche Lösung für dieses Rätsel geliefert. Er weist darauf hin, daß eine Bienenkönigin, wenn sie den Stock verläßt, ein großes Gefolge von Arbeiterinnen mitnimmt, die ihr bei der Gründung eines neuen Staates helfen. Diese Arbeiterinnen sind für den elterlichen Stock verloren, und die Kosten ihrer Erzeugung müssen zu den Reproduktionskosten hinzugezählt werden: Für jede Königin, die ausschwärmt, müssen viele *zusätzliche* Arbeiterinnen produziert werden. Die Investition in diese Arbeiterinnen muß als Teil der Investition in fortpflanzungsfähige Weibchen angesehen werden. Diese zusätzlichen Arbeiterinnen sollten bei der Berechnung der Geschlechterverteilung mit gegen die Männchen aufgewogen werden. So war dies am Ende doch keine ernsthafte Schwierigkeit für unsere Theorie.

Ein sehr viel schwererer Schlag für unsere elegante Theorie ist die Tatsache, daß sich bei einigen Arten die junge Königin auf ihrem Hochzeitsflug nicht mit einem, sondern mit mehreren Männchen paart. Das bedeutet, daß der durchschnittliche Verwandtschaftsgrad ihrer Töchter untereinander weniger als  $3/4$  beträgt und in extremen Fällen sogar bis auf  $1/4$  absinken kann. Es ist verlockend, wenn auch wahrscheinlich nicht sehr logisch, dies als einen klugen Schachzug der Königin gegen die Arbeiterinnen anzusehen! Man könnte übrigens meinen, daß dies die Arbeiterinnen auf den Gedanken bringen müßte, eine Königin auf ihrem Hochzeitsflug als „Anstandsdamen“ zu begleiten, um sie davon abzu-

halten, sich mehr als einmal zu paaren. Doch würde dies keineswegs den Genen der Arbeiterinnen selbst zugute kommen – lediglich den Genen der nächsten Arbeitergeneration. Unter den Arbeiterinnen als einer Klasse gibt es keinen Gewerkschaftsgeist. Das einzige, wofür jede einzelne von ihnen „sich interessiert“, sind ihre eigenen Gene. Eine Arbeiterin hätte vielleicht gerne die „Anstandsdame“ ihrer eigenen Mutter gespielt, doch dazu fehlte ihr die Gelegenheit, weil sie zu jener Zeit noch nicht gezeugt war. Eine junge Königin auf ihrem Hochzeitsflug ist die Schwester der gegenwärtigen Generation von Arbeiterinnen, nicht die Mutter. Diese sind daher auf *ihrer* Seite und nicht auf der Seite der nächsten Generation von Arbeiterinnen, die lediglich ihre Nichten sind. Jetzt dreht sich mir der Kopf, und es wird höchste Zeit, dieses Thema abzuschließen.

Ich habe für das, was die Arbeiterinnen der Hymenopteren mit ihren Müttern tun, das Bild des Kultivierens oder Bewirtschaftens einer Farm gebraucht. Die Farm ist eine Genfarm. Die Arbeiterinnen benutzen ihre Mutter als eine effizientere Produzentin von Kopien ihrer Gene, als sie selbst es wären. Die Gene verlassen die Fertigungsstraße in Verpackungen, die den Namen fortpflanzungsfähige Individuen tragen. Man kann aber noch in einem ganz anderen Sinne sagen, daß die sozialen Insekten Farmarbeit leisten, und darf dies nicht mit unserer obigen Analogie der Farmarbeit verwechseln. Staatenbildende Insekten haben – ebenso wie der Mensch sehr viel später – entdeckt, daß seßhafter Anbau von Nahrungsmitteln effektiver sein kann als Jagen und Sammeln.

Zum Beispiel kultivieren mehrere Ameisenarten in der Neuen Welt sowie – ganz unabhängig davon – afrikanische Termiten „Pilzgärten“. Am bekanntesten sind die sogenannten Blattschneiderameisen in Südamerika. Sie sind ungeheuer erfolgreich. Man hat einzelne Kolonien mit mehr als zwei Millionen Individuen gefunden. Ihre Nester bestehen aus enorm ausgedehnten unterirdischen Anlagen von Gängen und Höhlen, die drei oder mehr Meter in die Tiefe reichen und zu deren Herstellung nicht weniger als

vierzig Tonnen Boden an die Oberfläche transportiert werden mußten. Die unterirdischen Kammern beherbergen die Pilzgärten. Die Ameisen übertragen eine bestimmte Pilzart in spezielle Kompostbeete, zu deren Vorbereitung sie Blätter in kleine Stückchen zerkauen. Statt unmittelbar auf die Suche nach ihrer eigenen Nahrung zu gehen, suchen die Arbeiterinnen nach Blättern, um daraus Kompost zu machen. Der „Appetit“ einer Kolonie von Blattschneiderameisen auf Blätter ist gewaltig. Dies macht sie zu einem erheblichen Schädling für die Wirtschaft, aber die Blätter sind nicht ihre eigene Nahrung, sondern die ihrer Pilze. Schließlich ernten und verzehren die Ameisen die Pilze und füttern ihre Brut damit. Die Pilze sind beim Aufspalten des Blattmaterials leistungsfähiger, als es der Magen der Ameisen wäre, daher profitieren die Ameisen von dieser Einrichtung. Und obwohl die Pilze geerntet werden, ist es möglich, daß sie ebenfalls davon profitieren: Die Ameisen verbreiten die Pilze nämlich wirkungsvoller, als diese mit ihrem Mechanismus der Sporenausstreuung selbst dazu in der Lage sind. Außerdem „jäten“ die Ameisen die Pilzgärten, das heißt, sie halten sie von anderen Pilzarten frei. Da dadurch die Konkurrenz beseitigt wird, könnte dies den von den Ameisen gezogenen Pilzen nützen. Man könnte sagen, daß eine Art wechselseitiger Altruismus zwischen Ameisen und Pilzen besteht. Es ist bemerkenswert, daß sich bei Termiten, die nicht im geringsten mit ihnen verwandt sind, ein sehr ähnliches System des „Pilzanbaus“ entwickelt hat.

Ameisen kultivieren nicht nur Pflanzen, sie haben auch ihre eigenen Haustiere. Blattläuse sind hochspezialisierte Pflanzensauger. Ihre Leistungsfähigkeit beim Heraussaugen des Saftes aus den Leitungsbahnen der Pflanzen ist recht groß. Wenn sie anschließend den Saft verdauen, scheiden sie eine Flüssigkeit aus, der lediglich ein Teil ihres Nährwertes entzogen worden ist. An ihrem Hinterende sondern sie ständig Tröpfchen von zuckerreichem „Honigtau“ ab; manche scheiden pro Stunde mehr davon aus, als sie selbst wiegen. Der Honigtau regnet normalerweise auf den Bo-

den herunter – es ist sehr gut möglich, daß es sich bei der als „Manna“ bezeichneten göttlichen Speise des Alten Testaments um Honigtau gehandelt hat. Aber es gibt mehrere Ameisenarten, die ihn auffangen, sobald er die Blattlaus verläßt. Die Ameisen „melken“ die Blattläuse, indem sie mit ihren Fühlern und Beinen über deren Hinterleib streichen. Die Blattläuse reagieren darauf; in einigen Fällen halten sie offensichtlich ihre Tröpfchen so lange zurück, bis eine Ameise sie berührt, oder sie halten sogar ein Tröpfchen fest, wenn eine Ameise noch nicht bereit ist, es entgegenzunehmen. Es ist darauf hingewiesen worden, daß einige Blattläuse, um die Ameisen besser anzulocken, einen Hinterleib entwickelt haben, der wie das Gesicht einer Ameise aussieht und sich auch so anfühlt. Was die Blattläuse aus der Beziehung zu gewinnen haben, ist anscheinend Schutz vor ihren natürlichen Feinden. Wie unser Milchvieh führen sie ein geschütztes Leben, und Blattlausarten, die häufig von Ameisen kultiviert werden, haben ihre üblichen Verteidigungsmechanismen eingebüßt. In einigen Fällen pflegen die Ameisen die Blattlauseier in ihren eigenen unterirdischen Nestern, füttern die jungen Blattläuse und tragen sie schließlich, wenn sie erwachsen sind, vorsichtig auf die geschützten Weideflächen hinaus.

Eine Beziehung zum gegenseitigen Nutzen zwischen Angehörigen verschiedener Arten wird als Mutualismus oder Symbiose bezeichnet. Angehörige verschiedener Arten haben einander häufig viel zu bieten, da sie unterschiedliche „Fertigkeiten“ in die Partnerschaft einbringen können. Eine derartige grundlegende Asymmetrie kann zu evolutionär stabilen Strategien gegenseitiger Zusammenarbeit führen. Blattläuse haben die richtige Art von Mundwerkzeugen, um Pflanzensaft zu saugen, aber zum Saugen geeignete Mundwerkzeuge sind nicht gut für die Selbstverteidigung. Ameisen wiederum sind nicht besonders gut darin, Saft aus Pflanzen herauszusaugen, aber sie verstehen sich aufs Kämpfen.

Ameisengene für das Halten und Schützen von Blattläusen sind in Ameisengenpools begünstigt worden. Umgekehrt sind in Blatt-

lausgenpools Gene für die Zusammenarbeit mit Ameisen gefördert worden.

Symbiotische Beziehungen zum gegenseitigen Nutzen sind unter Tieren und Pflanzen weit verbreitet. Eine Flechte scheint, oberflächlich betrachtet, eine einzelne Pflanze wie jede andere zu sein. In Wirklichkeit ist sie jedoch eine enge symbiotische Verbindung zwischen einem Pilz und einer Alge. Keiner der Partner könnte ohne den anderen leben. Wäre ihre Verbindung noch ein kleines bißchen enger, so wären wir nicht mehr in der Lage festzustellen, daß eine Flechte überhaupt ein Doppelorganismus ist. Vielleicht gibt es dann noch andere aus zwei oder mehr Partnern zusammengesetzte Organismen, die wir nicht als solche erkennen? Sind eventuell sogar wir selbst ein zusammengesetzter Organismus?

In jeder einzelnen unserer Zellen gibt es zahlreiche winzige Körper, die Mitochondrien heißen. Die Mitochondrien sind chemische Fabriken; sie liefern uns den größten Teil der Energie, die wir verbrauchen. Wenn wir unsere Mitochondrien verlören, wären wir innerhalb von Sekunden tot. Vor kurzem wurde glaubhaft die Ansicht vertreten, daß die Mitochondrien ihrem Ursprung nach symbiotische Bakterien sind, die sich bereits in einem sehr frühen Stadium der Evolution mit unserem Zelltyp zusammengetan haben. Ähnliche Vermutungen sind in bezug auf andere kleine Körper im Innern unserer Zellen geäußert worden. Dies ist einer jener revolutionären Gedanken, bei denen man Zeit braucht, um sich an sie zu gewöhnen; aber es ist ein Gedanke, für den die Zeit reif ist. Ich vermute, wir werden schließlich auch noch die radikalere Idee akzeptieren, daß jedes einzelne unserer Gene eine symbiotische Einheit ist. Wir sind gigantische Kolonien symbiotischer Gene. Man kann nicht eigentlich von „Beweisen“ für diese Vorstellung sprechen, aber sie ist – wie ich in den vorangehenden Kapiteln stellenweise anzudeuten versucht habe – tatsächlich unseren Vorstellungen von der Wirkungsweise der Gene bei Arten mit sexueller Fortpflanzung inhärent. Die andere Seite der Medaille ist, daß Viren Gene sein können, die von „Kolonien“, wie wir selbst eine

sind, losgebrochen sind. Viren bestehen aus reiner DNA (oder einem verwandten sich selbst replizierenden Molekül), die von einer Proteinhülle umgeben ist. Sie sind alle Parasiten. Es liegt nahe, daß sie sich aus „rebellierenden“ Genen entwickelt haben, die dem Körper entschlüpft sind und nun statt mit den gebräuchlichen Vehikeln – den Spermien und Eiern – unmittelbar durch die Luft von Körper zu Körper reisen. Wenn dies zutrifft, könnten wir uns ebensovot als eine Kolonie von Viren ansehen! Einige von ihnen arbeiten in Symbiose zusammen und bewegen sich in Samen- und Eizellen von Körper zu Körper fort. Das sind die konventionellen „Gene“. Andere leben als Parasiten und reisen mit jedem verfügbaren Verkehrsmittel. Wenn die parasitäre DNA sich in Eiern und Spermien fortbewegt, dann bildet sie vielleicht den in Kapitel 3 erwähnten „paradoxen“ DNA-Überschuß. Bewegt sie sich durch die Luft oder auf anderen direkten Wegen fort, so heißt sie „Virus“ im üblichen Sinne.

Doch dies sind Spekulationen für die Zukunft. Im Augenblick beschäftigen wir uns mit der Symbiose auf der höheren Ebene der Beziehungen zwischen vielzelligen Organismen und nicht im Innern dieser Organismen. Das Wort Symbiose wird gewöhnlich für Verbindungen zwischen Angehörigen verschiedener Arten gebraucht. Doch nachdem wir in diesem Buch die Vorstellung von der Evolution „zum Wohle der Art“ vermieden haben, scheint es keinen logischen Grund zu geben, warum wir Verbindungen zwischen Angehörigen verschiedener Arten und zwischen Angehörigen derselben Art als getrennte Erscheinungen betrachten sollten. Im allgemeinen werden sich Verbindungen zum wechselseitigen Nutzen dann entwickeln, wenn jeder Partner mehr gewinnen kann, als er investiert. Dies gilt unabhängig davon, ob wir von Angehörigen desselben Hyänenrudels oder von ganz verschiedenen Geschöpfen wie Ameisen und Blattläusen oder Bienen und Blumen sprechen. In der Praxis ist es möglicherweise schwierig, zwischen Fällen von echtem – in beiden Richtungen wirksamem – wechsel-

seitigem Nutzen und Fällen einseitiger Ausbeutung zu unterscheiden.

Die Evolution symbiotischer Verbindungen ist theoretisch leicht vorstellbar, wenn die Vorteile gleichzeitig gegeben und entgegengenommen werden, wie im Falle der Partner, die eine Flechte bilden. Probleme entstehen jedoch da, wo zwischen dem Leisten eines Gefallens und seiner Erwidierung ein zeitlicher Abstand liegt. Schließlich könnte derjenige, dem zuerst ein Gefallen getan wird, in Versuchung geraten, zu betrügen und die Gegenleistung zu verweigern, wenn er an der Reihe ist. Die Lösung dieses Problems ist interessant und verdient es, ausführlich erörtert zu werden. Ich kann dies am besten mit Hilfe eines hypothetischen Beispiels tun.

Nehmen wir an, eine Vogelart wird von einer besonders unangenehmen Zeckensorte befallen, die eine gefährliche Krankheit überträgt. Es ist sehr wichtig, daß diese Zecken so bald wie möglich entfernt werden. Gewöhnlich kann ein Vogel sich diese Parasiten beim Gefiederputzen selbst herausziehen. Es gibt jedoch eine Stelle – oben auf dem Kopf –, die er mit seinem Schnabel nicht erreichen kann. Die Lösung des Problems fällt jedem Menschen sofort ein. Ein Individuum mag nicht in der Lage sein, selbst an seinen Kopf heranzureichen, aber nichts ist leichter, als daß ein Freund das für es tut. Später, wenn der Freund selbst von Parasiten geplagt wird, kann die gute Tat vergolten werden. Gegenseitige Hautpflege ist in der Tat bei Vögeln wie auch Säugetieren sehr verbreitet.

Dies ergibt intuitiv sofort einen Sinn. Jedes zu vorausschauendem Denken fähige Geschöpf kann sich vorstellen, daß es vernünftig ist, Vereinbarungen zum gegenseitigen Rückenkratzen einzugehen. Aber wir haben gelernt, vorsichtig zu sein mit dem, was intuitiv vernünftig erscheint. Das Gen besitzt keine Voraussicht. Kann die Theorie des egoistischen Gens eine Erklärung liefern für gegenseitiges Rückenkratzen oder „Altruismus auf Gegenseitigkeit“ in Fällen, in denen zwischen der guten Tat und deren Vergeltung eine Verzögerung eintritt? Williams erörterte das



Problem kurz in seinem 1966 erschienenen Buch, auf das ich bereits hingewiesen habe. Er kam – wie schon Darwin – zu dem Schluß, daß wechselseitiger Altruismus sich bei Arten entwickeln kann, die in der Lage sind, einander individuell zu erkennen. Trivers beschäftigte sich in seinem 1971 veröffentlichten Buch weiter mit der Frage. Als er an dem Buch arbeitete, war Maynard Smiths Begriff der evolutionär stabilen Strategie noch nicht geprägt. Hätte es ihn schon gegeben, so hätte Trivers meiner Meinung nach Gebrauch davon gemacht, denn dieser Begriff bietet eine natürliche Möglichkeit, seine Gedanken auszudrücken. Trivers' Hinweis auf das „Gefangenendilemma“ – ein beliebtes Rätsel in der Spieltheorie – zeigt, daß er bereits in denselben Bahnen dachte.

Nehmen wir an, B hat einen Parasiten oben auf dem Kopf. A entfernt diesen Parasiten. Später kommt der Zeitpunkt, an dem A einen Parasiten auf dem Kopf hat. Natürlich sucht er B auf, damit dieser ihm seine gute Tat vergelten kann. B aber rümpft lediglich die Nase und stolziert davon. B ist ein Betrüger, ein Individuum, das zwar den Vorteil annimmt, den die Selbstlosigkeit anderer Individuen ihm bringt, das aber eine gute Tat nicht oder nur unbefriedigend vergilt. Betrüger schneiden besser ab als unkritische Altruisten, denn sie bekommen die Vorteile, ohne den Preis zu zahlen. Zwar erscheint der Preis – einem anderen Individuum den Kopf zu säubern – gering im Vergleich zu dem Nutzen, einen gefährlichen Parasiten entfernt zu bekommen, aber er ist dennoch nicht zu vernachlässigen. Er bedeutet die Verausgabung einer gewissen Menge wertvoller Energie und Zeit.

Lassen wir die Population aus Individuen bestehen, die sich jeweils eine von zwei Strategien zu eigen machen. Wie bei Maynard Smiths Analysen sprechen wir auch hier nicht von bewußten Strategien, sondern von unbewußten, gesteuerten Verhaltensprogrammen. Nennen wir die beiden Strategien „Betrüger“ und „Betrogener“. Die Betroffenen säubern unterschiedslos jeden, der es nötig hat. Die Betrüger nehmen von den Betroffenen Uneigennutz

an, säubern aber selbst niemals jemand anderen, nicht einmal jemanden, der zuvor sie gesäubert hat. Wie im Beispiel der Falken und Tauben teilen wir willkürlich Prämienpunkte zu. Dabei kommt es nicht auf die genauen Werte an, solange der Nutzen des Gesäubertwerdens die Kosten des Säuberns überwiegt. Treten viele Parasiten auf, so kann jeder einzelne Betrogene in einer Population von Betrogenen damit rechnen, daß er ungefähr ebenso oft gesäubert wird, wie er selbst säubert. Die Durchschnittsprämie für einen Betrogenen unter Betrogenen ist daher positiv. Sie schneiden in der Tat alle sehr gut ab, und das Wort Betrogener scheint unangebracht. Aber nehmen wir jetzt an, es trete ein Betrüger in der Population auf. Da er der einzige Betrüger ist, kann er damit rechnen, daß er von allen anderen gesäubert wird; er selbst zahlt aber nichts zurück. Seine durchschnittliche Prämie liegt höher als der Durchschnitt für einen Betrogenen. Daher werden sich Betrügergene in der Population auszubreiten beginnen. Betrogenene werden bald ausgerottet sein. Das liegt daran, daß die Betrüger immer besser abschneiden als die Betrogenen, unabhängig von ihrem Anteil an der Gesamtpopulation. Betrachten wir beispielsweise den Fall, daß die Population zu je 50 Prozent aus Betrogenen und Betrügern besteht. Die durchschnittliche Prämie wird sowohl für Betrogenen als auch für Betrüger geringer sein als für ein Individuum in einer Population aus 100 Prozent Betrogenen. Aber die Betrüger werden immer noch besser abschneiden als die Betrogenen, da sie alle Vorteile – welche auch immer – erhalten und nichts vergelten. Wenn der Anteil der Betrüger 90 Prozent erreicht, wird die durchschnittliche Prämie für alle Individuen sehr niedrig: Viele aus beiden Kategorien mögen inzwischen an der von den Zecken übertragenen Infektion erkrankt sein und im Sterben liegen. Aber immer noch schneiden die Betrüger besser ab als die Betrogenen. Selbst wenn die Population schließlich auszusterben droht, werden die Betrogenen zu keinem Zeitpunkt besser abschneiden als die Betrüger. Solange wir also nur diese beiden Strategien in Betracht ziehen, kann nichts die Ausrottung der Betroge-

nen und sehr wahrscheinlich sogar den Untergang der gesamten Population aufhalten.

Nehmen wir jetzt aber an, es gäbe noch eine dritte Strategie, die wir den „Nachtragenden“ nennen. Nachtragende säubern Fremde und Individuen, von denen sie zuvor gesäubert worden sind. Wenn jedoch ein Individuum sie betrügt, so vergessen sie den Vorfall nicht und ärgern sich: In Zukunft weigern sie sich, dieses Individuum zu säubern. In einer Population aus Nachtragenden und Betrogenen kann man unmöglich feststellen, wer was ist. Beide Typen verhalten sich jedem gegenüber altruistisch, und beide verdienen die gleiche hohe Durchschnittsprämie. In einer weitgehend aus Betrügern bestehenden Population wäre ein einziger Nachtragender nicht sehr erfolgreich. Er würde sehr viel Energie darauf verwenden, die Mehrzahl der Individuen, die er trifft, zu säubern – denn es würde eine Weile dauern, bis er über sie alle verärgert ist. Andererseits würde niemand ihm als Gegenleistung die Parasiten entfernen. Wenn die Nachtragenden im Verhältnis zu den Betrügern selten sind, wird das Gen für Nachtragen aussterben. Ist es den Nachtragenden aber erst einmal gelungen, ihre Zahl bis auf einen kritischen Anteil an der Population zu vergrößern, dann wird ihre Chance, auf ihresgleichen zu treffen, so groß, daß die mit der Hauptpflege von Betrügern vergeudete Anstrengung ausgeglichen wird. Ist dieser kritische Prozentsatz erreicht, so beginnen sie durchschnittlich höhere Prämien zu kassieren als die Betrüger, und diese werden sich mit zunehmender Geschwindigkeit dem Aussterben nähern. Kurz bevor die Betrüger verschwunden sind, wird ihr Rückgang langsamer, und als eine Minderheit können sie ziemlich lange überleben. Das liegt daran, daß für jeden einzelnen seltenen Betrüger die Wahrscheinlichkeit, zweimal auf denselben Nachtragenden zu treffen, nur klein ist: Daher wird in der Population der Anteil der Individuen, die gegen einen bestimmten Betrüger einen Groll hegen, klein sein.

Ich habe das Schicksal dieser Strategien so dargestellt, als ob intuitiv kein Zweifel daran bestehen könne, was geschehen würde.

In Wirklichkeit ist dies keineswegs derart offensichtlich, und ich habe die Abläufe sicherheitshalber im Computer simuliert, um zu überprüfen, ob die Intuition richtig war. Es stellt sich heraus, daß Nachtragender in der Tat eine evolutionär stabile Strategie gegenüber Betrügern und Betrogenen ist in dem Sinne, daß in eine weitgehend aus Nachtragenden bestehende Population weder Betrüger noch Betrogene eindringen werden. Doch Betrüger ist ebenfalls eine ESS, weil es keinem Nachtragenden und auch keinem Betrogenen gelingen wird, in eine überwiegend aus Betrügern bestehende Population einzuwandern. Eine Population könnte jede dieser beiden evolutionär stabilen Strategien dauerhaft verfolgen; langfristig gesehen könnte sie sogar zwischen ihnen wechseln. Je nach den genauen Prämienwerten – die der Simulation zugrunde gelegten Annahmen waren natürlich völlig willkürlich – wird jeweils einer der beiden stabilen Zustände eine größere „Attraktionszone“ besitzen und mit größerer Wahrscheinlichkeit eintreten. Man beachte übrigens, daß eine Population von Betrügern zwar möglicherweise mit größerer Wahrscheinlichkeit ausstirbt als eine Population von Nachtragenden, daß dies aber keineswegs ihren Status als ESS beeinträchtigt. Wenn eine Population bei einer ESS anlangt, die sie dem Untergang weihet, dann geht sie eben unter, da ist nichts zu machen.<sup>4</sup>

Es ist recht amüsant, eine Computersimulation zu verfolgen, die von einer starken Mehrheit von Betrogenen, einer gerade oberhalb der kritischen Grenze liegenden Minderheit von Nachtragenden und einer ungefähr gleich großen Minderheit von Betrügern ausgeht. Zunächst kommt es zu einem dramatischen Einbruch in der Population der Betrogenen, und zwar als Folge der rücksichtslosen Ausbeutung durch die Betrüger. Die Betrüger erfreuen sich eines stürmischen Bevölkerungswachstums und erreichen ihren Höhepunkt gerade in dem Moment, in dem der letzte Betrogene stirbt. Aber die Betrüger haben noch mit den Nachtragenden zu rechnen. Während des steilen Niedergangs der Betrogenen hat die Zahl der Nachtragenden unter dem Angriff der sich prächtig entwickelnden

Betrüger langsam abgenommen, aber sie sind gerade noch in der Lage, ihre Stellung zu behaupten. Nachdem der letzte Betrogene dahingegangen ist und die Betrüger mit ihrer egoistischen Ausbeutung nicht mehr so leicht ungestraft davonkommen, beginnen die Nachtragenden langsam auf Kosten der Betrüger zuzunehmen. Ihr Bevölkerungsanstieg gewinnt beständig an Schwung. Er wird immer steiler; die Betrügerbevölkerung stürzt fast bis zur Ausrottung ab und fängt sich dann, weil sie die Vorzüge der Seltenheit genießt, die vor allem darin bestehen, daß der einzelne Betrüger vom Zorn der Nachtragenden relativ frei ist. Langsam und unerbittlich jedoch gehen die Betrüger dem Untergang entgegen, und die Nachtragenden bleiben als alleinige Sieger zurück. Paradoxerweise bedeutet die Anwesenheit der Betrogenen tatsächlich zu Beginn der Entwicklung eine Gefahr für die Nachtragenden, da sie für den vorübergehenden Aufschwung der Betrüger verantwortlich sind.

Nebenbei gesagt ist mein hypothetisches Beispiel von den Gefahren des Nichtgesäubertwerdens recht glaubhaft. Isoliert gehaltene Mäuse neigen dazu, unangenehme Entzündungen an den Stellen des Kopfes zu entwickeln, die sie nicht erreichen können. Bei einer Untersuchung zeigte sich, daß Mäuse, die in Gruppen gehalten wurden, nicht auf diese Weise litten, da sie sich gegenseitig die Köpfe leckten. Es wäre interessant, die Theorie des Altruismus auf Gegenseitigkeit experimentell zu testen, und es sieht so aus, als seien Mäuse die geeigneten Objekte dafür.

Trivers behandelt die bemerkenswerte Symbiose der Putzerfische. Von etwa 50 Arten, zu denen kleine Fische und Garnelen gehören, weiß man, daß sie sich von Parasiten ernähren, die sie vom Körper größerer Fische anderer Arten ablesen. Die großen Fische profitieren offensichtlich von der Säuberungsaktion, und die „Putzer“ bekommen eine gute Mahlzeit. Die Beziehung ist symbiotischer Natur. In vielen Fällen öffnen die großen Fische ihr Maul und lassen die Putzer geradewegs hineinschwimmen, wo sie ihnen in den Zähnen herumstochern, um dann durch die Kiemen wieder hinauszuschwimmen, die sie ebenfalls saubermachen. Man könnte

erwarten, daß ein großer Fisch so listig ist, daß er abwartet, bis er gründlich gesäubert worden ist, und dann den Putzer verschlingt. Doch statt dessen läßt er gewöhnlich den Putzer ungeschoren davonschwimmen. Das ist ein Meisterstück augenscheinlicher Selbstlosigkeit, denn in vielen Fällen ist der Putzer genauso groß wie die übliche Beute des Fisches.

Putzerfische haben besondere Streifenmuster und führen spezielle Tänze auf, die sie als Putzer erkenntlich machen. Die großen Fische sehen gewöhnlich davon ab, kleine Fische zu verzehren, die die richtige Art von Streifen besitzen und sich ihnen mit der richtigen Art von Tanz nähern. Vielmehr verharren sie in einem traneeähnlichen Zustand und gestatten dem Putzer freien Zugang zu ihrem Äußeren und Inneren. Wie die egoistischen Gene nun einmal sind, ist es nicht weiter verwunderlich, daß rücksichtslose, ausbeuterische Betrüger sich dies zunutze gemacht haben. Es gibt kleine Fischarten, die ganz genauso aussehen wie Putzer und dieselbe Art von Tanz vollführen, um sich gefahrlos einem großen Fisch nähern zu können. Wenn dieser aber in seine erwartungsvolle Trance verfallen ist, beißt der Betrüger, statt einen Parasiten zu entfernen, ein Stück aus der Flosse des großen Fisches heraus und tritt einen hastigen Rückzug an. Ungeachtet der Betrüger ist die Beziehung zwischen Fischputzern und ihren Klienten jedoch meistens freundschaftlich und beständig. Der Beruf der Putzer spielt im täglichen Leben der Korallenriffgemeinschaft eine wichtige Rolle. Jeder Putzer hat sein eigenes Territorium, und man hat große Fische beobachtet, die wie Kunden vor einem Friseurladen Schlange standen, um bedient zu werden. Wahrscheinlich ist es diese Ortstreue, die in diesem Fall die Evolution von verzögertem Altruismus auf Gegenseitigkeit möglich macht. Der Nutzen, den ein großer Fisch davon hat, daß er wiederholt zu demselben „Friseurladen“ zurückkommen kann, statt immer wieder nach einem neuen suchen zu müssen, muß die Kosten aufwiegen, die der Verzicht auf das Verspeisen des Putzers bedeutet. Da Putzerfische klein sind, ist das nicht schwer einzusehen. Die Existenz betrüge-

rischer Nachahmer der Putzerfische bringt wahrscheinlich indirekt die aufrichtigen Putzer in Gefahr, da sie einen geringfügigen Druck auf große Fische ausübt, gestreifte, einen Tanz aufführende Fischchen zu verzehren. Ortstreue seitens der echten Putzer ermöglicht es den Kunden, sie zu finden und Betrüger zu meiden.

Beim Menschen sind langes Erinnerungsvermögen und die Fähigkeit, Individuen zu erkennen, gut entwickelt. Dies berechtigt uns zu der Vermutung, daß der gegenseitige Altruismus bei der Entwicklung des Menschen eine bedeutende Rolle gespielt hat. Trivers hält es sogar für möglich, daß viele der für unsere Art charakteristischen Empfindungen – Neid, Schuldgefühle, Dankbarkeit, Sympathie und so weiter – von der natürlichen Auslese geformt worden sind, damit der Mensch besser betrügen, Betrügereien entdecken sowie vermeiden kann, für einen Betrüger gehalten zu werden. Von besonderem Interesse sind die „raffinierten Betrüger“, bei denen es so aussieht, als revanchierten sie sich, die aber durchweg etwas weniger zurückzahlen, als sie erhalten. Es ist sogar möglich, daß sich das vergrößerte Gehirn des Menschen und seine Veranlagung für mathematisches Denken als ein Mechanismus immer ausgefalleneren Betrügens und immer scharfsinnigeren Erkennens von Betrug bei anderen herausgebildet hat. Geld ist ein formales Symbol für den verzögerten gegenseitigen Altruismus.

Den faszinierenden Spekulationen, welche der Gedanke des wechselseitigen Altruismus heraufbeschwört, wenn wir ihn auf unsere eigene Spezies anwenden, sind keine Grenzen gesetzt. Doch so verlockend es auch ist, bei solchen Gedankenspielerien bin ich nicht besser als jeder andere auch, und ich überlasse es dem Leser, sich selbst damit zu amüsieren.

## 11. Meme, die neuen Replikatoren

Bisher habe ich nicht viel über den Menschen im besonderen gesagt, obwohl ich ihn andererseits auch nicht bewußt ausgeschlossen habe. Wenn ich den Ausdruck „Überlebensmaschine“ benutzt habe, so zum Teil deshalb, weil das Wort „Tier“ die Pflanzen und in den Augen einiger auch den Menschen ausgeklammert hätte. Die Argumente, die ich vorgebracht habe, müßten auf den ersten Blick gesehen auf jedes durch Evolution entstandene Wesen zu treffen. Wenn eine Art ausgenommen werden soll, so muß es dafür gute Gründe geben. Gibt es gute Gründe für die Vermutung, daß unsere eigene Spezies einzigartig ist? Ich glaube, die Antwort lautet ja.

Ein Großteil dessen, was am Menschen ungewöhnlich ist, läßt sich in einem einzigen Wort zusammenfassen: „Kultur“. Ich verwende das Wort nicht in seinem snobistischen Sinne, sondern so, wie ein Wissenschaftler es benutzt. Die kulturelle Überlieferung ist der genetischen Vererbung insofern ähnlich, als sie zwar im wesentlichen konservativ ist, aber dennoch eine Form von Evolution hervorrufen kann. Der englische Dichter Geoffrey Chaucer könnte mit einem Engländer von heute keine Unterhaltung führen, obwohl die beiden durch eine ununterbrochene Kette von etwa 20 Generationen miteinander verbunden sind, von denen jede sich mit ihren unmittelbaren Nachbarn in der Generationenfolge wie Vater und Sohn unterhalten konnte. In der Sprache scheint es eine nichtgenetische „Evolution“ zu geben, und diese verläuft um ein Vielfaches schneller als die genetische Evolution.

Kulturelle Vererbung gibt es nicht nur beim Menschen. Das beste nicht auf Menschen bezogene Beispiel, das ich kenne, hat



kürzlich P. F. Jenkins beschrieben. Es ist der Gesang eines Vogels, des Neuseeland-Lappenstares, der auf den Inseln vor der neuseeländischen Küste lebt. Auf der Insel, auf der Jenkins arbeitete, gab es im ganzen ein Repertoire von etwa neun verschiedenen Melodien. Jedes Männchen beherrschte nur eine oder ein paar dieser Melodien. Die Männchen ließen sich in Dialektgruppen einteilen. Zum Beispiel sang eine Gruppe von acht Männchen mit benachbarten Revieren ein spezielles Lied, das Jenkins die CC-Melodie nannte. Andere Dialektgruppen sangen davon abweichende Melodien. Zuweilen hatten die Angehörigen einer Dialektgruppe mehr als einen charakteristischen Gesang gemeinsam. Durch Vergleichen der Melodien von Vätern und Söhnen zeigte Jenkins, daß die Gesangsmuster nicht genetisch ererbt waren. Wahrscheinlich übernahm jedes junge Männchen durch Nachahmung Gesänge von seinen Reviernachbarn, auf eine ähnliche Weise, wie dies auch bei der menschlichen Sprache geschieht. Fast während der gesamten Zeit, die Jenkins dort verbrachte, gab es auf der Insel eine feststehende Zahl von Melodien, eine Art „Melodiepool“, aus dem jedes junge Männchen sein eigenes kleines Repertoire schöpfte. Hin und wieder hatte Jenkins das Glück, die „Erfindung“ eines neuen Gesangs mitzuerleben, der durch einen Fehler bei der Nachahmung einer alten Melodie entstand. Er schreibt: „Wie gezeigt wurde, entstehen neue Gesangsformen auf verschiedene Weise durch Verändern der Tonhöhe, Wiederholung eines Tones, Auslassung von Tönen und Verknüpfung von Teilen anderer bestehender Lieder ... Das Auftreten einer neuen Form war ein plötzliches Ereignis, und das Produkt blieb für eine Reihe von Jahren ziemlich unverändert. Außerdem wurde in einer Reihe von Fällen die Variante in ihrer neuen Gestalt an junge Sänger weitergegeben, so daß sich eine erkennbar kohärente Gruppe von Individuen mit ähnlichem Gesang entwickelte.“ Jenkins bezeichnet die Entstehung neuer Melodien als „kulturelle Mutation“.

Der Gesang der Neuseeland-Lappenstare entwickelt sich in der Tat auf nichtgenetische Weise. Es gibt noch andere Beispiele kul-

tureller Evolution bei Vögeln und Affen, doch sie sind lediglich interessante Kuriositäten. Unsere eigene Art ist es, die wirklich zeigt, was die kulturelle Evolution zu leisten vermag. Die Sprache ist nur ein Beispiel unter vielen. Kleidermode und Ernährungsgewohnheiten, Zeremonien und Brauchtum, Kunst und Architektur, Ingenieurwesen und Technologie – sie alle entwickeln sich im Verlauf der geschichtlichen Zeit auf eine Art und Weise, die wie gewaltig beschleunigte genetische Evolution aussieht, in Wirklichkeit jedoch nichts mit genetischer Evolution zu tun hat. Doch wie bei der genetischen Evolution kann Veränderung auch hier Fortschritt bedeuten. In gewissem Sinne ist die moderne Wissenschaft der des Altertums überlegen. Unser Verständnis des Universums verändert sich im Laufe der Jahrhunderte nicht nur, es verbessert sich. Zugegeben, die gegenwärtige stürmische Entwicklung reicht nicht weiter als bis zur Renaissance zurück; davor lag eine düstere Periode der Stagnation, in der die europäische wissenschaftliche Kultur auf dem von den Griechen erreichten Niveau eingefroren war. Aber auch die genetische Evolution kann, wie wir in Kapitel 5 gesehen haben, die Gestalt einer Reihe plötzlicher Sprünge von einem stabilen Niveau zu einem anderen annehmen.

Die Ähnlichkeit zwischen kultureller und genetischer Evolution ist häufig hervorgehoben worden, gelegentlich im Rahmen gänzlich unnötiger mystischer Gedankenverbindungen. Die Ähnlichkeit zwischen wissenschaftlichem Fortschritt und genetischer Evolution durch natürliche Auslese hat insbesondere Sir Karl Popper erläutert. Ich möchte sogar noch weitergehen, und zwar in Richtungen, die auch von anderen erforscht werden, beispielsweise von dem Genetiker L. L. Cavalli-Sforza, dem Anthropologen F. T. Cloak und dem Ethologen J. M. Cullen.

Als enthusiastischen Anhänger der Darwinschen Lehre befriedigen mich die Erklärungen nicht, die meine begeisterten Mit-Darwinisten für das Verhalten der Menschen vorgebracht haben. Sie haben in verschiedenen Attributen der menschlichen Zivilisa-

tion „biologische Vorteile“ ausfindig zu machen versucht. Beispielsweise verstehen sie die Stammesreligionen als einen Mechanismus zur Festigung der Gruppenidentität – nützlich für eine im Rudel jagende Spezies, bei der jedes Individuum beim Erlegen großer und schneller Beutetiere auf die Zusammenarbeit mit anderen angewiesen ist. Häufig gehen solche Theorien aus einer Vorstellung der Evolution hervor, die stillschweigend auf der Gruppenselektion beruht, aber sie lassen sich auch im Sinne der orthodoxen Genselektion umformulieren. Es ist gut möglich, daß der Mensch während eines Großteiles der letzten Jahrmillionen in kleinen Verwandtschaftsgruppen gelebt hat. Es mag sein, daß die Einwirkung der VerwandtschaftsSelektion sowie der Selektion zugunsten des gegenseitigen Altruismus auf die menschlichen Gene viele unserer grundlegenden psychischen Merkmale und Neigungen hervorgebracht hat. Diese Vorstellungen an sich sind plausibel, aber meiner Meinung nach sind sie auch nicht im entferntesten der gewaltigen Herausforderung gewachsen, eine Erklärung für die Kultur, die kulturelle Entwicklung und die ungeheuren Unterschiede zwischen den menschlichen Kulturen überall auf der Welt zu liefern, von dem krassen Egoismus der Ik in Uganda, wie er von Colin Turnbull beschrieben worden ist, bis hin zu der sanften Uneigennützigkeit von Margaret Meads Arapesh-Indianern. Ich glaube, wir müssen neu beginnen und ganz an den Anfang zurückgehen. Die folgende Aussage mag überraschen, da sie vom Autor der vorigen Kapitel kommt: Ich behaupte, daß wir uns, um die Evolution des modernen Menschen verstehen zu können, zunächst davon freimachen müssen, das Gen als die einzige Grundlage unserer Vorstellung von Evolution anzusehen. Ich bin ein begeisterter Darwinist, aber ich glaube, der Darwinismus ist eine zu gewaltige Theorie, als daß man ihn auf den engen Rahmen des Gens beschränken könnte. Ich werde das Gen als ein Analogon in meine These einbeziehen, nicht mehr.

Was ist im Grunde so Besonderes an den Genen? Die Antwort lautet: die Tatsache, daß sie Replikatoren sind. Von den Gesetzen

der Physik nimmt man an, daß sie im gesamten bekannten Universum gelten. Gibt es irgendwelche Grundsätze der Biologie, bei denen die Wahrscheinlichkeit besteht, daß sie eine ähnlich universelle Gültigkeit besitzen? Wenn Astronauten auf der Suche nach Leben zu fernen Planeten reisen, so können sie erwarten, Lebewesen vorzufinden, die zu fremd und zu unirdisch sind, als daß wir sie uns vorstellen könnten. Aber gibt es nicht irgend etwas, das für alles Leben gelten muß, wo immer es auch gefunden werden mag und was auch immer seine chemischen Grundbausteine sein mögen? Wenn Lebensformen bestehen, deren chemische Struktur auf Silikon aufbaut und nicht auf Kohlenstoff, oder auf Ammoniak und nicht auf Wasser, wenn Geschöpfe entdeckt werden, die bei minus 100 Grad Celsius zu Tode sieden, wenn eine Form von Leben gefunden wird, die überhaupt nicht auf Chemie beruht, sondern auf elektronischen Schwingkreisen, wird es dann immer noch irgendein allgemeines Prinzip geben, das auf alles Leben zutrifft? Es ist offensichtlich, daß ich das nicht wissen kann, doch wenn ich mich für etwas entscheiden müßte, dann gibt es ein Grundprinzip, auf das ich setzen würde. Nämlich auf das Gesetz, daß alles Leben sich durch den unterschiedlichen Überlebenserfolg sich replizierender Einheiten entwickelt.<sup>1</sup> Das Gen, das Stückchen DNA, ist zufällig die Replikationseinheit, die auf unserem eigenen Planeten überwiegt. Es mag andere geben. Wenn es andere gibt, so werden sie – vorausgesetzt bestimmte zusätzliche Bedingungen sind erfüllt – fast unweigerlich zur Grundlage für einen evolutionären Prozeß werden.

Doch müssen wir uns in fremde Welten begeben, um andere Replikatortypen und andere, daraus resultierende Arten von Evolution zu finden? Ich meine, daß auf diesem unserem Planeten kürzlich eine neue Art von Replikator aufgetreten ist. Zwar ist er noch jung, treibt noch unbeholfen in seiner Ursuppe herum, aber er ruft bereits evolutionären Wandel hervor, und zwar mit einer Geschwindigkeit, die das gute alte Gen weit in den Schatten stellt.

Das neue Urmeer ist die „Suppe“ der menschlichen Kultur. Wir brauchen einen Namen für den neuen Replikator, ein Substantiv, das die Assoziation einer Einheit der kulturellen Vererbung vermittelt, oder eine Einheit der *Imitation*. Von einer entsprechenden griechischen Wurzel ließe sich das Wort „Mimem“ ableiten, aber ich suche ein einsilbiges Wort, das ein wenig wie „Gen“ klingt. Ich hoffe, meine klassisch gebildeten Freunde werden mir verzeihen, wenn ich Mimem zu *Mem* verkürze.<sup>2</sup> Sollte es irgend jemandem ein Trost sein, so könnte er sich wahlweise vorstellen, daß es mit dem lateinischen *memoria* oder mit dem französischen Wort *meme* verwandt ist.

Beispiele für Meme sind Melodien, Gedanken, Schlagworte, Kleidermoden, die Art, Töpfe zu machen oder Bögen zu bauen. So wie Gene sich im Genpool vermehren, indem sie sich mit Hilfe von Spermien oder Eizellen von Körper zu Körper fortbewegen, verbreiten sich Meme im Mempool, indem sie von Gehirn zu Gehirn überspringen, vermittelt durch einen Prozeß, den man im weitesten Sinne als *Imitation* bezeichnen kann. Wenn ein Wissenschaftler einen guten Gedanken hört oder liest, so gibt er ihn an seine Kollegen und Studenten weiter. Er erwähnt ihn in seinen Veröffentlichungen und Vorlesungen. Findet der Gedanke neue Anhänger, so kann man sagen, daß er sich vermehrt, indem er sich von einem Gehirn zum anderen ausbreitet. Wie mein Kollege N. K. Humphrey einen früheren Entwurf dieses Kapitels treffend zusammenfaßte, sollten „... Meme ... als lebendige Strukturen verstanden werden, nicht nur im übertragenen, sondern im technischen Sinne.“<sup>3</sup> Wenn jemand ein fruchtbares Mem in meinen Geist einpflanzt, so setzt er mir im wahrsten Sinne des Wortes einen Parasiten ins Gehirn und macht es auf genau die gleiche Weise zu einem Vehikel für die Verbreitung des Mems, wie ein Virus dies mit dem genetischen Mechanismus einer Wirtszelle tut ... Und dies ist nicht einfach nur eine Redeweise – das Mem etwa für ‚den Glauben an das Leben nach dem Tod‘ ist tatsächlich viele Millionen Male physikalisch verwirklicht, nämlich als eine bestimmte

Struktur in den Nervensystemen von Menschen überall auf der Welt.“

Betrachten wir die Idee „Gott“. Wir wissen nicht, wie sie im Mempool entstanden ist. Wahrscheinlich wurde sie viele Male durch voneinander unabhängige „Mutationen“ geboren. Auf jeden Fall ist sie wirklich sehr alt. Wie repliziert sie sich? Durch das gesprochene und geschriebene Wort, unterstützt von großer Musik und großer Kunst. Warum hat sie einen derart hohen Überlebenswert? Denken wir daran, daß „Überlebenswert“ hier nicht Wert für ein Gen im Genpool bedeutet, sondern Wert für ein Mem in einem Mempool. Die Frage heißt eigentlich: Was ist an der Vorstellung von einem Gott so Besonderes, das ihr in der kulturellen Umwelt ihre Beständigkeit und Wirksamkeit verleiht? Der Überlebenswert des Gott-Mems im Mempool ergibt sich aus seiner großen psychologischen Anziehungskraft. Es liefert eine auf den ersten Blick einleuchtende Antwort auf unergründliche und beunruhigende Fragen über das Dasein. Es legt den Gedanken nahe, daß Ungerechtigkeiten auf dieser Welt vielleicht in der nächsten ausgeglichen werden. Die Arme des ewigen Gottes geben uns in unserer Unzulänglichkeit einen Halt, der – wie die Placebo-Pille des Arztes – dadurch nicht weniger wirksam wird, daß er nur in der Vorstellung besteht. Dies sind einige der Gründe, warum die Idee „Gott“ so bereitwillig von aufeinanderfolgenden Generationen individueller Gehirne kopiert wird. Gott existiert, und sei es auch nur in der Gestalt eines Mems, das in der von der menschlichen Kultur geschaffenen Umwelt einen hohen Überlebenswert oder eine hohe Ansteckungsfähigkeit besitzt.

Einige meiner Kollegen haben mir zu verstehen gegeben, daß diese Darstellung des Überlebenswertes des Gott-Mems gerade das voraussetzt, was sie zu beweisen versucht. Letzten Endes wollen sie immer wieder auf die „biologischen Vorteile“ hinaus. Es reicht ihnen nicht, wenn ich sage, daß die Idee von der Existenz eines Gottes „große psychologische Anziehungskraft“ besitzt. Sie wollen wissen, *warum* das so ist. Psychologische Anziehungskraft

bedeutet Anziehungskraft für Gehirne, und Gehirne werden durch die natürliche Auslese von Genen im Genpool geformt. Sie wollen herausfinden, auf welche Art und Weise der Besitz eines derartigen Gehirns das Überleben von Genen fördert.

Ich kann diese Haltung sehr gut verstehen, und ich selbst zweifle nicht daran, daß der Besitz eines Gehirns wie des unsrigen genetische Vorteile bringt. Nichtsdestoweniger glaube ich, daß diese Kollegen, wenn sie die Fundamente ihrer eigenen Thesen sorgfältig untersuchen, feststellen werden, daß sie genausooft wie ich Dinge voraussetzen, die sie zu beweisen suchen. Der Versuch, biologische Phänomene mit Vorteilen für die Gene zu erklären, ist im wesentlichen deshalb eine gute Taktik, weil Gene Replikatoren sind. Sobald die Ursuppe die Voraussetzungen geschaffen hatte, unter denen Moleküle Kopien ihrer selbst anfertigen konnten, übernahmen die Replikatoren selbst die Regie. Mehr als drei Milliarden Jahre lang war die DNA der einzige erwähnenswerte Replikator auf der Welt. Aber diese Monopolstellung hat sie nicht zwangsläufig für alle Zeiten inne. Wann immer sich Bedingungen entwickeln, unter denen eine neue Art von Replikator Kopien von sich machen *kann, werden* die neuen Replikatoren höchstwahrscheinlich die Gelegenheit ergreifen und eine neue, eigene Art von Evolution in Gang setzen. Setzt diese neue Evolution erst einmal ein, so braucht sie der alten keineswegs untergeordnet zu sein. Die alte genselektierte Evolution hat dadurch, daß sie das Gehirn erzeugte, die „Ursuppe“ geliefert, in der die ersten Meme entstanden. Sobald die sich selbst kopierenden Meme erst einmal entstanden waren, setzte ihre eigene, viel schnellere Art von Evolution ein. Wir Biologen haben uns den Gedanken der genetischen Evolution derart gründlich angeeignet, daß wir gewöhnlich vergessen, daß es sich dabei nur um eine von vielen möglichen Arten der Evolution handelt.

*Wenn* Meme sich replizieren, tun sie dies durch Imitation im weitesten Sinne des Wortes. Aber so wie nicht alle Gene, die sich vermehren können, dies erfolgreich tun, gibt es auch bei den Me-

men einige, die im Mempool erfolgreicher sind als andere. Dies entspricht der natürlichen Auslese. Ich habe besondere Beispiele von Eigenschaften angeführt, die bei Memen zu einem hohen Überlebenswert beitragen. Aber im großen und ganzen müssen es dieselben Eigenschaften sein, wie wir sie für die Replikatoren von Kapitel 2 erörtert haben: Langlebigkeit, Fruchtbarkeit und Wiedergabetreue. Die Langlebigkeit einer einzelnen Kopie eines Mem ist wahrscheinlich relativ unwichtig, ebenso wie die einer einzelnen Kopie eines Gens. Die Kopie einer bekannten Melodie, zum Beispiel von *Auld Lang Syne*, die in meinem Gehirn existiert, wird nur bis zum Ende meines Lebens bestehen.<sup>4</sup> Die Kopie derselben Melodie, die in einem Liederbuch gedruckt ist, wird wahrscheinlich nicht von sehr viel längerer Dauer sein. Aber ich möchte annehmen, daß es noch in Jahrhunderten Kopien dieser Melodie auf Papier und in den Köpfen der Leute geben wird. Wie bei den Genen ist die Fruchtbarkeit der einzelnen Kopien viel wichtiger als ihre Langlebigkeit. Wenn es sich bei dem Mem um eine wissenschaftliche Idee handelt, wird deren Verbreitung davon abhängen, wie annehmbar sie für die Individuen der Wissenschaftlerpopulation ist; ein grobes Maß ihres Überlebenswertes könnte man erhalten, wenn man zählte, wie oft sie in aufeinanderfolgenden Jahren in wissenschaftlichen Zeitschriften erwähnt wird.<sup>5</sup> Wenn das Mem eine beliebte Melodie ist, so läßt sich seine Verbreitung im Mempool anhand der Zahl von Menschen schätzen, die man diese Melodie auf der Straße pfeifen hört. Ist es eine Damenschuhmode, so kann der Memforscher der Population die Verkaufsstatistiken der Schuhgeschäfte benutzen. Einige Meme sind – wie einige Gene – eine kurze Zeit lang überaus erfolgreich und verbreiten sich rasch, aber sie halten sich nicht lange im Mempool. Schlager und Pfennigabsätze sind Beispiele dafür. Andere, wie die religiösen Gesetze der Juden, können sich jahrtausendelang weiter fortsetzen, gewöhnlich wegen der großen potentiellen Beständigkeit schriftlicher Aufzeichnungen.



Dies bringt mich zu der dritten allgemeinen Eigenschaft erfolgreicher Replikatoren: der Kopiergenauigkeit. Hier befinde ich mich, wie ich zugeben muß, auf schwankendem Boden. Auf den ersten Blick sieht es so aus, als seien Meme überhaupt keine Replikatoren mit hoher Wiedergabetreue. Jedesmal, wenn ein Wissenschaftler einen Gedanken hört und ihn an jemand anders weitergibt, wird er ihn wahrscheinlich ein wenig verändern. Ich habe kein Geheimnis daraus gemacht, wie sehr dieses Buch den Gedanken von R. L. Trivers verpflichtet ist. Doch ich habe Trivers' Vorstellungen nicht mit seinen eigenen Worten wiedergegeben. Ich habe sie für meine eigenen Zwecke umgeformt, habe einen anderen Schwerpunkt gesetzt, sie mit meinen eigenen und anderer Leute Gedanken vermischt. Die Meme wurden dem Leser in veränderter Gestalt weitergegeben. Das sieht der partikelweisen Alles-oder-nichts-Natur der Genvererbung nicht im geringsten ähnlich. Es scheint vielmehr, als sei die Mem-Übermittlung ständiger Mutation und Mischung unterworfen.

Es ist aber möglich, daß dieser Anschein der Nicht-Partikelhaftigkeit trügt und die Übereinstimmung mit den Genen doch nicht am Ende ist. Schließlich erweckt die Vererbung vieler genetischer Merkmale, beispielsweise der Größe oder Hautfarbe eines Menschen, auch nicht den Eindruck, als sei sie das Werk unteilbarer und unvermischbarer Gene. Wenn ein schwarzer und ein weißer Mensch Kinder bekommen, so sind diese nicht entweder schwarz oder weiß, sondern haben eine zwischen diesen Extremen liegende Mischfarbe. Das bedeutet nicht, daß die beteiligten Gene nicht einzelne Partikel sind. Vielmehr sind einfach so viele von ihnen für die Hautfarbe verantwortlich, und jedes erzielt eine derart kleine Wirkung, daß es *scheint*, als mischten sie sich. Bisher habe ich von Memen gesprochen, als sei es offensichtlich, woraus ein einzelnes Mem besteht. Aber das ist natürlich alles andere als offensichtlich. Ich habe gesagt, eine Melodie ist ein Mem; aber wie steht es mit einer Symphonie: Wie viele Meme stellt eine Sym-

phonie dar? Ist jeder Satz ein Mem, jede erkennbare Phrase, jeder Takt, jeder Akkord oder was sonst?

Ich wende den gleichen sprachlichen Kunstgriff wie im dritten Kapitel an. Dort teilte ich den „Genkomplex“ in große und kleine genetische Einheiten und Untereinheiten ein. Das „Gen“ wurde nicht auf eine starre Alles-oder-nichts-Weise definiert, sondern als eine zweckmäßige Einheit, ein Chromosomenabschnitt mit gerade ausreichend großer Kopiergenauigkeit, um als eine lebensfähige Einheit der natürlichen Auslese zu dienen. Wenn eine einzelne Phrase aus Beethovens neunter Symphonie charakteristisch und einprägsam genug ist, um aus dem Zusammenhang der Symphonie herausgelöst und von einem empörend geschmacklosen europäischen Rundfunksender als Pausenzeichen verwendet zu werden, dann verdient sie in diesem Umfang den Namen Mem. Nebenbei gesagt hat meine Fähigkeit, die Originalsymphonie zu genießen, erheblich darunter gelitten.

Ebenso meinen wir mit der Aussage, daß alle Biologen heutzutage die Darwinsche Theorie für richtig halten, nicht, daß im Gehirn jedes Biologen eine genaue Kopie der Worte Darwins eingraviert ist. Jedes Individuum interpretiert Darwins Ideen auf seine eigene Art. Es kennt sie wahrscheinlich auch nicht aus Darwins eigenen Schriften, sondern aus denen modernerer Autoren. Viel von dem, was Darwin sagte, ist im Detail falsch. Würde Darwin dieses Buch lesen, so würde er seine eigene Theorie kaum darin wiedererkennen, wenn ich auch hoffe, daß ihm die Art, wie ich sie dargestellt habe, gefallen würde. Doch trotz alledem ist im Kopf jedes Individuums, das die Theorie versteht, etwas Bestimmtes – das Wesen des Darwinismus – vorhanden. Wenn dies nicht so wäre, dann wäre fast jede Feststellung, daß zwei Menschen sich über etwas einig sind, bedeutungslos. Man könnte ein „Gedanken-Mem“ vielleicht als eine von einem Gehirn auf ein anderes übertragbare Einheit definieren. Das Mem der Darwinschen Theorie ist daher jene wesentliche Grundlage der Idee, die allen Gehirnen, welche die Theorie verstehen, gemeinsam ist. Die Unterschiede in

der Art, wie wir Menschen die Theorie darstellen, sind dann definitionsgemäß nicht Teil des Mems. Wenn man Darwins Theorie derart in Bestandteile zerlegen kann, daß einige Leute die Komponente A für richtig halten, aber nicht die Komponente B, während andere viel von B, aber nichts von A halten, dann sollten A und B als getrennte Meme angesehen werden. Wenn fast jeder, der A für richtig hält, auch mit B einverstanden ist – wenn die Meme eng „gekoppelt“ sind, um den Ausdruck aus der Genetik zu benutzen –, dann ist es zweckmäßig, sie als ein einziges Mem zusammenzufassen.

Verfolgen wir die Analogie zwischen Memen und Genen noch etwas weiter. In diesem Buch habe ich stets betont, daß wir uns die Gene nicht als bewußte, zielbewußte Handlungsträger vorstellen dürfen. Die blinde natürliche Selektion führt jedoch dazu, daß sie sich mehr oder weniger so verhalten, als ob sie eine Absicht verfolgten, und es war bequem, die Gene der Kürze halber in der Sprache der Absicht zu beschreiben. Wenn wir beispielsweise sagen: „Die Gene versuchen, ihre Zahl in zukünftigen Genpools zu vergrößern“, so meinen wir damit in Wirklichkeit: „Gene, die sich so verhalten, daß sie ihre Zahl in zukünftigen Genpools vergrößern, werden schließlich diejenigen sein, deren Wirkungen wir auf der Welt feststellen.“ So wie es sich als brauchbar erwiesen hat, daß wir uns die Gene als aktive Handlungsträger vorstellten, die zielbewußt auf ihr eigenes Überleben hinarbeiten, könnte es vielleicht nützlich sein, sich die Meme ebenfalls so vorzustellen. In keinem der beiden Fälle brauchen wir dabei geheimnisvoll zu werden. In beiden Fällen dient die Vorstellung der Absicht lediglich der Veranschaulichung, aber wir haben bereits gesehen, wie nützlich dieses Bild im Fall der Gene gewesen ist. Wir haben Bezeichnungen wie „eigennützig“ und „rücksichtslos“ auf die Gene angewandt und waren uns dabei völlig im klaren darüber, daß es sich lediglich um eine Sprachfigur handelt. Können wir, in genau dem gleichen Sinne, nach eigennützigen oder rücksichtslosen Memen Ausschau halten?

Hier stellt sich nun ein Problem, das die Natur der Konkurrenz betrifft. Wo es geschlechtliche Fortpflanzung gibt, konkurriert jedes Gen vor allem mit seinen eigenen Allelen – Rivalen für dieselbe Stelle auf dem Chromosom. Bei den Memen scheint es nichts den Chromosomen Entsprechendes zu geben und nichts, was den Allelen entspricht. Ich nehme an, in einem banalen Sinne kann man bei vielen Gedanken von ihren „Gegensätzen“ sprechen. Doch im großen und ganzen gleichen die Meme eher den frühen sich replizierenden Molekülen, die frei und ungeordnet in der Ursuppe trieben, als den modernen Genen in ihren ordentlichen, paarweise vorhandenen Chromosomenregimentern. In welchem Sinne also konkurrieren die Meme miteinander? Sollen wir annehmen, daß sie „eigennützig“ oder daß sie „rücksichtslos“ sind, wenn sie keine Allele haben? Tatsächlich können wir dies erwarten, denn in gewissem Sinne müssen Meme sich auf eine Art Konkurrenz miteinander einlassen.

Jeder, der einmal einen Großrechner benutzt hat, weiß, wie kostbar Rechenzeit und Speicherkapazität sind. In vielen großen Rechenzentren muß man dafür tatsächlich Geld bezahlen, oder man bekommt eine Laufzeit zugeteilt, die in Sekunden gemessen wird, und einen Anteil an der Speicherkapazität, der in „Worten“ gemessen wird. Die Computer, in denen die Meme leben, sind die Gehirne der Menschen.<sup>6</sup> Bei diesen ist die Zeit möglicherweise ein wichtigerer begrenzender Faktor als der Speicherplatz, und sie ist Gegenstand heftiger Konkurrenz. Das menschliche Gehirn und der Körper, den es steuert, können nicht mehr als eins oder einige wenige Dinge gleichzeitig tun. Wenn ein Mem die Aufmerksamkeit eines menschlichen Gehirns in Anspruch nehmen will, so muß es dies auf Kosten „rivalisierender“ Meme tun. Andere Güter, um die Meme konkurrieren, sind Sendezeiten in Rundfunk und Fernsehen, Raum auf Anschlagtafeln und in Zeitungsspalten sowie Platz in Bücherregalen.

Was die Gene betrifft, so haben wir in Kapitel 3 gesehen, daß im Genpool koadaptierte Genkomplexe entstehen können. Eine

für die Mimikry bei Schmetterlingen verantwortliche große Gruppe von Genen ist auf demselben Chromosom fest miteinander gekoppelt, derart fest, daß man sie wie ein einziges Gen behandeln kann. In Kapitel 5 haben wir den komplizierten Gedanken des evolutionär stabilen Gensatzes kennengelernt. Jeweils zusammenpassende Zähne, Klauen, Eingeweide und Sinnesorgane bildeten sich in Fleischfresser-Genpools heraus, während gleichzeitig ein anderer stabiler Satz von Merkmalen aus Pflanzenfresser-Genpools hervorging. Geschieht in Mempools irgend etwas Vergleichbares? Ist das Gott-Mem zum Beispiel mit anderen speziellen Memen verknüpft worden, und fördert diese Verbindung das Überleben jedes der beteiligten Meme? Vielleicht können wir eine organisierte Kirche mit ihrer Architektur, ihren Ritualen und Gesetzen, ihrer Musik und Kunst sowie ihrer geschriebenen Tradition als einen koadaptierten stabilen Satz sich gegenseitig stützender Meme betrachten.

Greifen wir ein spezielles Beispiel heraus: Ein Aspekt der Lehre, der auf sehr wirkungsvolle Weise religiösen Gehorsam erzwungen hat, ist die Drohung mit dem Fegefeuer. Viele Kinder und selbst manche Erwachsene glauben, daß sie nach dem Tode gräßliche Qualen erleiden werden, wenn sie die priesterlichen Vorschriften nicht befolgen. Diese ausgesprochen üble Überredungstechnik hat während des Mittelalters viel seelisches Leid hervorgerufen und tut das sogar heute noch. Aber sie ist äußerst wirksam. Fast scheint es, als sei sie von einer in tiefenpsychologischen Unterweisungstechniken ausgebildeten macchiavellischen Priesterschaft mit Bedacht ersonnen worden. Doch ich bezweifle, daß die Priester derart schlau waren. Sehr viel wahrscheinlicher ist es, daß Meme – unbewußt – ihr Überleben selbst sichergestellt haben, und zwar mit Hilfe derselben Pseudo-Skrupellosigkeit, die auch erfolgreiche Gene an den Tag legen. Die Vorstellung des Fegefeuers *setzt sich* wegen ihrer tiefgreifenden psychologischen Wirkung ganz einfach *von allein endlos weiter fort*. Sie ist mit dem Gott-Mem verknüpft, weil beide Meme sich gegenseitig ver-

stärken und das eine jeweils zum Überleben des anderen im Mem-pool beiträgt.

Ein weiteres Glied des zur Religion gehörigen Memkomplexes heißt Glaube. Dieser bedeutet blindes Vertrauen – Vertrauen ohne Beweise und sogar den Beweisen zum Trotz. Die Geschichte vom ungläubigen Thomas wird nicht erzählt, damit wir Thomas bewundern, sondern damit wir im Gegensatz dazu die anderen Apostel bewundern. Thomas verlangte Beweise. Nichts ist für bestimmte Arten von Memen tödlicher als die Neigung, nach Beweisen zu suchen. Die anderen Apostel, deren Glaube so stark war, daß sie keine Beweise brauchten, werden uns als nachahmenswert hingestellt. Das Mem für blinden Glauben sichert sich seinen Fortbestand selbst durch das einfache, unbewußte, wirksame Mittel, daß es das rationale Nachforschen mißbilligt.

Mit blindem Glauben läßt sich alles rechtfertigen.<sup>7</sup> Wenn jemand an einen anderen Gott glaubt oder wenn er auch nur ein anderes Ritual benutzt, um denselben Gott zu verehren, kann der blinde Glaube verordnen, daß er sterben muß – am Kreuz, auf dem Scheiterhaufen, aufgespießt auf dem Schwert eines Kreuzritters, erschossen auf einer Straße in Beirut oder in die Luft gesprengt in einem Wirtshaus in Belfast. Meme für blinden Glauben haben ihre eigenen skrupellosen Methoden, sich auszubreiten. Das gilt für patriotische und politische Überzeugungen genauso wie für religiöse.

Meme und Gene mögen sich häufig gegenseitig verstärken, gelegentlich geraten sie aber auch in Gegensatz zueinander. Beispielsweise ist der Brauch des Zölibats vermutlich nicht genetischen Ursprungs. Ein Gen für Ehelosigkeit wäre im Genpool zum Scheitern verurteilt, außer unter sehr speziellen Umständen, wie wir sie zum Beispiel bei den staatenbildenden Insekten finden. Dennoch kann ein *Mem* für das Zölibat im Mempool erfolgreich sein. Nehmen wir beispielsweise an, der Erfolg eines Mems hänge entscheidend davon ab, wieviel Zeit ein Mensch darauf verwendet, es aktiv an andere Menschen weiterzugeben. Jeder Augen-

blick, der auf andere Dinge verwendet wird als auf die Bemühung, das Mem zu übermitteln, kann vom Standpunkt des Mems aus als verschwendete Zeit betrachtet werden. Das Mem für das Zölibat wird von Priestern an Jugendliche weitergegeben, die noch nicht entschieden haben, was sie mit ihrem Leben anfangen wollen. Das Medium der Übermittlung ist menschlicher Einfluß der verschiedensten Art, das gesprochene und geschriebene Wort, das persönliche Beispiel und so weiter. Nehmen wir an, die Ehe vermindere die Kraft eines Priesters, seine Gemeinde zu beeinflussen – zum Beispiel, weil sie einen großen Teil seiner Zeit und Aufmerksamkeit in Anspruch nimmt. Dies ist in der Tat offiziell als ein Grund dafür vorgebracht worden, daß den Priestern das Zölibat aufgezwungen wird. Wäre dies tatsächlich der Fall, dann würde daraus folgen, daß das Mem für die Ehelosigkeit einen größeren Überlebenswert hat als das Mem für die Ehe. Natürlich würde auf ein *Gen* für Ehelosigkeit genau das Gegenteil zutreffen. Wenn ein Priester eine Überlebensmaschine für Meme ist, so ist das Zölibat eine Eigenschaft, die in ihn einzupflanzen nützlich ist. Das Zölibat ist nur ein unbedeutender Bestandteil in einem großen Komplex sich gegenseitig verstärkender religiöser Meme.

Ich vermute, daß sich koadaptierte Memkomplexe auf dieselbe Weise herausbilden wie koadaptierte Genkomplexe. Die Selektion begünstigt Meme, die ihre kulturelle Umwelt zu ihrem eigenen Nutzen ausbeuten. Diese kulturelle Umwelt besteht aus anderen Memen, die ebenfalls selektiert werden. Der Mempool nimmt daher die charakteristischen Merkmale eines evolutionär stabilen Satzes an, in den einzudringen neuen Memen schwerfällt.

Was ich bisher über Meme gesagt habe, war ein wenig negativ, aber sie haben auch ihre erfreuliche Seite. Wenn wir einmal sterben, so können wir zwei Dinge hinterlassen: Gene und Meme. Wir sind als Genmaschinen konstruiert, dazu geschaffen, unsere Gene zu vererben. Aber dieser Aspekt von uns wird in drei Generationen vergessen sein. Mein Kind, sogar mein Enkel noch mag mir ähnlich sein, vielleicht in den Gesichtszügen, in einer musikali-

schen Begabung oder in der Haarfarbe. Aber mit jeder Generation, die vorbeigeht, wird der Beitrag meiner Gene halbiert. Es dauert nicht lange, und er ist so klein geworden, daß man ihn vernachlässigen kann. Unsere Gene mögen unsterblich sein, aber die *Sammlung* von Genen, die jeder einzelne von uns darstellt, muß zwangsläufig auseinanderbröckeln. Königin Elisabeth von England ist ein direkter Nachfahre von Wilhelm dem Eroberer. Doch es ist ziemlich wahrscheinlich, daß sie nicht ein einziges der Gene des alten Königs in sich trägt. Wir sollten Unsterblichkeit nicht in der Fortpflanzung suchen.

Doch wenn ich einen Beitrag zur Kultur der Welt leiste, wenn ich einen guten Gedanken habe, eine Melodie komponiere, eine Zündkerze erfinde oder ein Gedicht schreibe, so kann dieser Beitrag noch lange, nachdem meine Gene sich im gemeinsamen Genpool aufgelöst haben, unversehrt weiterleben. Von Sokrates mögen heute, wie G. C. Williams bemerkt hat, vielleicht noch ein oder zwei Gene auf der Welt leben oder auch nicht, aber wen interessiert das schon? Die Memkomplexe von Sokrates, Leonardo da Vinci, Kopernikus und Marconi sind immer noch ungeschwächt.

So spekulativ meine Mem-Theorie auch sein mag, einen ernstzunehmenden Punkt gibt es, den ich noch einmal unterstreichen möchte: Wenn wir die Evolution kultureller Merkmale und ihren Überlebenswert betrachten, so müssen wir uns darüber im klaren sein, über *wessen* Überleben wir sprechen. Die Biologen sind, wie wir gesehen haben, daran gewöhnt, nach Vorteilen auf der Ebene des Gens (oder auf der Ebene des Individuums, der Gruppe oder der Art, je nach Geschmack) zu suchen. Was wir bisher nicht in Betracht gezogen haben, ist, daß ein kulturelles Merkmal sich einfach deshalb so entwickelt haben mag, wie es sich entwickelt hat, weil es *für sich selbst von Nutzen ist*.

Wir brauchen nicht nach herkömmlichen biologischen Überlebenswerten von Merkmalen wie Religion, Musik und rituellem Tanz zu forschen, obwohl diese ebenfalls vorhanden sein mögen.



Nachdem die Gene einmal ihre Überlebensmaschinen mit einem Gehirn ausgestattet haben, das zu rascher Imitation fähig ist, werden die Meme automatisch das Ruder übernehmen. Wir brauchen der Imitation nicht einmal einen genetischen Vorteil zuzuschreiben, obwohl dies mit Sicherheit eine Hilfe wäre. Es ist nichts weiter nötig, als daß das Gehirn zur Imitation *fähig* ist: Dann werden sich Meme herausbilden, die diese Fähigkeit bis zum äußersten ausnutzen.

Ich schließe jetzt das Thema der neuen Replikatoren ab und möchte am Ende dieses Kapitels einer gewissen Hoffnung Ausdruck verleihen. Ein Merkmal des Menschen, das einzigartig ist und sich memisch entwickelt haben mag oder auch nicht, ist seine Fähigkeit zu vorausschauendem Denken. Egoistische Gene (und, wenn der Leser die Spekulation dieses Kapitels gestattet, auch Meme) besitzen keine Voraussicht. Sie sind blinde Replikatoren ohne Bewußtsein. Die Tatsache, daß sie sich replizieren, hat in Kombination mit bestimmten anderen Umständen wohl oder übel zur Folge, daß sie dazu neigen, Eigenschaften herauszubilden, die im speziellen Sinne dieses Buches egoistisch genannt werden können. Von einem einfachen Replikator, ob Gen oder Mem, kann man nicht erwarten, daß er auf kurzfristig erreichbare egoistische Vorteile verzichtet, selbst wenn sich dies auf lange Sicht tatsächlich auszahlen würde. Wir haben dies in dem Kapitel über die Aggression gesehen. Auch wenn eine „Verschwörung der Tauben“ für *jedes einzelne Individuum* besser wäre als die evolutionär stabile Strategie, kann die natürliche Selektion nicht anders, als die ESS zu begünstigen.

Es ist möglich, daß der Mensch über eine weitere einzigartige Eigenschaft verfügt: die Fähigkeit zu echtem, uneigennützigem, aufrichtigem Altruismus. Ich hoffe es, aber ich werde weder dafür noch dagegen argumentieren, und ebenso wenig werde ich über die mögliche memische Evolution des Altruismus spekulieren. Entscheidend ist für mich folgendes: Selbst wenn wir die Schattenseite betrachten und davon ausgehen, daß der einzelne Mensch

im Grunde egoistisch ist, könnte uns das vorausschauende Denken – unsere Fähigkeit, die Zukunft in unserer Vorstellung zu simulieren – vor den schlimmsten egoistischen Exzessen der blinden Replikatoren bewahren. Wir besitzen zumindest das geistige Rüstzeug, um weniger unsere kurzfristigen als vielmehr unsere langfristigen egoistischen Interessen zu fördern. Wir sind in der Lage, die langfristigen Vorteile der Beteiligung an einer „Verschwörung der Tauben“ zu erkennen, und wir können uns zusammensetzen und Mittel und Wege diskutieren, wie die Verschwörung zum Funktionieren gebracht werden kann. Wir haben die Macht, den egoistischen Genen unserer Geburt und, wenn nötig, auch den egoistischen Memen unserer Erziehung zu trotzen. Wir können sogar erörtern, auf welche Weise sich bewußt ein reiner, selbstloser Altruismus kultivieren und pflegen läßt – etwas, für das es in der Natur keinen Raum gibt, etwas, das es in der gesamten Geschichte der Welt nie zuvor gegeben hat. Wir sind als Genmaschinen gebaut und werden als Memmaschinen erzogen, aber wir haben die Macht, uns unseren Schöpfern entgegenzustellen. Als einzige Lebewesen auf der Erde können wir uns gegen die Tyrannei der egoistischen Replikatoren auflehnen.<sup>8</sup>

## 12. Nette Kerle kommen zuerst ans Ziel

Nette Kerle gehen als letzte durchs Ziel. Dieser Satz scheint aus der Welt des Sports zu kommen, wenngleich einige wichtige Leute behaupten, er sei zuvor bereits in einem anderen Zusammenhang verwendet worden. Der amerikanische Biologe Garrett Hardin benutzte ihn, um die Kernaussage der Soziobiologie beziehungsweise der Theorie vom „egoistischen Gen“ zu umschreiben. Wie passend der Satz ist, läßt sich leicht erkennen. Wenn wir die landläufige Bedeutung von „netter Kerl“ in ihr darwinistisches Äquivalent übersetzen, so ist ein netter Kerl ein Individuum, das auf seine Kosten anderen Mitgliedern seiner Art hilft, ihre Gene an die nächste Generation weiterzugeben. Somit scheinen nette Kerle dazu verdammt zu sein, zahlenmäßig abzunehmen: Das Nettsein stirbt einen darwinistischen Tod. Doch gibt es noch eine andere, fachgebundene Auslegung des landläufigen Wortes „nett“. Legen wir diese zweite Definition zugrunde, die von der umgangssprachlichen Bedeutung nicht allzuweit entfernt ist, so können nette Kerle tatsächlich zuerst durchs Ziel gehen. Diese optimistischere Perspektive ist das Thema dieses Kapitels.

Erinnern wir uns an die „Nachtragenden“ aus Kapitel 10. Das waren Vögel, die einander in scheinbar altruistischer Weise halfen, sich aber weigerten, solchen Individuen zu helfen, die zuvor ihnen ihre Hilfe verweigert hatten. Die Nachtragenden wurden schließlich in der Population vorherrschend, denn sie gaben mehr Gene an zukünftige Generationen weiter als die „Betrogenen“ (die allen anderen ohne Unterschied halfen und ausgebeutet wurden) und auch die „Betrüger“ (die rücksichtslos jeden auszubeuten versuchten und sich schließlich untereinander betrogen). Die

Geschichte der Nachtragenden illustriert ein wichtiges allgemeines Prinzip, das Robert Trivers als „wechselseitigen Altruismus“ bezeichnete. Wie wir am Beispiel des Putzerfisches (Kapitel 10) gesehen haben, gibt es gegenseitigen Altruismus nicht nur unter Artgenossen. Er ist in allen Beziehungen im Spiel, die wir als symbiotisch bezeichnen – zum Beispiel bei den Ameisen, die ihre „Blattlausherden“ melken. Seit der Zeit, in der Kapitel 10 geschrieben wurde, hat der amerikanische Politologe Robert Axelrod (zum Teil in Zusammenarbeit mit W. D. Hamilton, dessen Namen wir auf so vielen Seiten dieses Buches wiederfinden) die Idee des reziproken Altruismus in aufregende neue Richtungen weiterentwickelt. Es war Axelrod, der die fachgebundene Bedeutung des Wortes „nett“ geprägt hat, auf die ich im ersten Absatz dieses Kapitels hingewiesen habe.

Wie viele andere Politologen, Ökonomen, Mathematiker und Psychologen auch war Axelrod von einem einfachen Glücksspiel fasziniert, das den Namen „Gefangenendilemma“ trägt. Es ist so einfach, daß manche intelligente Leute es völlig mißverstehen, weil sie mehr dahinter vermuten! Aber seine Einfachheit täuscht. Ganze Bibliotheksregale sind den Verzweigungen dieses aufregenden Spiels gewidmet. Viele einflußreiche Leute sind der Ansicht, es sei der Schlüssel zur strategischen Verteidigungsplanung und wir sollten uns eingehend mit ihm befassen, um einen Dritten Weltkrieg zu verhindern. Als Biologe bin ich wie Axelrod und Hamilton der Meinung, daß viele wildlebende Tiere und Pflanzen in unaufhörliche „Gefangenendilemma-Spiele“ verwickelt sind, die in evolutionär bedeutsamen Zeiträumen ausgetragen werden.

In seiner Originalfassung, der menschlichen Version, geht das Spiel folgendermaßen vor sich : Es gibt eine „Bank“, die den beiden Spielern Gewinne zuweist und auszahlt. Nehmen wir an, ich spiele gegen einen Leser (obwohl, wie wir sehen werden, wir gerade nicht „gegeneinander“ spielen müssen). Wir haben jeder nur zwei Karten in der Hand, von denen die eine die Aufschrift *Zusammenarbeiten* trägt und die andere die Aufschrift *Zusammenar-*

*beit verweigern.* Das Spiel besteht darin, daß jeder von uns eine dieser beiden Karten zieht und verdeckt auf den Tisch legt. Verdeckt, damit keiner von uns durch den Zug des anderen beeinflußt werden kann; es ist, als zögen wir die Karten gleichzeitig. Nun warten wir voller Spannung darauf, daß die Bank die Karten aufdeckt. Die Spannung ergibt sich daraus, daß Gewinn oder Verlust für den einzelnen nicht nur von der Karte abhängt, die er selbst ausgespielt hat (und kennt), sondern auch von der Karte des anderen Spielers (die er nicht kennt, solange die Bank sie nicht aufdeckt).

Bei  $2 \times 2$  Karten sind vier Resultate möglich, die wie folgt belohnt beziehungsweise bestraft werden (zu Ehren des nordamerikanischen Ursprungs des Spiels wird um „Dollar“ gespielt):

Ergebnis I: Wir haben beide die Karte *Zusammenarbeiten* gespielt. Die Bank zahlt jedem von uns 300 Dollar. Diese ansehnliche Summe heißt „Belohnung für beiderseitige Zusammenarbeit“.

Ergebnis II: Wir haben beide *Zusammenarbeit verweigern* gespielt. Die Bank belegt jeden von uns mit einer Strafe von zehn Dollar, der „Bestrafung für beiderseitiges Verweigern“.

Ergebnis III: Der Leser hat *Zusammenarbeiten* gespielt, ich dagegen *Zusammenarbeit verweigern*. Die Bank zahlt mir 500 Dollar (den „Anreiz zum Verweigern“) und erhebt vom Leser (dem Betrogenen) ein Bußgeld von 100 Dollar.

Ergebnis IV: Der Leser hat *Zusammenarbeit verweigern* gespielt und ich *Zusammenarbeiten*. Die Bank zahlt dem Leser die Summe des „Anreizes“ in Höhe von 500 Dollar aus und belegt mich, den Betrogenen, mit einem Bußgeld von 100 Dollar.

Die Situationen III und IV sind offensichtlich Spiegelbilder: Einem Spieler ergeht es außerordentlich gut und dem anderen sehr schlecht. In den Situationen I und II schneiden beide Spieler jeweils gleich gut ab, doch geht es in Situation I *beiden* besser als in II. Die

genauen Geldbeträge spielen keine Rolle. Es ist noch nicht einmal wichtig, wie viele von ihnen positive Beträge sind (Auszahlungen) und wie viele negative (Strafen) oder ob es überhaupt Strafen gibt. Worauf es ankommt, damit sich das Spiel als ein echtes „Gefangenendilemma“ qualifiziert, ist die Rangordnung: Der „Anreiz“ zum Verweigern der Zusammenarbeit muß größer sein als die „Belohnung“ für beiderseitige Zusammenarbeit, die ihrerseits besser sein muß als die „Bestrafung“ für beiderseitiges Verweigern; diese wiederum muß weniger negativ sein als das „Resultat für den Betrogenen“. (Strenggenommen gibt es noch eine weitere Voraussetzung dafür, daß das Spiel als echtes Gefangenendilemma funktioniert: Der Mittelwert aus „Anreiz“ und „Resultat für den Betrogenen“ darf nicht größer sein als die „Belohnung“. Auf den Grund für diese zusätzliche Bedingung werden wir später zu sprechen kommen.) Die vier Resultate sind in der Auszahlungsmatrix in Abbildung 1 zusammengefaßt.

Warum aber nun „Dilemma“? Um dies zu verstehen, betrachte man die Auszahlungsmatrix und stelle sich vor, welche Gedanken mir während des Spiels durch den Kopf gehen. Ich weiß, daß der Leser nur zwei Karten ausspielen kann, *Zusammenarbeiten* und *Zusammenarbeit verweigern*. Sehen wir sie uns der Reihe nach an. Wenn der Leser *Zusammenarbeit verweigern* ausgespielt hat (das heißt, wir müssen uns die rechte Seite der Abbildung ansehen), dann ist die beste Karte, die ich hätte ausspielen können, ebenfalls *Zusammenarbeit verweigern*. Zwar wäre mir die Strafe für beiderseitiges Verweigern der Zusammenarbeit auferlegt worden, doch hätte ich zusammengearbeitet, so wäre ich mit dem Bußgeld des Betrogenen belegt worden, was noch schlechter ist. Stellen wir uns nun die andere Möglichkeit vor, die der Leser hatte : Er hätte die Karte *Zusammenarbeiten* spielen können (sehen wir uns die linke Seite der Abbildung an). Erneut wäre es für mich am besten gewesen, *Zusammenarbeit verweigern* zu spielen. Hätte ich zusammengearbeitet, so hätten wir beide die recht hohe Belohnung von 300 Dollar erhalten, hätte ich mich aber gewei-

		Was der andere tut	
		Zusammenarbeiten	Zusammenarbeit verweigern
Was ich tue	Zusammenarbeiten	relativ gut  <b>Belohnung</b> (für beiderseitige Zusammenarbeit)  z. B. 300 Dollar	sehr schlecht  <b>Resultat für den Betrogenen</b>  z. B. 100 Dollar Strafe
	Zusammenarbeit verweigern	sehr gut  <b>Anreiz</b> (zum Verweigern der Zusammenarbeit)  z. B. 500 Dollar	relativ schlecht  <b>Bestrafung</b> (für beiderseitiges Verweigern der Zusammenarbeit)  z. B. 100 Dollar Strafe

### 1 Gefangenendilemma: mögliche Resultate für mich

gert, so hätte ich sogar noch mehr bekommen, nämlich 500 Dollar. Die Schlußfolgerung ist: Gleichgültig, welche Karte der Leser ausspielt, meine beste Strategie ist „Immer Zusammenarbeit verweigern“.

So habe ich mich nun mit unangreifbarer Logik zu dem Ergebnis durchgearbeitet, daß ich, gleichgültig, was der Gegenspieler tut, immer die Zusammenarbeit verweigern muß. Und der Leser wird, mit nicht weniger unfehlbarer Logik, zu ganz genau dem gleichen Schluß kommen. Wenn also zwei vernünftige Spieler aufeinandertreffen, werden sie beide verweigern, und beide werden dafür entweder eine Strafe oder eine geringe Auszahlung erhalten. Doch jeder von ihnen weiß ganz genau, daß beide, hätten sie nur die Karte *Zusammenarbeiten* ausgespielt, den relativ hohen Preis (in unserem Beispiel 300 Dollar) für gegenseitige Zusammenarbeit erhalten hätten. Genau aus diesem Grund wird das Spiel als Dilemma bezeichnet, deshalb scheint es so entnervend

paradox, und deshalb wurde sogar vorgeschlagen, es gesetzlich zu verbieten.

„Gefangener“ kommt von einem bestimmten imaginären Beispiel. In diesem Fall geht es nicht um Geldbeträge, sondern um Gefängnisstrafen. Zwei Männer – nennen wir sie Peterson und Moriarty – sitzen unter dem Verdacht im Gefängnis, gemeinsam ein Verbrechen begangen zu haben. In getrennten Zellen untergebracht, wird jeder der beiden Gefangenen aufgefordert, seinen Kollegen zu verraten (*Zusammenarbeit verweigern*) und als Kronzeuge gegen ihn aufzutreten. Was dabei herauskommt, hängt davon ab, was beide Gefangene tun, und keiner von beiden weiß, was der andere getan hat. Wenn Peterson Moriarty die alleinige Schuld zuschiebt und Moriarty die Geschichte plausibel erscheinen läßt, indem er schweigt (wenn er also mit seinem früheren und, wie sich zeigt, verräterischen Freund zusammenarbeitet), erhält Moriarty eine lange Gefängnisstrafe, wohingegen Peterson ungestraft davonkommt, weil er dem „Anreiz“, die Zusammenarbeit zu verweigern, erlegen ist. Wenn jeder den anderen verrät, werden beide wegen des Verbrechens verurteilt, erhalten jedoch einen gewissen Bonus dafür, daß sie ausgesagt haben, und bekommen eine etwas geringere, wenn auch immer noch erhebliche Strafe, die „Bestrafung für beiderseitiges Verweigern“ der Zusammenarbeit. Wenn beide zusammenarbeiten (miteinander, nicht mit der Justiz) und sich weigern auszusagen, gibt es nicht genügend Beweismaterial, um einen von ihnen des Hauptverbrechens zu überführen, und beide erhalten eine milde Strafe für ein geringeres Verbrechen, die „Belohnung für beiderseitige Zusammenarbeit“. Zwar mag es sonderbar erscheinen, eine Gefängnisstrafe als „Belohnung“ zu bezeichnen, doch würden die beiden Männer es gewiß so nennen, wenn die Alternative eine längere Verbannung hinter Gitter wäre. Obwohl die „Auszahlungen“ nicht in Dollar, sondern in Gefängnisstrafen erfolgen, bleiben die wesentlichen Merkmale des Spiels offensichtlich erhalten (man betrachte die Rangordnung der Erwünschtheit der vier Ergebnisse). Wenn wir



uns vorstellen, wir wären an Stelle der beiden Gefangenen, und davon ausgehen, daß beide von vernünftigem Eigeninteresse getrieben und sich dessen bewußt sind, daß sie nicht miteinander reden und eine Absprache treffen können, so kommen wir zu dem Schluß, daß keiner von beiden eine andere Wahl hat, als den anderen zu verraten, und daß beide sich und dem anderen dadurch eine schwere Strafe einhandeln.

Gibt es einen Ausweg aus diesem Dilemma? Beide Spieler wissen, daß, was auch immer ihr Gegenspieler tut, für sie selbst *Zusammenarbeit verweigern* die beste Entscheidung ist; aber beide wissen ebenfalls, daß *jeder* von ihnen besser abschneiden könnte, wenn sie nur *beide* zusammenarbeiten würden. Wenn nur ... wenn nur... wenn es nur einen Weg gäbe, zu einer Absprache zu kommen, wenn es nur irgendeine Möglichkeit gäbe, sich zu vergewissern, daß man dem anderen trauen kann und dieser nicht den egoistischen Jackpot wählt; wenn es nur irgendeinen Weg gäbe, die Absprache zu überwachen.

In dem einfachen Gefangenendilemma-Spiel gibt es keine Möglichkeit, Vertrauen sicherzustellen. Wenn nicht mindestens einer der Spieler ein halber Heiliger ist, der zu gut für diese Welt ist und betrogen wird, muß das Spiel mit gegenseitigem Verrat enden, der das so paradox schlechte Resultat für beide Spieler nach sich zieht. Aber es gibt noch eine andere Version des Spiels. Sie heißt „Wiederholtes Gefangenendilemma“. Das wiederholte Spiel ist komplizierter, und in seiner Kompliziertheit liegt Hoffnung.

Das wiederholte Spiel ist nichts anderes als das gewöhnliche Spiel, das eine unbestimmte Anzahl von Malen mit denselben Spielern durchgespielt wird. Wieder stehen der Leser und ich uns gegenüber, die Bank zwischen uns. Wieder hat jeder von uns nur zwei Karten, die eine mit der Aufschrift *Zusammenarbeiten* und die andere mit der Aufschrift *Zusammenarbeit verweigern*. Wieder machen wir beide unseren Zug, indem wir eine der beiden Karten ausspielen, und die Bank zahlt oder belegt uns mit Strafen, entsprechend den oben genannten Regeln. Aber diesmal ist das

Spiel damit nicht zu Ende, sondern wir nehmen unsere Karten auf und bereiten uns auf eine weitere Runde vor. Die aufeinanderfolgenden Runden des Spiels geben uns Gelegenheit, Vertrauen oder Mißtrauen aufzubauen, uns zu revanchieren oder zu beschwichtigen, zu vergeben oder uns zu rächen. Das Wichtige bei einem Spiel von unbestimmter Dauer ist, daß wir beide gewinnen können, und zwar auf Kosten der Bank und nicht auf Kosten des jeweiligen Mitspielers.

Nach zehn Spielrunden könnte ich theoretisch bis zu 5000 Dollar gewonnen haben, aber nur, wenn der Leser außerordentlich dumm (oder zu gut für diese Welt) war und jedes Mal *Zusammenarbeiten* gespielt hat, obwohl ich ihn durchgehend verraten habe. In einem realistischeren Szenario kann jeder von uns leicht 3000 Dollar von der Bank erhalten, wenn wir beide in allen zehn Spielrunden die Karte *Zusammenarbeiten* spielen. Dazu brauchen wir nicht unbedingt Heilige zu sein, denn wir können beide an den bisherigen Zügen des anderen erkennen, daß dieser Vertrauen verdient. Wir können in der Tat unser Verhalten gegenseitig kontrollieren. Eine andere Situation, die mit recht großer Wahrscheinlichkeit eintreten wird, ist, daß keiner von uns dem anderen traut: Wir können beide alle zehn Spielrunden hindurch *Zusammenarbeit verweigern* spielen, und die Bank gewinnt jedem von uns 100 Dollar an Strafen ab. Am wahrscheinlichsten jedoch ist es, daß wir einander teilweise trauen und jeder eine gemischte Reihenfolge von *Zusammenarbeiten* und *Zusammenarbeit verweigern* spielt, wobei jeder das Spiel mit einem irgendwo in der Mitte liegenden Geldbetrag beendet.

Die Vögel in Kapitel 10, die sich gegenseitig die Zecken aus dem Gefieder entfernten, spielten ein „Wiederholtes-Gefangenendilemma-Spiel“. Wieso das? Es ist wichtig für einen Vogel, so erinnern wir uns, sich von seinen Zecken zu befreien, aber er kommt nicht an die Zecken auf seinem Kopf heran und braucht einen Gefährten, der ihm hilft. Es scheint nur gerecht, daß er diesem Gefährten später umgekehrt denselben Gefallen erweist. Aber dieser

Gefallen kostet ihn Zeit und Energie, wenn auch nicht sehr viel. Wenn es einem Vogel gelingt zu betrügen, das heißt, wenn er seine eigenen Zecken entfernt bekommt, sich aber dann weigert, den Gefallen zu erwidern, so hat er den vollen Gewinn, ohne die Kosten zu bezahlen. Ordnen wir die Resultate in der richtigen Reihenfolge an, so stellen wir fest, daß wir es in der Tat mit einem echten Gefangenendilemma zu tun haben. Wenn beide zusammenarbeiten (sich also gegenseitig die Zecken ablesen), ist das Ergebnis recht gut, aber es besteht immer noch eine gewisse Versuchung, besser wegzukommen, indem man sich weigert, die Kosten des Erwiderns auf sich zu nehmen. Wenn beide die Zusammenarbeit verweigern (sich weigern, Zecken zu entfernen), ist das Resultat ziemlich schlecht, aber nicht so schlecht, als wenn man sich anstrengt, die Zecken von jemand anderem abzupicken und selbst von Zecken befallen bleibt. Abbildung 2 zeigt die Auszahlungsmatrix.

Aber dies ist nur ein einziges Beispiel. Je länger wir darüber nachdenken, desto klarer wird uns, daß das Leben durchsetzt ist mit „Wiederholtes-Gefangenendilemma-Spielen“, und zwar nicht nur das Leben des Menschen, sondern auch das von Tieren und Pflanzen. Das Leben von Pflanzen? Ja, warum denn nicht? Erinnern wir uns daran, daß wir nicht von bewußten Strategien sprechen (obgleich wir dies gelegentlich tun könnten), sondern von Strategien im Sinne von Maynard Smith, Strategien der Art, die von Genen vorprogrammiert werden könnten. Weiter unten werden wir Pflanzen, verschiedene Tiere und sogar Bakterien kennenlernen, die alle das Wiederholte Gefangenendilemma spielen. Inzwischen wollen wir uns etwas ausführlicher damit beschäftigen, was an der Wiederholung so wichtig ist.

Anders als das einfache Spiel, das insofern keine allzu großen Überraschungen bietet, als *Zusammenarbeit verweigern* die einzige rationale Strategie ist, bietet die Version mit Wiederholungen eine Fülle an strategischem Spielraum. Bei dem einfachen Spiel existieren lediglich zwei mögliche Strategien, *Zusammenarbeiten*

		Was der andere tut	
		Zusammenarbeiten	Zusammenarbeit verweigern
Was ich tue	Zusammenarbeiten	relativ gut  <b>Belohnung</b>  Meine Zecken werden entfernt, aber ich trage auch die Kosten, dir deine zu entfernen.	sehr schlecht  <b>Resultat für den Betrogenen</b>  Ich behalte meine Zecken und trage außerdem die Kosten, dir deine zu entfernen.
	Zusammenarbeit verweigern	sehr gut  <b>Anreiz</b>  Meine Zecken werden entfernt, und ich trage nicht die Kosten, dir deine zu entfernen.	relativ schlecht  <b>Bestrafung</b>  Ich behalte meine Zecken und habe den schwachen Trost, dir deine auch nicht entfernt zu haben.

2 Das Zecken-Entfernungsspiel der Vögel: mögliche Resultate für mich.

und *Zusammenarbeit verweigern*. Die Wiederholung jedoch erlaubt eine Menge an denkbaren Strategien, und es ist keineswegs offenkundig, welche die beste ist. Eine Strategie unter tausenden zum Beispiel lautet: „Arbeite meistens zusammen, aber bei willkürlichen zehn Prozent der Runden verweigere die Zusammenarbeit.“ Möglich sind auch Strategien, bei denen das Verhalten vom bisherigen Verlauf des Spiels abhängig ist. Mein „Nachtragender“ ist ein Beispiel dafür; er hat ein gutes Gedächtnis für Gesichter, und obwohl er im Grunde zusammenarbeitet, verweigert er die Zusammenarbeit, wenn der andere Spieler jemals zuvor nicht zusammengearbeitet hat. Bei anderen Strategien könnte zum Beispiel leichter vergeben werden, oder die Spieler könnten ein kürzeres Gedächtnis haben.

Offensichtlich sind den Möglichkeiten im wiederholten Spiel nur durch unsere Kreativität Grenzen gesetzt. Können wir feststellen, welche Strategie die beste ist? Dies war die Aufgabe, die

Axelrod sich selbst stellte. Er hatte den amüsanten Gedanken, einen Wettbewerb durchzuführen, und gab eine Anzeige auf, mit der er Experten in der Spieltheorie aufforderte, Strategien einzusenden. In diesem Zusammenhang sind Strategien vorprogrammierte Handlungsanweisungen, daher war es angebracht, daß die Bewerber ihre Beiträge in Computersprache einsandten. Es wurden 14 Strategien eingereicht. Um auf eine runde Zahl zu kommen, fügte Axelrod selbst eine fünfzehnte hinzu, die er „Willkür“ nannte und die schlicht darin bestand, völlig beliebig zwischen *Zusammenarbeiten* und *Zusammenarbeit verweigern* abzuwechseln. Diese „Nicht-Strategie“ diente als eine Art Nulllinie: Wenn eine Strategie nicht besser abschneiden kann als „Willkür“, muß sie schon ziemlich schlecht sein.

Axelrod übersetzte alle 15 Strategien in eine gemeinsame Programmiersprache und ließ sie in einem leistungsstarken Computer gegeneinander antreten. Jede Strategie spielte gegen jede andere Strategie (einschließlich einer Kopie ihrer selbst) das Wiederholte Gefangenendilemma. Bei 15 Strategien waren dies  $15 \times 15$  oder 225 einzelne Spiele, die in dem Computer gleichzeitig abliefen. Nachdem jedes Paar 200 Züge des Spiels durchgeführt hatte, wurden die Gewinne addiert und der Gewinner des Wettstreits verkündet.

Wir sind nicht daran interessiert, welche Strategie gegen welchen spezifischen Gegner gewann. Es kommt vielmehr darauf an, welche Strategie am meisten „Geld“ anhäufte, wenn man alle 15 Kämpfe zusammenzählte. „Geld“ bedeutet nichts anderes als „Punkte“, die nach folgendem Schema verteilt wurden: beiderseitige Zusammenarbeit – drei Punkte; Anreiz zum Verweigern der Zusammenarbeit – fünf Punkte; Strafe für beiderseitiges Verweigern der Zusammenarbeit – ein Punkt (was in unserem früheren Spiel einer leichten Strafe entspricht); Resultat für den Betrogenen – null Punkte (entspricht in unserem früheren Spiel einer schweren Strafe).

		Was der andere tut	
		Zusammenarbeiten	Zusammenarbeit verweigern
Was ich tue	Zusammenarbeiten	relativ gut <b>Belohnung</b> für beiderseitige Zusammenarbeit 3 Punkte	sehr schlecht <b>Resultat für den          Betrogenen</b> 0 Punkte
	Zusammenarbeit verweigern	sehr gut <b>Anreiz</b> zum Verweigern der Zusammenarbeit 5 Punkte	relativ schlecht <b>Bestrafung</b> für beiderseitiges Verwei- gern der Zusammenarbeit 1 Punkt

### 3 Axelrods Computerturnier: mögliche Resultate für mich.

Die höchste Punktzahl, die eine Strategie erreichen konnte, war 15 000 (für jeden der 15 Gegner 200 Runden zu fünf Punkten pro Runde). Die niedrigste mögliche Punktzahl war null. Es erübrigt sich, darauf hinzuweisen, daß keiner dieser beiden Extremwerte erreicht wurde. Der maximale Gewinn, den eine Strategie realistischweise durchschnittlich in jeder ihrer 15 Auseinandersetzungen erhoffen darf, kann nicht weit über 600 Punkten liegen. Das ist die Punktzahl, die jeder von zwei Spielern erhalten würde, wenn sie beide durchweg zusammenarbeiten und so je drei Punkte für jede der 200 Runden des Spiels gewinnen würden. Würde einer von ihnen der Versuchung unterliegen, nicht zusammenzuarbeiten, so würde er wegen der Vergeltungszüge des anderen Spielers am Ende wahrscheinlich weniger als 600 Punkte aufzuweisen haben (bei der Mehrzahl der eingereichten Strategien war irgendeine Art von Vergeltungsverhalten eingebaut). Wir können die Zahl 600 als Vergleichsniveau benutzen und alle Ergebnisse in

Prozent dieses Grundwertes angeben. Theoretisch ist es möglich, auf dieser Skala bis zu 166 Prozent (1000 Punkte) zu erzielen, aber in der Praxis erlangte kein Mittelwert einer Strategie mehr als 600 Punkte.

Erinnern wir uns daran, daß die „Spieler“ in dem Wettbewerb nicht Menschen waren, sondern Computerprogramme, das heißt vorprogrammierte Strategien. Die Menschen, die sie erdacht hatten, spielten dieselbe Rolle wie Gene, die Körper vorprogrammieren (denken wir an das Computerschachspiel in Kapitel 4 und den Andromeda-Computer). Wir können uns die Strategien als „Miniaturn-Bevollmächtigte“ ihrer Autoren vorstellen. Tatsächlich hätte ein Autor mehr als eine Strategie einsenden können (obwohl es Betrug gewesen wäre – und Axelrod es vermutlich nicht erlaubt hätte –, wenn ein Autor den Wettbewerb mit Strategien „vollgestopft“ hätte, von denen eine von der aufopfernden Kooperation der anderen profitiert hätte).

Einige der eingereichten Strategien waren genial, wenn auch natürlich weit weniger genial als ihre Autoren. Bemerkenswerterweise war die siegreiche Strategie die einfachste und, oberflächlich betrachtet, am wenigsten geniale von allen. Sie hieß „Wie du mir, so ich dir“ und wurde von Professor Anatol Rapoport eingereicht, einem renommierten Psychologen und Spieltheoretiker aus Toronto. „Wie du mir, so ich dir“ beginnt mit *Zusammenarbeiten* beim ersten Zug und kopiert von da an lediglich den vorhergehenden Zug des anderen Spielers.

Wie könnte ein Spiel mit der Strategie „Wie du mir, so ich dir“ ablaufen? Wie immer hängt es vom anderen Spieler ab, was geschieht. Nehmen wir zunächst an, dieser wendet die gleiche Strategie an (erinnern wir uns, daß jede der Strategien nicht nur gegen die anderen 14 Strategien spielte, sondern auch gegen eine Kopie ihrer selbst). Beide Wie-du-mir-so-ich-dir-Strategen beginnen mit *Zusammenarbeit*. Beim nächsten Zug kopiert jeder Spieler den vorherigen Zug des Gegenspielers, der *Zusammenarbeiten* hieß. Beide fahren bis zum Ende des Spiels mit *Zusammenarbeiten* fort,

und beide beenden das Spiel mit 600 Punkten, den vollen 100 Prozent des Vergleichsniveaus.

Nehmen wir nun an, „Wie du mir, so ich dir“ spielt gegen eine Strategie namens „Naiver Probierer“. Diese Strategie gab es in Axelrods Wettbewerb in Wirklichkeit nicht, aber sie ist dennoch lehrreich. Sie ist im wesentlichen identisch mit „Wie du mir, so ich dir“, außer daß sie von Zeit zu Zeit, sagen wir in einem beliebigen Zug in jeder Gruppe von zehn Zügen, völlig grundlos die Zusammenarbeit verweigert und die hohe Punktzahl des Anreizes beansprucht. Bis zu dem Zeitpunkt, an dem „Naiver Probierer“ den ersten verräterischen Zug ausprobiert, könnten die beiden Spieler genausogut zwei Wie-du-mir-so-ich-dir-Strategen sein. Es scheint, als nähme eine lange und für beide Seiten profitable Abfolge von Zusammenarbeit ihren Lauf, mit einer beruhigenden Punktzahl von 100 Prozent des Vergleichsniveaus für jeden der beiden Spieler. Aber plötzlich und ohne Vorwarnung, beispielsweise beim achten Zug, verweigert „Naiver Probierer“ die Zusammenarbeit. „Wie du mir, so ich dir“ hat bei diesem Zug natürlich *Zusammenarbeiten* gespielt und muß somit das Resultat des Betrogenen (null Punkte) einstecken. Der Naive Probierer scheint gut abgeschnitten zu haben, da er durch diesen Zug fünf Punkte erhalten hat. Doch beim nächsten Zug übt der Wie-du-mir-so-ich-dir-Strategie „Vergeltung“. Er spielt *Zusammenarbeit verweigern* und folgt dabei lediglich der Regel, den vorhergehenden Zug seines Gegenspielers zu imitieren. Inzwischen hat der Naive Probierer, blindlings der auch seiner Strategie eingebauten Kopierregel folgend, den Zug *Zusammenarbeiten* seines Gegenspielers wiederholt. Somit ist nun er es, der als Betrogener null Punkte bekommt, wohingegen derjenige, der „Wie du mir, so ich dir“ gespielt hat, die hohe Punktzahl von fünf erhält. Beim nächsten Zug ist es nun am Naiven Probierer, sich für den Verrat von „Wie du mir, so ich dir“ zu rächen“ – ziemlich zu unrecht, möchte man glauben. Und so geht es mit alternierenden Zügen weiter. Dabei erhalten beide Spieler im Durchschnitt 2,5 Punkte pro Zug (den



Mittelwert von fünf und null). Das ist weniger als die regelmäßigen drei Punkte pro Zug, die beide Spieler anhäufen können, wenn sie miteinander kooperieren (nebenbei gesagt ist dies auch der Grund für die „zusätzliche Bedingung“, die auf Seite 326 unerklärt blieb). Das heißt also, wenn ein Naiver Probierer gegen einen Wie-du-mir-so-ich-dir-Strategen spielt, so ergeht es beiden schlechter, als wenn zwei Wie-du-mir-so-ich-dir-Strategen gegeneinander spielen. Und wenn ein Naiver Probierer gegen einen anderen Naiven Probierer spielt, so schneiden beide gewöhnlich noch schlechter ab, da das Verweigern der Zusammenarbeit im allgemeinen schon früher beginnt.

Stellen wir uns nun eine andere Strategie vor, die wir „Reumütiger Probierer“ nennen. Der Reumütige Probierer ist wie der Naive Probierer, mit der Ausnahme, daß er aktive Schritte unternimmt, um aus dem Kreis der alternierenden Gegenschläge auszubrechen. Zu diesem Zweck benötigt er ein geringfügig längeres „Gedächtnis“ als der Wie-du-mir-so-ich-dir-Strategie und der Naive Probierer. Der Reumütige Probierer erinnert sich, ob er eben spontan die Zusammenarbeit verweigert hat und ob das Resultat sofortige Vergeltung war. Wenn ja, so erlaubt er seinem Gegenspieler „reumütig einen freien Gegenschlag“, ohne Vergeltung zu üben. Das bedeutet, Sequenzen wechselseitiger Vergeltung werden im Ansatz gestoppt. Wenn wir nun in Gedanken ein Spiel zwischen „Reumütiger Probierer“ und „Wie du mir, so ich dir“ durchspielen, stellen wir fest, daß Serien möglicher gegenseitiger Vergeltungszüge prompt unterdrückt werden. Der größte Teil des Spiels verläuft in gegenseitiger Zusammenarbeit, und beide Spieler erfreuen sich der daraus resultierenden großzügigen Punktzahl. „Reumütiger Probierer“ schneidet gegen „Wie du mir, so ich dir“ besser ab als „Naiver Probierer“, wenn auch nicht so gut wie „Wie du mir, so ich dir“ gegen sich selbst.

Einige der Strategien, die an Axelrods Turnier teilnahmen, waren sehr viel komplizierter als „Reumütiger Probierer“ oder „Naiver Probierer“, aber auch sie erzielten im Durchschnitt weniger

Punkte als die einfache Strategie „Wie du mir, so ich dir“. Tatsächlich war umgekehrt die komplizierteste Strategie am wenigsten erfolgreich (sieht man von „Willkür“ ab). Sie wurde als „Name nicht angegeben“ eingeschrieben – ein Anreiz zu anregenden Spekulationen: War der Urheber irgendeine graue Eminenz im Pentagon? Der Chef der CIA? Henry Kissinger? Axelrod selbst? Wir werden es wohl nie erfahren.

Es ist nicht allzu interessant, die einzelnen Strategien bis in jedes Detail zu untersuchen. Dieses Buch handelt nicht von der Genialität von Computerprogrammierern. Viel interessanter ist es, Strategien nach bestimmten Kategorien zu klassifizieren und den Erfolg der verschiedenen Gruppen zu untersuchen. Die wichtigste Kategorie, die Axelrod erkennt, ist „nett“. Eine nette Strategie ist definiert als eine Strategie, die niemals als erste die Zusammenarbeit verweigert. Ein Beispiel dafür ist „Wie du mir, so ich dir“. Diese Strategie kann die Zusammenarbeit verweigern, tut dies aber nur als Vergeltungsschlag. Sowohl „Naiver Probierer“ als auch „Reumütiger Probierer“ sind „gemeine“ Strategien, denn gelegentlich, wenn auch selten, verweigern sie die Zusammenarbeit, ohne dazu provoziert worden zu sein. Von den 15 an dem Turnier beteiligten Strategien waren acht nett. Bemerkenswerterweise waren die acht erfolgreichsten Strategien eben diese acht netten Strategien, hinter denen mit Abstand die sieben gemeinen Strategien folgten. „Wie du mir, so ich dir“ erzielte einen Durchschnitt von 504,5 Punkten, das sind 84 Prozent unseres Grundwertes von 600 Punkten, ein gutes Ergebnis. Die anderen netten Strategien errangen nur geringfügig weniger Punkte, mit Werten, die von 83,4 Prozent bis hinunter zu 78,6 Prozent reichten. Zwischen dieser Punktzahl und den 66,8 Prozent, die von „Graaskamp“, der erfolgreichsten aller gemeinen Strategien, erreicht wurden, besteht eine breite Kluft. Es scheint ziemlich überzeugend, daß nette Kerle in diesem Spiel gut abschneiden.

Ein anderes landläufiges Wort, das Axelrod in spezieller Bedeutung verwendet, ist „verzeihend“. Eine Strategie ist verzeihend,

wenn sie zwar Vergeltung üben könnte, aber ein kurzes Gedächtnis besitzt. Sie ist schnell bereit, über alte Missetaten hinwegzusehen. „Wie du mir, so ich dir“ ist eine verzeihende Strategie. Zwar klopft sie jemandem, der die Zusammenarbeit verweigert, unverzüglich auf die Finger, doch anschließend läßt sie Vergangenes ruhen. Der Nachtragende aus Kapitel 10 ist alles andere als verzeihend. Seine Erinnerung bleibt das ganze Spiel über bestehen. Niemals vergißt er seinen Ärger über einen Spieler, der ihm irgendwann einmal die Zusammenarbeit verweigert hat, und sei es auch nur ein einziges Mal gewesen. Eine Strategie, die formal gesehen dem Nachtragenden entspricht, wurde in Axelrods Turnier unter dem Namen „Friedman“ eingetragen, und sie schnitt nicht besonders gut ab. Von allen netten Strategien (man beachte, daß die Strategie zwar völlig unversöhnlich, aber definitionsgemäß „nett“ ist) schnitt Nachtragender/Friedman am zweitschlechtesten ab. Nicht verzeihende Strategien erzielten deshalb keine sehr guten Ergebnisse, weil sie nicht in der Lage sind, aus dem Kreislauf gegenseitiger Vergeltung auszubrechen, selbst wenn ihr Gegenspieler „Reue“ zeigt.

Es ist möglich, sogar noch verzeihender zu sein als „Wie du mir, so ich dir“. Die Strategie „Wie du zweimal mir, so ich dir“ gestattet dem Gegner zwei Verweigerungen hintereinander, bevor sie zurückschlägt. Dies mag übertrieben duldsam erscheinen, doch Axelrod kam zu der Überzeugung, daß diese Strategie das Turnier gewonnen hätte, hätte sie nur jemand eingereicht. Der Grund: „Wie du zweimal mir, so ich dir“ ist hervorragend darin, Sequenzen von gegenseitigen Vergeltungszügen zu vermeiden.

Wir haben also zwei charakteristische Merkmale von siegreichen Strategien identifiziert: Nettsein und Versöhnlichkeit. Diese nahezu utopisch klingende Schlußfolgerung – daß Nettsein und Versöhnlichkeit sich auszahlen – war eine Überraschung für viele der Experten, die versucht hatten, besonders schlau zu sein, indem sie Strategien vorschlugen, die auf subtile Art gemein waren, während selbst die Autoren netter Strategien es nicht gewagt hat-

ten, eine derart versöhnliche Strategie wie „Wie du zweimal mir, so ich dir“ vorzuschlagen.

Axelrod kündigte ein zweites Turnier an. Er erhielt 62 Antworten und fügte wieder die Strategie „Willkür“ hinzu. Diesmal war die Anzahl der Züge pro Spiel nicht auf 200 festgelegt, sondern blieb offen, und zwar aus einem guten Grund, auf den ich später noch zu sprechen kommen werde. Wir können die Bewertung immer noch in Prozent des Vergleichsniveaus, das heißt der Bewertung für „Immer zusammenarbeiten“, ausdrücken, auch wenn dieser Grundwert nun kompliziertere Berechnungen erfordert und nicht länger bei 600 Punkten festgemacht ist.

Alle am zweiten Wettbewerb teilnehmenden Programmierer waren über die Resultate des ersten Turniers unterrichtet worden, ebenso wie über Axelrods Analyse der Gründe, weshalb „Wie du mir, so ich dir“ und andere nette und verzeihende Strategien so gut abgeschnitten hatten. Es war nur natürlich zu erwarten, daß die Teilnehmer diese Hintergrundinformation in der einen oder anderen Weise berücksichtigen würden. Tatsächlich bildeten sie zwei Lager mit verschiedenen Denkweisen. Die einen schlossen, daß Nettigkeit und Versöhnlichkeit offensichtlich gewinnbringende Qualitäten seien, und reichten dementsprechend nette, verzeihende Strategien ein. John Maynard Smith ging so weit, die außerordentlich versöhnliche Strategie „Wie du zweimal mir, so ich dir“ vorzuschlagen. Die andere Denkschule ging davon aus, daß eine Reihe ihrer Kollegen nach Lektüre von Axelrods Analyse nunmehr nette, versöhnliche Strategien einreichen würden. Sie erarbeiteten daher gemeine Strategien, mit denen sie diese voraussichtlichen Einfaltspinsel auszubeuten suchten.

Aber wieder einmal zahlte sich Gemeinheit nicht aus. Erneut war die von Anatol Rapoport eingereichte Strategie „Wie du mir, so ich dir“ siegreich, sie erreichte massive 96 Prozent des Vergleichsniveaus. Auch diesmal erging es den netten Strategien generell besser als den gemeinen. Von den 15 Spitzenstrategien waren alle bis auf eine nett, und die 15 Schlußlichter waren mit einer

Ausnahme sämtlich gemeine Strategien. Aber obwohl die edelmütige Strategie „Wie du zweimal mir, so ich dir“ das erste Turnier gewonnen hätte, wenn sie daran teilgenommen hätte, war sie im zweiten Wettbewerb nicht siegreich. Denn nun schloß das Feld subtilere gemeine Strategien ein, die in der Lage waren, solche absoluten Einfaltspinsel rücksichtslos auszubeuten.

Damit sind wir auf eine wichtige Tatsache gestoßen: Bei solchen Turnieren hängt der Erfolg einer Strategie davon ab, welche anderen Strategien am Wettbewerb teilnehmen. Nur auf diese Weise läßt sich erklären, warum „Wie du zweimal mir, so ich dir“ im zweiten Turnier ziemlich weit hinten rangierte, während dieselbe Strategie im ersten Wettbewerb gewonnen hätte. Aber wie ich schon sagte, befaßt sich dieses Buch nicht mit der Genialität von Computerprogrammierern. Gibt es eine objektive Methode, mit der wir beurteilen können, welches, in einem allgemeineren und weniger willkürlichen Sinne, die wirklich beste Strategie ist? Wer die vorigen Kapitel gelesen hat, wird bereits darauf vorbereitet sein, die Antwort in der Theorie der evolutionär stabilen Strategien zu suchen.

Ich gehörte zu den Personen, denen Axelrod seine ersten Resultate zukommen ließ mit der Einladung, mich mit einer Strategie an dem zweiten Turnier zu beteiligen. Ich tat dies nicht, machte aber einen anderen Vorschlag. Axelrod hatte bereits im Sinne der evolutionär stabilen Strategien (ESS) zu denken begonnen, aber ich hielt diese Tendenz für so bedeutsam, daß ich ihm schriftlich vorschlug, sich mit W. D. Hamilton in Verbindung zu setzen, der damals, ohne daß Axelrod davon wußte, in einer anderen Abteilung derselben Institution, der Michigan-Universität, arbeitete. Axelrod nahm tatsächlich sofort Kontakt mit Hamilton auf, und das Resultat ihrer anschließenden Zusammenarbeit war ein brillanter Beitrag, den sie 1981 gemeinsam in der Zeitschrift *Science* veröffentlichten. Der Beitrag gewann den Newcomb-Cleveland-Preis der American Association for the Advancement of Science. Abgesehen davon, daß Axelrod und Hamilton einige herrlich aus-

gefallene Beispiele des „Wiederholten Gefangenendilemmas“ aus der Biologie erörterten, zollten sie der ESS-These die meiner Ansicht nach verdiente Anerkennung.

Vergleichen wir die ESS-Methode mit dem Jeder-gegen-jeden-System, das Axelrod bei seinen beiden Turnieren benutzte. Dieses System kennen wir aus der Fußballiga. Jede Strategie wurde gleich oft gegen jede andere Strategie ausgespielt. Das Endergebnis einer Strategie war die Summe der Punkte, die sie gegen alle anderen Strategien gewann. Um in einem solchen Jeder-gegen-jeden-Wettkampf erfolgreich zu sein, muß eine Strategie daher gut gegen alle anderen Strategien abschneiden, die *zufällig* mitspielen. Axelrods Bezeichnung für eine Strategie, die sich erfolgreich gegen eine Vielzahl anderer Strategien durchsetzt, ist „robust“. „Wie du mir, so ich dir“ erwies sich als robuste Strategie. Aber wie die Gruppe der eingereichten Strategien zusammengesetzt ist, hängt vom Zufall ab. Das war der Punkt, der uns weiter oben Sorgen gemacht hat. Es ergab sich einfach so, daß bei Axelrods ursprünglichem Wettbewerb die Hälfte der Teilnehmer nett war. In diesem Klima war „Wie du mir, so ich dir“ der Gewinner, und in diesem Umfeld hätte „Wie du zweimal mir, so ich dir“ gewonnen, wenn es mitgespielt hätte. Aber nehmen wir an, es hätte sich zufällig so ergeben, daß fast alle Mitspieler gemein gewesen wären. Das hätte leicht geschehen können. Schließlich waren sechs der 14 eingereichten Strategien gemein. Wären dreizehn von ihnen gemein gewesen, so hätte „Wie du mir, so ich dir“ nicht gewonnen. Es hätte nicht das richtige „Klima“ dafür geherrscht. Nicht nur der gewonnene Geldbetrag, sondern auch die Rangordnung des Erfolgs unter Strategien hängt davon ab, welche Strategien zufällig zu dem Wettbewerb eingereicht wurden; es hängt, mit anderen Worten, von etwas so Willkürlichem wie der menschlichen Laune ab. Wie können wir diese Willkür reduzieren? Durch „ESS-Denken“.

Wie wir uns aus vorangegangenen Kapiteln erinnern, ist ein wichtiges Merkmal einer evolutionär stabilen Strategie, daß sie

auch dann noch gut abschneidet, wenn sie in der Population bereits zahlreich ist. Würden wir zum Beispiel „Wie du mir, so ich dir“ als ESS bezeichnen, so würde dies bedeuten, daß „Wie du mir, so ich dir“ in einem von Wie-du-mir-so-ich-dir-Strategen beherrschten Umfeld erfolgreich wäre. Man könnte dies als eine besondere Art von „Robustheit“ betrachten. Als Evolutionsbiologen sind wir versucht, es als die einzige Art von Robustheit anzusehen, auf die es ankommt.

Warum kommt es so sehr darauf an? Weil Gewinne in der Welt des Darwinismus nicht als Geld ausgezahlt werden; sie werden in Form von Nachkommen ausgezahlt. Für einen Darwinisten ist eine Strategie erfolgreich, wenn sie in der Population von Strategien zahlreich geworden ist. Damit eine Strategie erfolgreich bleibt, muß sie besonders gut abschneiden, wenn sie zahlreich vertreten ist, das heißt in einem Klima, das von Kopien ihrer selbst beherrscht ist.

Auf der Suche nach einer ESS spielte Axelrod tatsächlich eine dritte Runde seines Turniers durch, so wie die natürliche Auslese dies getan haben könnte. Er bezeichnete sie allerdings nicht als dritte Runde, da er keine neuen Teilnehmer aufforderte, sondern dieselben 63 Strategien benutzte wie bei der zweiten Runde. Doch meiner Meinung nach ist es angebracht, sie als dritte Runde zu behandeln, denn ich glaube, sie unterscheidet sich grundsätzlicher von den beiden Jeder-gegen-jeden-Wettbewerben, als diese sich voneinander unterscheiden.

Axelrod nahm die 63 Strategien und speiste sie wieder in den Computer ein, um die „erste Generation“ einer evolutionären Sequenz zu erzeugen. In der „ersten Generation“ bestand das „Klima“ daher aus gleich häufigen Strategien. Am Ende der ersten Generation wurden jeder Strategie Gewinne ausgezahlt, und zwar nicht in Form von „Geld“ oder „Punkten“, sondern in Form von *Nachkommen*, die mit ihren (ungeschlechtlichen) Eltern identisch waren. Einige Strategien wurden von Generation zu Generation seltener und starben schließlich aus. Andere wurden häufiger.

In dem Maße, wie der zahlenmäßige Anteil der Strategien sich veränderte, änderte sich auch das „Klima“, in dem die weiteren Züge des Spiels stattfanden.

Schließlich, nach ungefähr 1000 Generationen, änderten sich die Anteile nicht mehr, es gab also auch keine weiteren Veränderungen im Klima. Ein stabiler Zustand war erreicht. Vorher waren die Geschicke der verschiedenen Strategien abwechselnd günstig und ungünstig gewesen, genauso wie in meiner Computersimulation der Betrüger, Betrogenen und Nachtragenden. Einige der Strategien steuerten von Anfang an auf das Aussterben zu, und die meisten waren nach 200 Generationen ausgestorben. Von den gemeinen Strategien nahm die eine oder andere anfänglich an Häufigkeit zu, aber ihr Gedeihen war, wie das der Betrüger in meiner Simulation, nur von kurzer Dauer. Die einzige gemeine Strategie, die Generation 200 überlebte, hieß „Harrington“. Ihr Wohlergehen stieg während der ersten ungefähr 150 Generationen steil an. Danach ging es mit ihr recht allmählich bergab, und etwa bei Generation 1000 starb sie aus. „Harrington“ war es aus demselben Grund eine Zeitlang gut ergangen wie meinem ursprünglichen Betrüger. Die Strategie beutete Trottel wie „Wie du zweimal mir, so ich dir“ (zu verzeihend) aus, solange es diese gab. Dann, als die Trottel ausgerottet waren, folgte die Strategie „Harrington“ ihnen nach, da sie keine leichte Beute mehr hatte. Das Feld war frei für „nette“, aber „provozierbare“ Strategien wie „Wie du mir, so ich dir“.

In der Tat ging „Wie du mir, so ich dir“ aus fünf von sechs Durchläufen der dritten Runde als Sieger hervor, wie sie es auch in der ersten und zweiten Runde getan hatte. Fünf andere nette, aber provozierbare Strategien waren letzten Endes fast genauso erfolgreich (genauso häufig in der Population) wie „Wie du mir, so ich dir“; eine von ihnen gewann sogar den sechsten Durchlauf. Sobald alle gemeinen Strategien ausgestorben waren, war es ganz und gar nicht mehr möglich, irgendeine der netten Strategien von



„Wie du mir, so ich dir“ oder voneinander zu unterscheiden, da sie alle, nett wie sie waren, *Zusammenarbeiten* spielten.

Eine Konsequenz aus dieser Ununterscheidbarkeit ist, daß „Wie du mir, so ich dir“ zwar wie eine ESS aussieht, aber strenggenommen keine echte ESS ist. Erinnern wir uns, daß eine Strategie, um eine ESS zu sein, nicht von einer seltenen, mutierten Strategie unterwandelbar sein darf, wenn sie weit verbreitet ist. Nun kann „Wie du mir, so ich dir“ zwar von keiner gemeinen Strategie unterwandert werden, doch bei einer anderen netten Strategie liegen die Dinge anders. Wie wir gerade gesehen haben, sehen nette Strategien in einer Population solcher Strategien alle genau gleich aus und verhalten sich alle gleich: Sie spielen alle ständig *Zusammenarbeiten*. Daher kann jede andere nette Strategie, etwa die uneingeschränkt edelmütige Strategie „Immer zusammenarbeiten“, auch wenn sie zugegebenermaßen keinen positiven Selektionsvorteil gegenüber „Wie du mir, so ich dir“ besitzt, in die Population hineindriften, ohne bemerkt zu werden. Somit ist „Wie du mir, so ich dir“ keine echte ESS.

Nun könnte man meinen, daß wir, da die Welt ja genauso nett bleibt, „Wie du mir, so ich dir“ ebensogut als ESS betrachten könnten. Doch sehen wir uns an, was als nächstes geschieht. Im Gegensatz zu „Wie du mir, so ich dir“ ist „Immer Zusammenarbeiten“ nicht gegen die Invasion gemeiner Strategien wie „Immer Zusammenarbeit verweigern“ stabil. Diese ist gegen „Immer zusammenarbeiten“ erfolgreich, weil sie bei jedem Zug den hohen Gewinn des Anreizes erhält. Daher werden gemeine Strategien wie „Immer Zusammenarbeit verweigern“ in die Population eindringen und die Anzahl allzu netter Strategien wie „Immer zusammenarbeiten“ niedrig halten.

Aber obgleich „Wie du mir, so ich dir“ strenggenommen keine echte ESS ist, ist es wahrscheinlich richtig, eine gewisse Mischung von hauptsächlich netten, aber Vergeltung übenden „Wie du mir, so ich dir“-ähnlichen Strategien in der Praxis so zu behandeln, als entspräche sie in etwa einer ESS. Eine solche Mischung

könnte ein geringes Quantum Gemeinheit enthalten. In einer der interessanteren Nachfolgearbeiten zu Axelrods Arbeit warfen Robert Boyd und Jeffrey Lorberbaum einen Blick auf eine Mischung aus „Wie du zweimal mir, so ich dir“ und einer Strategie namens „Argwöhnisches Wie-du-mir-so-ich-dir“. Letztere ist definitionsgemäß eine gemeine Strategie, aber sie ist nicht sehr gemein. Nach dem ersten Zug verhält sie sich genauso wie „Wie du mir, so ich dir“ selbst, aber – und dies ist es, was sie zu einer gemeinen Strategie macht – beim allerersten Zug des Spiels verweigert sie die Zusammenarbeit. In einem völlig von „Wie du mir, so ich dir“ beherrschten Klima gedeiht „Argwöhnisches Wie-du-mir-so-ich-dir“ nicht, da ihre anfängliche Verweigerung der Zusammenarbeit eine ununterbrochene Serie wechselseitiger Gegenschläge auslöst. Stößt sie jedoch andererseits auf einen Spieler, der die Strategie „Wie du zweimal mir, so ich dir“ anwendet, so unterdrückt dessen größere Vergebungsbereitschaft die Vergeltung im Keim. Beide Spieler beenden das Spiel mindestens mit der Punktzahl des Vergleichsniveaus (alle arbeiten immer zusammen), und die Strategie „Argwöhnisches Wie-du-mir-so-ich-dir“ gewinnt einen Bonus für ihre anfängliche Zusammenarbeitsverweigerung. Boyd und Lorberbaum zeigten, daß es, evolutionär ausgedrückt, einer *Mischung* von „Wie du zweimal mir, so ich dir“ und „Argwöhnisches Wie-du-mir-so-ich-dir“ möglich ist, in eine Population von „Wie du mir, so ich dir“ einzudringen, wobei jeder von beiden jeweils in der Gegenwart des anderen gut gedeiht. Diese Kombination ist fast mit Sicherheit nicht die einzige, der auf diese Weise eine Invasion gelänge. Wahrscheinlich gibt es eine ganze Reihe von Mischungen aus nur wenig gemeinen mit netten und sehr verständlichen Strategien, die zusammen zur Invasion fähig sind. Man könnte versucht sein, hier Ähnlichkeiten mit vertrauten Aspekten des menschlichen Lebens zu entdecken.

Axelrod erkannte, daß „Wie du mir, so ich dir“ strenggenommen keine ESS ist, und prägte für sie daher den Ausdruck „kollektiv stabile Strategie“. Wie auch im Falle echter evolutionär stabili-

ler Strategien ist es möglich, daß mehr als eine Strategie zur selben Zeit kollektiv stabil ist. Und wieder ist es eine Frage des Zufalls, welche Strategie schließlich eine Population beherrscht. „Immer Zusammenarbeit verweigern“ ist ebenso stabil wie „Wie du mir, so ich dir“. In einer bereits von „Immer Zusammenarbeit verweigern“ beherrschten Population ist keine andere Strategie erfolgreicher. Wir können das System als bistabil behandeln: In einem der beiden stabilen Zustände dominiert „Immer Zusammenarbeit verweigern“, in dem anderen „Wie du mir, so ich dir“ (oder irgendeine Mischung von überwiegend netten, Vergeltung übenden Strategien). Derjenige stabile Zustand, der zuerst in der Population herrscht, gleich welcher es ist, wird gewöhnlich bestehen bleiben.

Aber was bedeutet „dominieren“ quantitativ ausgedrückt? Wie häufig muß „Wie du mir, so ich dir“ sein, damit diese Strategie besser abschneidet als „Immer Zusammenarbeit verweigern“? Das hängt davon ab, welche Gewinne im einzelnen der Bankier sich in diesem speziellen Spiel auszuzahlen bereit erklärt hat. Allgemein können wir nur sagen, daß es eine kritische Frequenz gibt, eine Art Bergkamm. Auf der einen Seite des Grades ist die kritische Frequenz von „Wie du mir, so ich dir“ überschritten, und die natürliche Auslese sorgt für eine stetige Zunahme dieser Strategie. Auf der anderen Seite des Grades ist die kritische Frequenz für „Immer Zusammenarbeit verweigern“ überschritten, und die natürliche Auslese fördert „Immer Zusammenarbeit verweigern“ immer stärker. Wir sind einem Äquivalent dieses Grades, wie der Leser sich erinnern wird, bereits in der Geschichte der Nachtragenden und Betrüger in Kapitel 10 begegnet.

Es ist daher offensichtlich wichtig, auf welcher Seite des Grades die Entwicklung einer Population zufällig *beginnt*. Und wir müssen wissen, auf welche Weise es dazu kommen könnte, daß eine Population von einer Seite des Grades auf die andere gelangt. Nehmen wir an, wir beginnen mit einer Population, die sich bereits auf der Seite von „Immer Zusammenarbeit verweigern“ be-

findet. Die wenigen Individuen, die „Wie du mir, so ich dir“ spielen, treffen einander nicht oft genug, um sich gegenseitig von Nutzen zu sein. Somit drängt die natürliche Auslese die Population immer noch weiter in Richtung des Extrems von „Immer Zusammenarbeit verweigern“. Wenn es der Population nur eben gelingen würde, durch zufällige Drift auf die andere Seite des Grates zu gelangen, so könnte sie den Abhang zur „Wie du mir, so ich dir“-Seite hinabgleiten, und es ginge allen viel besser, und zwar auf Kosten der Bank (oder der Natur). Doch natürlich haben Populationen weder einen Gruppenwillen noch eine Gruppenabsicht oder ein Gruppenziel. Sie können sich nicht bemühen, über den Grat hinwegzuspringen, sondern werden ihn nur dann überqueren, wenn die ungerichteten Kräfte der Natur sie zufällig hinüberführen.

Wie könnte es dazu kommen? Eine Möglichkeit, die Antwort auszudrücken, ist : „Durch Zufall.“ Aber „Zufall“ ist lediglich ein Wort, das unserer Unkenntnis Ausdruck gibt. Es bedeutet „durch ein bisher unbekanntes oder nicht spezifiziertes Mittel bedingt“. Wir sind in der Lage, eine etwas bessere Antwort zu geben. Wir können uns vorzustellen versuchen, mit welchen praktischen Methoden es einer Minderheit von Individuen mit der Strategie „Wie du mir, so ich dir“ gelingen könnte, ihre Zahl auf den kritischen Wert zu erhöhen. Dies läuft auf die Frage hinaus, welche Möglichkeiten es für Individuen gibt, die „Wie du mir, so ich dir“ spielen, sich in ausreichend großer Zahl zusammenzufinden, damit sie alle auf Kosten der Bank profitieren können.

Dieser Gedankengang scheint vielversprechend zu sein, ist jedoch ziemlich vage. Auf welche Weise genau könnte es dazu kommen, daß einander ähnliche Individuen sich lokal zusammenballen? In der Natur zweifellos durch genetische Verwandtschaft. Die Angehörigen der meisten Tierarten leben wahrscheinlich eher in der Nähe ihrer Schwestern, Brüder und Vettern als in der Nähe irgendwelcher anderen beliebigen Populationsmitglieder. Dies ist nicht unbedingt deshalb der Fall, weil sie es so wollen. Es ergibt

sich automatisch aus der „Viskosität“ in der Population. Viskosität bedeutet jede Tendenz von Individuen, in der Nähe des Ortes zu bleiben, an dem sie geboren wurden. Beispielsweise war es während eines Großteils der Geschichte und in den meisten Teilen der Welt so (wenn auch zufällig gerade nicht in unserer modernen Welt), daß sich einzelne Menschen selten mehr als ein paar Kilometer von ihrem Geburtsort entfernten. Als Folge davon entstehen gewöhnlich örtlich begrenzte Ansammlungen genetisch verwandter Individuen. Ich erinnere mich, wie ich einmal eine entlegene Insel vor der Westküste von Irland besuchte und über die Tatsache verblüfft war, daß fast alle Bewohner dieser Insel enorm große, abstehende Ohren hatten. Das konnte kaum eine Anpassung an das örtliche Klima sein (gewöhnlich herrschen starke von der Küste kommende Winde). Der Grund für dieses Phänomen war vielmehr, daß die meisten Inselbewohner eng miteinander verwandt waren.

Genetische Verwandte haben gewöhnlich nicht nur ähnliche Gesichtszüge, sondern gleichen sich auch in allen möglichen anderen Beziehungen. Beispielsweise werden sie einander gewöhnlich in bezug auf die genetische Neigung ähneln, die Strategie „Wie du mir, so ich dir“ anzuwenden oder nicht. Daher kann „Wie du mir, so ich dir“ selbst in einer Population, in der sie insgesamt selten ist, in lokal begrenzten Bereichen verbreitet sein. Dort können Individuen, die diese Strategie anwenden, oft genug aufeinandertreffen, um von der gegenseitigen Zusammenarbeit zu profitieren, auch wenn Berechnungen, bei denen nur die globale Häufigkeit in der Gesamtpopulation in Betracht gezogen wird, anzeigen, daß sie unterhalb der kritischen Frequenz liegen.

„Wie du mir, so ich dir“ spielende Individuen, die in traulichen kleinen lokalen Enklaven miteinander zusammenarbeiten, können so prächtig gedeihen, daß sich aus kleinen Gruppen größere Ansammlungen entwickeln. Wenn diese groß genug werden, können sie sich auf Gebiete ausdehnen, in denen bis dahin Individuen mit der Strategie „Immer Zusammenarbeit verweigern“ dominierten.

Es wäre verkehrt, bei diesen lokalen Enklaven an meine irische Insel zu denken, denn deren Bewohner sind räumlich isoliert. Stellen wir uns statt dessen eine große Population vor, in der nicht viel Bewegung herrscht, so daß die Individuen dieser Gruppe ihren nächsten Nachbarn gewöhnlich ähnlicher sind als den etwas weiter entfernten Nachbarn, selbst wenn überall in dem gesamten Gebiet ein permanentes Vermischen von Genen stattfindet.

Kehren wir zu unserem Grat zurück: „Wie du mir, so ich dir“ könnte ihn also überwinden. Dazu ist weiter nichts nötig als eine kleine lokale Ansammlung einander ähnlicher Individuen, eine Ansammlung der Art, wie sie in natürlichen Populationen gewöhnlich von selbst entstehen. Die Strategie „Wie du mir, so ich dir“ besitzt eine eingebaute Begabung dafür, den Grat hinüber zu ihrer eigenen Seite zu überqueren, selbst dann, wenn sie selten ist. Es ist, als führe ein Geheimgang unter dem Grat hindurch. Doch dieser Geheimgang enthält ein Einwegventil: Es besteht eine Asymmetrie. Anders als „Wie du mir, so ich dir“ kann „Immer Zusammenarbeit verweigern“, obwohl sie eine echte ESS ist, lokale Zusammenballungen nicht dazu benutzen, den Grat zu überwinden. Ganz im Gegenteil. Wenn sie lokal gehäuft auftreten, sind Individuen mit der Strategie „Immer Zusammenarbeit verweigern“ weit davon entfernt zu gedeihen: Sie schneiden vielmehr besonders schlecht ab. Statt einander ohne viel Aufhebens auf Kosten der Bank zu helfen, richten sie sich gegenseitig zugrunde. Das heißt, anders als „Wie du mir, so ich dir“ erhält „Immer Zusammenarbeit verweigern“ keinerlei Hilfe in der Population.

Das heißt, „Wie du mir, so ich dir“ kann zwar nur mit einigen Zweifeln als ESS angesehen werden, besitzt aber eine Art Stabilität höherer Ordnung. Was könnte das bedeuten? Gewiß, stabil ist stabil. Aber hier betrachten wir die Dinge langfristig. Während einer langen Zeitspanne widersteht „Immer Zusammenarbeit verweigern“ der Invasion. Doch wenn wir lange genug warten, vielleicht Tausende von Jahren, wird „Wie du mir, so ich dir“ schließlich häufig genug werden, um den Grat zu überwinden,

und es wird zu einer Wendung in der Population kommen. Die umgekehrte Entwicklung ist nicht möglich. Da „Immer Zusammenarbeit verweigern“ nicht von Zusammenballungen profitieren kann, erfreut sie sich dieser Stabilität höherer Ordnung nicht.

Wie wir gesehen haben, ist die Strategie „Wie du mir, so ich dir“, was bedeutet, daß sie niemals als erste die Zusammenarbeit verweigert, und „verzeihend“, was bedeutet, daß ihr Gedächtnis für vergangene Missetaten kurz ist. Ich führe jetzt einen weiteren von Axelrod in einem speziellen Sinne verwendeten Ausdruck ein. „Wie du mir, so ich dir“ ist außerdem „nicht neidisch“. Neidisch sein bedeutet hier, daß ein Spieler danach trachtet, mehr Geld zu gewinnen als sein Gegner, statt eine bestimmte Summe vom Geld der Bank haben zu wollen. Nicht neidisch sein bedeutet, daß ein Spieler völlig damit zufrieden ist, wenn der andere Spieler genausoviel Geld gewinnt wie er selbst, solange beide auf diese Weise mehr von der Bank erhalten. In der Tat „gewinnt“ „Wie du mir, so ich dir“ niemals ein Spiel. Wenn wir darüber nachdenken, erkennen wir, daß diese Strategie in keinem Spiel eine höhere Punktzahl als ihr „Gegner“ erlangen *kann*, da sie niemals die Zusammenarbeit verweigert, es sei denn als Gegenschlag. Im besten Fall kann sie ein Unentschieden erreichen. Bei diesem Unentschieden erzielen aber beide Seiten gewöhnlich hohe Punktzahlen. Wo es um „Wie du mir, so ich dir“ und andere nette Strategien geht, ist schon das Wort „Gegner“ unangebracht. Doch wenn Psychologen echte Menschen das Wiederholte Gefangenendilemma spielen lassen, verfallen leider fast alle Spieler dem Neid und erzielen daher in bezug auf Geld relativ niedrige Gewinne. Es sieht so aus, als wollten viele Menschen, vielleicht ohne auch nur darüber nachzudenken, eher den anderen Spieler zugrunde richten, als mit ihm zusammenarbeiten, um die Bank zu schädigen. Axelrods Untersuchungen haben gezeigt, welch ein Fehler dies ist.

Es ist nur bei bestimmten Arten von Spielen ein Fehler. Spieltheoretiker unterteilen alle Spiele in „Nullsummenspiele“ und

„Nichtnullsummenspiele“. Bei einem Nullsummenspiel ist ein Gewinn für den einen Spieler ein Verlust für den anderen. Schach beispielsweise ist ein Nullsummenspiel, denn das Ziel jedes Spielers ist, zu gewinnen, und das bedeutet, er muß dafür sorgen, daß der andere Spieler verliert. Das Gefangenendilemma jedoch ist ein Nichtnullsummenspiel. Es gibt eine Bank, die Geld auszahlt, und die beiden Spieler können sehr wohl Arm in Arm lachend den ganzen Weg bis zur Bank gehen.

Dieser Ausdruck, daß sie lachend den ganzen Weg bis zur Bank gehen, erinnert mich an eine großartige Zeile bei Shakespeare:

Das erste, was wir tun: laßt uns alle Rechtsanwälte töten.

*Heinrich VI., II. Akt*

Zivilprozesse sind „Streitfälle“, in denen es häufig einen breiten Spielraum für Zusammenarbeit gibt. Was wie eine Nullsummen-Konfrontation aussieht, kann mit ein wenig gutem Willen in ein für alle Seiten vorteilhaftes Nichtnullsummenspiel umgewandelt werden. Betrachten wir den Fall von Ehescheidungen. Eine gute Ehe ist offensichtlich ein Nichtnullsummenspiel, das voll von gegenseitiger Zusammenarbeit ist. Aber selbst wenn eine Ehe zerbricht, wäre es für das Paar aus zahlreichen Gründen von Vorteil, weiterhin zusammenzuarbeiten und auch seine Scheidung als Nichtnullsummenspiel zu behandeln. Als ob das Wohlergehen der Kinder nicht Grund genug wäre, reißen die Honorare von zwei Rechtsanwälten auch noch ein häßliches Loch in die Familienfinanzen. So wird ein vernünftiges und zivilisiertes Ehepaar offensichtlich zunächst *zusammen* einen Rechtsanwalt konsultieren, oder etwa nicht?

Nun, in Wahrheit ist es nicht so. Zumindest in England und bis vor kurzem auch in allen fünfzig Staaten der USA erlaubt ihnen das Gesetz nicht, sich so zu verhalten, oder genauer gesagt – und bedeutsamer – erlaubt der Berufskodex der Rechtsanwälte es ihnen nicht. Rechtsanwälte dürfen nur einen Ehepartner als Klienten annehmen. Der andere wird abgewiesen und erhält entweder



überhaupt keinen rechtlichen Beistand oder ist gezwungen, einen zweiten Rechtsanwalt aufzusuchen. Und dann geht der Spaß los. In getrennten Büros, aber unisono beginnen die beiden Rechtsanwälte unverzüglich, von „uns“ und „ihnen“ zu sprechen. „Uns“, verstehen wir das recht, bedeutet nicht ich und meine Frau; es bedeutet ich und mein Rechtsanwalt gegen meine Frau und ihren Rechtsanwalt. Wenn der Fall vor Gericht kommt, wird er in der Tat als „Schmidt gegen Schmidt“ aufgerufen! Es wird davon *ausgegangen*, daß es ein kontroverser Fall ist, gleichgültig, ob die Ehepartner feindliche Gefühle gegeneinander hegen oder nicht, und gleichgültig, ob sie eigens vereinbart haben, vernünftigerweise freundschaftlich miteinander umzugehen. Und wer hat einen Vorteil davon, daß der Fall als eine „Ich gewinne, du verlierst“-Rauferei behandelt wird? Vermutlich nur die Rechtsanwälte.

Das glücklose Ehepaar ist in ein Nullsummenspiel hineingedrängt worden. Für die Rechtsanwälte jedoch ist der Fall *Schmidt gegen Schmidt* ein nettes, fettes *Nichtnullsummenspiel*, bei dem die Schmidts die Belohnungen zahlen und sie selbst das gemeinsame Konto ihrer beiden Klienten in sorgfältig kodierter Zusammenarbeit plündern. Beispielsweise machen sie Vorschläge, die, wie sie beide wissen, von der jeweils anderen Seite nicht akzeptiert werden. Dies provoziert einen Gegenvorschlag, von dem sie ebenfalls beide wissen, daß er nicht akzeptabel ist. Und so geht es weiter. Jeder Brief, jeder Telefonanruf, der zwischen den beiden zusammenarbeitenden „Gegnern“ ausgetauscht wird, erhöht die Rechnung um einen weiteren Batzen. Mit einigem Glück läßt sich dieses Vorgehen monate- oder sogar jahrelang hinziehen, und entsprechend steigen die Kosten. Die beiden Rechtsanwälte setzen sich nicht etwa zusammen, um sich dies alles einfallen zu lassen. Im Gegenteil, ironischerweise ist gerade die Tatsache, daß sie so peinlich getrennt sind, das Hauptinstrument ihrer Zusammenarbeit auf Kosten der Klienten. Möglicherweise sind die Rechtsanwälte sich gar nicht dessen bewußt, was sie tun. Wie die Vampire,

mit denen wir uns gleich befassen werden, spielen sie lediglich nach perfekt ritualisierten Regeln. Das System funktioniert ohne jede bewußte Aufsicht oder Organisation. Es ist völlig darauf angelegt, uns in Nullsummenspiele hineinzuzwingen. Nullsummenspiele für die Klienten, aber ausgesprochene *Nichtnullsummenspiele* für die Rechtsanwälte.

Was sollen wir tun? Shakespeares Lösung verursacht eine Menge Schlamassel. Es wäre sauberer, für eine Gesetzesänderung zu sorgen. Aber die meisten Parlamentarier kommen aus den juristischen Berufen und haben eine Nullsummenmentalität. Man kann sich kaum eine feindlichere Atmosphäre vorstellen als das englische Unterhaus. (Vor Gericht wird in der Debatte wenigstens der Anstand gewahrt. Das fällt auch nicht schwer, da „mein gelehrter Freund und ich“ den ganzen Weg zur Bank sehr schön zusammenarbeiten.) Vielleicht sollte man wohlmeinenden Gesetzgebern und wirklich reumütigen Juristen ein wenig Spieltheorie beibringen. Es ist nur gerecht, wenn wir hinzufügen, daß einige Juristen genau die umgekehrte Rolle spielen, indem sie ihre Klienten, die auf einen Nullsummenkampf aus sind, davon überzeugen, daß eine außergerichtliche Nichtnullsummenregelung für sie günstiger wäre.

Wie sieht es mit anderen Spielen im menschlichen Leben aus? Welches sind Nullsummen- und welches Nichtnullsummenspiele? Und – denn das ist nicht dasselbe – welche Aspekte des Lebens *verstehen* wir als Nullsummen- oder Nichtnullsummenspiele? Welche Aspekte des Lebens fördern „Neid“ und welche die Zusammenarbeit gegen eine „Bank“? Denken wir beispielsweise an Lohnverhandlungen und Lohngefälle. Werden wir, wenn wir unsere Lohnerhöhungen aushandeln, von „Neid“ getrieben, oder arbeiten wir zusammen, um unser Realeinkommen zu maximieren? Glauben wir – im wirklichen Leben ebenso wie in psychologischen Experimenten –, daß wir ein Nullsummenspiel spielen, wenn dies tatsächlich nicht der Fall ist? Ich stelle diese

schwierigen Fragen einfach nur. Sie zu beantworten, würde den Rahmen dieses Buches sprengen.

Fußball ist ein Nullsummenspiel. Wenigstens ist es das normalerweise; gelegentlich kann es aber zu einem Nichtnullsummenspiel werden. Dies geschah 1977 in der englischen Fußballiga. Die Mannschaften in der Fußballiga werden in vier Divisionen aufgeteilt. Die Vereine spielen gegen andere Vereine in ihrer eigenen Division und sammeln während der ganzen Saison Punkte für Siege und unentschiedene Spiele. In der Ersten Division zu sein bringt Prestige und ist außerdem für einen Verein lukrativ, denn es garantiert große Zuschauermengen. Am Ende jeder Spielzeit steigen die untersten drei Vereine der Ersten Division für die nächste Saison in die Zweite Division ab. Absteigen scheint als schreckliches Schicksal angesehen zu werden, und um es zu vermeiden, sind große Anstrengungen gerechtfertigt.

Der 18. Mai 1977 war der letzte Tag der Fußballsaison jenes Jahres. Zwei der drei Absteiger aus der Ersten Division waren bereits ermittelt, aber um den dritten Abstieg wurde noch gekämpft. Es würde zweifellos einer der drei Vereine Sunderland, Bristol oder Coventry sein. Diese Vereine hatten also an jenem Samstag allen Grund, sich anzustrengen. Sunderland spielte gegen einen vierten Verein (über dessen Verbleib in der Ersten Division kein Zweifel bestand). Und es ergab sich, daß Bristol und Coventry gegeneinander spielten. Man wußte, daß, wenn Sunderland das Spiel verlor, Bristol und Coventry lediglich ein Unentschieden benötigten, um in der Ersten Division zu bleiben. Sollte Sunderland jedoch gewinnen, so wäre, je nach dem Ergebnis des Spieles zwischen Bristol und Coventry, einer der beiden der Absteiger. Die beiden entscheidenden Spiele fanden theoretisch gleichzeitig statt. In Wirklichkeit jedoch begann das Spiel Bristol-Coventry zufällig mit fünf Minuten Verspätung. Aus diesem Grunde wurde das Ergebnis von Sunderlands Spiel vor Ende der Begegnung Bristol-Coventry bekannt. Und das ist der Clou dieser ganzen komplizierten Geschichte.

Während der größten Zeit des Spiels zwischen Bristol und Coventry war die Begegnung, um einen zeitgenössischen Sportbericht zu zitieren, „schnell und häufig wütend“, ein erregender (wenn man so etwas mag) Schlag-auf-Schlag-Kampf. Einige glänzende Torschüsse von beiden Seiten hatten dafür gesorgt, daß das Spiel in der 80. Minute zwei zu zwei stand. Dann drang, zwei Minuten vor Spielende, die Nachricht vom anderen Spielfeld durch, daß Sunderland verloren hatte. Unverzüglich sorgte der Mannschaftskapitän von Coventry dafür, daß die Nachricht auf dem riesigen elektronischen Standanzeiger an einem Ende des Spielfeldes aufflammte. Offensichtlich waren alle 22 Spieler des Lesens mächtig, und sie begriffen alle, daß sie sich nun nicht mehr anzustrengen brauchten. Ein Unentschieden war alles, was jede der beiden Mannschaften brauchte, um vor dem Abstieg sicher zu sein. Sich anzustrengen, um Tore zu erzielen, wäre nun sogar eine eindeutig schlechte Taktik gewesen, denn es hätte Spieler von der Verteidigung abgezogen und dadurch das Risiko erhöht, tatsächlich zu verlieren – und schließlich doch noch abzustiegen. Beide Seiten waren eifrig darauf bedacht, ein Unentschieden sicherzustellen. Um dieselben Sportnachrichten zu zitieren: „Fans, die Sekunden zuvor, als Don Gillies in der 80. Minute ein Ausgleichstor für Bristol schoß, wütende Gegner gewesen waren, taten sich plötzlich zu gemeinsamer Feier zusammen. Schiedsrichter Ron Challis schaute hilflos zu, wie die Spieler den Ball herumschubsten und dabei den Spieler, der am Ball war, wenig oder gar nicht herausforderten.“ Was zuvor ein Nullsummenspiel gewesen war, war wegen einer Nachricht aus der Außenwelt plötzlich zu einem Nichtnullsummenspiel geworden. Es ist, als sei plötzlich durch Zauberkraft von außen eine „Bank“ erschienen, die es beiden, Bristol wie Coventry, möglich machte, von dem gleichen Resultat zu profitieren – einem Unentschieden.

Zuschauerspiele wie Fußball sind normalerweise Nullsummenspiele, und das aus gutem Grund. Es ist für eine Menschenmenge weitaus erregender, Spieler zu beobachten, die verbissen gegenei-

inander kämpfen, als solche, die sich in aller Freundschaft gegenseitig gewähren lassen. Aber das wirkliche Leben, sowohl das menschliche als auch das der Tiere und Pflanzen, findet nicht für Zuschauer statt. Viele Situationen im wirklichen Leben entsprechen in der Tat Nichtnullsummenspielen. Die Natur spielt häufig die Rolle der „Bank“, daher kann ein Individuum vom Erfolg des anderen profitieren und umgekehrt. Man braucht keine Rivalen zugrunde zu richten, um selbst erfolgreich zu sein. Ohne von den grundlegenden Gesetzen des egoistischen Gens abzugehen, erkennen wir, wie Zusammenarbeit und wechselseitige Hilfe selbst in einer im wesentlichen egoistischen Welt blühen und gedeihen können. Nun ist deutlich, auf welche Weise (in Axelrods Sinne) nette Kerle als erste ans Ziel gelangen können.

Aber dies alles funktioniert nicht, solange das Spiel nicht *wiederholt* wird. Die Spieler müssen wissen (oder „wissen“), daß das gegenwärtig stattfindende Spiel nicht das letzte zwischen ihnen ist. In Axelrods eindringlicher Sprache ausgedrückt, heißt das: Der „Schatten der Zukunft“ muß lang sein. Aber wie lang? Er kann nicht unendlich lang sein. Theoretisch gesehen kommt es nicht darauf an, wie lang das Spiel ist; wichtig ist, daß keiner der Spieler wissen sollte, wann es endet. Nehmen wir an, der Leser und ich spielten gegeneinander, und nehmen wir weiter an, wir wüßten beide, daß das Spiel genau 100 Runden dauern soll. Nun ist uns beiden klar, daß die 100. Runde, da sie die letzte ist, einem einfachen einmaligen Gefangenendilemma entspricht. Daher ist in der 100. Runde die einzig vernünftige Strategie für jeden von uns beiden *Zusammenarbeit verweigern*, und wir können beide davon ausgehen, daß der andere Spieler zu demselben Ergebnis kommen und entschlossen sein wird, in der letzten Runde die Zusammenarbeit zu verweigern. Die letzte Runde kann daher als vorhersehbar abgeschrieben werden. Nun aber wird die 99. Runde gleichbedeutend mit einem einzigen Spiel, und die einzig vernünftige Wahl für jeden Spieler in diesem vorletzten Spiel ist ebenfalls *Zusammenarbeit verweigern*. Die 98. Runde unterliegt

demselben Gedankengang – und so weiter. Zwei strikt vernünftige Spieler, von denen jeder davon ausgeht, daß der andere sich ebenfalls strikt rational verhält, können nichts anderes tun, als die Zusammenarbeit zu verweigern, solange sie beide wissen, wie viele Runden das Spiel haben wird. Aus diesem Grund gehen Spieltheoretiker, wenn sie über das Wiederholte Gefangenendilemma sprechen, immer von der Annahme aus, daß das Ende des Spiels unvorhersagbar oder nur der Bank bekannt ist.

Selbst wenn die genaue Anzahl der Runden eines Spiels nicht mit Sicherheit bekannt ist, ist es im wirklichen Leben oft möglich, statistisch abzuschätzen, wie lange das Spiel *wahrscheinlich* noch dauern wird. Diese Einschätzung kann zu einem wichtigen Teil der Strategie werden. Wenn ich bemerke, daß der Bankier unruhig wird und auf seine Uhr sieht, ist die Vermutung berechtigt, daß das Spiel gleich zu Ende sein wird, und ich kann daher versucht sein, die Zusammenarbeit zu verweigern. Wenn ich den Verdacht habe, daß der Leser die Nervosität des Bankiers ebenfalls bemerkt hat, so fürchte ich möglicherweise, daß er ebenfalls daran denkt, die Zusammenarbeit zu verweigern. Ich werde wahrscheinlich ängstlich darum bemüht sein, als erster die Zusammenarbeit zu verweigern. Besonders, da ich die Befürchtung hege, daß der Leser befürchtet, daß ich ...

Die einfache Unterscheidung des Mathematikers zwischen dem „Einmaligen“ und dem „Wiederholten Gefangenendilemmaspiel“ ist *zu* einfach. Man kann davon ausgehen, daß jeder Spieler sich so verhält, als besäße er eine ständig aktualisierte Vorstellung davon, wie lange das Spiel wahrscheinlich noch weitergeht. Je länger der von ihm geschätzte Zeitraum, desto mehr wird sein Spiel den Erwartungen des Mathematikers hinsichtlich des echten wiederholten Spiels entsprechen, mit anderen Worten: Um so netter, verständnisvoller, weniger neidisch wird er sein. Je kürzer er die restliche Spieldauer einschätzt, desto stärker wird er geneigt sein, entsprechend den Erwartungen des Mathematikers für das einma-

lige Spiel zu handeln: Um so gemeiner und weniger verzeihend wird er sein.

Um die Bedeutung des Schattens der Zukunft zu illustrieren, führt Axelrod ein bewegendes Beispiel an. Es hat mit einem bemerkenswerten Phänomen zu tun, das während des Ersten Weltkrieges entstand, dem System „Leben und leben lassen“. Seine Quelle sind die Forschungen des Historikers und Soziologen Tony Ashworth. Es ist recht bekannt, daß sich zu Weihnachten britische und deutsche Soldaten für kurze Zeit verbrüdereten und im Niemandsland zusammen tranken. Weniger gut bekannt, aber in meinen Augen interessanter ist die Tatsache, daß ab 1914 wenigstens zwei Jahre lang überall entlang der Frontlinien inoffizielle und unausgesprochene Nichtangriffspakte gediehen, ein System, in dem „Leben und leben lassen“ galt. Es wird berichtet, daß ein höherer britischer Offizier, der die Schützengräben inspizierte, verblüfft darüber war, deutsche Soldaten zu beobachten, die in Schußweite hinter ihren eigenen Linien herumspazierten. „Unsere Leute schienen davon keine Notiz davon zu nehmen. Ich beschloß im stillen, diesen Zustand zu beenden, sobald wir übernommen hatten; solche Dinge sollten nicht erlaubt sein. Diese Leute wußten ganz offensichtlich nicht, daß ein Krieg im Gange war. Beide Seiten glaubten anscheinend an die Politik „Leben und leben lassen.“

Die Spieltheorie und das „Gefangenendilemma“ waren in jenen Tagen noch nicht erfunden, aber im Rückblick können wir uns diese Vorgänge ohne weiteres erklären, und Axelrod liefert eine faszinierende Analyse. In dem Schützengrabenkrieg jener Zeit war der Schatten der Zukunft bei jedem Zug lang. Das heißt, jede im Schützengraben sitzende Gruppe von britischen Soldaten konnte davon ausgehen, daß sie sich monatelang derselben eingegrabenen Gruppe von Deutschen gegenübersehen würde. Darüber hinaus wußten die einfachen Soldaten niemals, wann – wenn überhaupt – sie verlegt werden würden; Heeresbefehle erscheinen ihren Empfängern seit jeher willkürlich, launenhaft und unver-

ständig. Der Schatten der Zukunft war damals lang und unbestimmt genug, um eine Zusammenarbeit nach dem Prinzip „Wie du mir, so ich dir“ zu fördern. Vorausgesetzt natürlich, daß die Situation einem Gefangenendilemma entsprach.

Erinnern wir uns, daß, damit sich ein Spiel als ein echtes Gefangenendilemma qualifiziert, die Belohnungen einer besonderen Rangordnung folgen müssen. Beide Seiten müssen gegenseitige Zusammenarbeit der wechselseitigen Verweigerung der Zusammenarbeit vorziehen. Die Zusammenarbeit verweigern, während die andere Seite zusammenarbeitet, ist sogar noch besser, falls es gelingt. Zusammenarbeiten, während die andere Seite die Zusammenarbeit verweigert, ist am schlimmsten. Beiderseitige Verweigerung der Zusammenarbeit ist das, was der Generalstab gern sehen würde. Die Generäle wollen ihre Jungs begeistert Deutsche (oder Engländer) abknallen sehen, wann immer sich die Gelegenheit dazu bietet.

Beiderseitige Zusammenarbeit war vom Standpunkt der Generäle aus unerwünscht, half es ihnen doch nicht, den Krieg zu gewinnen. In den Augen der einzelnen Soldaten beider Seiten war sie dagegen außerordentlich wünschenswert. Sie wollten nicht erschossen werden. Zugegebenermaßen – und dies hat mit den anderen Auszahlungsbedingungen zu tun, die erforderlich sind, damit eine Situation ein echtes Gefangenendilemma ist – waren sie sich wahrscheinlich mit den Generälen darin einig, daß sie den Krieg lieber gewinnen als verlieren wollten. Aber das ist nicht die Wahl, der sich ein einzelner Soldat gegenüber sieht. Es ist unwahrscheinlich, daß der Ausgang des Krieges wesentlich davon beeinflußt wird, was er als einzelne Person tut. Gegenseitige Zusammenarbeit mit den konkreten feindlichen Soldaten, die einem auf der anderen Seite des Niemandslandes gegenüberstehen, beeinflußt jedoch höchst entscheidend das eigene Schicksal und ist bei weitem der beiderseitigen Verweigerung der Zusammenarbeit vorzuziehen, auch wenn man diese aus Gründen des Patriotismus oder der Disziplin vielleicht vorziehen würde, wenn man damit



davonkäme. Die damalige Situation scheint ein echtes Gefangenendilemma gewesen zu sein. Es war zu erwarten, daß so etwas wie „Wie du mir, so ich dir“ entstehen würde, und es entstand wirklich.

Die örtlich stabile Strategie war nicht unbedingt an jedem Frontabschnitt „Wie du mir, so ich dir“ selbst. „Wie du mir, so ich dir“ gehört zu einer Familie von netten, Vergeltung übenden, aber verzeihenden Strategien, die alle zwar nicht stabil im hier gebrauchten Sinne sind, aber doch zumindest schwer zu unterwandern, wenn sie sich erst einmal entwickelt haben. Wie wir einem zeitgenössischen Bericht entnehmen, entstand zum Beispiel an einer Stelle der Front eine Strategie des „Wie du dreimal mir, so ich dir“.

Wir gehen nachts vor die Gräben hinaus ... Die deutschen Arbeitstrupps sind ebenfalls draußen, deshalb verstieße es gegen die Etikette, jetzt zu schießen. Wirklich ekelhaft sind die Gewehrgranaten ... Sie können bis zu acht oder neun Mann töten, wenn sie in einen Schützengraben fallen ... Aber wir benutzen unsere nie, solange die Deutschen nicht besonders laut werden, da bei ihrem Vergeltungssystem für jede einzelne unserer Granaten drei von ihnen zurückkommen.

Es ist für jede Strategie der Familie „Wie du mir, so ich dir“ wichtig, daß die Spieler für das Verweigern von Zusammenarbeit bestraft werden. Die Drohung der Vergeltung muß immer präsent sein. Zurschaustellungen der Vergeltungskapazität waren ein bemerkenswerter Zug des Systems „Leben und leben lassen“. Meisterschützen auf beiden Seiten pflegten ihre tödliche Virtuosität zu zeigen, indem sie nicht auf feindliche Soldaten, sondern auf leblose Ziele in deren Nähe schossen, eine Technik, die auch in Wildwestfilmen verwandt wird (wie das Ausschießen von Kerzenflammen). Allem Anschein nach ist niemals eine befriedigende Antwort auf die Frage gegeben worden, warum die beiden ersten funktionsfähigen Atombomben – gegen den ausdrücklichen Willen der führenden Physiker, die für ihre Entwicklung verantwort-

lich waren – dazu benutzt wurden, zwei Städte zu zerstören, statt sie zu einer Demonstration zu verwenden, die dem spektakulären Ausschießen von Kerzen entspricht.

Eine wichtige Eigenschaft von Strategien, die „Wie du mir, so ich dir“ ähnlich sind, ist, daß sie vergeben können. Dies trägt, wie wir gesehen haben, dazu bei zu dämpfen, was andernfalls zu langen und Schaden anrichtenden Serien gegenseitiger Vergeltungsschläge werden könnte. Die Bedeutung des Eindämmens von Vergeltung kommt in dem folgenden Bericht eines britischen (als ob nicht der erste Satz jegliche Zweifel in dieser Hinsicht beseitigen würde) Offiziers dramatisch zum Ausdruck:

Ich war zum Tee bei Kompanie A, als wir eine Menge Geschrei hörten und der Sache nachgingen. Wir fanden unsere Männer und die Deutschen auf ihren jeweiligen Brustwehren stehend. Plötzlich erreichte uns eine Salve, richtete aber keinen Schaden an. Natürlich gingen beide Seiten in Deckung, und unsere Männer begannen auf die Deutschen zu fluchen, als urplötzlich ein mutiger Deutscher auf seine Brustwehr stieg und ausrief: „Es tut uns sehr leid; wir hoffen, es ist niemand verletzt worden. Es ist nicht unsere Schuld, es ist diese verdammte preußische Artillerie.“

Wie Axelrod kommentiert, geht diese Entschuldigung „weit über eine bloße zweckdienliche Anstrengung, Vergeltung zu vermeiden, hinaus. Sie spiegelt moralisches Bedauern darüber wider, daß eine Vertrauenssituation verletzt worden ist, und sie zeigt Besorgnis, daß jemand verletzt worden sein könnte.“ Gewiß ein bewundernswerter und sehr mutiger Deutscher.

Axelrod betont außerdem die Bedeutung von Vorhersagbarkeit und Ritual für die Erhaltung eines stabilen Musters gegenseitigen Vertrauens. Ein schönes Beispiel dafür ist die „Abendkanone“, die die britische Artillerie in einem bestimmten Frontabschnitt mit uhrwerkartiger Regelmäßigkeit abfeuerte. Mit den Worten eines deutschen Soldaten:

Um sieben kam er – so pünktlich, daß man seine Uhr danach stellen konnte ... Er hatte immer dasselbe Ziel, seine Schußweite war genau, niemals wich er seitlich ab, ging über das Ziel hinaus oder war nicht weit genug ... Es gab sogar einige neugierige Kerle, die kurz vor sieben ... hinauskrochen, um ihn explodieren zu sehen.

Die deutsche Artillerie tat genau das gleiche, wie der folgende Bericht der britischen Seite zeigt:

So regelmäßig waren sie [die Deutschen] in ihrer Wahl der Ziele, dem Zeitpunkt der Schüsse und der Anzahl von Runden, die gefeuert wurden, daß ... Oberst Jones ... auf die Minute genau wußte, wo das nächste Geschosß einschlagen würde. Seine Berechnungen waren sehr exakt, und er war in der Lage, Risiken einzugehen, die nicht eingeweihten Stabsoffizieren sehr groß erschienen, wußte er doch, daß die Schießerei aufhören würde, bevor er den unter Feuer genommenen Platz erreichte.

Axelrod bemerkt, daß derartige „Rituale nichtssagenden und routinemäßigen Feuerns eine doppelte Botschaft aussandten. Dem Oberkommando vermittelten sie den Eindruck von Aggression, dem Feind aber die Botschaft von Frieden.“

Das System „Leben und Leben lassen“ hätte am grünen Tisch verbal ausgehandelt werden können, vereinbart von Strategen, die über Bewußtsein verfügten. In der Tat war dies jedoch nicht der Fall. Es entstand aus einer Reihe lokaler Konventionen, dadurch, daß Menschen auf das *Verhalten* anderer reagierten; den einzelnen Soldaten war dieser Prozeß wahrscheinlich kaum bewußt. Das braucht uns nicht zu erstaunen. Die Strategien in Axelrods Computer waren definitiv unbewußt. Es war ihr Verhalten, das sie als nett oder gemein, als verzeihend oder nachtragend, neidisch oder nicht neidisch definierte. Die Programmierer, die sie entwarfen, können jede dieser Eigenschaften besessen haben, aber das ist irrelevant. Eine nette, verzeihende, nicht neidische Strategie könnte leicht von einem sehr unangenehmen Menschen programmiert werden – und umgekehrt. Die Nettigkeit einer Strategie erkennt man an ihrem Verhalten, nicht an ihren Motiven (denn sie

hat keine) und auch nicht an der Persönlichkeit ihres Verfassers (der zu dem Zeitpunkt, an dem das Programm im Computer läuft, in den Hintergrund getreten ist). Ein Computerprogramm kann sich strategisch verhalten, ohne sich seiner Strategie oder überhaupt irgendeines Dinges bewußt zu sein.

Wir sind natürlich mit der Vorstellung unbewußt agierender Strategen völlig vertraut, oder zumindest solcher Strategen, deren Bewußtsein, falls sie es haben, irrelevant ist. Dieses Buch ist voll von Strategen, denen ein Bewußtsein fehlt. Axelrods Programme sind ein hervorragendes Modell für die Art und Weise, wie wir uns in den vorangegangenen Kapiteln mit Tieren und Pflanzen, ja in der Tat mit Genen befaßt haben. Es liegt daher nahe zu fragen, ob seine optimistischen Schlußfolgerungen – über den Erfolg von nichtneidischer, verzeihender Nettigkeit – auch auf das Reich der Natur zutreffen. Die Antwort ist: Ja, natürlich tun sie das. Notwendige Voraussetzungen dafür sind lediglich, daß die Natur gelegentlich „Gefangenendilemma-Spiele“ ansetzt, daß der Schatten der Zukunft lang ist und daß die Spiele Nichtnullsummenspiele sind. Diese Bedingungen werden mit Sicherheit überall im Reich des Lebendigen erfüllt.

Niemand würde jemals behaupten, eine Bakterie sei ein bewußt handelnder Stratege, und doch spielen bakterielle Parasiten mit ihren Wirten wahrscheinlich unaufhörliche „Gefangenendilemma-Spiele“. Es gibt keinen Grund, ihre Strategien nicht mit Axelrod'schen Adjektiven – verzeihend, nicht neidisch und so weiter – zu belegen. Axelrod und Hamilton weisen darauf hin, daß bei einer Person, die verletzt ist, normalerweise harmlose oder nützliche Bakterien „gemein“ werden und sogar eine tödliche Sepsis verursachen können. Ein Arzt könnte sagen, die „natürliche Widerstandskraft“ der Person sei durch die Verletzung geschwächt. Aber vielleicht hängt der wirkliche Grund mit einem Gefangenendilemma zusammen. Haben die Bakterien vielleicht etwas zu gewinnen, halten sich jedoch gewöhnlich zurück? Im Spiel zwischen Mensch und Bakterie ist der „Schatten der Zukunft“

normalerweise lang, da bei einem typischen Menschen damit zu rechnen ist, daß er von jedem beliebigen Startpunkt an noch jahrelang lebt. Ein Schwerverletzter dagegen bietet seinen bakteriellen Gästen möglicherweise einen potentiell viel kürzeren Schatten. Dementsprechend beginnt der „Anreiz zum Verweigern“ der Zusammenarbeit als attraktiver zu erscheinen als die „Belohnung für beiderseitige Zusammenarbeit“. Es ist überflüssig zu sagen, daß niemand behauptet, die Bakterien würden all dies in ihren häßlichen kleinen Köpfen erfinden! Der Einfluß der Selektion auf Generationen von Bakterien hat ihnen vermutlich eine unbewußte Daumenregel eingebaut, die auf rein biochemische Weise funktioniert.

Nach Ansicht von Axelrod und Hamilton können Pflanzen sogar Vergeltung üben, natürlich wieder unbewußt. Zwischen Feigenbäumen und bestimmten Gallwespen besteht eine enge kooperative Beziehung. Die Feige, die wir essen, ist nicht wirklich eine Frucht. Sie hat ein winziges Loch am Ende, und wenn wir in dieses Loch hineinkriechen (wir müßten zu diesem Zweck so klein sein wie die Gallwespen, und sie sind winzig – zum Glück so winzig, daß wir sie nicht bemerken, wenn wir eine Feige essen), so finden wir Hunderte von winzigen Blüten, die die Wände überziehen. Die Feige ist ein dunkles Gewächshaus für Blüten, eine Bestäubungskammer. Und die Bestäubung kann nur durch Gallwespen erfolgen. Der Baum hat also einen Vorteil davon, daß er die Wespen beherbergt. Aber was haben die Wespen davon? Sie legen ihre Eier in einige der winzigen Blüten, die dann von den Larven gefressen werden, und bestäuben andere Blüten innerhalb derselben Feige. Die *Zusammenarbeit verweigern* würde für eine Wespe bedeuten, daß sie ihre Eier in zu viele Blüten in einer Feige legt und zu wenige von ihnen bestäubt. Aber wie könnte ein Feigenbaum „Vergeltung üben“? Glauben wir Axelrod und Hamilton, „so zeigt es sich in vielen Fällen, daß, wenn eine Wespe in eine junge Feige hineinkriecht und nicht ausreichend viele Blüten bestäubt, sondern statt dessen in fast alle Blüten Eier legt, der Baum

die sich entwickelnde Feige in einem frühen Stadium absterben läßt. Dann stirbt die gesamte Nachkommenschaft der Wespe.“

Ein seltsames Beispiel von einem offensichtlich nach dem Prinzip „Wie du mir, so ich dir“ funktionierenden Arrangement in der Natur wurde von Eric Fischer an einem hermaphroditischen Fisch entdeckt, dem Seebarsch. Anders als bei uns Menschen wird das Geschlecht dieser Fische nicht bei der Befruchtung durch ihre Chromosomen bestimmt. Statt dessen ist jedes Individuum in der Lage, sowohl weibliche als auch männliche Funktionen auszuüben. Bei jeder einzelnen Laichepisode stoßen Seebarsche entweder Eier oder Spermien aus. Sie bilden monogame Paare, und in jedem Paar spielen die Gatten abwechselnd die Rolle des Männchens und des Weibchens. Nun können wir annehmen, daß jeder Fisch, wenn er ungeschoren davonkäme, es „vorziehen“ würde, die ganze Zeit hindurch die männliche Rolle zu spielen, denn diese ist billiger. Anders ausgedrückt, ein Individuum, das seinen Partner dazu bringen könnte, die meiste Zeit die weibliche Rolle zu spielen, würde alle Vorteile „ihrer“ Investitionen in Eier gewinnen, während „er“ Ressourcen übrigbehielte, die er auf andere Dinge verwenden könnte, zum Beispiel auf die Paarung mit anderen Individuen.

Tatsächlich beobachtete Fischer, daß die Barsche sich mit recht strenger Regelmäßigkeit abwechseln. Genau das ist zu erwarten, falls sie „Wie du mir, so ich dir“ spielen. Und es wäre einleuchtend, wenn sie dies täten, denn das Spiel scheint wirklich ein echtes Gefangenendilemma zu sein, wenn auch ein etwas komplizierteres. Die Karte *Zusammenarbeiten* spielen bedeutet, die weibliche Rolle zu übernehmen, wenn ich damit an der Reihe bin. Der Versuch, statt dessen die Rolle des Männchens zu spielen, entspricht dem Ausspielen der Karte *Zusammenarbeit verweigern*. Verweigern ist anfällig gegen Vergeltung: Der Partner kann sich weigern, die Rolle des Weibchens zu übernehmen, wenn „sie“ („er“) das nächste Mal an der Reihe ist, oder „sie“ kann einfach die ganze Beziehung aufkündigen. Fischer beobachtete in der Tat, daß Paare

mit ungleicher Verteilung der Geschlechterrollen leichter auseinanderbrachen.

Soziologen und Psychologen stellen gelegentlich die Frage, warum Menschen (in Ländern wie England, wo sie dafür nicht bezahlt werden) Blut spenden. Ich kann nicht glauben, daß die Antwort in Gegenseitigkeit oder verstecktem Egoismus zu suchen ist, jedenfalls nicht im einfachen Sinne. Regelmäßige Blutspender genießen keineswegs bevorzugte Behandlung, wenn sie selbst einmal eine Transfusion brauchen. Sie erhalten nicht einmal kleine goldene Anstecknadeln. Mag sein, daß ich naiv bin, aber ich fühle mich versucht, Blutspenden als einen echten Fall von reinem, uneigennützigem Altruismus anzusehen. Wie auch immer es sich beim Menschen verhält, das Abgeben von Blut bei Vampiren – einer Fledermausart – scheint gut in das Modell von Axelrod zu passen. Dies zeigen uns die Untersuchungen von G. S. Wilkinson.

Bekanntlich ernähren sich Vampire nachts von Blut. Es ist nicht leicht für sie, eine Mahlzeit zu bekommen, aber wenn sie erfolgreich sind, ist es mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit eine große Mahlzeit. Wenn der Morgen kommt, haben einige Individuen kein Glück gehabt und kehren mit völlig leerem Magen zurück, wohingegen jene Tiere, denen es gelungen ist, ein Opfer zu finden, mit aller Wahrscheinlichkeit ein Übermaß an Blut aufgenommen haben. In einer der nächsten Nächte mögen die Rollen vertauscht sein. Daher sieht dies wie ein vielversprechender Fall für ein wenig gegenseitigen Altruismus aus. Wilkinson fand heraus, daß Individuen, die in der Nacht Glück hatten, tatsächlich gelegentlich ihren weniger erfolgreichen Kameraden Blut abgaben, das sie wieder auswürgten. Bei 77 von 110 derartigen Fällen, die Wilkinson beobachtete, handelte es sich um die leicht verständliche Fütterung von Jungtieren durch ihre Mütter, und in vielen anderen Fällen waren die Beteiligten ebenfalls genetische Verwandte. Es blieben jedoch einige Fälle übrig, bei denen Spender und Empfänger nicht verwandt waren, die Erklärung, daß „Blut dicker ist als Wasser“, also nicht mit den Tatsachen übereinstimmte. Auffällig





eines sehr hungrigen Vampirs um mehr Stunden als das eines weniger hungrigen Artgenossen. Mit anderen Worten, die Abgabe von Blut erhöht zwar die Wahrscheinlichkeit, daß der Spender stirbt, doch ist diese Erhöhung klein im Vergleich zu dem Anstieg der Überlebenschancen des Empfängers. Ökonomisch gesehen scheint es also plausibel, daß die Vampirökonomie den Regeln eines Gefangenendilemmas entspricht. Das Blut, das die Spenderin (soziale Gruppen bei Vampiren sind Weibchengruppen) abgibt, ist für sie weniger kostbar als für die Empfängerin. In glücklosen Nächten würde sie selbst wirklich erheblich von einer Blutgabe profitieren. In erfolgreichen Nächten jedoch hätte sie einen geringfügigen Vorteil vom Verweigern der Zusammenarbeit, also der Weigerung, Blut abzugeben – solange sie damit davonkäme. „Damit davonkommen“ bedeutet natürlich nur dann etwas, wenn die Vampire irgendeine Strategie der Art „Wie du mir, so ich dir“ anwenden. Sind also die übrigen Voraussetzungen für die Evolution eines wechselseitigen „Wie du mir, so ich dir“ erfüllt?

Insbesondere, können diese Fledermäuse einander individuell erkennen? Wilkinson führte ein Experiment mit Vampiren in Gefangenschaft durch, mit dem er bewies, daß sie dazu in der Lage sind. Er sperrte jeweils einen Vampir eine Nacht lang anderswo ein und ließ ihn hungern, während alle anderen gut gefüttert wurden. Der arme ausgehungerte Vampir wurde dann zum Schlafplatz zurückgebracht, und Wilkinson beobachtete, ob ein anderer ihm Nahrung gab, und wenn ja, wer. Das Experiment wurde viele Male wiederholt, wobei die Vampire reihum das ausgehungerte Opfer spielten. Der entscheidende Punkt war, daß diese Population von gefangenen Vampiren sich aus zwei Gruppen zusammensetzte, die aus viele Kilometer voneinander entfernten Höhlen stammten. Wenn Vampire in der Lage sind, ihre Freunde zu erkennen, hätte sich erweisen sollen, daß die im Experiment ausgehungerten Tiere nur von Individuen aus ihrer eigenen ursprünglichen Höhle gefüttert wurden.

Ziemlich genau dies geschah auch. Dreizehn Fütterungen wurden beobachtet. In zwölf dieser dreizehn Fälle war der Blut abgebende Vampir ein „alter Freund“ des ausgehungerten Opfers, der aus derselben Höhle stammte; in nur einem Fall wurde das ausgehungerte Tier von einem aus der anderen Höhle stammenden „neuen Freund“ gefüttert. Natürlich könnte dies Zufall sein, aber wir können die Chance dagegen ausrechnen. Sie beläuft sich auf weniger als eins zu 500. Wir können also mit ziemlicher Sicherheit zu dem Schluß kommen, daß die Vampire in der Tat bevorzugt alte Freunde fütterten.

Vampire sind ein bevorzugter Gegenstand von Mythen. Für die Anhänger viktorianischer Gruselliteratur sind sie dunkle Kräfte, die nachts Schrecken verbreiten, weil sie Lebenssäfte aussaugen und unschuldiges Leben opfern, nur um ihren Durst zu stillen. Kombinieren wir dies mit jenem anderen viktorianischen Mythos, „Natur, Zähne und Klauen blutigrot“, sind Vampire dann nicht die Inkarnation tiefsitzender Ängste vor der Welt der egoistischen Gene? Was mich betrifft, so stehe ich allen Mythen skeptisch gegenüber. Auf der Suche nach der Wahrheit müssen wir jeden Fall einzeln untersuchen. Was die Darwinsche Lehre uns gibt, sind nicht detaillierte Erwartungen über bestimmte Organismen. Sie verhilft uns zu etwas, das subtiler und wertvoller ist: zum Verständnis des Prinzips. Wenn wir aber Mythen brauchen, so könnte uns das Verhalten der Vampire eine ganz andere Moralgeschichte lehren. Für diese Fledermäuse ist nicht nur Blut dicker als Wasser. Sie erheben sich über Verwandtschaftsbande und bilden ihre eigenen dauerhaften Bindungen loyaler Blutsbruderschaft. Vampire könnten die Vorhut eines beruhigenden neuen Mythos bilden, eines Mythos des Teilens, der gegenseitigen Zusammenarbeit. Sie könnten den wohltuenden Gedanken verkünden, daß – selbst mit egoistischen Genen am Ruder – nette Kerle als erste ans Ziel gelangen können.

## 13. Die große Reichweite des Gens

Ein beunruhigender Konflikt stört die Theorie des egoistischen Gens genau in ihrem Kern. Es ist der Zwiespalt darüber, was das fundamentale Agens, die treibende Kraft, des Lebens ist – das Gen oder der individuelle Körper. Auf der einen Seite haben wir das verlockende Bild unabhängiger DNA-Replikatoren: Wie Gemen springen sie frei und ungehindert durch die Generationen, lediglich zeitweilig zusammen in Wegwerf-Überlebensmaschinen eingeschlossen, unsterbliche Spiralen, die sich von einer endlosen Kette von Sterblichen befreien, während sie vorwärtsdrängen und sich Bahn brechen in Richtung auf ihre separaten Ewigkeiten. Auf der anderen Seite sehen wir die einzelnen Körper, und jeder von ihnen ist offensichtlich eine kohärente, ein Ganzes darstellende, unendlich komplizierte Maschine mit deutlich erkennbarer Einheit der Absicht. Ein Körper *sieht nicht aus* wie das Produkt einer losen und zeitlich begrenzten Föderation von kriegführenden Agenzien, die kaum Zeit haben, Kontakt miteinander aufzunehmen, bevor sie sich in einem Spermium oder Ei auf die nächste Etappe der großen Zerstreuung der Gene begeben. Er hat ein Gehirn, das eine Genossenschaft von Gliedmaßen und Sinnesorganen koordiniert, um *ein* Ziel zu erreichen. Der Körper sieht wie ein eindrucksvolles selbständiges Agens aus, und er verhält sich auch so.

In einigen Kapiteln dieses Buches haben wir uns in der Tat den Einzelorganismus als Agens vorgestellt, das danach strebt, bei der Weitergabe seiner Gene möglichst erfolgreich zu sein. Wir nahmen an, daß Tiere komplizierte ökonomische „Berechnungen“ über die genetischen Vorteile verschiedener Handlungsweisen an-

stellen. Doch in anderen Kapiteln wurde der Grundgedanke vom Standpunkt der Gene aus dargestellt. Wenn man das Leben nicht aus dem Blickwinkel des Gens betrachtet, findet man keinen Grund, aus dem ein Organismus an seinem Fortpflanzungserfolg und dem seiner Verwandten „interessiert sein“ sollte, statt sich zum Beispiel um seine eigene Langlebigkeit zu kümmern.

Wie sollen wir dieses Paradoxon der zwei Betrachtungsweisen des Lebens lösen? Mein eigener Versuch einer Lösung ist in meinem Buch *The Extended Phenotype* erklärt, das, mehr als alles andere, was ich in meinem Berufsleben erreicht habe, meinen Stolz und meine Freude darstellt. Dieses Kapitel ist ein knapper Auszug von ein paar Themen in jenem Buch, doch tatsächlich wäre es mir fast lieber, wenn der Leser jetzt hier zu lesen aufhörte und sich statt dessen *The Extended Phenotype* vornähme!

Bei vernünftiger Betrachtung der Angelegenheit wirkt die natürliche Selektion nicht direkt auf Gene ein. Die DNA ist in Proteine eingesponnen, in Membranen eingewickelt, von der Welt abgeschirmt und für die natürliche Auslese unsichtbar. Wenn die Auslese versuchen würde, DNA-Moleküle direkt auszuwählen, so würde sie kaum ein Kriterium finden, an dem sie sich dabei orientieren könnte. Alle Gene sehen gleich aus, geradeso wie alle Tonbänder gleich aussehen. Die wichtigen Unterschiede zwischen Genen zeigen sich nur in ihren *Auswirkungen*. Dabei handelt es sich gewöhnlich um Auswirkungen auf die Vorgänge der Embryonalentwicklung und somit auf Körperform und Verhalten. Erfolgreiche Gene sind solche, die in der von allen anderen Genen in einem gemeinsamen Embryo beeinflussten Umgebung einen günstigen Einfluß auf diesen Embryo haben. Günstig bedeutet, sie machen es wahrscheinlich, daß sich der Embryo zu einem erfolgreichen Erwachsenen entwickelt, zu einem Erwachsenen, der sich aller Wahrscheinlichkeit nach fortpflanzt und eben diese Gene an zukünftige Generationen weitergibt. Die körperlichen Manifestationen eines Gens, das heißt die Auswirkungen, die ein Gen im Gegensatz zu seinen Allelen über die Entwicklung auf den Körper

hat, bezeichnet man als Phänotyp. Der phänotypische Effekt eines bestimmten Gens könnte etwa die grüne Augenfarbe sein. In Wirklichkeit haben die meisten Gene mehr als einen phänotypischen Effekt; so könnte es beispielsweise ein Gen für grüne Augen und lockiges Haar geben. Die natürliche Auslese begünstigt einige Gene gegenüber anderen, nicht wegen der Natur der Gene selbst, sondern wegen ihrer Effekte – ihrer phänotypischen Auswirkungen.

Darwinisten ziehen es bisher gewöhnlich vor, über Gene zu sprechen, deren phänotypische Effekte das Überleben oder die Fortpflanzung ganzer Körper fördern oder beeinträchtigen. Mit den Vorteilen für das Gen selbst befassen sie sich in der Regel nicht. Das ist einer der Gründe dafür, daß das Paradoxon im Kern der Theorie gewöhnlich nicht deutlich wird. Beispielsweise kann ein Gen dadurch erfolgreich sein, daß es die Laufgeschwindigkeit eines Räubers verbessert. Der gesamte Körper des Räubers, einschließlich aller seiner Gene, ist erfolgreicher, weil er schneller läuft. Seine Geschwindigkeit hilft ihm zu überleben, so daß er Kinder haben kann, und deshalb werden mehr Kopien aller seiner Gene, einschließlich des Gens für schnelles Laufen, an die nächste Generation weitergegeben. Hier verschwindet das Paradoxon passenderweise, denn was für ein Gen gut ist, ist gut für alle.

Doch was geschieht, wenn ein Gen einen phänotypischen Effekt hat, der für es selbst vorteilhaft, für die restlichen Gene in dem Körper aber schädlich ist? Das ist keine Phantasterei. Solche Fälle sind bekannt, zum Beispiel das faszinierende Phänomen namens *meiotic drive*. Wie wir uns erinnern, ist die Meiose die besondere Art der Zellteilung, bei der die Chromosomenzahl halbiert wird und Samen- und Eizellen entstehen. Die gewöhnliche Meiose ist eine absolut gerechte Lotterie. Von jedem Paar von Allelen kann nur eines das glückliche sein, das in ein gegebenes Spermium oder Ei hineingelangt. Aber die Wahrscheinlichkeit ist für jedes der beiden Allele absolut gleich, und wenn wir eine große Menge Spermien (oder Eier) betrachten, so stellt sich heraus, daß durch-

schnittlich die Hälfte von ihnen das eine Allel und die andere Hälfte das andere Allel enthält. Die Meiose ist gerecht wie das Werfen einer Münze. Doch selbst dieser Inbegriff einer Zufallsentscheidung ist ein physikalischer Vorgang, der von einer Vielzahl von Umständen beeinflusst wird – etwa vom Wind und von der genauen Kraft, mit der die Münze geworfen wird. Die Meiose ist ebenfalls ein physikalischer Vorgang, und sie kann von Genen beeinflusst werden. Was, wenn durch Mutation ein Gen entstünde, das zufällig keine Auswirkung auf etwas so Offensichtliches wie Augenfarbe oder Haarstruktur hätte, sondern auf die Meiose selbst? Nehmen wir an, das mutierte Gen würde die Meiose derart beeinflussen, daß es selbst mit größerer Wahrscheinlichkeit in das Ei gelangte als sein Allel. Es gibt solche Gene, und sie heißen Segregationsverzerrer. Sie sind von diabolischer Einfachheit. Wenn durch Mutation ein Segregationsverzerrer entsteht, wird er sich auf Kosten seines Allels unaufhaltsam in der ganzen Population ausbreiten. Das ist es, was man als *meiotic drive* bezeichnet. Der Segregationsverzerrer wird die Population sogar dann durchdringen, wenn seine Auswirkungen auf das Wohlergehen des Körpers und aller anderen Gene in dem Körper katastrophal sind.

In diesem Buch haben wir unsere Aufmerksamkeit stets auf die Möglichkeit gerichtet, daß einzelne Organismen subtile Wege finden, ihre sozialen Gefährten zu „betrügen“. Hier nun reden wir von einzelnen Genen, die die anderen Gene im selben Körper betrügen. Der Genetiker James Crow hat sie „Gene, die das System schlagen“ genannt. Einer der bekanntesten Segregationsverzerrer ist das sogenannte *t*-Gen bei Mäusen. Wenn eine Maus zwei *t*-Allele besitzt, stirbt sie entweder früh, oder sie ist steril. Man sagt daher, *t* sei im homozygoten Zustand „letal“. Männliche Mäuse mit nur einem *t*-Allel sind normale, gesunde Tiere – außer in einer bemerkenswerten Hinsicht. Wenn wir die Spermien einer solchen männlichen Maus untersuchen, stellen wir fest, daß bis zu 95 Prozent von ihnen das *t*-Allel enthalten und nur 5 Prozent das normale Allel. Dies ist ganz offensichtlich eine grobe Abweichung von

dem zu erwartenden Verhältnis 1:1. Wann immer in einer wildlebenden Population durch Mutation ein *t*-Allel entsteht, breitet es sich unverzüglich wie eine Feuersbrunst aus. Wie sollte es auch anders, wo es doch in der meiotischen Lotterie einen solch gewaltigen ungerechten Vorteil besitzt? Es breitet sich derart rasch aus, daß ziemlich bald eine große Zahl von Individuen in der Population das *t*-Gen in doppelter Ausfertigung (das heißt von beiden Eltern) erben. Diese Individuen sterben oder sind steril, und binnen kurzem wird die ganze Population wahrscheinlich aussterben. Es gibt einige Hinweise darauf, daß wildlebende Mäusepopulationen in der Vergangenheit durch Epidemien von *t*-Genen ausgerottet wurden.

Nicht alle Segregationsverzerrer haben derart destruktive Nebenwirkungen wie *t*. Doch die Mehrzahl von ihnen hat mindestens einige negative Auswirkungen. (Fast alle genetischen Nebenwirkungen sind ungünstig, und eine neue Mutation breitet sich normalerweise nur dann aus, wenn ihre negativen Auswirkungen durch positive Effekte aufgewogen werden. Wenn sowohl die guten als auch die schlechten Auswirkungen den ganzen Körper betreffen, ist ein positiver Nettoeffekt für den Körper möglich. Wenn aber die Auswirkungen auf den Körper negativ sind und es nur dem Gen besser geht, ist der Nettoeffekt vom Standpunkt des Körpers aus durchweg schlecht.) Trotz seiner schädlichen Nebenefekte wird ein durch Mutation entstandener Segregationsverzerrer sich gewöhnlich in der ganzen Population ausbreiten. Die natürliche Auslese (die schließlich auf der Ebene der Gene wirksam ist) fördert den Segregationsverzerrer, obwohl seine Auswirkungen auf der Ebene des einzelnen Organismus wahrscheinlich schlimm sind.

Zwar gibt es Segregationsverzerrer, doch sind sie nicht allzu häufig. Wir könnten nun fragen, warum sie nicht weit verbreitet sind, mit anderen Worten, warum der Meiosevorgang normalerweise gerecht ist – so unparteiisch wie das Werfen einer Münze. Wir werden feststellen, daß die Antwort sich von selbst ergibt, so-

bald wir einmal verstanden haben, warum Organismen überhaupt existieren.

Der Einzelorganismus ist etwas, dessen Existenz die Mehrheit der Biologen als selbstverständlich voraussetzt, wahrscheinlich, weil seine Teile derart enig und als Ganzes dieselbe Absicht verfolgen. Fragen über das Leben sind in der Regel Fragen über Organismen. Biologen fragen, warum Organismen dies tun und warum sie das tun. Häufig fragen sie, warum Organismen Gemeinschaften bilden. Sie fragen nicht – obwohl sie das tun sollten –, warum lebende Materie sich überhaupt zu Organismen organisiert. Warum ist das Meer kein urzeitliches Schlachtfeld freier und unabhängiger Replikatoren mehr? Warum haben sich die Replikatoren zusammengerottet, um gemeinsam schwerfällige Roboter zu bauen und in ihnen zu wohnen, und warum sind jene Roboter – individuelle Körper, Sie und ich – so groß und so kompliziert?

Es fällt vielen Biologen sogar schwer einzusehen, daß sich hier überhaupt eine Frage stellt. Es ist ihnen einfach zur zweiten Natur geworden, ihre Fragen auf der Ebene des individuellen Organismus zu stellen. Einige Biologen gehen so weit, die DNA als einen Mechanismus anzusehen, der von den Organismen dazu benutzt wird, sich fortzupflanzen, geradeso wie ein Auge eine Vorrichtung ist, die ein Körper zum Sehen benutzt! Wer dieses Buch gelesen hat, wird erkennen, daß diese Einstellung ein schwerwiegender Irrtum ist. Sie stellt die Wahrheit krachend auf den Kopf. Er wird auch erkennen, daß die alternative Haltung, nämlich die Sicht des Lebens entsprechend der Theorie des egoistischen Gens, ihr eigenes schwieriges Problem mit sich bringt. Dieses Problem – fast das umgekehrte – ist die Frage, warum überhaupt Einzelorganismen existieren, besonders in so großer und auf kohärente Weise zweckmäßiger Form, einer Form, die die Biologen dazu verführt, die Wahrheit auf den Kopf zu stellen. Um unser Problem zu lösen, müssen wir zuerst unseren Geist von alten Ansichten befreien, die



stillschweigend den Einzelorganismus als selbstverständlich voraussetzen; andernfalls gehen wir von falschen Grundlagen aus.

Das Mittel, mit dem wir in unserem Kopf aufräumen, ist die Vorstellung, die ich den erweiterten Phänotyp nenne. Wenden wir uns nun diesem Gedanken und seinen Implikationen zu.

Unter phänotypischen Wirkungen eines Gens versteht man gewöhnlich alle Auswirkungen, die es auf den Körper hat, in dem es sitzt. Dies ist die traditionelle Definition. Aber wir werden jetzt sehen, daß wir uns unter den phänotypischen Effekten eines Gens *alle Auswirkungen* vorstellen müssen, *die es auf die Welt hat*. Es mag sich herausstellen, daß die Auswirkungen eines bestimmten Gens in der Tat auf die aufeinanderfolgenden Körper beschränkt sind, in denen das Gen sitzt. Dieser im Einzelfall gegebene Umstand sollte jedoch nicht Teil unserer Definition sein. Denken wir bei alledem daran, daß die phänotypischen Effekte eines Gens die Werkzeuge sind, mit denen es sich selbst in die nächste Generation hinüberhievt. Ich füge als einzigen neuen Gedanken hinzu, daß die Werkzeuge über die Grenzen des Körpers hinausreichen können. Was könnte es in der Praxis bedeuten, wenn wir davon sprechen, daß ein Gen einen erweiterten phänotypischen Effekt auf die Welt außerhalb des Körpers hat, in dem es sitzt? Beispiele, die uns sofort einfallen, sind Artefakte wie Biberdämme, Vogelnester und die Gehäuse der Köcherfliegen.

Köcherfliegen sind recht unauffällige, schmutzigbraune Insekten, die die meisten von uns gar nicht bemerken, wenn sie ziemlich unbeholfen über Flüssen fliegen. Bevor sie zu flugfähigen Insekten werden, leben sie längere Zeit als Larven, die auf dem Gewässergrund herumlaufen. Das Leben der Köcherfliegenlarven ist recht gut erforscht. Sie gehören zu den bemerkenswertesten Geschöpfen der Erde. Aus selbstproduziertem Zement und Materialien, die sie am Gewässergrund finden, bauen sie sich mit viel Geschick röhrenförmige Gehäuse. Solch ein sogenannter Köcher ist ein bewegliches Heim, das die Larve mit sich herumträgt, wie das Haus einer Schnecke oder eines Einsiedlerkrebses, nur daß die

Köcherfliegenlarve es selbst baut, statt daß es auf ihr wächst oder sie es findet. Einige Köcherfliegenarten verwenden Holzstückchen als Baumaterial, andere Teile von abgestorbenen Blättern, wieder andere kleine Schneckenhäuser. Aber die vielleicht eindrucksvollsten Köcher sind die aus kleinen Steinchen. Die Larve wählt die Steinchen sorgfältig aus und verschmäht die, die für das jeweilige Loch in der Wand zu groß oder zu klein sind; sie dreht und wendet sogar jeden Stein, bis er am besten eingepaßt ist.

Warum imponiert uns dies so? Wenn wir uns zu objektivem Denken zwingen würden, wären wir von der Architektur des Auges oder Ellenbogengelenks der Köcherfliege gewiß stärker beeindruckt als von der vergleichsweise bescheidenen Architektur ihres Steinhauses. Schließlich sind sowohl Auge als auch Ellenbogengelenk weitaus komplizierter und „besser entworfen“ als das Gehäuse. Doch unlogischerweise beeindruckt uns dieses mehr – vielleicht weil Auge und Ellenbogengelenk sich auf dieselbe Weise entwickeln wie unsere eigenen Augen und Ellenbogen und wir uns diesen im Innern unserer Mütter stattfindenden Prozeß nicht als Verdienst anrechnen können.

Nachdem ich schon so weit vom Thema abgewichen bin, kann ich der Versuchung nicht widerstehen, noch ein wenig weiterzugehen. Sosehr uns das Gehäuse der Köcherfliegenlarve auch imponieren mag, sind wir davon paradoxerweise doch weniger beeindruckt, als wir es von gleichwertigen Leistungen anderer Tiere wären, die uns selbst näherstehen. Stellen wir uns nur vor, welch balkenartige Schlagzeilen es gäbe, wenn ein Meeresbiologe eine Delphinart entdecken würde, die große, kompliziert vermaschte Fischernetze mit einem Durchmesser von zwanzig Delphinlängen webt! Doch ein Spinnennetz halten wir für etwas Selbstverständliches, es ist für uns eher ein Ärgernis im Haus als eines der Wunder der Welt. Und stellen wir uns nur den Wirbel vor, wenn Jane Goodall vom Gombestrom zurückkehrte mit Fotografien von wilden Schimpansen, die ihre eigenen Häuser bauen, mit ordentlichem Dach und gut isoliert, aus sorgfältig ausgewählten Steinen

sauber zusammengesetzt und mit Mörtel befestigt! Doch die Larven von Köcherfliegen, die genau dies tun, gewinnen uns nur vorübergehendes Interesse ab. Es wird manchmal gesagt, als wollte man dieses Messen mit zweierlei Maß verteidigen, daß Spinnen und Köcherfliegen ihre Meisterleistungen der Architektur durch „Instinkt“ erzielen. Na und? In gewisser Weise macht sie das nur um so eindrucksvoller.

Kehren wir zum eigentlichen Thema zurück. Das Gehäuse der Köcherfliegenlarve, daran kann niemand zweifeln, ist eine Anpassung, die durch natürliche Selektion entstanden ist. Es muß von der Auslese auf ziemlich genau dieselbe Weise gefördert worden sein wie beispielsweise der harte Panzer von Hummern. Der Köcher ist eine schützende Hülle für den Körper. Als solche ist er für den ganzen Organismus und alle seine Gene von Vorteil. Aber nun haben wir uns gerade klargemacht, daß Vorteile für den Organismus nur Nebeneffekte der natürlichen Auslese sind. Entscheidend sind die Vorteile für jene Gene, die der Schale ihre schützenden Eigenschaften verleihen. Im Fall des Hummers ist dies die alte Geschichte. Der Panzer des Hummers ist offensichtlich ein Teil seines Körpers. Wie sieht es nun aber mit dem Gehäuse der Köcherfliege aus?

Die natürliche Auslese begünstigte bei den Vorfahren der Köcherfliegen jene Gene, die ihre Besitzer dazu veranlaßten, brauchbare Gehäuse zu bauen. Die Gene wirkten auf das Verhalten, vermutlich indem sie die Embryonalentwicklung des Nervensystems beeinflußten. Für einen mit Köcherfliegen befaßten Genetiker wäre jedoch nur der Effekt der Gene auf die Form und andere Eigenschaften der Gehäuse tatsächlich sichtbar. Der Genetiker sollte in genau demselben Sinne Gene „für“ die Gehäuseform finden können, wie es Gene für, sagen wir einmal, die Beinform gibt. Zugabenermaßen hat sich bisher niemand mit dem genetischen Hintergrund des Gehäusebaus bei Köcherfliegen beschäftigt. Für solche Untersuchungen brauchte man sorgfältig geführte Abstammungsregister von in Gefangenschaft gezüchteten Köcherfliegen,

und die Zucht dieser Insekten ist schwierig. Aber man braucht nicht Genetik studiert zu haben, um sicher zu sein, daß es Gene gibt oder zumindest gab, die die Form der Köcher beeinflußt haben. Wir brauchen lediglich einen guten Grund, um zu glauben, daß die Gehäuse von Köcherfliegen eine evolutionäre Anpassung sind. Wenn das so ist, muß es Gene gegeben haben, die die Variation der Gehäuse verursachten, denn die Auslese kann keine Anpassungen produzieren, solange es keine erblichen Unterschiede gibt, zwischen denen sie auswählen kann.

Daher ist es vernünftig – obwohl es Genetiker geben mag, die dies für eine sonderbare Idee halten –, wenn wir von Genen „für“ Steinform, Steingröße, Steinhärte und so weiter sprechen. Jeder Genetiker, der etwas gegen diese Sprache einzuwenden hat, muß, wenn er konsequent sein will, auch dagegen sein, von Genen für Augenfarbe, Genen für die „runzelige“ Form von Erbsen und so weiter zu sprechen. Ein Grund, aus dem die Idee im Falle von Steinchen sonderbar erscheinen könnte, ist die Tatsache, daß Steine kein lebendiges Material sind. Außerdem scheint der Einfluß von Genen auf Steineigenschaften besonders indirekt zu sein. Ein Genetiker mag einwenden, direkten Einfluß nähmen die Gene auf das Nervensystem, das für das Verhalten bei der Auswahl der Steinchen verantwortlich ist, nicht auf die Steinchen selbst. Doch ich fordere einen solchen Genetiker auf, sich genau anzusehen, was es überhaupt bedeuten kann, wenn wir davon sprechen, daß Gene einen Einfluß auf ein Nervensystem ausüben. Das einzige, was Gene wirklich direkt beeinflussen können, ist die Proteinsynthese. Der Einfluß eines Gens auf ein Nervensystem ist wie der auf die Farbe eines Auges oder die Form einer Erbse *immer* indirekt. Das Gen bestimmt eine Proteinsequenz, die X beeinflußt, das Y beeinflußt, das Z beeinflußt, welches schließlich die Form des Samenkorns oder die zelluläre Vernetzung des Nervensystems beeinflußt. Das Gehäuse der Köcherfliegenlarve ist lediglich eine weitere Ausdehnung dieser Art von Sequenz. Die Steinhärte ist ein *erweiterter* phänotypischer Effekt der Köcherfliegen Gene. Wenn

es gerechtfertigt ist, davon zu sprechen, daß ein Gen auf die Form einer Erbse oder das Nervensystem eines Tieres einwirkt (alle Genetiker sind dieser Meinung), dann muß es auch gerechtfertigt sein, von einem Gen zu sprechen, das die Härte der Steinchen im Gehäuse einer Köcherfliegenlarve beeinflußt. Das ist ein verblüffender Gedanke, nicht wahr? Doch die Beweisführung ist zwingend.

Wir sind nun bereit für den nächsten Schritt in unserem Gedankengang: Gene in einem Organismus können erweiterte phänotypische Effekte auf den Körper eines anderen Organismus haben. Die Gehäuse von Köcherfliegenlarven halfen uns bei unserem ersten Schritt, beim nächsten werden uns Schneckenhäuser helfen. Das Schneckenhaus spielt für die Schnecke dieselbe Rolle wie das Gehäuse für eine Köcherfliegenlarve. Es wird von speziellen Zellen der Schnecke abgeschieden, daher wäre ein traditioneller Genetiker damit einverstanden, von Genen „für“ Eigenschaften wie etwa die Schalendicke zu sprechen. Man hat aber festgestellt, daß Schnecken, die von bestimmten Saugwürmern parasitiert sind, besonders dicke Schalen haben. Was kann diese Verdickung bedeuten? Hätten von dem Parasiten befallene Schnecken ungewöhnlich dünne Schalen, so könnten wir dies problemlos als Folge einer geschwächten Konstitution erklären. Doch eine *dickere* Schale? Ein kräftigeres Haus schützt die Schnecke vermutlich besser. Es sieht so aus, als würden die Parasiten ihrem Wirt helfen, indem sie sein Haus verbessern. Aber tun sie das wirklich?

Wir müssen sorgfältiger nachdenken. Wenn eine dickere Schale für die Schnecke wirklich besser ist, warum hat sie sie dann nicht in jedem Fall? Die Antwort liegt wahrscheinlich in der Ökonomie. Die Produktion der Schale ist für die Schnecke mit hohen Kosten verbunden. Sie erfordert Energie sowie Kalzium und andere Substanzen, die aus mühselig erworbener Nahrung gewonnen werden müssen. Alle diese Mittel könnten, wenn sie nicht auf die Schalenbildung verwandt würden, für etwas anderes ausgegeben werden, etwa für die Produktion von mehr Nachkommen. Eine Schnecke,

die eine Fülle von Ressourcen auf die Herstellung einer extradi-  
cken Schale verwendet, hat sich damit Sicherheit für ihren eigenen  
Körper erkaufte. Aber zu welchen Kosten? Sie mag länger leben,  
aber sie wird sich weniger erfolgreich reproduzieren, und viel-  
leicht wird es ihr nicht gelingen, ihre Gene weiterzugeben. Unter  
den Genen, die nicht weitergegeben werden, werden auch die für  
ein extrastarkes Haus sein. Mit anderen Worten, ein Schnecken-  
haus kann nicht nur zu dünnwandig sein (was leichter einzusehen  
ist), sondern auch zu dickwandig. Wenn also ein Saugwurm eine  
Schnecke dazu bringt, ein besonders stabiles Haus zu sezernieren,  
so tut er der Schnecke keinen Gefallen, es sei denn, er trägt die  
ökonomischen Kosten der dickeren Wand. Und wir können ohne  
großes Risiko wetten, daß er nicht so großzügig ist. Der Saug-  
wurm übt irgendeinen versteckten chemischen Einfluß auf die  
Schnecke aus, der diese zwingt, auf ihre eigene „bevorzugte“  
Schalendicke zu verzichten. Dies mag das Leben der Schnecke  
verlängern. Aber es hilft ihren Genen nicht weiter.

Was hat der Saugwurm davon? Warum tut er das? Ich vermute  
folgendes: Unter sonst gleichen Voraussetzungen haben sowohl  
Schneckengene als auch Saugwurmgene einen Vorteil vom Über-  
leben des Schneckenkörpers. Aber Überleben ist nicht dasselbe  
wie Reproduktion, und es ist wahrscheinlich, daß es einen Kom-  
promiß gibt. Während Schneckengene von der Fortpflanzung der  
Schnecke profitieren, tun Saugwurmgene dies nicht. Ein Saug-  
wurm kann nicht erwarten, daß seine Gene in den Nachkommen  
seines gegenwärtigen Wirts beherbergt sein werden. Natürlich  
wäre es möglich, aber ebenso möglich wäre es für die Gene aller  
seiner Saugwurmrivalen. Wenn die Langlebigkeit der Schnecke  
tatsächlich mit einem geringeren Fortpflanzungserfolg erkaufte  
werden muß, sind die Saugwurmgene „glücklich“, die Schnecke  
diese Kosten zahlen zu lassen, da sie keinerlei Interesse daran ha-  
ben, daß die Schnecke sich fortpflanzt. Die Schneckengene sind  
ganz und gar nicht glücklich, diese Kosten tragen zu müssen, da  
langfristig ihre Zukunft davon abhängt, daß die Schnecke sich

fortpflanzt. Daher mutmaße ich, daß die Saugwurmgene einen Einfluß auf die schalenbildenden Zellen der Schnecke ausüben, und zwar einen Einfluß, der ihnen selbst Vorteile bringt, die Schneckengene aber teuer zu stehen kommt. Diese Theorie läßt sich testen, was bisher allerdings noch nicht geschehen ist.

Wir sind jetzt in der Lage, das am Beispiel der Köcherfliegen Gelernte zu verallgemeinern. Wenn meine Annahme über die Saugwurmgene richtig ist, dürfen wir behaupten, daß Schneckenkörper in genau demselben Sinne von Saugwurmgenen beeinflusst werden wie von Schneckengenen. Es ist, als reichten die Gene aus ihren „eigenen“ Körpern heraus und manipulierten die Außenwelt. Wie im Falle der Köcherfliegen ist diese Sprache für Genetiker möglicherweise beunruhigend. Sie sind daran gewöhnt, daß die Wirkungen eines Gens auf den Körper begrenzt sind, in dem es sitzt. Aber wiederum wie im Fall der Köcherfliegen zeigt ein genauerer Blick darauf, was Genetiker überhaupt mit den „Effekten“ eines Gens meinen, daß eine solche Beunruhigung fehl am Platze ist. Wir brauchen lediglich zu akzeptieren, daß die Veränderung in der Schnecke eine Anpassung des Saugwurms ist. Wenn sie das ist, muß sie durch die natürliche Selektion von Saugwurmgenen entstanden sein. Wir haben gezeigt, daß die phänotypischen Auswirkungen eines Gens sich nicht nur auf unbelebte Objekte wie Steine, sondern auch auf „andere“ lebendige Körper ausdehnen können.

Die Geschichte der Schnecken und Saugwürmer ist erst der Anfang. Man kennt seit langem Parasiten aller Typen, die faszinierend tückische Einflüsse auf ihre Wirte ausüben. Eine mikroskopisch kleine Protozoenart namens *Nosema*, die die Larven von Mehlkäfern parasitiert, hat „entdeckt“, wie sie eine chemische Verbindung herstellen kann, die für die Käfer sehr wichtig ist. Wie bei anderen Insekten gibt es auch bei diesen Käfern ein Hormon, das als Juvenilhormon bezeichnet wird und dafür sorgt, daß Larven Larven bleiben. Die normale Umwandlung von der Larve in den erwachsenen Käfer wird dadurch ausgelöst, daß die Larve

aufhört, das Juvenilhormon zu produzieren. Dem Parasiten *Nosema* ist es gelungen, dieses Hormon (genaugenommen eine sehr ähnliche Verbindung) zu synthetisieren. Millionen von *Nosema* bemühen sich zusammen um die Massenproduktion dieses Juvenilhormons im Körper der Käferlarve und verhindern damit, daß die Larve sich in einen Käfer verwandelt. Statt dessen wächst sie weiter und wird schließlich zu einer Riesenlarve mit dem doppelten Gewicht eines normalen erwachsenen Käfers. Das ist für die Fortpflanzung von Käfergenen von keinerlei Nutzen, aber ein Füllhorn für den Parasiten *Nosema*. Der Riesenwuchs der Käferlarven ist ein erweiterter phänotypischer Effekt der Protozoengene.

Und nun eine Fallgeschichte, die noch stärker an unbewußte Ängste rührt als die der Peter-Pan-Käfer: Kastration durch einen Parasiten! Krabben werden von einem Geschöpf namens *Sacculina* parasitiert. Der Wurzelkrebs *Sacculina* ist ein Verwandter der Seepocken, obwohl man, wenn man ihn sieht, meinen könnte, er sei eine parasitäre Pflanze. Er treibt ein kunstvolles Wurzelsystem tief in das Gewebe der unglücklichen Krabbe und saugt seine Nahrung aus deren Körper. Wahrscheinlich ist es kein Zufall, daß zu den ersten Organen, die der Wurzelkrebs angreift, die Hoden beziehungsweise Eierstöcke der Krabbe gehören; er verschont zunächst die Organe, die die Krabbe zum Überleben braucht – im Gegensatz zu denen, die zur Fortpflanzung nötig sind. Die Krabbe wird *de facto* von dem Parasiten kastriert. Wie ein Mastochse lenkt die kastrierte Krabbe Energie und Mittel von der Reproduktion fort und in ihren eigenen Körper hinein – eine reiche Ernte für den Parasiten auf Kosten der Fortpflanzung der Krabbe. Es ist ziemlich genau dieselbe Geschichte, wie ich sie für *Nosema* beim Mehlkäfer und für den Saugwurm bei der Schnecke vorgeschlagen habe. Wenn wir annehmen, daß in allen drei Fällen die Veränderungen im Wirt evolutionäre Anpassungen zum Vorteil des Parasiten sind, so müssen diese als erweiterte phänotypische Effekte von Parasitengenen angesehen werden. Das heißt also, Gene reichen



aus ihrem „eigenen“ Körper heraus, um Phänotypen in anderen Körpern zu beeinflussen.

Die Interessen von Parasiten- und Wirtsgenen können durchaus weitgehend übereinstimmen. Der Theorie der egoistischen Gene folgend, können wir uns beide, Saugwurmgene *und* Schnecken-gene, als „Parasiten“ im Schneckenkörper vorstellen. Beide haben einen Vorteil davon, von demselben schützenden Haus umgeben zu sein, auch wenn sie in bezug auf die „bevorzugte“ Wandstärke unterschiedlicher Meinung sind. Diese Divergenz ergibt sich im wesentlichen aus der Tatsache, daß die Art und Weise, wie sie den Körper dieser Schnecke verlassen und in den nächsten gelangen, verschieden ist. Schneckengene verlassen den Schneckenkörper in Schneckenspermien und -eiern. Die Saugwurmgene nehmen einen ganz anderen Weg. Auf die furchtbar komplizierten Einzelheiten möchte ich hier nicht eingehen; entscheidend ist, daß sie den Körper der Schnecke nicht in deren Spermien oder Eiern verlassen.

Ich schlage vor, daß dies die wichtigste Frage in bezug auf jeden Parasiten sein sollte: Werden seine Gene über dieselben Vehikel an zukünftige Generationen weitergegeben wie die Gene des Wirtes? Wenn dies nicht der Fall ist, so würde ich erwarten, daß sie dem Wirt auf die eine oder andere Weise Schaden zufügen. Doch wenn es der Fall ist, so wird der Parasit alles in seiner Macht Stehende tun, um dem Wirt nicht nur beim Überleben, sondern auch bei der Fortpflanzung zu helfen. Im Laufe der Evolution wird er aufhören ein Parasit zu sein, wird mit dem Wirt zusammenarbeiten, und möglicherweise verschmilzt er schließlich mit dem Gewebe des Wirtes und ist überhaupt nicht mehr als Parasit zu erkennen. Vielleicht sind, wie ich in Kapitel 10 angedeutet habe, unsere Zellen das Ergebnis einer derartigen Entwicklung, und wir sind alle Relikte parasitärer Verschmelzungen in der Urzeit.

Sehen wir uns an, was geschehen kann, wenn Parasiten- und Wirtsgene tatsächlich einen gemeinsamen Ausgang aus dem Wirtskörper haben. Der Parasit des Borkenkäfers *Xyleborus ferru-*

*gineus* ist ein Bakterium, das nicht nur im Körper des Wirtes lebt, sondern auch dessen Eier als Transportmittel zu einem neuen Wirt benutzt. Die Gene solcher Parasiten profitieren daher von fast denselben zukünftigen Umständen wie die Gene ihres Wirtes. Man kann erwarten, daß die beiden Gruppen von Genen „an einem Strick ziehen“, und zwar aus genau denselben Gründen, aus denen die Gene eines Individuums dies normalerweise tun. Es spielt keine Rolle, daß einige von ihnen zufällig „Käfergene“ und die anderen „Bakteriengene“ sind. Beide Gruppen von Genen sind am Überleben des Käfers und an der Verbreitung von Käfereiern „interessiert“, denn sie „verstehen“ Käfereier als ihren Fahrschein in die Zukunft. Somit teilen die Gene der Bakterien das Schicksal der Wirtsgene, und nach meiner Interpretation ist zu erwarten, daß die Bakterien in allen Aspekten des Lebens mit ihren Käfern zusammenarbeiten.

Es zeigt sich, daß „zusammenarbeiten“ milde ausgedrückt ist. Der Dienst, den sie den Käfern leisten, könnte kaum intimer sein. Diese Käfer sind haplodiploid, wie Bienen und Ameisen (siehe Kapitel 10). Wenn ein Ei von einem Männchen befruchtet wird, entwickelt es sich immer zu einem Weibchen. Ein unbefruchtetes Ei entwickelt sich zu einem Männchen. Mit anderen Worten, die männlichen Käfer haben keinen Vater. Die Eier, aus denen sie entstehen, entwickeln sich spontan, ohne daß ein Spermium in sie eingedrungen ist. Doch anders als bei Bienen und Ameisen muß bei den Borkenkäfern *irgend etwas* in die Eier eindringen. Diese Aufgabe übernehmen die Bakterien, die so die Entwicklung der unbefruchteten Eier zu männlichen Käfern in Gang setzen. Diese Bakterien sind natürlich genau die Art von Parasiten, die, wie ich argumentiert habe, aufhören sollten parasitär zu sein und mutualistisch werden sollten, gerade weil sie zusammen mit den „eigenen“ Genen des Wirtes in dessen Eiern weitergegeben werden. Letzten Endes werden ihre „eigenen“ Körper wahrscheinlich verschwinden, indem sie völlig mit dem Körper des „Wirtes“ verschmelzen.

Ein aufschlußreiches Spektrum findet man heute noch unter den Hydra-Arten. Hydren sind Süßwasserpolyphen: kleine, festsitzende, tentakeltragende Tiere, die Seeanemonen ähneln. In ihrem Gewebe leben häufig parasitierende Algen. Bei den Arten *Hydra vulgaris* und *Hydra attenuata* sind die Algen echte Parasiten, die die Hydren krank machen. Das Gewebe von *Chlorohydra viridissima* dagegen enthält stets Algen, und diese leisten einen nützlichen Beitrag zum Wohlergehen des Polyphen, indem sie ihn mit Sauerstoff versorgen. Und nun wird es interessant: Genau wie wir erwartet hätten, werden die Algen bei *Chlorohydra* mittels der Hydraeier auf die nächste Generation übertragen. Bei den anderen beiden Arten ist das nicht der Fall. Die Gene der Algen und die von *Chlorohydra* haben ein gemeinsames Interesse: alles in ihrer Macht Stehende zu tun, um die Produktion von Hydraeiern zu steigern. Die Gene der anderen beiden Hydraarten jedoch sind nicht „einer Meinung“ mit den Genen ihrer Algen. Jedenfalls nicht in demselben Ausmaß. Zwar mögen beide Gruppen von Genen ein Interesse am Überleben von Hydrakörpern haben. Aber nur die Hydragene sind an der Fortpflanzung der Hydren interessiert. So lungern die Algen als schwächende Parasiten herum, statt sich in Richtung auf eine vorteilhafte Kooperation zu entwickeln. Der entscheidende Punkt ist, wie schon gesagt, daß ein Parasit, dessen Gene demselben Schicksal entgegengehen wie die Gene seines Wirtes, alle Interessen dieses Wirtes teilt und schließlich aufhören wird, parasitär zu handeln.

Schicksal ist in diesem Fall gleichbedeutend mit zukünftigen Generationen. Die Gene von *Chlorohydra* und die Gene der Algen, Käfergene und Bakteriengene können nur über die Eier des Wirtes in die Zukunft gelangen. Daher wird sich bei allen „Berechnungen“, die Parasitengene über ihre optimale Taktik in jeder beliebigen Abteilung des Lebens anstellen, genau oder fast genau dieselbe Taktik als optimal erweisen wie bei ähnlichen „Berechnungen“ der Wirtsgene. Im Fall der Schnecken und der sie parasitierenden Saugwürmer kamen wir zu dem Schluß, daß sie unter-

schiedliche Schalendicken bevorzugen. Im Fall des Borkenkäfers *Xyleborus ferrugineus* und seiner Bakterien werden Wirt und Parasit einer Meinung sein, was die bevorzugte Flügellänge und jedes andere Merkmal des Käferkörpers betrifft. Wir können dies voraussagen, ohne irgend etwas Genaueres darüber zu wissen, wozu die Käfer ihre Flügel oder andere Körperteile benutzen. Es folgt einfach aus unserer Überlegung, daß sowohl die Käfergene als auch die Bakteriengene alles in ihrer Macht Stehende tun werden, um dieselben zukünftigen Ereignisse zu bewerkstelligen – Ereignisse, die für die Verbreitung von Käfereiern vorteilhaft sind.

Wir können diese Argumentation zu ihrem logischen Schluß führen und sie auf normale, „eigene“ Gene anwenden. Unsere eigenen Gene arbeiten nicht zusammen, weil sie *unsere* Gene sind, sondern weil sie denselben Ausgang in die Zukunft – Spermium oder Ei – haben. Wenn irgendwelche Gene eines Organismus, beispielsweise des menschlichen, einen Weg finden könnten, sich auszubreiten, der nicht über die herkömmliche Spermium- oder Ei-Route führte, so würden sie ihn einschlagen und weniger kooperationsbereit sein. Der Grund ist, daß sie dann von einem anderen Satz zukünftiger Resultate profitieren könnten als die übrigen Gene im Körper. Wir haben bereits Gene kennengelernt, die die Meiose zu ihrem eigenen Vorteil beeinflussen. Vielleicht gibt es auch Gene, die ganz aus den „richtigen Kanälen“ – über Spermium oder Ei – ausgebrochen sind und sich den Weg über eine Nebenroute gebahnt haben.

Es gibt DNA-Fragmente, die nicht in Chromosomen eingeschlossen sind, sondern frei im flüssigen Zellinhalt herumswimmen und sich dort vermehren, besonders in Bakterienzellen. Sie sind unter verschiedenen Namen bekannt, etwa als Viroide oder Plasmide. Ein Plasmid ist sogar noch kleiner als ein Virus, und es besteht gewöhnlich nur aus ein paar Genen. Einige Plasmide sind in der Lage, sich nahtlos in ein Chromosom zu integrieren. Die Verbindungsstelle ist so glatt, daß man die Naht nicht sehen kann; das Plasmid ist von jedem anderen Teil des

Chromosoms nicht mehr zu unterscheiden. Dieselben Plasmide können auch wieder aus dem Chromosom aussteigen. Diese Fähigkeit der DNA, sich herauszuschneiden und einzufügen, im Handumdrehen in Chromosomen hinein- und aus ihnen herauszuspringen, gehört zu den besonders aufregenden unter den Tatsachen, die seit Erscheinen der ersten Auflage dieses Buches entdeckt worden sind. In der Tat lassen sich die neuen Erkenntnisse über Plasmide als eindrucksvolle unterstützende Beweise für die Mutmaßungen ansehen, die ich auf Seite 306 anstellte und die, als ich sie damals niederschrieb, ein wenig weit hergeholt erschienen. Unter einer Reihe von Gesichtspunkten kommt es nicht wirklich darauf an, ob diese Fragmente als eindringende Parasiten oder ausbrechende Rebellen entstanden. Ihr voraussichtliches Verhalten ist dasselbe. Befassen wir uns etwas näher mit einem ausbrechenden Fragment, um deutlich zu machen, was ich meine.

Stellen wir uns ein rebellierendes Stück menschlicher DNA vor, das in der Lage ist, sich aus seinem Chromosom hinauszuschneiden, das frei in der Zelle treibt, sich vielleicht vermehrt, bis viele Kopien von ihm existieren, und sich dann in ein anderes Chromosom integriert. Welche unorthodoxen alternativen Wege in die Zukunft könnte ein solcher rebellierender Replikator ausbeuten? Wir verlieren fortwährend Zellen unserer Haut! Ein Großteil des Staubs in unseren Wohnungen besteht aus unseren abgestoßenen Zellen. Wir atmen wahrscheinlich auch ständig Zellen anderer Menschen ein. Wenn wir mit dem Fingernagel über die Innenseite unseres Mundes fahren, bleiben Hunderte von lebenden Zellen daran hängen. Küsse und Zärtlichkeiten von Liebenden dürften große Mengen von Zellen in beide Richtungen transportieren. Ein Stück rebellierender DNA könnte jede dieser Zellen als Mitfahrgelegenheit benutzen. Falls Gene eine Ritze entdecken sollten, die ihnen Zugang zu einem unorthodoxen Weg in einen anderen Körper verschafft (neben oder anstelle der normalen Route über Spermien beziehungsweise Eizellen), so müssen wir erwarten, daß die natürliche Auslese ihren Opportunismus fördern und verbessern

würde. Was ihre genauen Methoden anbelangt, so gibt es keinen Grund, warum diese auf irgendeine Weise anders sein sollten als die Erfindungen von Viren, die vor dem Hintergrund der Theorie vom egoistischen Gen und erweiterten Phänotyp nur allzu vorher-sagbar sind.

Wenn wir Schnupfen oder Husten haben, betrachten wir die Symptome gewöhnlich als ärgerliche Nebenprodukte der Virentätigkeit. In einigen Fällen scheint es jedoch wahrscheinlicher, daß sie von dem Virus absichtlich hervorgerufen werden, um ihm bei seiner Reise von einem Wirt zum anderen helfen. Nicht zufrieden damit, einfach in die Atmosphäre hinausgeatmet zu werden, bringt das Virus uns zum Niesen oder explosionsartigen Husten. Das Tollwutvirus wird im Speichel übertragen, wenn ein Tier das andere beißt. Bei Hunden äußert sich die Krankheit unter anderem darin, daß normalerweise friedliche und freundliche Tiere zu wütenden Beißern mit Schaum vor dem Maul werden. Normale Hunde entfernen sich meist nicht weiter als etwa einen Kilometer von ihrem Wohnort; tollwutinfizierte Tiere werden verhängnisvollerweise zu ruhelosen Wanderern und verbreiten das Virus in weitem Umkreis. Es wurde sogar der Gedanke geäußert, daß das bekannte Symptom der Wasserscheu den Hund dazu veranlaßt, den nassen Schaum von der Schnauze zu schütteln – und damit das Virus. Mir sind keine Beweise dafür bekannt, daß sexuell übertragbare Krankheiten den Geschlechtstrieb beim Menschen verstärken, doch ich vermute, es wäre der Mühe wert, sich näher mit dieser Frage zu befassen. Mit Sicherheit soll zumindest ein angebliches Aphrosidiakum, die Spanische Fliege, dadurch wirken, daß es einen Juckreiz erzeugt... Und wenn Viren Husten oder Niesen hervorrufen können, warum dann nicht auch einen Juckreiz?

Worauf ich bei diesem Vergleich von rebellierender menschlicher DNA mit einfallenden parasitären Viren hinauswill, ist, daß zwischen beiden kein wirklich bedeutender Unterschied besteht. Ja, es ist in der Tat gut möglich, daß Viren als Ansammlungen von ausgebrochenen Genen entstanden sind. Wenn wir überhaupt eine

Unterscheidung treffen wollen, so sollte es die sein zwischen Genen, die auf dem orthodoxen Wege, also in Spermien oder Eizellen, von einem Körper zum anderen gelangen, und Genen, die ungewöhnliche „Nebenwege“ einschlagen. Zu beiden Gruppen können sowohl Gene gehören, die als „körpereigene“ chromosomale Gene entstanden sind, als auch Gene, die ursprünglich körperfremde, eindringende Parasiten waren. Oder vielleicht, wie ich in Kapitel 10 spekuliert habe, sollten alle „eigenen“ chromosomalen Gene als wechselseitig parasitär angesehen werden. Der entscheidende Unterschied zwischen meinen beiden Klassen von Genen liegt in den unterschiedlichen Umständen, von denen sie wahrscheinlich in der Zukunft profitieren werden. Ein Gen des Erältungsvirus und ein ausgebrochenes menschliches chromosomales Gen stimmen miteinander darin überein, daß sie ihren Wirt zum Niesen bringen „wollen“. Ein orthodoxes chromosomales Gen und ein sexuell übertragbares Virus sind sich in dem Wunsch einig, daß ihr Wirt kopuliert. Es ist ein faszinierender Gedanke, daß beide darauf aussein könnten, daß der Wirt sexuell attraktiv ist. Außerdem wären sich ein chromosomales Gen und ein Virus, das im Ei des Wirtes übertragen wird, in dem Wunsch einig, daß der Wirt nicht nur in seiner Brautwerbung, sondern auch in jedem anderen Aspekt seines Lebens erfolgreich ist, bis hin zu dem Punkt, daß er ein zuverlässiger, hingebungsvoller Vater und sogar Großvater ist.

Die Köcherfliegenlarve lebt in ihrem Gehäuse, und die Parasiten, von denen ich bisher gesprochen habe, leben in ihren Wirten. Die Gene befinden sich somit physisch in der Nähe ihrer erweiterten phänotypischen Effekte, so nahe, wie Gene gewöhnlich ihren herkömmlichen Phänotypen sind. Doch Gene können auch auf Entfernung wirken; erweiterte Phänotypen können sehr ausgedehnt sein. Einer der längsten, die mir einfallen, überspannt einen See. Wie das Spinnennetz oder das Gehäuse der Köcherfliege gehört der Biberdamm zu den wahren Wundern der Welt. Es ist nicht völlig klar, was sein evolutionärer Zweck ist, aber er hat mit Si-

cherheit einen, da die Biber soviel Zeit und Energie auf seinen Bau verwenden. Der See, den er erzeugt, dient wahrscheinlich dem Schutz des Biberbaus gegen Räuber. Er bildet außerdem einen bequemen Wasserweg zum Reisen und zum Transport von Ästen. Die Biber wenden diese Technik aus demselben Grund an, aus dem kanadische Holzgesellschaften Flüsse benutzen und die Kohlenhändler des 18. Jahrhunderts Kanäle befuhren. Was auch immer sein Nutzen ist, ein Bibersee ist ein auffallender und charakteristischer Landschaftsbestandteil. Er gehört zum Phänotyp des Bibers, nicht weniger als dessen Zähne oder Schwanz, und er hat sich im Laufe der Evolution unter dem Einfluß der natürlichen Auslese entwickelt. Die Wahl muß dabei zwischen guten Seen und weniger guten Seen getroffen worden sein. Die Auslese begünstigte Biber Gene, die gute Seen zum Transport von Bäumen erzeugten, genau wie sie Gene förderte, die für gute Zähne zum Fällen von Bäumen sorgten. Biberseen sind erweiterte phänotypische Effekte von Biber Genen, und sie können sich über mehrere hundert Meter erstrecken. In der Tat eine große Reichweite!

Auch Parasiten brauchen nicht im Innern ihrer Wirte zu leben; ihre Gene können über eine Entfernung hinweg in Wirten zum Ausdruck kommen. Kuckucksnestlinge leben nicht im Innern von Rotkehlchen oder Rohrsängern; sie saugen nicht ihr Blut oder verschlingen ihr Gewebe, und doch zögern wir nicht im mindesten, sie als Parasiten zu bezeichnen. Kuckucksadaptationen zum Manipulieren des Verhaltens der Pflegeeltern können als erweiterter phänotypischer Effekt der Kuckucksgene angesehen werden, der auf Entfernung wirksam wird.

Es ist leicht, Mitgefühl mit Pflegeeltern zu haben, die von dem Kuckuck so getäuscht werden, daß sie seine Eier ausbrüten. Auch menschliche Eiersammler haben sich von der ungeheuren Ähnlichkeit von Kuckuckseiern mit den Eiern etwa von Wiesenpiepern oder Rohrsängern (verschiedene Rassen von Kuckucksweibchen spezialisieren sich auf verschiedene Wirtsarten) täuschen lassen. Schwerer zu verstehen ist das Verhalten, das Pflegeeltern



später den jungen Kuckucken gegenüber an den Tag legen, die fast flügge sind. Der Kuckuck ist gewöhnlich viel größer, mitunter sogar auf groteske Weise größer als seine „Eltern“. Vor mir liegt die Fotografie einer ausgewachsenen Heckenbraunelle, die im Verhältnis zu ihrem monströsen Pflegekind so klein ist, daß sie sich zum Füttern auf dessen Rücken niederlassen muß. Hier empfinden wir weniger Sympathie für den Wirt. Wir wundern uns über seine Dummheit, seine Leichtgläubigkeit. Jeder Dummkopf sollte doch wohl in der Lage sein zu merken, daß mit einem solchen Kind etwas nicht stimmt.

Ich meine, junge Kuckucke müssen eine ganze Menge mehr tun als nur ihre Wirte „täuschen“, mehr als nur vorgeben, etwas zu sein, das sie nicht sind. Sie scheinen auf ziemlich dieselbe Weise auf das Nervensystem des Wirtes einzuwirken wie eine süchtig machende Droge. Dies ist nicht so schwer nachzufühlen, selbst für jene nicht, die keine Erfahrung mit abhängig machenden Drogen haben. Ein Mann kann von einer gedruckten Fotografie des Körpers einer Frau bis zur Erektion erregt werden. Er wird nicht „getäuscht“, nicht glauben gemacht, das Muster der Druckfarbe sei tatsächlich eine Frau. Er weiß, daß er nur Farbe auf Papier sieht, doch sein Nervensystem reagiert darauf genauso, wie es auf eine wirkliche Frau reagieren würde. Wir können sehr wohl die Reize eines bestimmten Angehörigen des anderen Geschlechts unwiderstehlich finden, obwohl das sichere Urteil unseres besseren Ich uns sagt, daß eine Liaison mit jener Person langfristig in niemandes Interesse liegt. Das gleiche kann auf die unwiderstehliche Anziehungskraft ungesunder Nahrungsmittel zutreffen. Die Heckenbraunelle besitzt wahrscheinlich keine bewußte Kenntnis ihrer langfristig besten Interessen, deshalb ist es sogar noch leichter zu verstehen, daß ihr Nervensystem bestimmte Arten von Stimulation unwiderstehlich finden kann.

So lockend ist der aufgesperrte Schnabel eines Jungkuckucks mit seinem roten Rachen, daß Ornithologen nicht selten Vögel beobachten, die Nahrung in den Schnabel eines Kuckucks fallen las-

sen, der in einem fremden Nest sitzt! Es kann vorkommen, daß ein Vogel, der mit Nahrung für seine eigenen Jungen nach Hause fliegt, plötzlich aus dem Augenwinkel den roten Superrachen eines jungen Kuckucks im Nest eines Vogels einer völlig anderen Art sieht. Er wird zu dem fremden Nest umgelenkt, wo er die Nahrung, die für seine eigenen Jungen bestimmt war, in den Schnabel des Kuckucks fallen läßt. Die „Unwiderstehlichkeitstheorie“ stimmt mit den Ansichten früher deutscher Ornithologen überein, die von Pflegeeltern sagten, sie verhielten sich wie „Süchtige“, und die die Kuckucksnestlinge als deren „Laster“ bezeichneten. Ehrlicher Weise sollte man hinzufügen, daß diese Art der Sprache bei einigen modernen Experimentatoren auf recht geringe Sympathie stößt. Zweifellos wird es jedoch sehr viel leichter, die eben beschriebenen Beobachtungen zu erklären, wenn wir den offenen Schnabel des Kuckucks tatsächlich als einen machtvollen drogenähnlichen Superstimulus ansehen. Es wird leichter, Sympathie mit dem Verhalten des winzigen Altvogels zu empfinden, der auf dem Rücken seines monströsen Kindes steht. Er ist nicht dumm. Sein Nervensystem wird getäuscht, und zwar so unwiderstehlich, als sei er ein hilfloser Drogenabhängiger oder als sei der Kuckuck ein Wissenschaftler, der Elektroden in sein Gehirn stöpselt.

Doch selbst wenn wir jetzt eine größere persönliche Sympathie für die manipulierten Pflegeeltern empfinden, können wir immer noch fragen, warum die natürliche Auslese es dem Kuckuck erlaubt, sich ungestraft so zu verhalten. Warum haben die Nervensysteme der Wirte keine Resistenz gegen die Droge des roten Rachens entwickelt? Vielleicht hat die Selektion noch keine Zeit gehabt, ihre Arbeit zu tun. Vielleicht parasitieren die Kuckucke ihre gegenwärtigen Wirte erst seit einigen hundert Jahren und werden in ein paar Jahrhunderten gezwungen sein, sie wieder aufzugeben und sich andere Arten als Opfer zu suchen. Es gibt einige Hinweise, die diese Theorie stützen. Ich kann mich jedoch des Gefühls nicht erwehren, daß hier noch mehr im Spiel sein muß.

Im evolutionären „Wettrüsten“ zwischen den Kuckucken und allen ihren Wirtsarten besteht eine Art eingebaute Ungerechtigkeit, die sich aus den ungleichen Kosten für Versagen ergibt. Jeder Kuckucksnestling stammt von einer langen Reihe von Kuckucksnestlingen ab, von denen jeder einzelne seine Pflegeeltern erfolgreich manipuliert haben muß. Jeder Jungkuckuck, der, wenn auch nur vorübergehend, die Kontrolle über seinen Wirt verlor, ist als Folge dessen gestorben. Die einzelnen Pflegeeltern dagegen stammen von einer langen Reihe von Vorfahren ab, von denen viele niemals in ihrem Leben auf einen Kuckuck getroffen sind. Und selbst jene, die wirklich einmal einen Kuckuck in ihrem Nest vorfanden, konnten der Verlockung, ihn zu pflegen, erliegen und dennoch weiterleben, um in der nächsten Paarungszeit eine andere Brut aufzuziehen. Der entscheidende Punkt ist, daß die Kosten für Versagen eine Asymmetrie aufweisen. Gene für das Versagen, der Versklavung durch Kuckucke zu widerstehen, können von Rotkehlchen und Heckenbraunellen leicht über die Generationen hinweg weitergegeben werden. Gene für das Versagen, Pflegeeltern zu versklaven, können nicht über Generationen von Kuckucken weitergereicht werden. Das ist es, was ich mit „eingebauter Ungerechtigkeit“ und „Asymmetrie in den Kosten für Versagen“ gemeint habe. Das Prinzip wird in einer von Äsops Fabeln zusammengefaßt: „Das Kaninchen läuft schneller als der Fuchs, denn das Kaninchen läuft um sein Leben, während der Fuchs nur um seine Mahlzeit läuft.“ Mein Kollege John Krebs und ich haben dies das „Leben/Mahlzeit-Prinzip“ getauft.

Wegen des Leben/Mahlzeit-Prinzips ist es möglich, daß sich Tiere, die von einem anderen Tier manipuliert werden, gelegentlich auf eine Weise verhalten, die für sie selbst nicht von Vorteil ist. Tatsächlich handeln sie in gewissem Sinne sehr wohl zu ihrem eigenen Besten: Die ganze Bedeutung des Leben/Mahlzeit-Prinzips liegt darin, daß die Tiere sich theoretisch gegen die Manipulation wehren könnten, daß es jedoch zu teuer wäre, dies zu tun. Vielleicht brauchte man, um der Manipulation durch einen Ku-

ckuck zu widerstehen, größere Augen oder ein größeres Gehirn, was allgemeine Kosten mit sich bringen würde. Rivalen mit einer genetischen Tendenz, der Manipulation zu widerstehen, wären wegen der ökonomischen Kosten des Widerstands weniger erfolgreich bei der Weitergabe ihrer Gene.

Aber wir sind wieder einmal rückfällig geworden und betrachten das Leben vom Standpunkt des Einzelorganismus und nicht von dem seiner Gene. Als wir über Saugwürmer und Schnecken sprachen, gewöhnten wir uns an die Vorstellung, daß die Gene eines Parasiten auf genau dieselbe Weise phänotypische Auswirkungen auf den Körper des Wirtes haben könnten, wie die Gene irgendeines Tieres phänotypische Auswirkungen auf dessen „eigenen“ Körper haben. Wir zeigten, daß schon die Idee eines „eigenen“ Körpers falsch ist. In gewissem Sinne sind alle Gene in einem Körper „parasitär“, ob wir sie nun als „körpereigene“ Gene bezeichnen wollen oder nicht. Die Kuckucke dienten in unseren Überlegungen als Beispiel für Parasiten, die nicht im Körper ihrer Wirte leben. Sie manipulieren ihre Wirte auf ziemlich genau dieselbe Weise wie im Wirt lebende Parasiten, und die Manipulation kann, wie wir gesehen haben, so stark und unwiderstehlich sein wie eine Droge oder ein Hormon. Wie im Fall der im Körper lebenden Parasiten sollten wir nun die ganze Angelegenheit im Sinne von Genen und erweiterten Phänotypen neu formulieren.

Im evolutionären Wettrüsten zwischen Kuckucken und Wirten nahmen Fortschritte auf beiden Seiten die Form genetischer Mutationen an, die entstanden und von der natürlichen Auslese gefördert wurden. Was auch immer das Geheimnis des aufgesperrten Kuckucksschnabels ist, der wie eine Droge auf das Nervensystem des Wirtes wirkt, es muß als genetische Mutation entstanden sein. Diese Mutation wirkte über ihren Effekt auf, sagen wir, Farbe und Form des Kuckucksrachens. Aber selbst dies war nicht ihr unmittelbarer Effekt. Unmittelbar wirkte sie auf unsichtbare chemische Abläufe im Innern von Zellen. Der Effekt, den Gene auf Farbe und Form des Rachens haben, ist selbst indirekt. Und nun der entschei-

dende Punkt: Nur ein wenig indirekter ist der Effekt derselben Kuckucksgene auf das Verhalten des betörten Wirtes. In genau demselben Sinne, wie wir davon sprechen können, daß Kuckucksgene (phänotypische) Auswirkungen auf Farbe und Form des Kuckucksrachens haben, können wir auch davon sprechen, daß Kuckucksgene (erweiterte phänotypische) Wirkungen auf das Wirtsverhalten haben. Parasitengene können nicht nur dann Auswirkungen auf Wirtskörper haben, wenn der Parasit im Innern des Wirtes lebt, wo er ihn unmittelbar durch chemische Mittel manipulieren kann, sondern auch dann, wenn der Parasit völlig vom Wirt getrennt ist und ihn aus der Entfernung manipuliert. In der Tat können, wie wir gleich sehen werden, sogar chemische Einflüsse außerhalb des Körpers wirksam sein.

Kuckucke sind bemerkenswerte und lehrreiche Geschöpfe. Aber nahezu jedes Wunder bei den Wirbeltieren kann von den Insekten übertroffen werden. Sie haben den Vorteil, daß es einfach so viele von ihnen gibt; mein Kollege Robert May hat sehr passend bemerkt: „Es ist eine gute Näherung zu sagen, daß alle Tierarten Insekten sind.“ Die „Kuckucke“ bei den Insekten lassen sich unmöglich aufzählen; sie sind zu zahlreich, und ihre Verhaltensweise ist sehr oft neu erfunden worden. Einige Beispiele, mit denen wir uns befassen werden, gehen weit über das bekannte Kuckucksverhalten hinaus und erfüllen die wildesten Phantasien, die mein Buch *The Extended Phenotype* geweckt haben mag.

Ein echter Kuckuck legt sein Ei und verschwindet. Einige „Kuckucksweibchen“ bei den Ameisen machen auf dramatischere Weise auf sich aufmerksam. Ich nenne nicht oft lateinische Namen, aber *Bothriomyrmex regicidus* und *B. decapitans* sind wirklich bemerkenswert. Diese beiden Arten leben als Parasiten anderer Ameisenarten. Bei allen Ameisen werden die Jungen natürlich normalerweise nicht von ihren Eltern, sondern von Arbeiterinnen gefüttert. Somit sind es die Arbeiterinnen, die jeder Möchtegern-Kuckuck betrügen oder manipulieren muß. Ein nützlicher erster Schritt ist es, sich der echten Königin der Arbeiterinnen zu entle-

digen, da diese darauf programmiert ist, ständig konkurrierende Brut zu erzeugen. Bei diesen beiden Arten schleicht sich die Parasitenkönigin ganz allein in das Nest einer anderen Ameisenart. Sie sucht sich die Wirtskönigin heraus und läßt sich von ihr herumtragen, während sie still und leise, um Edward Wilsons gewandt-makabres Understatement zu zitieren, „den einzigen Akt vollbringt, für den sie so einzigartig spezialisiert ist: Sie schneidet langsam den Kopf ihres Opfers ab“. Die Mörderin wird dann von den verwaisten Arbeiterinnen adoptiert, und diese pflegen nun ihre Eier und Larven, ohne Verdacht zu schöpfen. Einige Nachkommen werden selbst zu Arbeiterinnen aufgezogen, die allmählich die ursprüngliche Art im Nest ersetzen. Andere werden zu Königinnen, die ausfliegen, um neue Weidegründe und noch nicht abgetrennte königliche Häupter zu suchen.

Aber Köpfe absägen ist eine nicht ganz leichte Arbeit. Parasiten sind nicht daran gewöhnt, sich anzustrengen, wenn sie gute Beziehungen erzwingen können. Die Figur, die mir in Wilsons Buch *The Insect Societies* am liebsten ist, ist *Monomorium santschii*. Diese Art hat im Verlauf der Evolution ihre Arbeiterinnenkaste gänzlich verloren. Die Arbeiterinnen der Wirtsart erledigen alle Arbeiten für ihre Parasiten und erfüllen sogar die schrecklichste aller Aufgaben. Auf Befehl der Invasorenkönigin ermorden sie tatsächlich ihre eigene Mutter. Die Usurpatorin braucht nicht einmal ihre eigenen Kiefer zu gebrauchen. Auf welche Weise sie das Verhalten der Wirtsart kontrolliert, ist ein Rätsel; vermutlich verwendet sie eine Chemikalie, denn die Nervensysteme der Ameisen sprechen generell stark auf chemische Reize an. Wenn ihre Waffe tatsächlich eine Chemikalie ist, dann ist diese heimtückischer als jede Droge, die die Wissenschaft kennt. Denn überlegen wir nur, was sie vollbringt. Sie überflutet das Gehirn der Arbeiterin, ergreift die Zügel ihrer Muskeln, drängt sie, tief verwurzelte Pflichten zu vernachlässigen, und wendet sie gegen ihre eigene Mutter. Für Ameisen ist Muttermord eine Tat von besonderem genetischem Irrsinn, und furchtbar muß die Droge sein, die sie dazu

treibt. In der Welt des erweiterten Phänotyps frage man nicht danach, *wie* das Verhalten eines Tieres seinen Genen zum Vorteil gereicht; man frage statt dessen, *wessen* Genen es zum Vorteil gereicht.

Es ist kaum überraschend, daß Ameisen von Parasiten ausgebeutet werden, nicht nur von anderen Ameisen, sondern auch von einer erstaunlichen Menagerie spezialisierter „Mitläufer“. Arbeiterameisen transportieren einen reichen Nahrungsstrom aus einem ausgedehnten Sammelgebiet in eine zentrale Vorratskammer, die ein lohnendes Ziel für Schnorrer darstellt. Ameisen sind außerdem gute Schutzpolizisten: Sie sind gut bewaffnet und zahlreich. Die Blattläuse aus Kapitel 10 zahlten, wie wir sahen, mit Nektar, um professionelle Leibwächter zu mieten. Mehrere Schmetterlingsarten verbringen ihr Raupenstadium in einem Ameisennest. Einige sind nichts als Plünderer. Andere bieten den Ameisen eine Belohnung dafür, daß diese sie beschützen. Häufig strotzen sie buchstäblich von Mechanismen zur Manipulation ihrer Beschützer. Die Raupe eines Schmetterlings namens *Thisbe irenea* besitzt ein lauterzeugendes Organ im Kopf, mit dem sie Ameisen herbeiruft, sowie ein Paar teleskopartige Röhren an ihrem Hinterteil, aus denen verführerischer Nektar ausgeschieden wird. Auf ihren Schultern steht ein weiteres Paar Röhren, die einen noch subtileren Zauber verbreiten. Ihr Sekret scheint keine Nahrung zu sein, sondern ein flüchtiger Zaubertrank, der einen dramatischen Einfluß auf das Verhalten der Ameisen hat. Eine Ameise, die unter diesen Einfluß gerät, springt glatt in die Luft. Ihre Kiefer öffnen sich weit, und sie wird aggressiv – bei weitem begieriger als gewöhnlich, jedes sich bewegende Objekt anzugreifen, es zu beißen und mit Ameisensäure zu bespritzen. Nur die Raupe nicht, die für den Rausch der Ameise verantwortlich ist! Darüber hinaus gerät eine Ameise unter der Kontrolle einer rauschmittelverströmenden Raupe schließlich in einen Zustand, den man „Bindung“ nennt, in dem sie für einen Zeitraum von vielen Tagen von ihrer Raupe unzertrennlich wird. Wie eine Blattlaus beschäftigt die Raupe dann Ameisen als

Leibwächter, aber sie geht noch einen Schritt weiter. Während die Blattläuse sich auf die normale Aggressivität der Ameisen gegen Räuber verlassen, gibt die Raupe ihnen eine die Aggressivität steigende Droge ein, und sie scheint ihnen außerdem noch eine süchtig machende Substanz mit zu verabreichen.

Ich habe extreme Beispiele ausgewählt. Doch von Tieren und Pflanzen, die andere Tiere und Pflanzen ihrer eigenen Art oder anderer Arten auf etwas maßvollere Weise manipulieren, wimmelt es in der Natur nur so. In allen Fällen, in denen die natürliche Auslese Gene für Manipulation gefördert hat, ist es berechtigt, davon zu sprechen, daß diese Gene (erweiterte phänotypische) Effekte auf den Körper der manipulierten Organismen haben. Es kommt nicht darauf an, in welchem Körper ein Gen sitzt. Das Ziel seiner Manipulation kann derselbe Körper sein oder ein anderer. Die natürliche Auslese fördert jene Gene, die die Welt manipulieren, um ihre eigene Fortpflanzung zu garantieren. Dies führt zu der These, die ich das Zentrale Theorem des erweiterten Phänotyps genannt habe: *Das Verhalten eines Tieres tendiert dahin, das Überleben von Genen „für“ ein spezielles Verhalten zu maximieren, unabhängig davon, ob jene Gene zufällig im Körper eben dieses Tieres sitzen oder nicht.* Ich habe dies im Zusammenhang mit dem Verhalten von Tieren geschrieben, aber das Theorem könnte natürlich auch auf Farbe, Größe, Form und alles andere zutreffen.

Es ist endlich an der Zeit, zu dem Problem zurückzukehren, mit dem wir begonnen haben: dem Konflikt zwischen individuellem Organismus und Gen als rivalisierenden Kandidaten für die zentrale Rolle in der natürlichen Auslese. In früheren Kapiteln ging ich von der Annahme aus, es gebe kein Problem, weil die Reproduktion des Individuums gleichbedeutend mit dem Überleben der Gene sei. Ich setzte voraus, daß man entweder sagen kann „Der Organismus arbeitet darauf hin, alle seine Gene weiterzugeben“ oder „Die Gene arbeiten darauf hin, Organismen aufeinanderfolgender Generationen zu zwingen, sie weiterzugeben.“ Es schien mir, als seien dies zwei gleichwertige Arten, dasselbe zu sagen, und wel-



che Form man wählt, sei lediglich eine Frage des Geschmacks. Aber irgendwie blieb der Konflikt bestehen.

Eine Methode, diese ganze Angelegenheit zu entwirren, besteht darin, daß man die Ausdrücke „Replikator“ und „Vehikel“ benutzt. Die Grundeinheiten der natürlichen Auslese, die grundlegenden Agenzien, die überleben oder nicht überleben, die Ahnenreihen identischer Kopien mit gelegentlich auftretenden Zufallsmutationen bilden, heißen Replikatoren. DNA-Moleküle sind Replikatoren. Aus Gründen, auf die wir noch zu sprechen kommen werden, tun sie sich im allgemeinen in großen gemeinsamen Überlebensmaschinen oder „Vehikeln“ zusammen. Die Vehikel, die wir am besten kennen, sind individuelle Körper wie unsere eigenen. Ein Körper ist somit kein Replikator; er ist ein Vehikel. Ich muß dies betonen, da dieser Punkt mißverstanden worden ist. Vehikel machen keine Kopien von sich selbst; sie arbeiten, um ihre Replikatoren zu vermehren. Replikatoren verhalten sich nicht, sie nehmen die Welt nicht wahr, fangen keine Beute und laufen auch nicht vor Räubern davon; sie konstruieren Vehikel, die alle diese Dinge tun. Für viele Zwecke ist es für die Biologen sinnvoll, ihre Aufmerksamkeit auf die Ebene des Vehikels zu konzentrieren, für andere Zwecke ist eine Betrachtung auf der Ebene des Replikators angebracht. Gen und Einzelorganismus sind keine Rivalen um dieselbe Starrolle im Darwinschen Drama. Sie spielen unterschiedliche, sich ergänzende und in vielen Beziehungen gleich wichtige Rollen – die Rolle des Replikators und die Rolle des Vehikels.

Die Replikator/Vehikel-Terminologie ist auf mehrerlei Art hilfreich. Zum Beispiel legt sie eine lästige Kontroverse über die Ebene bei, auf der die natürliche Auslese agiert. Oberflächlich betrachtet mag es logisch erscheinen, auf einer Art Skala der Selektionsniveaus die „Individualselektion“ auf halbem Wege zwischen der Genselektion, die ich in Kapitel 3 verfochten habe, und der in Kapitel 7 kritisierten „Gruppenselektion“ anzusiedeln. Die „Individualselektion“ scheint vage ein Mittelding zwischen zwei Extremen zu sein, und viele Biologen und Philosophen haben sich dazu

verführen lassen, diesen einfachen Weg einzuschlagen und sie als solches zu behandeln. Wie wir nun erkennen können, ist diese Sichtweise falsch. Der Organismus und die Gruppe von Organismen sind zwar echte Rivalen um die Vehikelrolle in der Geschichte, doch kommt keiner von ihnen auch nur als *Kandidat* für die Rolle des Replikators in Frage. Die Kontroverse zwischen „Individualesektion“ und „Gruppenselektion“ ist eine echte Kontroverse zwischen alternativen Vehikeln. Die Kontroverse zwischen Individualesektion und Genselektion ist überhaupt keine Kontroverse, denn Gen und Organismus sind Kandidaten für unterschiedliche, sogar komplementäre Rollen in der Geschichte: Replikator und Vehikel.

Die Rivalität um die Vehikelrolle zwischen dem Einzelorganismus und der Gruppe von Organismen, die eine echte Rivalität ist, kann beigelegt werden. Das Ergebnis ist in meinen Augen entschieden ein Sieg für den Einzelorganismus. Die Gruppe ist als Einheit zu ungenau. Ein Rudel von Hirschen, Löwen oder Wölfen besitzt einen rudimentären Zusammenhalt und eine gewisse Einheit der Absicht. Doch dies ist jämmerlich im Vergleich zum Zusammenhalt und zur Einheit der Absicht, die der Körper eines einzelnen Löwen, Wolfes oder Hirsches aufweist. Daß dies zutrifft, ist inzwischen weithin akzeptiert, aber *warum* trifft es zu? Erweiterte Phänotypen und Parasiten können uns auch hier weiterhelfen.

Wenn die zusammenarbeitenden Gene eines Parasiten gegen die Interessen der (ebenfalls zusammenarbeitenden) Gene des Wirtes wirken, liegt der Grund dafür, wie wir gesehen haben, in der Tatsache, daß die beiden Gruppen von Genen das gemeinsame Vehikel, den Körper des Wirtes, auf unterschiedliche Weise verlassen. Schneckengene verlassen das gemeinsame Vehikel auf dem Weg über Schneckenspermien und -eier. Da der Einsatz aller Schneckengene in jedem Spermium und jedem Ei gleich ist, da sie alle an der unparteiischen Meiose teilnehmen, arbeiten alle für das gemeinsame Wohl zusammen und machen daher den Schneckenkör-

per gewöhnlich zu einem einheitlichen, zweckmäßigen Vehikel. Der wirkliche Grund, warum ein Saugwurm von seinem Wirt erkennbar getrennt ist, der Grund, warum er seine Absichten und seine Identität nicht mit den Absichten und der Identität des Wirtes verschmelzen läßt, ist, daß die Saugwurmgene nicht dieselbe Methode benutzen, um das gemeinsame Vehikel zu verlassen wie die Schneckengene, und daß sie nicht an der meiotischen Lotterie der Schnecke beteiligt sind – sie haben ihre eigene Lotterie. Daher bleiben, in diesem Maße und nur in diesem Maße, die beiden Vehikel getrennt als eine Schnecke und ein erkennbar eigenständiger Saugwurm in ihrem Innern. Würden Saugwurmgene in Schneckeneiern und -spermien weitergegeben, so würde die Evolution die beiden Körper zu einem Fleisch werden lassen. Möglicherweise wären wir nicht einmal in der Lage zu erkennen, daß es einmal zwei Vehikel waren.

„Einzelorganismen“ wie wir selbst sind das Endergebnis vieler solcher Verschmelzungen. Die Gruppe von Organismen – der Vogelschwarm oder das Wolfsrudel – verschmilzt genau deshalb nicht zu einem einzigen Vehikel, weil die Gene im Schwarm oder im Rudel keine gemeinsame Methode haben, das gegenwärtige Vehikel zu verlassen. Zwar können aus einem Rudel Tochterrudel hervorgehen. Aber die Gene des Elternrudels gehen nicht in einem einzigen Behältnis, an dem alle einen gleichen Anteil haben, an das Tochterrudel über. Die Gene in einem Wolfsrudel profitieren nicht alle in gleicher Weise von demselben Satz zukünftiger Ereignisse. Ein Gen kann sein zukünftiges Wohlergehen fördern, indem es seinen eigenen Wolf auf Kosten der anderen einzelnen Wölfe begünstigt. Ein einzelner Wolf ist daher ein Vehikel, das dieser Bezeichnung würdig ist. Ein Wolfsrudel ist es nicht. Genetisch gesehen ist der Grund dafür, daß mit Ausnahme der Geschlechtszellen alle Zellen im Körper eines Wolfes dieselben Gene besitzen, und was die Geschlechtszellen betrifft, so haben alle Gene die gleiche Chance, in jeder von ihnen vertreten zu sein. Die Zellen in einem *Rudel* Wölfe jedoch besitzen nicht dieselben Gene, und ebensowe-

nig haben sie dieselbe Chance, in den Zellen von sich abspaltenden Unterrudeln enthalten zu sein. Sie haben alles zu gewinnen, wenn sie gegen Rivalen in anderen Wolfskörpern kämpfen (allerdings wird die Tatsache, daß ein Wolfsrudel wahrscheinlich eine Verwandtschaftsgruppe ist, den Kampf mildern).

Die wesentliche Eigenschaft, die eine Einheit braucht, wenn sie ein effizientes Genvehikel werden soll, ist folgende: Sie muß für alle Gene, die in ihr sitzen, einen unparteiischen Ausgangskanal in die Zukunft haben. Dies trifft auf einen einzelnen Wolf zu. Der Kanal ist der dünne Strom von Spermien oder Eizellen, den der Wolf durch Meiose herstellt. Auf ein Rudel Wölfe trifft es nicht zu. Durch die egoistische Förderung des Individuums, in dem sie sitzen, können Gene sich auf Kosten der anderen Gene im Wolfsrudel Vorteile verschaffen. Ein schwärmendes Bienenvolk scheint sich wie ein Wolfsrudel durch Abspaltung einer Gruppe fortzupflanzen. Wenn wir jedoch genauer hinsehen, stellen wir fest, daß es, soweit die Gene betroffen sind, ein weitgehend gemeinsames Schicksal hat. Die Zukunft der Gene in dem Schwarm ist, zumindest zu einem großen Teil, in den Ovarien einer einzigen Königin angesiedelt. Genau deshalb sieht die Bienenkolonie wie ein wirklich integriertes einziges Vehikel aus und verhält sich auch so – wir drücken hier die Botschaft früherer Kapitel lediglich auf andere Art und Weise aus.

Überall finden wir, daß das Leben in der Tat in getrennte, individuell zielbewußte Vehikel wie Wölfe und Bienenschwärme gebündelt ist. Aber die Doktrin des erweiterten Phänotyps hat uns gelehrt, daß dies nicht so hätte sein müssen. Im wesentlichen ist die einzige Erwartung, die wir aus unserer Theorie ableiten dürfen, daß es ein Schlachtfeld von Replikatoren gibt, die sich drängen, sich gegenseitig überlisten und bekämpfen, um sich eine Zukunft im genetischen Jenseits zu sichern. Die Waffen in dem Kampf sind phänotypische Effekte, anfangs direkte chemische Effekte im Innern von Zellen, schließlich aber „Federn und Fänge“ und sogar Effekte über noch weitere Entfernungen hinweg. Un-

leugbar sind diese phänotypischen Wirkungen tatsächlich größtenteils zu separaten Vehikeln zusammengebündelt, wobei die Gene jedes dieser Vehikel von der Aussicht auf einen gemeinsamen Engpaß in Form von Spermien und Eiern, durch den sie in die Zukunft geschleust werden, diszipliniert und geordnet sind. Doch dies ist keine Tatsache, die als selbstverständlich zugrunde gelegt werden darf. Es ist eine Tatsache, die für sich genommen zu hinterfragen ist und unsere Neugier beschäftigen muß. Warum taten sich Gene in großen Vehikeln zusammen, von denen jedes eine einzige genetische Ausgangstür besitzt? Warum entschieden sich Gene dafür, sich zusammenzurotten und große Körper herzustellen, in denen sie leben können? In meinem Buch *The Extended Phenotype* mache ich den Versuch, eine Antwort auf dieses schwierige Problem herauszuarbeiten. An dieser Stelle kann ich lediglich einen Teil jener Antwort skizzieren – allerdings kann ich sie nun, wie man nach sieben Jahren erwarten darf, auch ein wenig weiterführen.

Ich werde die Frage in drei Teile unterteilen. Warum rotteten sich Gene in Zellen zusammen? Aus welchem Grund begannen Zellen, gemeinsam vielzellige Körper aufzubauen? Und warum nahmen die Körper das an, was ich als „Engpaß-Lebenszyklus“ bezeichnen werde?

Zunächst also, warum rotteten sich die Gene in Zellen zusammen? Warum gaben diese alten Replikatoren die sorglose Freiheit der Ursuppe auf und fingen an, in riesigen Kolonien zu schwärmen? Warum arbeiten sie zusammen? Wir können einen Teil der Antwort erkennen, wenn wir uns ansehen, wie moderne DNA-Moleküle in den chemischen Fabriken, die lebende Zellen darstellen, zusammenarbeiten. DNA-Moleküle produzieren Proteine. Proteine arbeiten als Enzyme, das sind Katalysatoren für spezifische chemische Reaktionen. Häufig reicht eine einzelne chemische Reaktion nicht zur Synthese eines brauchbaren Endprodukts. In einer menschlichen pharmazeutischen Fabrik erfordert die Synthese einer brauchbaren Chemikalie eine Fertigungsstraße. Die

Ausgangsschemikalie läßt sich nicht unmittelbar in das gewünschte Endprodukt umwandeln. Es ist erforderlich, eine Reihe von Zwischenprodukten in strikter Reihenfolge zu synthetisieren. Die Forschungsabteilung einer chemischen Fabrik investiert einen Großteil ihres Scharfsinns in die Entwicklung praktikabler Synthesewege zwischen Anfangsschemikalien und gewünschten Endprodukten. In gleicher Weise sind einzelne Enzyme in der lebenden Zelle gewöhnlich nicht allein in der Lage, aus einer gegebenen Anfangsschemikalie ein nützliches Endprodukt zu synthetisieren. Es bedarf einer ganzen Gruppe von Enzymen: Eines katalysiert die Umwandlung des Rohmaterials in das erste Zwischenprodukt, ein anderes die Umwandlung des ersten Zwischenprodukts in das zweite und so weiter.

Jedes dieser Enzyme wird von einem Gen hergestellt. Wenn für einen spezifischen Syntheseweg eine Sequenz von sechs Enzymen erforderlich ist, so müssen alle sechs dazugehörigen Gene vorhanden sein. Nun ist es recht wahrscheinlich, daß es zwei alternative Synthesewege für dasselbe Endprodukt gibt, an denen jeweils sechs verschiedene Enzyme beteiligt sind, und daß keine dazwischenliegende Möglichkeit existiert. Entsprechendes kennen wir aus chemischen Fabriken. Welcher Weg gewählt wird, kann ein historischer Zufall sein, oder aber es ist eine Frage der bewußten Planung durch die Chemiker. In der chemischen Fabrik der Natur ist die Wahl natürlich niemals bewußt. Statt dessen erfolgt sie durch die natürliche Auslese. Aber wie kann die natürliche Auslese verhindern, daß die beiden Synthesewege vermischt werden, und dafür sorgen, daß zusammenarbeitende Gruppen kompatibler Gene entstehen? Auf ziemlich genau dieselbe Art und Weise, wie ich sie in meinem Beispiel der deutschen und englischen Ruderer (Kapitel 5) vorschlug. Wichtig ist, daß ein Gen für einen Schritt auf Weg 1 in der Anwesenheit von Genen für andere Schritte auf Weg 1 gedeiht, aber nicht in Gegenwart von Genen für Weg 2.

Wenn die Population zufällig von Genen für Pfad 1 beherrscht wird, so wird die Auslese andere Gene für Pfad 1 fördern und

Gene für Pfad 2 benachteiligen. Umgekehrt gilt das gleiche. So verlockend es auch sein mag, es ist absolut falsch, davon zu sprechen, daß die Gene für die sechs Enzyme von Weg 2 „als Gruppe“ selektiert werden. Jedes wird als einzelnes egoistisches Gen selektiert, aber es gedeiht nur in Gegenwart der richtigen Garnitur anderer Gene.

Heutzutage findet diese Zusammenarbeit zwischen Genen im Innern von Zellen statt. Begonnen haben muß sie als rudimentäre Kooperation zwischen sich selbst kopierenden Molekülen in der Ursuppe (oder was auch immer das Urmedium war). Zellwände entstanden vielleicht als Vorrichtung, um brauchbare Chemikalien zusammenzuhalten und am Entweichen zu hindern. Viele der chemischen Reaktionen in der Zelle laufen in der Tat an Membranen ab; eine Membran funktioniert wie eine Kombination von Fließband und Reagenzglasgestell. Aber die Kooperation zwischen Genen blieb nicht auf die Zellbiochemie beschränkt. Zellen taten sich zusammen (oder versäumten es, sich nach der Zellteilung zu trennen), um vielzellige Körper zu bilden.

Dies bringt uns zu der zweiten meiner drei Fragen: Warum roteten die Zellen sich zusammen, wozu die schwerfälligen Roboter? Auch hier geht es um Kooperation. Aber der Bereich, in dem wir uns bewegen, hat sich von der Welt der Moleküle zu einem größeren Maßstab hin verschoben. Vielzellige Körper sind zu groß für das Mikroskop. Sie können sogar zu Elefanten oder Walen werden. Groß zu sein ist nicht notwendigerweise etwas Gutes: Die meisten Organismen sind Bakterien, und sehr wenige sind Elefanten. Aber wenn die den kleinen Organismen offenstehenden Methoden, sich seinen Lebensunterhalt zu verdienen, bereits alle vergeben sind, gibt es immer noch Möglichkeiten, die für größere Organismen geeignet sind. Große Organismen können beispielsweise kleinere fressen, und sie können verhindern, von ihnen gegessen zu werden.

Die Vorteile eines Klubs von Zellen hören nicht bei der Größe auf. Die Zellen in dem Klub können sich spezialisieren, wodurch

jede von ihnen bei der Erfüllung ihrer besonderen Aufgabe leistungsfähiger wird. Spezialisierte Zellen dienen anderen Klubmitgliedern, und sie selbst profitieren ebenfalls von der Effizienz anderer Spezialisten. In einem Verband vieler Zellen können einige sich als Sensoren spezialisieren, die Beute entdecken, andere als Nerven, die die Botschaft weitergeben, wieder andere als Nesselzellen, um das Opfer zu lähmen, als Muskelzellen zum Bewegen von Tentakeln und Einfangen der Beute, als sezernierende und resorbierende Zellen, um die Beute zu zersetzen und die Säfte aufzunehmen. Wir dürfen nicht vergessen, daß, zumindest in modernen Körpern wie unseren eigenen, die Zellen Klone sind. Alle enthalten dieselben Gene, auch wenn in den verschiedenen spezialisierten Zellen verschiedene Gene aktiviert werden. Die Gene in jedem Zelltyp begünstigen direkt ihre eigenen Kopien in der Minderheit der Zellen, die auf die Fortpflanzung spezialisiert sind, den Zellen der unsterblichen Keimbahn.

Nun zu der dritten Frage. Warum beteiligen sich Körper an einem Lebenszyklus „mit Engpaß“?

Zunächst muß ich erklären, was ich mit „Engpaß“ meine. Gleichgültig wie viele Zellen es im Körper eines Elefanten geben mag, der Elefant begann sein Leben als eine einzelne Zelle, ein befruchtetes Ei. Das befruchtete Ei ist ein Engpaß, der sich während der Embryonalentwicklung zu den Trillionen von Zellen eines ausgewachsenen Elefanten ausweitet. Und gleichgültig wie viele Zellen in wie vielen unterschiedlichen Spezialisierungen zusammenarbeiten, um die unvorstellbar komplizierte Aufgabe zu erfüllen, die Lebensfunktionen eines ausgewachsenen Elefanten aufrechtzuerhalten, die Anstrengungen all jener Zellen laufen letztlich wieder in demselben Endziel zusammen, einzelne Zellen – Spermien oder Eier – zu produzieren. Der Elefant nimmt nicht nur seinen Anfang in einer einzigen Zelle, einem befruchteten Ei. Sein Endziel, also sein Zweck, ist die Produktion einzelner Zellen, befruchteter Eier der nächsten Generation. Der Lebenszyklus des großen und bulligen Elefanten beginnt und endet in einem Eng-



paß. Dieses Passieren eines Engpasses ist charakteristisch für die Lebenszyklen aller vielzelligen Tiere und der meisten Pflanzen. Warum? Was ist seine Bedeutung? Wir können diese Frage nicht beantworten, ohne uns darüber Gedanken zu machen, wie das Leben ohne diese Tatsache aussähe.

Stellen wir uns zwei hypothetische Arten von Meeresalgen vor, die wir Engpaßtang und Wucheralgen nennen wollen. Die Wucheralgen wachsen als eine Reihe wuchernder, amorpher Zweige im Meer. Hin und wieder brechen Zweige ab und treiben davon. Diese Brüche können an jeder Stelle der Pflanze vorkommen, und die Fragmente können groß oder klein sein. Wie Stecklinge in einem Garten sind sie in der Lage, geradeso wie die ursprüngliche Pflanze zu wachsen. Das Abwerfen von Teilen ist die Fortpflanzungsmethode dieser Spezies. Wie der Leser bemerken wird, unterscheidet sie sich nicht wirklich von der Art und Weise, in der diese Pflanze wächst, mit der Ausnahme, daß die wachsenden Teile sich physisch voneinander trennen.

Engpaßtang sieht genauso aus und wächst auf die gleiche wuchernde Weise. Doch es gibt einen entscheidenden Unterschied. Er vermehrt sich, indem er einzellige Sporen freisetzt, die im Meer davontreiben und zu neuen Pflanzen heranwachsen. Die Sporen sind Zellen der Pflanze wie alle anderen. Wie bei den Wucheralgen gibt es auch beim Engpaßtang keine geschlechtliche Fortpflanzung. Die Zellen einer Pflanze gehören demselben Klon an wie die Zellen ihrer Elternpflanze. Der einzige Unterschied zwischen den beiden Arten ist, daß die Wucheralge sich vermehrt, indem sie große Stücke von sich selbst abstößt, die jeweils aus einer unbestimmten Zahl von Zellen bestehen, wohingegen Engpaßtang zur Fortpflanzung Stücke seiner selbst abstößt, die immer aus einzelnen Zellen bestehen.

Wenn wir uns diese beiden Arten von Pflanzen vorstellen, legen wir den Finger auf den entscheidenden Unterschied zwischen Lebenszyklen mit und ohne Engpaß. Engpaßtang pflanzt sich fort, indem er sich in jeder Generation durch einen einzelligen Engpaß

zwängt. Wucheralgen wachsen einfach und brechen in zwei Stücke auseinander. Man kann kaum sagen, daß diese Art genau definierte Generationen besitzt oder daß sie überhaupt aus getrennten „Organismen“ besteht. Wie sieht es mit Engpaßtang aus? Ich werde es gleich ausführlich erklären, aber wir ahnen schon, wie die Antwort aussehen wird. Wirkt Engpaßtang nicht bereits mehr wie eine Art, bei der man von Einzelorganismen sprechen kann?

Wucheralgen reproduzieren sich, wie wir gesehen haben, auf dieselbe Weise, wie sie auch wachsen. Genaugenommen ist „reproduzieren“ kaum das richtige Wort. Bei Engpaßtang dagegen existiert eine deutliche Trennung zwischen Wachstum und Reproduktion. Wir sind jetzt vielleicht dem Unterschied auf die Spur gekommen, aber was nun? Was bedeutet das? Warum ist es wichtig? Ich habe lange Zeit darüber nachgedacht, und ich glaube, ich weiß die Antwort. (Nebenbei gesagt war es schwieriger, überhaupt herauszufinden, daß es eine Frage gab, als auf die Antwort zu kommen!) Ich kann die Antwort in drei Teile zerlegen, von denen die ersten beiden mit der Beziehung zwischen Evolution und Embryonalentwicklung zu tun haben.

Denken wir zuerst über das Problem nach, auf welche Weise aus einem einfacheren Organ durch Evolution ein kompliziertes Organ entsteht. Wir brauchen dafür nicht bei den Pflanzen zu bleiben, und für diese Phase der Argumentation könnte es sogar besser sein, auf die Tiere überzuschwenken, denn sie haben mehr offensichtlich komplizierte Organe. Wieder ist es nicht nötig, an sexuelle Vermehrung zu denken; die Unterscheidung zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung ist hier nur irreführend. Wir können uns vorstellen, daß unsere Tiere sich vermehren, indem sie asexuelle Sporen aussenden, einzelne Zellen, die, sieht man von Mutationen ab, untereinander sowie mit allen anderen Zellen des Körpers genetisch identisch sind.

Die komplizierten Organe eines höher entwickelten Tieres, etwa eines Menschen oder einer Assel, haben sich Schritt für Schritt durch Evolution aus einfacheren Organen der Vorfahren dieses

Tieres entwickelt. Aber die Organe der Vorfahren „verwandelten“ sich nicht buchstäblich in die Organe der Nachkommen, wie Schwerter, die zu Pflugscharen umgeschmiedet werden. Nicht nur *taten* sie dies nicht: Worauf ich hinauswill, ist, daß sie es in den meisten Fällen auch gar nicht *konnten*. Durch unmittelbare Transformation der Art „Schwerter zu Pflugscharen“ kann nur ein begrenzter Grad an Veränderung erzielt werden. Wirklich radikale Veränderungen sind nur durch ein „Zurückgehen ans Zeichenbrett“ zu erreichen, bei dem der vorherige Entwurf verworfen wird und man neu anfängt. Wenn Ingenieure ans Zeichenbrett zurückkehren und einen neuen Entwurf schaffen, verwerfen sie nicht unbedingt die Ideen des alten Entwurfs. Aber sie versuchen auch nicht, das reale alte Objekt in ein neues umzuformen. Das alte Objekt ist vom Konzept her zu sehr durch die Geschichte seiner Entwicklung geprägt. Vielleicht läßt sich ja aus einem Schwert eine Pflugschar schmieden, aber man versuche einmal, eine Propellermaschine in einen Düsenmotor „umzuschmieden“! Das geht nicht. Man muß die Propellermaschine ausrangieren und an den Zeichentisch zurückkehren.

Lebewesen sind natürlich niemals am Zeichentisch entworfen worden. Aber sie gehen auf Neuanfänge zurück. Sie beginnen in jeder Generation von vorn. Jeder Organismus beginnt als einzelne Zelle und wächst neu. Er erbt die *Ideen* des Entwurfs seiner Ahnen in Form des DNA-Programms, aber nicht die physischen Organe seiner Vorfahren. Er erbt nicht das Herz seines Elters und formt daraus ein neues (und möglicherweise verbessertes) Herz. Er beginnt völlig neu, als einzelne Zelle, und läßt ein neues Herz wachsen, wobei er dasselbe Entwurfsprogramm benutzt wie sein Elter für dessen Herz, dem nun Verbesserungen hinzugefügt werden können. Wir sehen, auf welche Schlußfolgerung ich abziele. Ein wichtiges Merkmal eines Lebenszyklus mit „Engpaß“ ist, daß er etwas möglich macht, das gleichbedeutend ist mit einem Zurückkehren ans Zeichenbrett.

Ein Engpaß im Lebenszyklus hat eine zweite Konsequenz, die damit im Zusammenhang steht. Er liefert einen „Kalender“, der dazu benutzt werden kann, die Vorgänge der Embryonalentwicklung zu regulieren. Bei einem Lebenszyklus mit Engpaß marschiert jede neue Generation durch ungefähr dieselbe Abfolge von Ereignissen. Der Organismus beginnt als eine einzelne Zelle. Er wächst durch Zellteilung. Und er reproduziert sich, indem er Tochterzellen aussendet. Vermutlich stirbt er irgendwann, aber das ist weniger wichtig, als es uns Sterblichen vorkommt; soweit es diese Erörterung betrifft, ist das Ende eines Zyklus erreicht, wenn der gegenwärtige Organismus sich reproduziert und der Zyklus einer neuen Generation beginnt. Obgleich sich der Organismus theoretisch zu jedem beliebigen Zeitpunkt seines Lebens vermehren könnte, erwarten wir, daß irgendwann einmal ein optimaler Zeitpunkt zur Reproduktion eintreten sollte. Organismen, die Sporen aussenden, wenn sie zu jung oder zu alt sind, haben am Ende gewöhnlich weniger Nachkommen als Rivalen, die sich erst zu voller Stärke entwickeln und dann auf dem Höhepunkt ihres Lebens eine gewaltige Zahl an Sporen abstoßen.

Unser Gedankengang bewegt sich auf die Vorstellung von einem stereotypen, regelmäßig wiederholten Lebenszyklus zu. Jede Generation beginnt nicht nur mit einem einzelligen Engpaß, sie hat auch eine Wachstumsphase – „Kindheit“ – von ziemlich feststehender Dauer. Diese Stereotypie der Wachstumsphase macht es möglich, daß bestimmte Dinge zu bestimmten Zeiten während der Embryonalentwicklung geschehen, als seien sie von einem streng eingehaltenen Kalender geregelt. Die Zellteilungen während der Entwicklung erfolgen in – je nach Art des Organismus mehr oder weniger – strenger Reihenfolge, einer Reihenfolge, die bei jeder Wiederholung des Lebenszyklus wieder auftritt. Jede Zelle hat ihren eigenen Platz und ihren eigenen Entstehungstermin in der Abfolge der Zellteilungen. Nebenbei gesagt ist dieser Ablauf bei manchen Organismen so genau festgelegt, daß die Embryologen jeder Zelle einem Namen geben können und daß man einer be-

stimmten Zelle in einem Individuum ein genaues Gegenstück in einem anderen Individuum zuordnen kann.

Auf diese Weise stellt der stereotypisierte Wachstumszyklus eine Uhr oder einen Kalender dar, mit dessen Hilfe Ereignisse in der Embryonalentwicklung ausgelöst werden können. Denken wir daran, wie bereitwillig wir Menschen die Zyklen der täglichen Erdrotation und den jährlichen Umlauf der Erde um die Sonne dazu benutzen, unserem Leben Struktur und Ordnung zu geben. Auf dieselbe Weise werden – es scheint fast unvermeidlich – die von einem Engpaß-Lebenszyklus erzwungenen endlos wiederholten Wachstumsrhythmen dazu benutzt, die Embryonalentwicklung zu ordnen und zu strukturieren. Spezifische Gene können zu bestimmten Zeiten an- und abgeschaltet werden, denn der Engpaß/Wachstumszyklus-Kalender garantiert, daß es so etwas wie eine bestimmte Zeit *gibt*. Solche gut angepaßten Regulationen der Genaktivität sind eine notwendige Voraussetzung für die Evolution von embryonalen Entwicklungsprogrammen, die komplexe Gewebe und Organe zu fertigen in der Lage sind. So komplizierte, präzise arbeitende Organe wie ein Adlerauge oder ein Schwalbenflügel könnten unmöglich entstehen, wenn es nicht uhrwerkartige Regeln dafür gäbe, wann mit dem Bau welches Teiles zu beginnen ist.

Die dritte Konsequenz einer Engpaß-Lebensgeschichte ist genetischer Natur. Auch hier hilft uns das Beispiel von Engpaßtang und Wucheralgen. Nehmen wir der Einfachheit halber wieder an, daß beide Arten sich ungeschlechtlich fortpflanzen, und überlegen wir, wie sie sich durch Evolution entwickeln könnten. Die Evolution benötigt genetische Veränderungen, Mutationen. Mutationen können während jeder Zellteilung eintreten. Bei den Wucheralgen sind die Abstammungslinien der Zellen breit gefächert, genau das Gegenteil von engpaßartig. Jeder Zweig, der abbricht und davonstreift, ist vielzellig. Es ist daher gut möglich, daß zwei Zellen einer Tochterpflanze entferntere Verwandte sind, als jede von ihnen mit bestimmten Zellen der Elternpflanze verwandt ist. (Mit „Ver-

wandten“ meine ich tatsächlich Vettern, Enkel und so weiter. Zellen haben eindeutige Abstammungslinien, und diese Linien verzweigen sich, so daß Bezeichnungen wie Vetter zweiten Grades auf die Zellen in einem Körper angewandt werden können, ohne daß man dafür um Entschuldigung bitten müßte.) In diesem Punkt besteht ein krasser Unterschied zwischen Engpaßtang und Wucheralgen. Bei ersterem stammen alle Zellen einer Tochterpflanze von einer einzigen Sporenzelle ab, so daß alle Zellen der Pflanze näher miteinander verwandt sind als mit irgendeiner anderen Zelle einer anderen Pflanze.

Dieser Unterschied zwischen den beiden Arten hat wichtige genetische Folgen. Stellen wir uns das Schicksal eines eben mutierten Gens vor, zuerst bei Wucheralgen, dann bei Engpaßtang. Bei den Wucheralgen kann die Mutation in jeder beliebigen Zelle entstehen, in jedem beliebigen Zweig der Pflanze. Da Tochterpflanzen durch Knospung produziert werden, an ihrer Entstehung also viele Mutterzellen beteiligt sind, ist es möglich, daß lineare Nachkommen der mutierten Zelle Tochterpflanzen und Enkelinnenpflanzen mit nicht-mutierten Zellen teilen, die relativ entfernte Vettern von ihnen sind. Beim Engpaßtang andererseits ist der jüngste gemeinsame Vorfahre aller Zellen einer Pflanze nicht älter als die Spore, die den engpaßartigen Ursprung der Pflanze bildete. Wenn jene Spore das mutierte Gen enthielt, werden alle Zellen der neuen Pflanze es enthalten. Enthielt die Spore das mutierte Gen nicht, so enthalten sie es ebenfalls nicht. Die Zellen einer Pflanze sind beim Engpaßtang genetisch gesehen einheitlicher als bei den Wucheralgen (sieht man von gelegentlichen Rückmutationen ab). Was den Engpaßtang betrifft, so ist die einzelne Pflanze eine Einheit mit genetischer Identität und verdient es, als Individuum bezeichnet zu werden. Bei den Wucheralgen besitzen die Pflanzen geringere genetische Identität und haben weniger Anrecht auf die Bezeichnung „Individuum“ als ihre Gegenstücke beim Engpaßtang.

Dies ist nicht einfach nur eine Frage der Terminologie. Wenn Mutationen auftreten, so haben nicht alle Zellen einer Wucheralge dieselben genetischen Interessen. Ein Gen in einer Wucheralgengzelle profitiert davon, die Fortpflanzung seiner Zelle zu begünstigen. Es profitiert nicht notwendigerweise davon, daß es die Fortpflanzung seiner besonderen „individuellen“ Pflanze fördert. Infolge von Mutationen ist es unwahrscheinlich, daß die Zellen einer Pflanze genetisch identisch sind, daher werden sie bei der Herstellung von Organen und neuen Pflanzen nicht ernsthaft zusammenarbeiten. Die natürliche Auslese wird eher unter Zellen als unter „Pflanzen“ auswählen. Bei Engpaßtang dagegen besitzen alle Zellen einer Pflanze wahrscheinlich dieselben Gene, denn nur gerade erst entstandene Mutationen könnten dies ändern. Daher werden sie bereitwillig beim Bau effizienter Überlebensmaschinen mitarbeiten. Die Zellen verschiedener Pflanzen haben mit größerer Wahrscheinlichkeit verschiedene Gene. Schließlich lassen sich Zellen, die durch unterschiedliche Engpässe hindurchgegangen sind, anhand aller mit Ausnahme der jüngsten Mutationen – und das heißt anhand der Mehrheit der Mutationen – voneinander unterscheiden. Die Selektion wird daher über rivalisierende Pflanzen richten, nicht über rivalisierende Zellen wie bei den Wucheralgen. Wir können daher die Evolution von Organismen und Mechanismen erwarten, die der gesamten Pflanze dienen.

Nebenbei gesagt – nur für Leser mit beruflichem Interesse – besteht hier eine Analogie zur Diskussion über Gruppenselektion. Wir können uns einen Einzelorganismus als eine „Gruppe“ von Zellen vorstellen. Vorausgesetzt es findet sich ein Mittel, die Variation zwischen Gruppen relativ zur Variation innerhalb von Gruppen zu steigern, so kann eine Form der Gruppenselektion zum Tragen kommen. Die Fortpflanzungsmethode von Engpaßtang hat genau diesen Effekt, die von Wucheralgen den umgekehrt. Es gibt auch andere Ähnlichkeiten, die aufschlußreich sein mögen, auf die ich aber nicht näher eingehen möchte, zwischen „der Passage durch den Engpaß“ und den anderen beiden Ideen,

von denen in diesem Kapitel hauptsächlich die Rede war. Das war erstens die Vorstellung, daß Parasiten in dem Maße mit ihren Wirten zusammenarbeiten werden, wie ihre Gene in denselben Fortpflanzungszellen wie die Wirtsgene in die nächste Generation hinüberreisen, sich also durch denselben Engpaß zwingen. Und zweitens der Gedanke, daß die Zellen eines sich geschlechtlich fortpflanzenden Körpers nur deshalb zusammenarbeiten, weil die Meiose absolut gerecht ist.

Fassen wir zusammen: Wir haben drei Gründe kennengelernt, warum eine Lebensgeschichte, die durch einen Engpaß geht, gewöhnlich die Evolution des Organismus als abgeschlossenes und einheitliches Vehikel fördert. Wir können die drei folgendermaßen betiteln: „Zurück ans Zeichenbrett“, „Zyklus mit ordentlichem Zeitplan“ und „Zelleinheitlichkeit“. Was war zuerst da, der Engpaß des Lebenszyklus oder der in sich geschlossene Organismus? Ich möchte annehmen, daß sie sich gemeinsam entwickelt haben. Ja, ich habe den Verdacht, die wesentliche Eigenschaft, die einen Einzelorganismus definiert, ist, daß er mit einem einzelligen Engpaß beginnt und auch endet. Wenn Lebenszyklen Engpässe bekommen, scheint es, daß lebende Materie zwangsläufig in getrennte, einheitliche Organismen eingeschlossen wird. Und je mehr diese lebende Materie in getrennte Überlebensmaschinen gepackt wird, um so mehr werden die Zellen dieser Überlebensmaschinen ihre Anstrengungen auf jene besondere Klasse von Zellen konzentrieren, die dazu bestimmt ist, ihre gemeinsamen Gene durch den Engpaß in die nächste Generation hineinzuschleusen. Die beiden Phänomene, Lebenszyklen mit Engpässen und getrennte Organismen, gehen Hand in Hand. In dem Maße, wie jedes der beiden sich fortentwickelt, stärkt es das jeweils andere. Die beiden verstärken sich gegenseitig, wie die Gefühle einer Frau und eines Mannes im Verlauf einer Liebesaffäre.

*The Extended Phenotype* ist ein langes Buch, und sein Inhalt läßt sich nicht leicht in ein einziges Kapitel hineinzwingen. Ich war gezwungen, mich hier eines kondensierten, eher intuitiven, ja



sogar impressionistischen Stils zu bedienen. Ich hoffe, es ist mir dennoch gelungen, eine Vorstellung von seinem Thema zu vermitteln.

Lassen Sie mich mit einem kurzen Manifest enden, mit einer Zusammenfassung der gesamten Sicht des Lebens aus dem Blickwinkel des egoistischen Gens beziehungsweise des erweiterten Phänotyps. Es ist eine Sicht, so behaupte ich, die auf Lebewesen überall im Universum zutrifft. Die grundlegende Einheit, der Hauptmotor allen Lebens, ist der Replikator. Replikatoren sind alles im Universum, wovon Kopien gemacht werden. Replikatoren entstehen ursprünglich durch Zufall, durch das zufällige Zusammenprallen kleinerer Partikel. Ist ein Replikator einmal entstanden, so ist er in der Lage, einen unbegrenzt großen Satz von Kopien seiner selbst zu erzeugen. Kein Kopiervorgang ist jedoch perfekt, und die Population von Replikatoren wird schließlich Varietäten enthalten, die voneinander verschieden sind. Bei einigen dieser Varietäten erweist es sich, daß sie die Fähigkeit der Selbstreplikation verloren haben, und ihresgleichen hört auf zu existieren, wenn sie selbst zu existieren aufhören. Andere können sich zwar noch selbst kopieren, aber weniger effizient. Doch wieder andere Varietäten gelangen zufällig in den Besitz neuer Tricks: Sie erweisen sich als sogar noch bessere Selbstkopierer als ihre Vorgänger und Zeitgenossen. Ihre Nachkommen sind es, die die Population beherrschen werden. Im Laufe der Zeit füllt sich die Welt mit den mächtigsten und erfindungsreichsten Replikatoren.

Schritt für Schritt werden immer ausgefeiltere Arten erfunden, ein guter Replikator zu sein. Replikatoren überleben nicht nur mittels ihrer eigenen, ihnen innewohnenden Eigenschaften, sondern kraft der Wirkungen, die sie auf die Welt haben. Diese Wirkungen können ziemlich indirekt sein. Es ist weiter nichts notwendig, als daß die Wirkungen, auf welchen Umwegen und wie indirekt auch immer, schließlich rückkoppeln und den Erfolg, mit dem der Replikator sich selbst kopiert, beeinflussen.

Welchen Erfolg ein Replikator in der Welt hat, wird davon abhängen, welche Art von Welt es ist, das heißt, von den bereits bestehenden Bedingungen. Zu den wichtigsten dieser Bedingungen gehören andere Replikatoren und deren Wirkungen. Wie die englischen und deutschen Ruderer werden Replikatoren, die sich gegenseitig positiv beeinflussen, schließlich in der Gegenwart des jeweils anderen vorherrschend sein. An irgendeinem Punkt in der Evolution des Lebens auf unserer Erde wurde dieses Zusammenrotten untereinander kompatibler Replikatoren durch die Schaffung getrennter Vehikel – Zellen und später vielzelliger Körper – formalisiert. Vehikel, die einen Engpaß-Lebenszyklus entwickelten, gediehen und wurden noch abgeschlossener und vehikelähnlicher.

Dieses Hineinpacken von lebender Materie in getrennte Vehikel wurde zu einem derart ins Auge fallenden und vorherrschenden Phänomen, daß die Biologen, als sie auf der Bühne erschienen und Fragen über das Leben zu stellen begannen, hauptsächlich Fragen über Vehikel – Einzelorganismen – stellten. Der Einzelorganismus kam im Bewußtsein der Biologen zuerst, wohingegen die Replikatoren – heute als Gene bekannt – als Teil der von den Einzelorganismen benutzten Maschinerie betrachtet wurden. Es erfordert eine bewußte geistige Anstrengung, die Biologie vom Kopf wieder auf die Beine zu stellen und uns die Stellung der Replikatoren ins Gedächtnis zu rufen: Sie waren zuerst da, und ihnen kommt größere Bedeutung zu.

Wir brauchen nur daran zu denken, daß sogar heute nicht alle phänotypischen Effekte eines Gens in den individuellen Körper eingebunden sind, in dem dieses Gen sitzt. Zweifellos wirkt das Gen vom Prinzip her und auch in Wirklichkeit über den individuellen Körper hinaus und manipuliert Objekte in der Außenwelt, von denen einige unbelebte Dinge, andere Lebewesen sind und die sich zum Teil in weiter Entfernung befinden. Mit nur ein wenig Vorstellungskraft können wir das Gen im Zentrum eines strahlenförmigen Netzes erweiterter phänotypischer Macht sitzen sehen.

Und fast jedes Objekt in der Welt ist das Zentrum eines Netzes aus konvergierenden Einflüssen vieler Gene, die in vielen Organismen sitzen. Die große Reichweite des Gens hat keine erkennbaren Grenzen. Die ganze Welt ist kreuz und quer von Kausalitätspfeilen durchzogen, die Gene und phänotypische Effekte über große und kleine Entfernungen miteinander verbinden.

Es ist eine zusätzliche Tatsache, zu wichtig in der Praxis, um nebensächlich, aber in der Theorie nicht notwendig genug, um unvermeidlich genannt zu werden, daß diese Kausalitätspfeile gebündelt worden sind. Replikatoren sind nicht mehr frei im Meer verteilt; sie sind in riesige Kolonien – einzelne Körper – hineingepackt. Und phänotypische Wirkungen, statt gleichmäßig in der ganzen Welt verteilt zu sein, sind in vielen Fällen in eben diesen Körpern erstarrt. Aber der einzelne Körper, der uns auf unserem Planeten so vertraut ist, brauchte nicht zu existieren. Die einzige Einheit, die existieren muß, damit irgendwo im Universum Leben entsteht, ist der unsterbliche Replikator.

# Nachbemerkungen

Die folgenden Anmerkungen beziehen sich auf die Kapitel 1 bis 11 (den Text der ersten Auflage). Sie kommentieren Textstellen, die dort mit hochgestellten Ziffern gekennzeichnet sind.

## 1. Warum gibt es Menschen?

1 Einige Leute, sogar solche, die nicht religiös sind, haben an diesem Zitat aus Simpson Anstoß genommen. Ich gebe zu, wenn man es zum ersten Mal liest, klingt es schrecklich philisterhaft, taktlos und intolerant, ein bißchen wie Henry Fords „Geschichte ist mehr oder weniger Humbug“. Doch von religiösen Antworten einmal abgesehen (sie sind mir bekannt, sparen Sie die Briefmarke) – können wir auch nur eine einzige Antwort nennen, die vor Darwin auf Fragen wie „Was ist der Mensch?“, „Hat das Leben einen Sinn?“, „Wozu sind wir da?“ gegeben wurde und die, sieht man von ihrem (beträchtlichen) historischen Interesse ab, heute nicht völlig wertlos ist? Aussagen können ganz einfach falsch sein, und das trifft, vor 1859, auf alle Antworten auf jene Fragen zu.

2 Gelegentlich mißverstehen Kritiker *Das egoistische Gen* insofern, als sie meinen, es befürworte den Egoismus als ein Prinzip, nach dem wir leben sollten! Andere glauben – vielleicht, weil sie nur den Titel des Buches gelesen haben oder nicht über die ersten beiden Seiten hinausgekommen sind –, ich verträte die Ansicht, Egoismus und andere häßliche Verhaltensweisen seien ein unentrinnbarer Teil unserer Natur, gleichgültig, ob wir das nun schön finden oder nicht. In diesen Fehler kann man leicht verfallen, wenn man meint (wie viele Leute es unerklärlicherweise tun), daß „genetisch determiniert“ gleichbedeutend ist mit schicksalhaft und unabänderlich. *De facto* „determinieren“ Gene das Verhalten lediglich im statistischen Sinne (siehe auch Kapitel 3). Ein guter Vergleich ist die bekannte Bauernregel „Der Morgen grau, der Abend rot, ist ein gutes Wetterbot“. Statistisch gesehen mag es eine Tatsache sein, daß Abendrot schönes Wetter für den nächsten Tag ankündigt, aber wir würden keine hohe Wette darauf abschließen. Wie wir genau wissen, wird das Wetter auf sehr komplexe Weise von vielen verschiedenen Faktoren beeinflusst. Jede Wettervoraussage kann falsch sein. Es handelt sich lediglich um eine *statistische* Vorhersage. In unseren Augen hat Abendrot nicht zwangsläufig schönes Wetter am nächsten Tag zur Folge, und ebensowenig sollten wir davon ausgehen, daß Gene unwiderruflich irgend etwas determinieren. Es gibt keinen Grund anzunehmen, daß der Einfluß von Genen nicht leicht von anderen Einflüssen in sein Gegenteil verkehrt werden könnte. Wer eine ausführliche Erör-

terung des „genetischen Determinismus“ sucht und erfahren möchte, warum Mißverständnisse entstanden sind, lese in Kapitel 2 meines Buches *The Extended Phenotype* und in meinem Aufsatz *Sociobiology: The New Storm in a Teacup* nach. Man hat mir sogar vorgeworfen, ich behaupte, die Menschen seien im Grunde alle Chicagoer Gangster! Doch natürlich wollte ich mit diesem Vergleich hauptsächlich auf folgendes hinaus:

Wenn wir wissen, in welcher Art von Welt ein Mann Erfolg hatte, so sagt uns dies etwas über den Mann. Das hatte nichts mit den besonderen Eigenschaften von Chicagoer Gangstern zu tun. Ich hätte genausogut das Beispiel eines Mannes benutzen können, der in die Spitze der Kirche von England aufgestiegen oder in das Athenaeum gewählt worden ist. In jedem Fall ging es bei meinem Vergleich nicht um Menschen, sondern um Gene.

Ich habe dieses und andere Mißverständnisse, die daraus entstehen, daß man meine Aussagen allzu wörtlich nimmt, in meinem Aufsatz *In Defence of Selfish Genes* erörtert, aus dem auch das obige Zitat entnommen ist.

Ich muß hinzufügen, daß meine gelegentlichen politischen Nebenbemerkungen in diesem Kapitel die erneute Lektüre im Jahre 1989 für mich reichlich unangenehm machen. „Wie viele Male mag dies [die Notwendigkeit, ihre egoistische Gier zurückzuhalten, um die Zerstörung der gesamten Gruppe zu verhindern] in den letzten Jahren der britischen Arbeiterbevölkerung gesagt worden sein?“ (Seite 34), das klingt, als wäre ich ein Konservativer.

1975, als ich diesen Satz schrieb, kämpfte eine sozialistische Regierung, die zu wählen ich mitgeholfen hatte, verzweifelt gegen eine Inflation von 23 Prozent und machte sich ganz offensichtlich Sorgen wegen der hohen Lohnforderungen der Arbeiterschaft. Meine Bemerkung könnte aus einer Rede jedes beliebigen Labour-Ministers jener Zeit entnommen sein. Heutzutage, da in England eine Regierung der neuen Rechten herrscht, die Bösartigkeit und Egoismus zur Ideologie erhoben hat, rufen meine Worte Assoziationen hervor, die sie gemein scheinen lassen, was ich zutiefst bedauere. Nicht, daß ich zurücknehmen wollte, was ich damals gesagt habe. Egoistische Kurzsichtigkeit hat immer und überall noch die von mir genannten unerwünschten Konsequenzen. Aber wenn man heute nach Beispielen für egoistische Kurzsichtigkeit in England suchen wollte, würde man nicht zuerst auf die Arbeiterklasse schauen. Davon abgesehen ist es wahrscheinlich am ratsamsten, eine wissenschaftliche Arbeit überhaupt nicht mit politischen Bemerkungen zu belasten, ist es doch bemerkenswert, wie schnell diese überholt sind. Die Schriften, die politisch denkende Wissenschaftler – beispielsweise J. B. S. Haldane und Lancelot Hogben – in den dreißiger Jahren unseres Jahrhunderts verfaßten, sind heute durch ihre anachronistischen Spitzen entscheidend beeinträchtigt.

3 Ich habe von diesem sonderbaren Zusammenhang bei männlichen Insekten zum ersten Mal während einer Forschungsvorlesung gehört, die ein Kollege über Köcherfliegen hielt. Er versuchte, Köcherfliegen in Gefangenschaft zu züchten, konnte sie aber trotz aller Anstrengungen nicht dazu bewegen, sich zu paaren. Darauf knurrte der Entomologieprofessor aus der vordersten Reihe: „Haben Sie niemals versucht, ihre Köpfe abzuschneiden?“, als habe der Kollege eine ganz und gar offensichtliche Möglichkeit übersehen.

4 Seit der Niederschrift meines Manifests der Genselektion habe ich reichlich darüber nachgedacht, ob es nicht doch auch *eine Art* Selektion auf höherer Ebene geben kann, die gelegentlich während des langen Weges der Evolution wirksam ist. Ich beeile mich hinzuzufügen, daß ich mit „auf höherer Ebene“ nichts meine, das irgendwie mit „Gruppenselektion“ zu tun hat. Ich spreche von etwas, das sehr viel subtiler und auch sehr viel interessanter ist. Inzwischen glaube ich, daß nicht nur einige Individuen im Überleben besser sind als andere; vielleicht sind auch ganze Klassen von Organismen anderen in der Fähigkeit zur *evolutionären Entwicklung* überlegen. Natürlich ist dieses Sich-Entwickeln, über das wir hier reden, immer noch die alte Evolution, die über die Selektion von Genen zustande kommt. Mutationen werden immer noch gefördert, weil sie das Überleben und den Fortpflanzungserfolg von Individuen beeinflussen. Aber eine wichtige neue Mutation im Entwicklungsprogramm eines Embryos kann außerdem die Schleusen für eine Auffächerung der Evolution während der nächsten Jahrmillionen öffnen. Es ist möglich, daß es eine Art Selektion auf höherer Ebene gibt, nämlich für Entwicklungsprogramme, die für Evolution geeignet sind – eine Selektion zugunsten der Evolutionsfähigkeit. Diese Art der Selektion kann sogar kumulativ und daher progressiv sein, auf eine Weise, in der Gruppenselektion dies nicht ist. Diese Gedanken sind in meinem Aufsatz *The Evolution of Evolvability* genauer dargestellt. Inspiriert wurde ich dazu weitgehend durch das Herumspielen mit dem Computerprogramm *Der blinde Uhrmacher*, das Aspekte der Evolution simuliert.

## 2. Die Replikatoren

1 Es gibt zahlreiche Theorien über den Ursprung des Lebens. Statt mich durch alle hindurchzuarbeiten, habe ich im vorliegenden Buch nur eine davon ausgewählt, um den Grundgedanken zu illustrieren. Ich möchte jedoch nicht den Eindruck erwecken, als sei diese der einzige ernstzunehmende oder sogar der beste Kandidat gewesen. Tatsächlich habe ich in *Der blinde Uhrmacher* bewußt eine andere Theorie zu demselben Zweck ausgesucht, nämlich A. G. Cairn-Smiths Tontheorie. In keinem der beiden Bücher habe ich mich auf die jeweils gewählte spezielle Hypothese festgelegt. Sollte ich ein weiteres Buch schreiben, werde ich wahrscheinlich die Gelegenheit nutzen und noch einen anderen Gesichtspunkt darzulegen versuchen: den des deutschen mathematischen Chemikers Manfred Eigen und seiner Kollegen. Was ich meinen Lesern immer verständlich zu machen versuche, sind grundlegende Eigenschaften, die jede gute Theorie über den Ursprung des Lebens auf jedem Planeten aufweisen muß, vor allem die Idee von sich selbst vermehrenden genetischen Einheiten.

2 Mehrere erschreckte Briefschreiber haben den Übersetzungsfehler von „junger Frau“ in „Jungfrau“ in der biblischen Prophezeiung in Frage gestellt und eine Antwort von mir verlangt. Religiöse Empfindlichkeiten zu verletzen ist heutzutage eine gefährliche Angelegenheit, daher komme ich dieser Aufforderung lieber nach. Tatsächlich ist es mir ein Vergnügen, denn Wissenschaftler haben nicht oft die Gelegenheit, jede Menge Bibliotheksstaub einzusatzen, um in einer wirklich akademischen Fußnote zu schwelgen. Die Frage ist in der Tat den Gelehrten, die

sich mit der Bibel befassen, wohl bekannt und wird von ihnen nicht in Zweifel gezogen. Das hebräische Wort bei Jesaja ist **עַלְמָה** (*almah*), was ohne jeden Zweifel „junge Frau“ bedeutet, ohne im geringsten Jungfräulichkeit zu implizieren. Wäre es beabsichtigt gewesen, „Jungfrau“ zu sagen, hätte statt dessen das Wort **בְּתוּלָה** (*bethulah*) benutzt werden können (das doppeldeutige englische Wort „maiden“ zeigt, wie leicht es ist, zwischen den zwei Bedeutungen ins Schlittern zu kommen). Die „Mutation“ erfolgte, als die vorchristliche griechische Übersetzung, bekannt als Septuaginta, *almah* mit *παρθένος* (*parthénos*) wiedergab, was in der Tat gewöhnlich Jungfrau bedeutet. Matthäus (natürlich nicht der Apostel und Zeitgenosse Jesu, sondern der Evangelist, der viel später schrieb) zitierte Jesaja in einem Text, der von der Version der Septuaginta abgeleitet zu sein scheint (abgesehen von zweien sind alle fünfzehn griechischen Wörter identisch), als er schrieb, „Dies alles jedoch ist geschehen, damit erfüllt würde, was vom Herrn durch den Propheten gesprochen worden ist, welcher sagt: Siehe, die Jungfrau wird schwanger werden und einen Sohn gebären, und man wird ihm den Namen Immanuel geben“ (offizielle deutsche Übersetzung). Unter christlichen Gelehrten ist die Auffassung weit verbreitet, daß die jungfräuliche Geburt Jesu eine spätere Einfügung ist, die vermutlich von griechisch sprechenden Gelehrten vorgenommen wurde, damit die (falsch übersetzte) Prophezeiung als erfüllt erschien. In modernen Bibelübersetzungen wie etwa der *New English Bible* steht bei Jesaja korrekt „junge Frau“. Ebenso korrekt bleibt bei Matthäus „Jungfrau“ stehen, da dort dessen griechischer Text übersetzt ist.

3 Diese Stelle (einer der seltenen – nun gut, relativ seltenen – Fälle, in denen ich geschwelgt habe) ist wieder und wieder frohlockend als Beweis für meinen fanatischen „genetischen Determinismus“ zitiert worden. Die Ursache des Problems liegt zum Teil in den volkstümlichen, aber falschen Assoziationen, die das Wort „Roboter“ hervorruft. Wir befinden uns im goldenen Zeitalter der Elektronik, und Roboter sind schon lange keine starren, unwandelbaren Trottel mehr, sondern fähig zu lernen, zu denken und kreativ zu sein. Ironischerweise waren sogar schon im Jahre 1920, als Karel Čapek das Wort prägte, „Roboter“ mechanische Wesen, die letzten Endes menschlicher Gefühle fähig waren und sich beispielsweise verliebten. Wer glaubt, Roboter seien definitionsgemäß stärker „deterministisch“ als menschliche Wesen, bringt einiges durcheinander (es sei denn, er ist religiös, in welchem Fall er durchweg die Ansicht vertreten kann, daß wir Menschen die göttliche Gabe des freien Willens besitzen, die bloßen Maschinen verwehrt ist). Wenn der Leser, wie die Mehrzahl der Kritiker meines Satzes von den „schwerfälligen Robotern“, nicht religiös ist, stelle er sich der folgenden Frage: Was in aller Welt glauben wir denn zu sein, wenn nicht Roboter, wenn auch überaus komplizierte? Ich habe dies alles in meinem Buch *The Extended Phenotype* erörtert (Seite 15–17).

Der Irrtum ist durch eine andere eindrucksvolle „Mutation“ noch gefestigt worden. Geradeso, wie es theologisch notwendig schien, daß Jesus von einer Jungfrau geboren worden sei, scheint es dämonologisch erforderlich, daß jeder echte Vertreter des „genetischen Determinismus“ davon überzeugt sein muß, daß die Gene sämtliche Aspekte unseres Verhaltens „kontrollieren“. Am Ende von Kapitel 2 schrieb ich über die genetischen Replikatoren: „sie schufen uns, Körper und

Geist“. Dies ist wiederholt als „[sie] *kontrollieren* uns, Körper und Geist“ (meine Hervorhebung) fehlzitiert worden (etwa in *Die Gene sind es nicht* von Rose, Kamin und Lewontin und zuvor in einer wissenschaftlichen Veröffentlichung Lewontins). Im Zusammenhang meines Kapitels ist es, glaube ich, offensichtlich, was ich mit „schufen“ meinte, nämlich etwas ganz anderes als „kontrollieren“. Es ist für jedermann offensichtlich, daß in der Tat die Gene ihre Geschöpfe nicht in dem strengen Sinne kontrollieren, der als „Determinismus“ kritisiert wird. Wir trotzen ihnen mühelos (nun gut, ziemlich mühelos), wann immer wir Empfängnisverhütung betreiben.

### 3. Die unsterblichen Spiralen

1 Hier, wie auch auf den letzten Seiten von Kapitel 5, ist meine Antwort an diejenigen, die mir genetischen „Atomismus“ vorwerfen. Strenggenommen nehme ich etwas vorweg, statt zu antworten, denn meine Antwort geht der Kritik voraus! Es tut mir leid, daß ich mich selbst so ausführlich zitieren muß, aber es scheint beunruhigend leicht zu sein, die hierfür bedeutsamen Absätze zu übersehen! S. J. Gould zum Beispiel schrieb im Kapitel „Altruistische Gruppen und egoistische Gene“ (in *Der Daumen des Panda*):

Es gibt kein Gen „für“ so unzweideutige Teile der Morphologie wie die linke Knie Scheibe oder einen Fingernagel. Körper können nicht in Teile atomisiert werden, von denen je einer durch ein einzelnes Gen aufgebaut wird. Hunderte von Genen tragen zum Aufbau der meisten Körperteile bei ...

Gould schrieb dies in einer Kritik über *Das egoistische Gen*. Gehen wir zurück zum Haupttext, um zu sehen, was ich wirklich geschrieben habe:

Die Produktion eines Körpers ist ein derart verwickelter kooperativer Unterfangen, daß es fast unmöglich ist, die Beiträge der einzelnen Gene auseinanderzuhalten. Ein Gen hat gewöhnlich viele verschiedene Auswirkungen auf ganz verschiedene Teile des Körpers. Jeder Teil des Körpers wird von zahlreichen Genen beeinflusst, und der Effekt jedes einzelnen Gens ist von der Interaktion mit vielen anderen Genen abhängig.

Und weiter (Seite 87):

So unabhängig und frei die Gene auf ihrer Reise durch die Generationen auch sein mögen, bei der Steuerung der Embryonalentwicklung handeln sie sehr *wenig* frei und unabhängig. Zwischen den Genen untereinander wie auch zwischen den Genen und ihrer äußeren Umwelt findet auf unentwerrbar komplizierte Weise eine Zusammenarbeit und wechselseitige Beeinflussung statt. Ausdrücke wie „Gene für lange Beine“ oder „Gene für uneigennütziges Verhalten“ sind bequeme Sprachfiguren, aber es ist wichtig, daß wir verstehen, was sie bedeuten. Es gibt kein Gen, das für sich allein ein Bein baut, gleichgültig ob lang oder kurz. Die Fabrikation eines Beines ist ein Unternehmen, das die Zusammenarbeit zahlreicher Gene erfordert. Auch die äußere Umwelt ist daran beteiligt: Letzten Endes werden Beine eigentlich aus Nahrung gemacht! Aber es kann sehr wohl ein einzelnes Gen geben, das unter sonst gleichen Bedingungen ge-



wöhnlich dafür sorgt, daß Beine länger werden, als sie unter dem Einfluß seines Allels werden würden.

Ich erläuterte diese Aussage in meinem darauffolgenden Absatz noch durch einen Vergleich mit den Auswirkungen von Düngemittel auf das Wachstum von Weizen. Es sieht fast so aus, als sei Gould im voraus derart sicher, ich müsse ein naiver Vertreter des Atomismus sein, daß er die langen Absätze übersah, in denen ich genau die gleiche wechselseitige Beeinflussung der Gene vertrat, auf der er später bestehen sollte.

Gould sagt weiter:

Dawkins wird sich anderer Metaphern bedienen müssen: daß Gene sich versammeln, Bündnisse schließen, einander Achtung zollen, einem Pakt beitreten und eine mögliche Umwelt auskundschaften.

In meinem Ruderbeispiel (Seite 161) hatte ich bereits genau das getan, was Gould später empfahl. Schauen wir uns die Ruderpassage auch deshalb an, um zu sehen, warum Gould, obwohl wir in so vielem übereinstimmen, unrecht hat, wenn er behauptet, die natürliche Auslese „akzeptiert oder verwirft ganze Organismen, weil eine bestimmte Ausstattung einiger Körperteile, welche auf komplexe Art aufeinander einwirken, bestimmte Vorteile mit sich bringt“. Die richtige Erklärung für die „Bereitschaft zur Zusammenarbeit“ unter Genen ist folgende:

Gene werden selektiert, nicht weil sie für sich genommen „gut“ sind, sondern weil sie vor dem Hintergrund der anderen Gene im Genpool gut arbeiten. Ein gutes Gen muß sich mit den anderen Genen, mit denen es sich in eine lange Reihe aufeinanderfolgender Körper zu teilen hat, vertragen und diese ergänzen (Seite 161).

Eine ausführlichere Antwort auf die Kritik, ich verträte einen genetischen Atomismus, habe ich in meinem Buch *The Extended Phenotype* gegeben, besonders auf den Seiten 116–117 und 239–247.

## 2 Williams' genaue Worte, in *Adaptation and Natural Selection*, sind:

Ich verwende den Ausdruck Gen in der Bedeutung von „das, was sich mit erheblicher Häufigkeit trennt und wieder neu zusammenfügt“. ... Ein Gen könnte definiert werden als jede beliebige Erbinformation, für die es einen günstigen oder ungünstigen Selektionseinfluß gibt, der mehrere oder viele Male so stark ist wie die Rate der endogenen Veränderung.

Williams' Buch ist inzwischen in weiten Kreisen, und zu Recht, als Klassiker anerkannt, von „Soziobiologen“ und Kritikern der Soziobiologie gleichermaßen respektiert. Ich denke, es ist deutlich, daß Williams sich nie als jemand verstanden hat, der mit seiner „genetischen Selektion“ eine neue oder revolutionäre Idee vertritt, und das gleiche trifft auf mich im Jahre 1976 zu. Wir waren beide der Überzeugung, wir täten nichts anderes, als einfach ein grundlegendes Prinzip von Fisher, Haldane und Wright, den Gründern des „Neo-Darwinismus“ in den dreißiger Jahren dieses Jahrhunderts, erneut zu bekräftigen. Dennoch – vielleicht wegen unserer kompromißlosen Sprache – nehmen einige Leute, unter ihnen Sewall Wright selbst, offensichtlich Anstoß an unserer Ansicht, daß das Gen die Einheit der Se-

lektion ist. Ihr Hauptgrund ist, daß die natürliche Auslese es mit Organismen zu tun hat, nicht mit den Genen in deren Innerem. Meine Antwort auf Ansichten, wie Wright sie vertritt, findet sich in meinem Buch *The Extended Phenotype*, besonders auf den Seiten 238–247. Williams' jüngste Überlegungen zur Frage des Gens als Selektionseinheit, die er in seiner Publikation *Defense of Reductionism in Evolutionary Biology* zum Ausdruck bringt, sind so scharfsinnig wie immer. Einige Philosophen, etwa D. L. Hull, K. Sterelny und P. Kitcher sowie M. Hampe und S. R. Morgan, haben ebenfalls in jüngster Zeit nützliche Beiträge zur Klärung der Frage der „Selektionseinheiten“ geleistet. Bedauerlicherweise haben andere Philosophen in dieser Frage Verwirrung gestiftet.

3 In Anlehnung an Williams legte ich in meiner Begründung dafür, daß der einzelne Organismus in der natürlichen Auslese nicht die Rolle des Replikators spielen kann, großes Gewicht auf die Fragmentierungseffekte der Meiose. Ich sehe jetzt, daß dies nur die eine Hälfte der Geschichte ist. Die andere Hälfte ist in *The Extended Phenotype* (Seite 97–99) sowie in meiner Veröffentlichung *Replicators and Vehicles* erklärt. Wenn die Fragmentierungseffekte der Meiose alles wären, wäre ein sich ungeschlechtlich reproduzierender Organismus wie eine weibliche Stabheuschrecke ein echter Replikator, eine Art Riesengen. Wenn eine Stabheuschrecke jedoch verändert wird – zum Beispiel ein Bein verliert –, so wird die Veränderung nicht an zukünftige Generationen weitergegeben. Nur Gene reisen von Generation zu Generation, ganz gleichgültig, ob es sich um geschlechtliche oder ungeschlechtliche Fortpflanzung handelt. Gene sind daher echte Replikatoren. Im Fall einer sich ungeschlechtlich vermehrenden Stabheuschrecke ist das gesamte Genom (die Gesamtheit ihrer Gene) ein Replikator. Aber das Insekt selbst ist kein Replikator. Der Körper einer Stabheuschrecke wird nicht als Abbild eines Körpers der vorherigen Generation geformt. In jeder Generation entwickelt sich der Körper unter der Anleitung seines Genoms neu aus einem Ei, und dieses Genom ist in der Tat ein Abbild des Genoms der vorherigen Generation.

Alle gedruckten Exemplare dieses Buches werden völlig gleich sein. Sie sind Kopien, aber keine Replikatoren. Sie sind Kopien nicht deswegen, weil sie sich untereinander kopiert hätten, sondern weil sie alle von denselben Druckplatten kopiert worden sind. Sie bilden keine Ahnenreihe von Kopien, bei der einige Bücher die Vorfahren der anderen sind. Eine solche Ahnenreihe würde bestehen, wenn wir eine Seite eines Buches fotokopieren würden, dann die Kopie kopieren und danach eine Kopie der Kopie der Kopie anfertigen würden und so weiter. Bei einer solchen Aufeinanderfolge von Seiten gäbe es tatsächlich eine Beziehung zwischen Vor- und Nachfahre. Und jeder Fehler, der an irgendeiner Stelle in dieser Reihe auftauchte, wäre ebenso bei den Nachfahren vorzufinden, nicht aber bei den Vorfahren. Eine Reihe, die in dieser Weise von Vorfahre zu Nachfahre verläuft, besitzt das Potential zur Evolution.

Oberflächlich betrachtet scheinen aufeinanderfolgende Generationen von Stabheuschreckenkörpern eine Reihe von Kopien darzustellen. Wenn wir aber im Experiment ein Individuum in dieser Reihe verändern (beispielsweise indem wir ihm ein Bein entfernen), wird die Veränderung nicht an seine Nachkommen weitergegeben. Verändern wir dagegen experimentell ein Glied in einer Abfolge von Genomen (zum Beispiel durch Röntgenbestrahlung), so wird die Veränderung an die

Folgegenerationen weitergegeben. Dies ist, eher als der fragmentierende Effekt der Meiose, der Hauptgrund für die Feststellung, daß der einzelne Organismus nicht die „Einheit der Selektion“, also kein echter Replikator ist – eine der wichtigsten Konsequenzen der allgemein akzeptierten Tatsache, daß die Lamarcksche „Vererbungstheorie“ falsch ist.

4 Ich bin dafür gescholten worden (natürlich weder von Williams selbst noch auch nur mit seinem Wissen), daß ich diese Theorie des Alterns P. B. Medawar zuschreibe und nicht G. C. Williams. Tatsächlich kennen viele Biologen, vor allem in Amerika, diese Theorie hauptsächlich aus Williams' 1957 veröffentlichter Arbeit *Pleiotropy, Natural Selection and the Evolution of Senescence*. Außerdem trifft es zu, daß Williams die Theorie über Medawars Behandlung hinaus weiter ausarbeitete. Dennoch war es meiner Vorstellung nach Medawar, der in seinem 1952 veröffentlichten Buch *An Unsolved Problem in Biology* wie auch 1957 in *The Uniqueness of the Individual* den wesentlichen Kern der Idee niederlegte. Ich sollte hinzufügen, daß ich Williams' Weiterentwicklung der Theorie sehr hilfreich finde, da sie einen notwendigen Schritt in der Beweisführung deutlich macht (die Bedeutung der „Pleiotropie“ oder der multiplen Geneffekte), der von Medawar nicht ausdrücklich hervorgehoben wurde. W. D. Hamilton hat inzwischen in seinem Beitrag *The Moulding of Senescence by Natural Selection* diese Art von Theorie sogar noch weiterentwickelt. Übrigens habe ich viele interessante Zuschriften von Ärzten erhalten, doch soweit ich mich erinnere, kommentierte keiner von ihnen meine Spekulationen darüber, daß man Gene über das Alter des Körpers, in dem sie sich befinden, „täuschen“ könnte (Seite 94f). Ich halte die Idee immer noch nicht für eindeutig töricht, und wenn sie richtig wäre, wäre dies nicht medizinisch gesehen ziemlich wichtig?

5 Die Frage, wozu Sex gut ist, ist immer noch genauso quälend wie eh und je, trotz einiger Bücher, die zum Nachdenken anregen, darunter die von M. T. Ghiselin, G. C. Williams, J. Maynard Smith und G. Bell sowie ein von R. Michod und B. Levin herausgegebener Band. Die für mich aufregendste neue Idee ist W. D. Hamiltons Parasitentheorie. Jeremy Cherfas und John Gribbin erklären sie in *The Redundant Male* in allgemeinverständlicher Sprache.

6 Mein Vorschlag, daß es sich bei überschüssiger, unübersetzter DNA um einen selbstsüchtigen Parasiten handeln könnte, ist unter dem Schlagwort „egoistische DNA“ von den Molekularbiologen aufgenommen und weiterentwickelt worden (siehe Veröffentlichungen von Orgel und Crick sowie Doolittle und Sapienza). S. J. Gould hat in *Hen's Teeth and Horse's Toes* (in deutscher Sprache erschienen unter dem Titel *Wie das Zebra zu seinen Streifen kam*) die (meiner Ansicht nach!) provozierende Behauptung aufgestellt, trotz der geschichtlichen Ursprünge der Idee der egoistischen DNA könnten „die Theorie der egoistischen Gene und die der egoistischen DNA in den Erklärungsstrukturen, aus denen sie sich nähren, kaum unterschiedlicher sein“. Ich finde seinen Gedankengang falsch, aber interessant, was nebenbei gesagt genau das ist, was Gould gewöhnlich von meinen Überlegungen hält, wie er mir freundlicherweise erzählt hat. Nach einer Einleitung über „Reduktionismus“ und „Hierarchie“ (die ich, wie üblich, weder falsch noch interessant finde) sagt er weiter:

Dawkins' egoistische Gene nehmen an Häufigkeit zu, weil sie Auswirkungen auf Körper haben, die diesen bei ihrem Kampf ums Überleben helfen. Egoistische DNA nimmt aus genau dem entgegengesetzten Grund an Häufigkeit zu – weil sie keinen Effekt auf Körper hat ...

Ich sehe, welche Unterscheidung Gould vornimmt, doch kann ich sie nicht als wesentlich ansehen. Im Gegenteil, ich verstehe egoistische DNA immer noch als einen Sonderfall in der ganzen Theorie der egoistischen Gene, und genauso ist die Vorstellung von der egoistischen DNA ursprünglich entstanden. (Diese Vorstellung, daß die egoistische DNA ein Spezialfall ist, wird auf Seite 306 vielleicht noch deutlicher als in dem Absatz auf Seite 99, den Doolittle und Sapienza sowie Orgel und Crick zitieren. Doolittle und Sapienza verwenden in ihrem Titel übrigens den Ausdruck „egoistische Gene“ statt „egoistische DNA“.) Lassen Sie mich Gould mit folgendem Vergleich antworten. Gene, die Wespen ihre gelben und schwarzen Streifen verleihen, nehmen an Häufigkeit zu, denn dieses („warnende“) Farbmuster übt eine stark stimulierende Wirkung auf das Gehirn anderer Tiere aus. Gene, die Tigern ihre gelben und schwarzen Streifen verleihen, nehmen „aus genau dem entgegengesetzten Grund“ an Häufigkeit zu – weil im Idealfall dieses (Tarn-)Farbmuster überhaupt keine stimulierende Wirkung auf andere Tiergehirne ausübt. Es gibt hier tatsächlich einen Unterschied, der (auf einer anderen hierarchischen Ebene!) Goulds Unterscheidung stark ähnelt, aber es ist ein subtiler Unterschied im Detail. Wir werden kaum behaupten wollen, die zwei Fälle könnten „in den Erklärungsstrukturen, aus denen sie sich nähren, kaum unterschiedlicher sein“. Orgel und Crick treffen mit ihrem Vergleich von egoistischer DNA und Kuckuckseiern den Nagel auf den Kopf: Schließlich schaffen es Kuckuckseier gerade dadurch, der Entdeckung zu entgehen, daß sie ganz genauso aussehen wie die Eier des Nestbesitzers.

Nebenbei gesagt wird in der letzten Auflage des *Oxford English Dictionary* eine neue Bedeutung von „egoistisch“ aufgeführt, und zwar: „von einem Gen oder genetischem Material: neigt dazu, beibehalten zu werden oder sich zu verbreiten, obwohl es keine Auswirkung auf den Phänotyp hat“. Dies ist eine bewundernswert knappe Definition der „egoistischen DNA“, und das zweite zur Verdeutlichung angefügte Zitat betrifft in der Tat die egoistische DNA. Meiner Meinung nach ist jedoch die abschließende Formulierung „obwohl es keine Auswirkung auf den Phänotyp hat“ nicht sehr glücklich gewählt. Egoistische Gene *müssen* sich nicht unbedingt auf den Phänotyp auswirken, viele von ihnen tun es aber. Es stünde den Lexikographen frei zu behaupten, daß es ihre Absicht war, die Bedeutung auf „egoistische DNA“ zu beschränken, die in der Tat keine phänotypischen Effekte hat. Aber ihr erstes erläuterndes Zitat, das aus meinem Buch *Das egoistische Gen* stammt, schließt egoistische Gene ein, die sehr wohl phänotypische Auswirkungen haben. Doch liegt es mir fern herumzunörgeln, wenn mir die Ehre widerfährt, im *Oxford English Dictionary* zitiert zu werden!

Eine ausführlichere Erörterung der egoistischen DNA findet sich in meinem Buch *The Extended Phenotype* (Seite 156–164).

#### 4. Die Genmaschine

1 Eine Behauptung wie diese beunruhigt Kritiker, die sie wortwörtlich nehmen. Sie haben natürlich recht damit, daß sich das Gehirn in vielerlei Hinsicht von einem Computer unterscheidet. Seine innere Arbeitsweise zum Beispiel ist nun einmal völlig anders als die der speziellen Art von Computern, die unsere Technik entwickelt hat. Dies schmälert jedoch keineswegs den Wahrheitsgehalt meiner Feststellung, Gehirn und Computer seien in ihrer Funktion vergleichbar. Funktionsmäßig spielt das Gehirn exakt die Rolle eines An-Bord-Computers – Datenverarbeitung, Mustererkennung, Kurz- und Langzeit-Datenspeicherung, Koordinierung der Operationen und so weiter.

Da wir schon bei den Computern sind: Meine Bemerkungen über sie sind erfreulich – oder erschreckend, das hängt von der Einstellung ab – überholt. Ich schrieb, daß „man lediglich ein paar hundert Transistoren in einen Schädel hineinpacken könnte“. Heutzutage sind Transistoren in integrierten Schaltkreisen zusammengefaßt. Die Zahl der Transistoräquivalente, die man heute in einen Schädel packen könnte, muß wohl Milliarden erreichen. Ich sagte außerdem (Seite 98), daß die Computer beim Schachspielen das Niveau eines guten Amateurs erreicht hätten. Heute sind Computerprogramme in billigen Heimcomputern, die mit Ausnahme sehr guter Schachspieler jeden Gegner schlagen, etwas Alltägliches, und die besten Schachprogramme der Welt stellen heute eine ernstzunehmende Herausforderung für die Großmeister dar. Der Schachkorrespondent Raymond Keene des *Spectator* schrieb beispielsweise in der Ausgabe vom 7. Oktober 1988:

Es ist immer noch so etwas wie eine Sensation, wenn ein amtierender Schachmeister von einem Computer geschlagen wird, aber vielleicht nicht mehr sehr lange. Das bisher gefährlichste Metallungeheuer, das das menschliche Gehirn herausfordert, trägt den sonderbaren Namen „Deep Thought“ (DT), zweifellos zu Ehren von Douglas Adams. Deep Thoughts letzte Leistung war es, seine menschlichen Gegner bei der US-Open-Championship, die im August in Boston stattfand, zu terrorisieren. Ich habe DTs allgemeine Leistungsbewertung noch nicht zur Hand, die den entscheidenden Test seiner Leistungsfähigkeit bei einem offenen Wettkampf im Schweizer System darstellen wird, aber ich habe einen bemerkenswert eindrucksvollen Sieg über den starken kanadischen Spieler Igor Ivanov gesehen, einen Mann, der einmal Karpov besiegt hat! Geben Sie acht, dies mag die Zukunft des Schachspiels sein.

Es folgt eine Beschreibung der aufeinanderfolgenden Spielzüge. Auf Deep Thoughts Zug 22 reagiert Keenes so:

Ein wunderbarer Zug ... Seine Absicht ist, die Dame ins Zentrum zu bringen ... und dieser Plan führt erstaunlich rasch zum Erfolg... Das überraschende Resultat ... Der schwarze Damenflügel ist nun durch das Vordringen der Dame total zerstört.

Ivanovs Gegenzug wird folgendermaßen beschrieben:

Ein verzweifelter Zug, den der Computer verächtlich beiseite fegt ... die tiefste Demütigung. DT verzichtet darauf, die Dame zurückzugewinnen, steuert stattdessen auf ein blitzartiges Schachmatt hin ... Schwarz gibt auf.

Deep Thought ist nicht nur einer der weltbesten Schachspieler. Beinahe noch verblüffender finde ich, daß der Kommentator sich bemüht, eine Sprache zu verwenden, die menschliche Gedanken und Gefühle impliziert: Deep Thought „fegt verächtlich“ Ivanovs „verzweifelten Zug beiseite“. DT wird als „aggressiv“ beschrieben. Keene spricht davon, daß Ivanov auf ein bestimmtes Resultat „hofft“, aber seine Sprache zeigt, daß er einen Ausdruck wie „Hoffnung“ genauso gern im Zusammenhang mit Deep Thought benutzen würde. Was mich persönlich betrifft, so freue ich mich schon auf den Moment, in dem ein Computerprogramm die Schachweltmeisterschaft gewinnt. Die Menschheit braucht eine Lektion in Sachen Demut.

2 *A für Andromeda* und der Nachfolgeband *Andromeda Breakthrough* widersprechen einander in der Frage, ob die außerirdische Zivilisation aus dem Andromedanebel, einer ungeheuer weit entfernten *Galaxie*, kommt oder von einem näheren Stern im Sternbild Andromeda, wie ich sagte. Im ersten Roman liegt der Planet 200 Lichtjahre entfernt, mitten in unserer eigenen Galaxie. Im zweiten Roman jedoch werden dieselben Außerirdischen im Andromedanebel angesiedelt, der etwa zwei Millionen Lichtjahre entfernt ist. Die Leser können mein „200“ durch „zwei Millionen“ ersetzen, wenn es ihnen Spaß macht. Die Relevanz der Geschichte für meine Zwecke wird dadurch nicht beeinträchtigt.

Fred Hoyle, der Hauptautor dieser beiden Romane, ist ein berühmter Astronom und außerdem Autor der Science-fiction-Geschichte, die ich mit Abstand am liebsten lese, *The Black Cloud*. Die großartige wissenschaftliche Kenntnis, die in seinen Romanen zum Ausdruck kommt, steht in krassem Gegensatz zu der Flut von Büchern, die er in den letzten Jahren zusammen mit C. Wickramasinghe geschrieben hat. Ihre falsche Darstellung des Darwinismus (als eine Theorie des puren Zufalls) und ihre giftigen Angriffe auf Darwin selbst helfen ihren ansonsten interessanten (wenn auch wenig plausiblen) Spekulationen über den interstellaren Ursprung des Lebens in keiner Weise weiter. Die Verleger sollten ihre falsche Vorstellung korrigieren, daß ein Wissenschaftler, der sich auf einem Gebiet auszeichnet, dadurch automatisch auch eine Autorität auf einem anderen Gebiet ist. Und solange diese falsche Vorstellung besteht, sollten renommierte Wissenschaftler der Versuchung widerstehen, sie zu mißbrauchen.

3 Diese Art, über die Strategie eines Tieres, einer Pflanze oder sogar eines Gens zu reden, als ob sie bewußt herauszufinden suchten, wie sie ihren Erfolg am besten steigern können – wenn wir uns also zum Beispiel „die Männchen als Spieler mit hohem Einsatz und hohem Risiko und die Weibchen als vorsichtige Kapitalanleger“ (Seite 118) vorstellen –, ist unter forschenden Biologen alltäglich geworden. Es ist eine Sprache, die aus Gründen der Bequemlichkeit benutzt wird und die harmlos ist, solange sie nicht zufällig denen zu Ohren kommt, die nicht mit den nötigen Kenntnissen ausgerüstet sind, um sie zu verstehen. Oder denen, die über zu viele Kenntnisse verfügen und sie deshalb mißverstehen? Nur so kann ich mir zum Beispiel einen kritischen Artikel über *Das egoistische Gen* erklären, der von jemandem namens Mary Midgley in der Zeitschrift *Philosophy* veröffentlicht wurde und dessen erster Satz typisch für den ganzen Artikel ist: „Gene können nicht egoistisch oder altruistisch sein, ebensowenig wie Atome eifersüchtig, Elementen abstrakt oder Kekse teleologisch sein können.“ Mein eigener Beitrag *In De-*

*fence of Selfish Genes*, der in einem darauffolgenden Heft der gleichen Zeitschrift erschien, ist eine ausführliche Antwort auf diesen nebenbei gesagt sehr unmaßigen und bössartigen Artikel. Es scheint, daß einige Leute, die durch ihre Bildung mit den Werkzeugen der Philosophie überausgestattet sind, der Versuchung nicht widerstehen können, mit ihrem gelehrten Apparat dort herumzustochern, wo er zu nichts nütze ist. Das erinnert mich an P. B. Medawars Bemerkung über die Faszination der „Philosophie-Romane“ für „eine große Zahl von Leuten, häufig mit gut entwickeltem literarischem und wissenschaftlichem Geschmack, deren Bildung weit über ihre Fähigkeit des analytischen Denkens hinausgeht“.

4 Die Idee, daß Gehirne Welten simulieren, wird in meiner Gifford-Vorlesung des Jahres 1988 *Worlds in Microcosm* erörtert. Ich bin mir immer noch nicht darüber im klaren, ob diese Idee uns bei der Lösung des schwierigen Problems des Bewußtseins eine große Hilfe ist, aber ich gestehe, es hat mich gefreut, daß sie die Aufmerksamkeit von Sir Karl Popper in seiner Darwin-Vorlesung gefunden hat. Der Philosoph Daniel Dennett schlug eine Theorie des Bewußtseins vor, die das Bild der Computersimulation noch weiterführt. Um seine Theorie zu begreifen, müssen wir zwei technische Begriffe aus der Welt der Computer verstehen: die Idee einer virtuellen Maschine und die Unterscheidung zwischen sequentiellen Prozessoren und Parallelprozessoren. Zunächst muß ich diese Begriffe erklären.

Ein Computer ist eine reale Maschine, Hardware in einem Kasten. Aber sobald er eingeschaltet ist, läuft irgendein Programm, das ihn wie eine andere Maschine erscheinen läßt, eine virtuelle Maschine. Das gilt seit langem für alle Computer, aber die modernen „benutzerfreundlichen“ Computer führen es uns ganz besonders lebhaft vor Augen. Zu dem Zeitpunkt, zu dem ich dies schreibe, ist der Apple Macintosh nach weitverbreiteter Meinung der Marktführer in bezug auf Benutzerfreundlichkeit. Sein Erfolg beruht auf fest eingebauten Dienstprogrammen, die die reale Hardware-Maschine – deren Mechanismen, wie bei jedem anderen Computer auch, widerwärtig kompliziert und mit der menschlichen Intuition nicht sehr gut vereinbar sind – wie eine andere Art von Maschine *aussehen* lassen: eine virtuelle Maschine, die speziell dafür entworfen wurde, mit Gehirn und Hand des Menschen zusammenzuarbeiten. Die unter den Namen Macintosh-Benutzer-Interface bekannte virtuelle Maschine ist deutlich erkennbar eine Maschine. Sie hat Knöpfe zum Drücken und Schieberegler wie eine Hi-Fi-Anlage. Aber sie ist eine *virtuelle* Maschine. Die Knöpfe und Regler sind nicht aus Metall oder Plastik. Sie sind Bilder auf dem Bildschirm, und man drückt oder betätigt sie, indem man einen virtuellen Finger über den Bildschirm bewegt. Wir Menschen haben das Gefühl, die Maschine zu beherrschen, denn wir sind daran gewöhnt, mit dem Finger Dinge zu bewegen. Fünfundzwanzig Jahre lang habe ich ausgiebig eine große Vielfalt von Digitalcomputern programmiert und benutzt und kann bezeugen, daß das Benutzen des Macintosh-Computers (oder seiner Nachahmer) eine qualitativ ganz andere Erfahrung ist als das Benutzen jedes anderen älteren Computertyps. Er vermittelt ein Gefühl der Mühelosigkeit, des Natürlichen, beinahe so, als wäre die virtuelle Maschine eine Verlängerung unseres Körpers. In bemerkenswertem Maße erlaubt uns die virtuelle Maschine, unserer Intuition zu folgen, statt uns am Handbuch zu orientieren.

Ich wende mich nun der anderen Hintergrundidee zu, die wir aus der Computertwissenschaft einführen müssen, der Idee von sequentiellen Prozessoren und Parallelprozessoren. Die heutigen Digitalcomputer arbeiten fast ausschließlich mit sequentiellen Prozessoren. Sie besitzen eine zentrale Arithmetikeinheit, einen einzigen elektronischen Engpaß, durch den alle Daten bei der Verarbeitung durchgeschleust werden. Sie sind in der Lage, die Illusion zu schaffen, daß sie viele Dinge gleichzeitig tun, weil sie so schnell sind. Ein sequentieller Computer ist wie ein Schachmeister, der „simultan“ gegen zwanzig Gegner spielt, während er in Wirklichkeit von einem zum anderen geht. Anders als der Schachmeister geht der Computer so rasch und geräuschlos von einer Aufgabe zur anderen über, daß er jedem Menschen, der ihn benutzt, die Illusion vermittelt, er genieße die ausschließliche Aufmerksamkeit des Computers. Tatsächlich jedoch wendet der Computer seine Aufmerksamkeit einem Benutzer nach dem anderen zu.

In jüngster Zeit haben die Ingenieure, als Teil der Bestrebungen um immer schwindelerregendere Arbeitsgeschwindigkeiten, tatsächlich parallel verarbeitende Maschinen geschaffen. Eine davon ist der Edinburgher Supercomputer. Ich hatte vor kurzem das Privileg, ihn zu besichtigen. Er besteht aus einer parallelen Anordnung von einigen Hunderten von „Transputern“, von denen jeder in der Leistung einem heutigen Desktop-Computer entspricht. Der Supercomputer funktioniert folgendermaßen: Er nimmt das Problem, das ihm gestellt worden ist, unterteilt es in kleinere Aufgaben, die unabhängig voneinander angegangen werden können, und gibt diese Aufgaben an Gruppen von Transputern weiter. Die Transputer empfangen das Subproblem, lösen es, übergeben die Antwort und melden ihre Bereitschaft für eine neue Aufgabe. Inzwischen stellen andere Transputergruppen ihre Lösungen zur Verfügung, so daß der ganze Supercomputer um mehrere Größenordnungen schneller zu der endgültigen Antwort gelangt, als ein normaler sequentieller Computer dies könnte.

Ich sagte, ein gewöhnlicher sequentieller Computer kann die Illusion schaffen, ein Parallelprozessor zu sein, indem er seine „Aufmerksamkeit“ ausreichend rasch nach dem Rotationsprinzip einer Anzahl von Aufgaben zuwendet. Wir könnten sagen, daß die sequentielle Hardware durch einen *virtuellen* Parallelprozessor überdeckt wird. Dennets Vorstellung ist, daß das menschliche Gehirn genau das Umgekehrte getan hat. Die Hardware des Gehirns ist im wesentlichen parallel, wie die der Edinburgher Maschine. Und sie arbeitet mit Software, die darauf ausgelegt ist, eine Illusion von sequentieller Datenverarbeitung zu schaffen: eine sequentiell arbeitende virtuelle Maschine, die Huckepack auf paralleler Computerarchitektur reitet. Nach Dennets Ansicht ist das hervorstechende Merkmal beim subjektiven Erleben des Denkens das sequentielle „Eins nach dem anderen“, der Joycesche „Bewußtseinsstrom“. Seiner Auffassung nach fehlt der Mehrzahl der Tiere dieses sequentielle Erleben, und sie benutzen ihr Gehirn unmittelbar in seinem ursprünglichen Parallelverarbeitungsmodus. Ohne jeden Zweifel benutzt auch das menschliche Gehirn seine parallele Architektur unmittelbar, und zwar für viele der Routineaufgaben, die damit zu tun haben, eine komplizierte Überlebensmaschine am Laufen zu halten. Aber zusätzlich entwickelte es im Laufe der Evolution eine software-virtuelle Maschine, um einen sequentiellen Prozessor zu simulieren. Der Verstand mit seinem sequentiellen Bewußtseinsstrom ist eine virtuelle Maschine, eine „benutzerfreundliche“ Art, das Gehirn zu erleben, geradeso wie das „Macin-



tosh-Benutzer-Interface“ eine benutzerfreundliche Art ist, den physischen Computer im Innern seines grauen Gehäuses zu erleben.

Es ist nicht ohne weiteres klar, warum wir Menschen eine sequentielle virtuelle Maschine benötigten, wo doch andere Arten mit ihren schlichten parallelen Maschinen völlig glücklich zu sein scheinen. Möglicherweise ist etwas grundlegend Sequentielles an den schwierigeren unter den Aufgaben, die ein wildlebender Mensch zu erledigen hat, oder vielleicht hat Dennett unrecht, wenn er uns heraushebt. Er glaubt außerdem, daß die Entwicklung der sequentiellen Software weitgehend ein kulturelles Phänomen gewesen ist, und wieder ist mir nicht klar, warum dies besonders wahrscheinlich sein sollte. Aber ich sollte auch hinzufügen, daß Dennetts Arbeit zu dem Zeitpunkt, an dem ich dies niederschreibe, noch unveröffentlicht ist und meine Darstellung sich auf meine Erinnerung an seine 1988 in London gehaltene Jacobsen-Vorlesung stützt. Ich rate dem Leser, sich Dennetts eigenen Bericht anzusehen, sobald er erscheint, statt sich auf meine zweifellos unvollständige und impressionistische – möglicherweise sogar ausgeschmückte – Darstellung zu verlassen.

Der Psychologe Nicholas Humphrey hat ebenfalls eine verlockende Hypothese darüber entwickelt, wie die Evolution der Simulationsfähigkeit zur Entstehung von Bewußtsein geführt hat. In seinem Buch *The Inner Eye* vertritt Humphrey überzeugend die Ansicht, daß in hohem Grade sozial lebende Tiere, wie wir Menschen und die Schimpansen, sich zu psychologischen Experten entwickeln müssen. Das Gehirn muß mit vielen Aspekten der Welt jonglieren und sie simulieren. Aber die meisten Aspekte der Welt sind im Vergleich zum Gehirn selbst recht einfach. Ein sozial lebendes Tier lebt in einer Welt voller anderer Tiere, einer Welt potentieller Geschlechtspartner, Rivalen, Gefährten und Feinde. Um in einer solchen Welt zu überleben und zu gedeihen, muß man relativ gut vorhersagen können, was diese anderen Individuen als nächstes tun werden. Prognosen darüber, was in der unbelebten Welt geschehen wird, sind ein Kinderspiel im Vergleich zu Vorhersagen über zukünftige Ereignisse in der sozialen Welt. Wissenschaftlich arbeitende Psychologen sind tatsächlich nicht sehr gut darin, menschliches Verhalten vorherzusagen. Dagegen können soziale Gefährten, die sich an winzigen Bewegungen der Gesichtsmuskeln und anderen subtilen Zeichen orientieren, häufig erstaunlich gut Gedanken lesen und Verhalten in Sekundenschnelle erraten. Humphrey glaubt, daß sich diese „natürliche psychologische“ Fertigkeit bei sozial lebenden Tieren zu einem hohen Niveau entwickelt hat, beinahe wie ein zusätzliches Auge oder anderes kompliziertes Organ. Das „innere Auge“ ist das durch Evolution entstandene Organ zur Wahrnehmung sozialer und psychologischer Vorgänge, gerade so wie das äußere Auge das Sehorgan ist.

Soweit scheint mir Humphreys Gedankengang überzeugend. Er argumentiert weiter, daß das innere Auge mittels Selbstbeobachtung funktioniert. Jedes Tier sieht nach innen auf seine eigenen Gefühle und Emotionen, um die Gefühle und Emotionen von anderen zu verstehen. Das psychologische Organ funktioniert mittels Introspektion. Ich bin nicht völlig überzeugt davon, daß uns dies hilft, Bewußtsein zu verstehen, aber Humphrey schreibt elegant, und sein Buch verleitet zur Zustimmung.

5 Manchmal erregen sich die Leute schrecklich über Gene „für“ Altruismus oder für ein anderes scheinbar kompliziertes Verhalten. Sie meinen (zu Unrecht), daß das Verhalten in seiner ganzen Komplexität in irgendeinem Sinne im Innern des Gens enthalten sein muß. Wie kann es ein einzelnes Gen für Altruismus geben, fragen sie, wenn ein Gen nichts anderes tut, als eine Proteinkette zu codieren? Aber wenn wir von einem Gen „für“ etwas sprechen, so meinen wir immer nur, daß eine *Veränderung* in dem Gen eine *Veränderung* in diesem Etwas hervorruft. Ein einzelner genetischer *Unterschied* verursacht – durch die Veränderung irgendeiner Einzelheit der Moleküle in den Zellen – einen *Unterschied* in den bereits komplexen Prozessen im Embryo und damit beispielsweise im Verhalten.

So wird ein mutantes Gen „für“ brüderlichen Altruismus bei Vögeln nicht allein für ein völlig neues kompliziertes Verhaltensmuster verantwortlich sein. Statt dessen wird es irgendein bereits bestehendes und wahrscheinlich bereits kompliziertes Verhaltensmuster ändern. Der wahrscheinlichste Vorgänger ist in diesem Fall das Verhalten der Eltern. Vögel verfügen selbstverständlich über den komplizierten Nervenapparat, der nötig ist, um ihre Nachkommenschaft zu ernähren und zu versorgen. Dieser seinerseits ist, von seinen Vorläufern ausgehend, während vieler Generationen durch langsame, schrittweise Evolution aufgebaut worden. (Übrigens, Skeptiker in bezug auf Gene für geschwisterliche Fürsorge sind häufig inkonsequent: Warum sind sie nicht gerade so skeptisch in bezug auf Gene für die gleichermaßen komplizierte elterliche Fürsorge?) Das zuvor bereits bestehende Verhaltensmuster – in diesem Fall elterliche Fürsorge – wird vermutlich durch eine geeignete Daumenregel vermittelt wie etwa „Füttere alle piepsenden, den Schnabel aufreißenden Dinge in deinem Nest“. Das Gen „für das Füttern von jüngeren Brüdern und Schwestern“ könnte dann dadurch funktionieren, daß es das Alter herabsetzt, in dem diese Daumenregel im Laufe der Entwicklung reif wird. Ein Nestling, der das brüderliche Gen als eine neue Mutation trägt, wird einfach seine „elterliche“ Daumenregel ein wenig früher als ein normaler Vogel aktivieren. Er wird die piepsenden, den Schnabel aufsperrenden Dinge im Nest seiner Eltern – seine jüngeren Brüder und Schwestern – so behandeln, als wären sie die piepsenden, den Schnabel aufsperrenden Dinge in seinem eigenen Nest – seine Jungen. Weit davon entfernt, eine brandneue, komplizierte Verhaltensinnovation zu sein, würde „brüderliches Verhalten“ zunächst als eine leichte Variante im Zeitpunkt der Entwicklung bereits bestehenden Verhaltens auftreten. Wie so oft entstehen auch hier irrige Ansichten, wenn wir die grundlegende Allmählichkeit der Evolution vergessen, die Tatsache, daß die anpassende Evolution mittels kleiner, schrittweiser Veränderungen bereits bestehender Strukturen oder Verhaltensweisen vor sich geht.

6 Wenn es in der ersten Auflage Fußnoten gegeben hätte, so hätte eine von ihnen der Erklärung gedient – wie Rothenbuhler selbst dies mit peinlicher Genauigkeit tat –, daß die Bienenresultate nicht ganz so eindeutig und sauber waren. Unter den vielen Kolonien, die der Theorie zufolge kein hygienisches Verhalten hätten zeigen sollen, war eine, die dies dennoch tat. Rothenbuhlers eigene Worte dazu: „Wir können dieses Resultat nicht unbeachtet lassen, so gern wir es auch täten, aber wir gründen die genetische Hypothese auf die übrigen Daten.“ Eine Mutation in der

anormalen Kolonie ist eine mögliche Erklärung, obwohl sie nicht sehr wahrscheinlich ist.

7 Heute bin ich mit dieser Behandlung der tierischen Kommunikation nicht mehr zufrieden. John Krebs und ich vertraten in zwei Artikeln die Ansicht, daß die Mehrzahl der tierischen Signale wohl als weder informativ noch der Täuschung dienend, sondern vielmehr als *manipulierend* anzusehen sind. Ein Signal ist für ein Tier ein Mittel, um sich der Muskelkraft eines anderen Tieres zu bedienen. Der Gesang einer Nachtigall ist keine Information, noch nicht einmal täuschende Information. Er ist überzeugende, hypnotisierende, fesselnde Rhetorik. Die logische Schlußfolgerung aus Behauptungen wie diesen wird in meinem Buch *The Extended Phenotype* gezogen, von dem ich einen Teil in Kapitel 13 zusammengefaßt habe. Krebs und ich argumentieren, daß Signale durch Evolution aus einem Wechselspiel von Aktivitäten hervorgehen, die wir Gedankenlesen und Manipulation nennen. Auf verblüffend andere Art geht Amotz Zahavi an das Thema Tiersignale heran. In einer Anmerkung zu Kapitel 9 erörtere ich Zahavis Ansichten bei weitem wohlwollender als in der ersten Auflage dieses Buches.

## 5. Aggression: Die egoistische Maschine und die Stabilität

1 Heutzutage drücke ich die Grundidee einer ESS gern auf die folgende, knappere Weise aus. Eine ESS ist eine Strategie, die gegen Kopien ihrer selbst gut abschneidet. Das Grundprinzip ist folgendes: Eine Strategie ist erfolgreich, wenn sie in der Population vorherrschend ist. Daher wird sie gewöhnlich auf Kopien ihrer selbst treffen. Also wird sie nur dann erfolgreich bleiben, wenn sie gegen Kopien ihrer selbst gut abschneidet. Diese Definition ist nicht so mathematisch präzise wie die von Maynard Smith, und sie kann seine Definition nicht ersetzen, denn sie ist tatsächlich unvollständig. Aber sie hat den eindeutigen Vorteil, die Grundidee der ESS intuitiv in sich einzuschließen.

Das Denken im Sinne der ESS ist heutzutage unter Biologen weiter verbreitet als zu der Zeit, als ich dieses Kapitel schrieb. Maynard Smith selbst hat in seinem Buch *Evolution and the Theory of Games* die Entwicklungen bis zum Jahre 1982 zusammengefaßt. Geoffrey Parker, ein anderer Wissenschaftler, der führende Beiträge auf diesem Gebiet geleistet hat, veröffentlichte einen etwas aktuelleren Bericht. Robert Axelrod verwendet die ESS-Theorie in seinem Buch *Die Evolution der Kooperation*, aber ich werde es an dieser Stelle nicht erörtern, da eins der beiden neuen Kapitel dieser Auflage, „Nette Kerle kommen zuerst ans Ziel“, weitgehend der Erklärung von Axelrods Arbeit gewidmet ist. Ich selbst habe mich seit Erscheinen der ersten Auflage dieses Buches in einem Artikel mit dem Titel *Good Strategy or Evolutionarily Stable Strategy?* und in den weiter unten erörterten, gemeinsam mit anderen Autoren veröffentlichten Beiträgen über Grabwespen mit der Frage der ESS-Theorie auseinandergesetzt.

2 Diese Feststellung war leider falsch. Die Originalveröffentlichung von Maynard Smith und Price enthielt einen Irrtum, und ich wiederholte ihn in diesem Kapitel, ja, ich verschlimmerte ihn noch, indem ich die recht törichte Behauptung aufstellte, daß „probierfreudiger Vergelter“ „beinahe“ eine ESS ist (wenn eine Strategie *beinahe* eine ESS ist, dann ist sie eben keine ESS und wird unterwandert

werden). „Vergelter“ sieht oberflächlich wie eine ESS aus, da es in einer Population von Vergeltern keine andere Strategie gibt, die besser abschneidet. Doch „Tauben“ schneiden gleich gut ab, da sie vom Verhalten her in einer Population von Vergeltern nicht von einem Vergelter zu unterscheiden ist. Taube kann daher in die Population hineindriften. Das Problem liegt in der Frage, was als nächstes geschieht. J. S. Gale und Ehrwürden L. J. Eaves spielten eine dynamische Computersimulation durch, in der sie eine Population von Modelltieren eine lange Reihe von Generationen der Evolution durchlaufen ließen. Sie zeigten, daß die echte ESS in diesem Spiel eine stabile Mischung aus „Falken“ und „Angebern“ ist. Dies ist nicht der einzige Irrtum in der frühen ESS-Literatur, der durch dynamische Behandlung dieser Art entdeckt worden ist. Ein anderes schönes Beispiel ist ein Fehler, der mir selbst unterlaufen ist und auf den ich in meinen Anmerkungen zu Kapitel 9 näher eingehen werde.

3 Inzwischen gibt es gute Feldmessungen von Kosten und Nutzen in der Natur, die in besondere ESS-Modelle eingegeben worden sind. Eines der besten Beispiele liefert eine nordamerikanische Grabwespenart, *Sphex ichneumoneus*. Grabwespen sind nicht die vertrauten sozial lebenden Wespen unserer herbstlichen Marmeladentöpfe, die unfruchtbare Weibchen sind und für eine Kolonie arbeiten. Jede weibliche Grabwespe ist ihr eigener Herr, und sie widmet ihr Leben der Aufgabe, einer ihrer Larven nach der anderen Schutz und Nahrung zur Verfügung zu stellen. Im typischen Fall beginnt ein Weibchen damit, daß es ein langes Bohrloch in die Erde gräbt, auf dessen Grund sich eine ausgehöhlte Kammer befindet. Sodann geht die Wespe auf Beutejagd. Wenn sie ein Beutetier, etwa eine Laubheuschrecke, gefunden hat, sticht sie es, um es zu lähmen, und zerrt es in ihr Erdloch. Sobald sie vier oder fünf Heuschrecken zusammengetragen hat, legt sie ein Ei oben auf den Haufen und versiegelt den Gang. Aus dem Ei schlüpft eine Larve, die sich von den Heuschrecken ernährt. Die Beute wird übrigens deshalb gelähmt und nicht getötet, weil sie dann nicht verwest, sondern lebendig und daher frisch gegessen werden kann. Diese makabre Gewohnheit bei den verwandten Schlupfwespen (Ichneumoniden) veranlaßte Darwin zur Niederschrift des Satzes: „Ich kann beim besten Willen nicht glauben, daß ein wohlwollender und allmächtiger Gott willentlich die Ichneumonidae geschaffen hätte, auf daß sie im Innern lebendiger Raupenkörper fressen ...“ Er hätte genauso gut das Beispiel eines französischen Meisterkochs anführen können, der Hummer lebend ins kochende Wasser wirft, um den Geschmack zu bewahren. Kehren wir zur weiblichen Grabwespe zurück: Sie führt ein einsames Leben, sieht man davon ab, daß mehrere Weibchen unabhängig voneinander in demselben Gebiet arbeiten und daß sie gelegentlich die Höhlen ihrer Artgenossinnen besetzen, statt sich die Mühe zu machen, ein neues Erdloch zu graben.

Dr. Jane Brockmann ist so etwas wie eine Jane Goodall der Wespen. Sie kam aus Amerika, um in Oxford mit mir zusammenzuarbeiten, und brachte ihre umfangreichen Unterlagen über praktisch alle Ereignisse im Leben von zwei vollständigen Populationen individuell identifizierter weiblicher Wespen mit. Diese Unterlagen waren so vollständig, daß sich Zeitbudgets für die einzelnen Wespen aufstellen ließen. Zeit ist ein Wirtschaftsgut: Je mehr davon auf einen Teil des Lebens verwandt wird, desto weniger steht für andere Teile zur Verfügung. Alan Gra-

fen gesellte sich zu uns und lehrte uns korrektes Denken in den Kategorien Zeitkosten und Fortpflanzungsnutzen. Wir fanden Indizien für eine echte gemischte ESS in einem Spiel, das zwischen weiblichen Wespen in einer Population in New Hampshire ausgetragen wurde. Allerdings gelang es uns nicht, solche Hinweise in einer anderen Population in Michigan zu finden. Kurz zusammengefaßt graben die Wespen der Population in New Hampshire entweder ihr eigenes Nest, oder sie beziehen ein Nest, das eine andere Wespe gegraben hat. Nach unserer Interpretation können Wespen einen Vorteil daraus ziehen, in ein fremdes Nest einzudringen, denn einige Erdlöcher werden von ihren Erbauerinnen verlassen und können wieder benutzt werden. Es zahlt sich nicht aus, eine Höhle zu beziehen, die besetzt ist, doch ein Eindringling hat keine Möglichkeit festzustellen, welche Höhlen besetzt und welche verlassen sind. Eine Wespe, die ein fremdes Erdloch bezieht, geht das Risiko ein, daß sie es tagelang mit einer anderen Bewohnerin teilt und irgendwann nach Hause zurückkommt, nur um herauszufinden, daß das Nest versiegelt worden ist und alle ihre Anstrengungen umsonst waren – die andere Wespe hat ihr Ei gelegt und wird die Vorteile ernten. Wenn in einer Population zu viele Wespen fremde Erdlöcher besetzen, werden leerstehende Höhlen rar, die Chance der Doppelbesetzung steigt, und es zahlt sich daher aus zu graben. Wenn dagegen viele Wespen selbst graben, fördert die große Menge verfügbarer Höhlen das Eindringen in fremde Erdlöcher. Es gibt eine kritische Häufigkeit des Besetzens in der Population, bei der Graben und Besetzen gleichen Nutzen bringen. Liegt die gegenwärtige Häufigkeit unterhalb der kritischen Frequenz, so fördert die natürliche Auslese das Besetzen, denn es besteht ein großes Angebot an verlassenen Höhlen.

Ist umgekehrt die aktuelle Häufigkeit höher als der kritische Wert, dann herrscht ein Mangel an verfügbaren Höhlen, und die natürliche Auslese fördert das Graben. Auf diese Weise wird ein Gleichgewicht in der Population aufrechterhalten. Das detaillierte quantitative Datenmaterial läßt darauf schließen, daß es sich hier um eine echte gemischte ESS handelt, bei der für jede einzelne Wespe eine Wahrscheinlichkeit besteht, eine Höhle zu graben oder zu besetzen, statt daß die Population eine Mischung aus grabenden und besetzenden Spezialisten ist.

4 Eine sogar noch eindeutiger Demonstration des Phänomens „Ansässiger gewinnt immer“ als Tinbergen liefern N. B. Davies' Studien über *Pararge aegeria*, einen Augenfalter. Tinbergens Arbeit stammt aus einer Zeit, als die ESS-Theorie noch nicht erfunden war, und meine Interpretation in der ersten Auflage dieses Buches erfolgte im nachhinein. Davies dagegen konzipierte seine Schmetterlingsstudien im Lichte der ESS-Theorie. Er bemerkte, daß einzelne männliche Schmetterlinge in Wytham Wood, in der Nähe von Oxford, Flecken von Sonnenlicht verteidigten. Die Weibchen werden von solchen Flecken mit Sonnenlicht angezogen, somit war ein sonniger Fleck eine wertvolle Ressource, etwas, um das es sich zu kämpfen lohnte. Es gab mehr Männchen als sonnige Flecken, und die überzähligen Männchen warteten im Blätterdach auf ihre Chance. Davies fing Männchen ein und ließ sie eins nach dem anderen wieder fliegen, um zu zeigen, daß stets dasjenige der beiden Individuen, das als erstes freigelassen wurde und auf dem Sonnenfleck ankam, von beiden als der „Besitzer“ angesehen wurde. Welches Männchen auch immer als zweiter auf dem Sonnenfleck anlangte, wurde als „Eindringling“ behandelt. Der Eindringling gab sich ohne Ausnahme immer so-

fort geschlagen und überließ dem Besitzer die alleinige Herrschaft. In einem letzten Experiment gelang es Davies, beide Schmetterlinge so zu „täuschen“, daß jeder „dachte“, er sei der Ansässige und der jeweils andere der Eindringling. Nur unter diesen Bedingungen brach ein wirklicher ernsthafter, langandauernder Kampf aus. Übrigens, in all den Fällen, in denen ich der Einfachheit halber die Dinge so dargestellt habe, als habe es nur ein einziges Schmetterlingspaar gegeben, handelte es sich natürlich in Wirklichkeit um eine statistische Auswahl von Paaren.

5 Ein anderer Fall, der möglicherweise eine paradoxe ESS darstellt, ist in einem Brief eines Herrn James Dawson an die Zeitung *The Times* (London, 7. Dezember 1977) festgehalten: „Während einer Reihe von Jahren habe ich beobachtet, daß eine Möwe, die einen günstigen Platz auf einer Fahnstange errungen hat, ausnahmslos einer anderen Möwe Platz macht, die sich auf der Stange niederlassen möchte, und dies unabhängig von der Größe der beiden Vögel.“

Das überzeugendste Beispiel einer paradoxen Strategie, das ich kenne, betrifft Hausschweine in einer Skinner-Box. Die Strategie ist in demselben Sinne stabil, wie eine ESS dies ist, aber man sollte sie eher „entwicklungsmäßig stabile Strategie“ nennen, denn sie entsteht während der Lebenszeit der betreffenden Tiere und nicht in evolutionärer Zeit. Eine Skinner-Box ist ein Apparat, in dem ein Tier lernt, sich selbst mit Futter zu versorgen, indem es einen Hebel drückt, woraufhin die Nahrung automatisch durch eine Schütte in den Käfig fällt. Experimentell arbeitende Psychologen sind es gewohnt, Tauben oder Mäuse in kleine Skinnerkäfige zu setzen, wo diese bald lernen, empfindliche kleine Hebel zu drücken, um mit Nahrung belohnt zu werden. Schweine können dasselbe in einer größeren Skinner-Box mit einem sehr derben Rüsselhebel lernen. (Vor vielen Jahren sah ich einen wissenschaftlichen Film darüber, und ich erinnere mich, daß ich mich vor Lachen kaum halten konnte.) B. A. Baldwin und G. B. Meese trainierten Schweine in einem Skinner-Stall, aber mit einer zusätzlichen Schwierigkeit. Der Rüsselhebel befand sich an einem Ende des Stalls, der Nahrungsspender am anderen. So mußte das Schwein also den Hebel drücken, dann zum anderen Ende des Stalls spurten, um die Nahrung zu erhalten, wieder zu dem Hebel zurückrennen und so weiter. So weit, so gut, aber Baldwin und Meese setzten *Paare* von Schweinen in den Apparat. Nun wurde es für eins der Schweine möglich, das andere auszubeuten. Der „Sklave“ raste hin und her und drückte den Hebel, der „Herr“ saß neben der Nahrungsschütte und fraß. Die an dem Experiment teilnehmenden Paare von Schweinen gelangten tatsächlich zu einem stabilen Muster der Art Herr /Sklave, bei dem das eine arbeitete und rannte und das andere einen Großteil des Fressens übernahm.

Nun zu dem Paradox. Es stellte sich heraus, daß die Etikettierungen „Herr“ und „Sklave“ völlig auf den Kopf gestellt waren. Wann immer sich ein Paar von Schweinen bei einem stabilen Muster einpendelte, spielte schließlich dasjenige Schwein die Rolle des „Herren“ oder „Ausbeuters“, das ansonsten in jeder Hinsicht untergeordnet war. Der sogenannte „Sklave“, der alle Arbeit leistete, war das Schwein, das gewöhnlich dominierte. Jeder, der die Schweine kannte, hätte vorausgesagt, daß umgekehrt das dominierende Schwein der Herr sein würde, der meistens fraß, während das untergeordnete Schwein der hart arbeitende und kaum fressende Sklave wäre.

Wie es zu dieser paradoxen Umkehrung kommen konnte, ist nicht schwer zu verstehen, sobald wir anfangen, im Sinne stabiler Strategien zu denken. Wir müssen das Prinzip lediglich von evolutionär bedeutsamen Zeiträumen auf die Zeitspanne übertragen, in der sich die Beziehungen zwischen zwei einzelnen Geschöpfen entwickeln. Die Strategie „Wenn dominierend, sitze am Futtertrog; wenn untergeordnet, bediene den Hebel“ klingt vernünftig, wäre aber nicht stabil. Das untergeordnete Schwein würde, nachdem es den Hebel gedrückt hat, hinübergerannt kommen, nur um zu sehen, wie das dominierende Schwein mit seinen Vorderfüßen fest im Trog steht und unmöglich weggedrängt werden kann. Es würde bald aufgeben, den Hebel zu drücken, denn diese Handlung würde niemals belohnt werden. Stellen wir uns nun jedoch die umgekehrte Strategie vor: „Wenn dominierend, bediene den Hebel; wenn untergeordnet, sitze am Futtertrog.“ Dies wäre stabil, obgleich es das paradoxe Resultat hat, daß das untergeordnete Schwein den Großteil des Futters bekommt. Es ist nichts weiter erforderlich, als daß *etwas* Futter für das dominierende Schwein übriggeblieben ist, wenn es vom anderen Ende des Stalls angerannt kommt. Sobald es ankommt, hat es keine Schwierigkeiten, das untergeordnete Schwein aus dem Trog hinauszuerwerfen. Solange ein Krümel übriggeblieben ist, mit dem es belohnt wird, wird seine Gewohnheit, den Hebel zu bewegen und dabei unwissentlich das untergeordnete Schwein mit Futter vollzustopfen, bestehen bleiben. Und die Gewohnheit des untergeordneten Schweins, sich faul am Trog zurückzulegen, wird ebenfalls belohnt. Somit wird die ganze Strategie „Wenn dominierend, verhalte dich wie ein ‚Sklave‘; wenn untergeordnet, benimm dich wie ein ‚Herr‘“ belohnt und ist daher stabil.

6 Ted Burk, seinerzeit mein graduierter Student, fand weitere Beweise für derartige Pseudo-Dominanzhierarchien bei Grillen. Er zeigte auch, daß ein Grillenmännchen mit größerer Wahrscheinlichkeit Weibchen den Hof macht, wenn es vor kurzem einen Kampf gegen ein anderes Männchen gewonnen hat. Man sollte dies den „Herzog-von-Marlbrough-Effekt“ nennen, nach der folgenden Tagebucheintragung der ersten Herzogin von Marlborough: „Seine Gnaden kam heute aus dem Krieg zurück und ergötzte mich zweimal in seinen Stulpenstiefeln.“ Zu einem anderen möglichen Namen könnte das folgende Zitat aus der Zeitschrift *New Scientist* über Veränderungen in der Konzentration des männlichen Hormons Testosteron anregen: „Der Hormonspiegel verdoppelte sich bei Tennisspielern während der 24 Stunden vor einem großen Match. Danach blieb er bei Siegern hoch, bei Verlierern dagegen sank er ab.“

7 Dieser Satz geht ein bißchen zu weit. Wahrscheinlich habe ich nur zu stark auf die damals übliche Vernachlässigung der ESS-Idee in der zeitgenössischen biologischen Literatur, vor allem in Amerika, reagiert. In E. O. Wilsons großem Werk *Sociobiology* beispielsweise kommt der Ausdruck kein einziges Mal vor. Heute wird er nicht mehr übergangen, und ich kann jetzt einen ausgewogeneren und weniger missionarischen Standpunkt einnehmen. Man braucht nicht wirklich die ESS-Sprache zu benutzen, wenn man klar genug denkt. Aber sie ist eine große Hilfe, wenn man klar denken will, besonders in jenen Fällen – die in der Praxis überwiegen –, in denen es an detaillierten genetischen Kenntnissen fehlt. Man hört gelegentlich, die ESS-Modelle setzten das Vorliegen ungeschlechtlicher Fortpflanzung voraus. Aber diese Behauptung ist irreführend, sofern eine ausdrückli-

che Voraussetzung der ungeschlechtlichen – im Gegensatz zur geschlechtlichen – Fortpflanzung gemeint ist. Die Wahrheit ist eher, daß ESS-Modelle es nicht erfordern, sich in bezug auf die Einzelheiten des genetischen Systems festzulegen. Statt dessen wird darin unterstellt, daß Gleiches in irgendeinem vagen Sinne Gleiches erzeugt. Für viele Zwecke ist diese Annahme angemessen. Ja, ihr vager Charakter kann sogar ein Vorteil sein, da er die Gedanken auf das Wesentliche konzentriert und von Einzelheiten, etwa der genetischen Dominanz, ablenkt, die in spezifischen Fällen gewöhnlich unbekannt sind. Am nützlichsten ist ESS-Denken in einer negativen Rolle; es hilft uns, theoretische Fehler zu vermeiden, zu denen wir andernfalls verleitet werden könnten.

8 Dieser Absatz ist eine akzeptable Zusammenfassung einer Möglichkeit, die heute wohlbekannte Theorie des unterbrochenen Gleichgewichts darzustellen. Ich schäme mich zuzugeben, daß mir, als ich meine Mutmaßung niederschrieb, wie damals vielen anderen Biologen in England jene Theorie völlig unbekannt war, obgleich sie bereits drei Jahre zuvor veröffentlicht worden war. Seither bin ich, zum Beispiel in meinem Buch *Der blinde Uhrmacher*, etwas ärgerlich geworden – vielleicht zu ärgerlich – über die Art und Weise, wie die Theorie des unterbrochenen Gleichgewichts *überbewertet* worden ist. Wenn dies jemandes Gefühle verletzt hat, so bedauere ich das. Er mag erfreut feststellen, daß zumindest im Jahre 1976 mein Herz für die richtige Sache schlug.

## 6. Genverwandtschaft

1 Hamiltons Veröffentlichungen aus dem Jahre 1964 werden heute nicht mehr übergangen. Die Geschichte ihrer Mißachtung und anschließenden Anerkennung bildet selbst einen Gegenstand für eine interessante quantitative Untersuchung, eine Fallstudie über die Eingliederung eines „Mems“ in den Mempool. Ich zeichne die Fortschritte dieses Mems in den Nachbemerkungen zu Kapitel 11 nach.

2 Die Annahme, daß wir über ein Gen sprechen, das in der Population insgesamt selten ist, war ein Trick, um die Messung des Verwandtschaftsgrades leichter erklären zu können. Eine der wichtigsten Leistungen Hamiltons lag gerade darin zu zeigen, daß seine Schlußfolgerungen *ungeachtet* dessen eintreten, ob das betreffende Gen selten oder weit verbreitet ist. Es zeigt sich, daß dieser Aspekt der Theorie für viele schwer zu verstehen ist.

Das Problem der Messung von Verwandtschaftsgraden bringt viele von uns auf die folgende Weise ins Stolpern. Zwei beliebige Artgenossen, ob sie derselben Familie angehören oder nicht, haben gewöhnlich mehr als 90 Prozent ihrer Gene gemeinsam. Was meinen wir dann, wenn wir davon sprechen, daß der Verwandtschaftsgrad unter Brüdern  $1/2$  beträgt oder unter Vettern ersten Grades  $1/8$ ? Die Antwort lautet, daß Geschwister *über* die 90 Prozent *hinaus* (oder wieviel Prozent es auch immer sind), die alle Individuen in jedem Fall teilen, noch die Hälfte ihrer Gene gemeinsam haben. Es gibt eine Art Grundverwandtschaft zwischen allen Angehörigen einer Art, in geringerem Ausmaß sogar zwischen Angehörigen verschiedener Arten. Altruismus ist unter Individuen zu erwarten, deren Verwandtschaft enger als die jeweilige Grundverwandtschaft ist.



In der ersten Auflage umging ich das Problem, indem ich den Trick benutzte, über seltene Gene zu sprechen. Dies ist soweit korrekt, reicht aber nicht aus. Hamilton selbst spricht von Genen, die „durch Abstammung identisch“ sind, doch dies bringt Schwierigkeiten eigener Art mit sich, wie Alan Grafen gezeigt hat. Andere Wissenschaftler gaben in ihren Schriften nicht einmal zu, daß hier ein Problem besteht, und sprachen einfach von absoluten Prozentsätzen gemeinsamer Gene, was entschieden und unzweifelhaft ein Fehler ist. Derart gedankenloses Gerede hat in der Tat zu ernsthaften Mißverständnissen geführt. Beispielsweise argumentierte ein bekannter Anthropologe im Verlauf einer 1978 veröffentlichten bitterbösen Attacke auf die „Soziobiologie“, wenn wir Verwandtschaftsselektion ernst nähmen, müßten wir erwarten, daß alle Menschen altruistisch zueinander sind, da alle Menschen mehr als 99 Prozent ihrer Gene gemeinsam haben. Ich habe in meiner Veröffentlichung *Twelve Misunderstandings of Kin Selection* eine kurze Antwort auf diesen Irrtum gegeben (er entspricht Mißverständnis Nummer 5). Die anderen elf Mißverständnisse sind ebenfalls einen Blick wert.

Alan Grafen liefert in seinem Aufsatz *Geometric View of Relatedness* die möglicherweise definitive Lösung für das Problem der Messung des Verwandtschaftsgrades, die ich hier nicht darzulegen versuchen werde. Und in einer anderen Arbeit, *Natural Selection, Kin Selection and Group Selection*, klärt Grafen ein anderes weit verbreitetes und wichtiges Problem, nämlich die häufig falsche Anwendung von Hamiltons Begriff der *inclusive fitness*. Er zeigt uns außerdem, wie man Kosten und Nutzen für genetische Verwandte richtig beziehungsweise falsch berechnet.

3 Von der Gürteltierfront ist nichts Neues zu berichten, doch über eine andere Gruppe von „klonbildenden“ Tieren, die Blattläuse, hat man aufsehenerregende neue Fakten herausgefunden.

Es ist seit langem bekannt, daß manche Blattläuse sich sowohl ungeschlechtlich als auch geschlechtlich fortpflanzen. Wenn wir zahlreiche Blattläuse auf einer Pflanze sehen, so sind sie mit relativ großer Wahrscheinlichkeit alle Angehörige eines identischen weiblichen Klons, wohingegen jene auf der danebenstehenden Pflanze zu einem anderen Klon gehören. Theoretisch sind diese Bedingungen ideal für die Evolution von verwandtschaftsselektiertem Altruismus. Doch war kein Fall von Altruismus bei Blattläusen bekannt, bevor Shigeyuki Aoki im Jahre 1977 bei einer japanischen Blattlausart sterile „Soldaten“ entdeckte – nur ein wenig zu spät, um in die erste Auflage dieses Buches Eingang zu finden. Seither hat Aoki das Phänomen in einer Reihe anderer Arten vorgefunden, und er besitzt gutes Beweismaterial dafür, daß es wenigstens viermal in unterschiedlichen Blattlausgruppen unabhängig voneinander entstanden ist.

Kurz zusammengefaßt berichtet Aoki das Folgende. Die „Soldaten“ bei Blattläusen sind eine Kaste mit besonderen anatomischen Merkmalen, geradeso wie die Kasten herkömmlicher sozialer Insekten, etwa der Ameisen. Sie sind Larven, die nicht vollständig zu Erwachsenen heranreifen, und sie sind daher steril. Weder sehen sie so aus, noch benehmen sie sich wie die Larven, die ihre Altersgenossen, aber keine Soldaten sind, obwohl sie mit diesen *genetisch* identisch sind. Soldaten sind größer als Nicht-Soldaten, sie haben besonders große Vorderbeine, die sie skorpionähnlich aussehen lassen, und scharfe, nach vorn gerichtete Fortsätze am

Kopf. Sie benutzen diese Waffen, um eventuelle Räuber zu bekämpfen und zu töten. Dabei lassen sie häufig ihr Leben, aber selbst wenn sie nicht sterben, kann man sie als genetisch „altruistisch“ bezeichnen, weil sie steril sind.

Was geschieht hier, wenn man es im Hinblick auf den Egoismus der Gene betrachtet? Aoki erwähnt nicht, was genau bestimmt, welche Individuen zu sterilen Soldaten werden und welche zu normalen fortpflanzungsfähigen Erwachsenen, aber wir können mit Gewißheit sagen, daß es ein umweltbedingter Unterschied sein muß, kein genetischer – schließlich sind die sterilen Soldaten und die normalen Blattläuse auf einer Pflanze genetisch identisch. Doch es muß Gene für die Fähigkeit geben, von der Umwelt auf einen der beiden Entwicklungspfade geschaltet zu werden. Warum hat die natürliche Auslese diese Gene gefördert, obwohl einige von ihnen in den Körpern von sterilen Soldaten enden und daher nicht weitergegeben werden?

Weil dank der Soldaten Kopien eben dieser Gene in den Körpern der sich fortpflanzenden Nicht-Soldaten gerettet worden sind! Das Grundprinzip ist genau dasselbe wie bei allen sozialen Insekten (siehe Kapitel 10), mit dem Unterschied, daß bei anderen Gruppen, etwa Ameisen oder Termiten, die Gene in den sterilen „Altruisten“ lediglich eine *statistische* Chance haben, Kopien ihrer selbst in nicht-sterilen Individuen zu helfen. Die altruistischen Gene bei Blattläusen erfreuen sich nicht einer statistischen Wahrscheinlichkeit, sondern haben Gewißheit, da Blattlausoldaten dem gleichen Klon angehören wie ihre sich vermehrenden Schwestern, denen sie einen Vorteil bringen. In mancher Hinsicht veranschaulichen Aokis Blattläuse im wirklichen Leben überzeugend die Macht von Hamiltons Ideen.

Sollten die Blattläuse also in den exklusiven Klub der echten sozialen Insekten aufgenommen werden, der traditionsgemäß die Bastion von Ameisen, Bienen, Wespen und Termiten ist? Konservative Entomologen könnten aus mehreren Gründen gegen sie stimmen. Sie haben zum Beispiel keine langlebige Königin. Außerdem sind die Blattläuse als echter Klon nicht „sozialer“ als die Zellen in unserem Körper. Es ist ein einziges Tier, das an der Pflanze saugt. Sein Körper ist ganz einfach zufällig in einzelne Blattläuse unterteilt, von denen einige eine spezialisierte Verteidigerrolle spielen, geradeso wie die weißen Blutkörperchen im menschlichen Körper. „Echte“ staatenbildende Insekten, so lautet das Argument, arbeiten zusammen, obwohl sie nicht Teil desselben Organismus sind, wohingegen Aokis Blattläuse kooperieren, gerade weil sie zu demselben „Organismus“ gehören. Ich kann mich über diese semantische Frage nicht ereifern. Mir scheint, solange wir verstehen, was bei Ameisen, Blattläusen und menschlichen Zellen vor sich geht, sollten wir die Freiheit haben, sie nach Belieben sozial zu nennen oder nicht. Was meine eigene Wortwahl betrifft, so habe ich Gründe dafür, Aokis Blattläuse als sozial lebende Organismen und nicht als Teile eines einzigen Organismus zu bezeichnen. Es gibt grundlegende Eigenschaften eines Organismus, die eine einzelne Blattlaus besitzt, ein Blattlausklon aber nicht. Ausführlich behandelt wird dieser Gedankengang in meinem Buch *The Extended Phenotype*, und zwar in dem Kapitel *Rediscovering the Organism*, sowie in Kapitel 13 des vorliegenden Buches.

4 Die Verwirrung über den Unterschied zwischen Gruppenselektion und Familienselektion ist nicht verschwunden. Sie mag sogar noch zugenommen haben. Ich

stehe mit Nachdruck zu meinen Bemerkungen, habe allerdings selbst durch eine gedankenlose Wortwahl – die ich nun korrigieren möchte – auf Seite 112 der ersten Auflage dieses Buches ein Mißverständnis heraufbeschworen. Ich sagte dort (dies ist eine der wenigen Änderungen, die ich im Text der Neuauflage vorgenommen habe): „Wir erwarten einfach, daß Vettern zweiten Grades gewöhnlich 1/16 des Altruismus zu spüren bekommen wie Kinder oder sehr nahe Verwandte.“ Wie S. Altmann aufgezeigt hat, ist dies ganz offensichtlich falsch. Es ist falsch aus einem Grund, der meine damalige Argumentation nicht berührt. Wenn ein altruistisches Tier einen Kuchen hat, den es seinen Verwandten geben will, besteht nicht der geringste Grund, jedem Verwandten eine Scheibe zu geben, wobei die Größe der Scheiben von der Nähe der Verwandtschaft bestimmt ist. In der Tat wäre dies absurd, da alle Angehörigen der Art, von anderen Arten ganz zu schweigen, zumindest entfernte Verwandte sind, von denen daher jeder eine sorgfältig abgemessene Krume verlangen könnte! Im Gegenteil, wenn es in der Nachbarschaft einen nahen Verwandten gibt, so besteht kein Grund, einem entfernten Verwandten überhaupt irgendeinen Teil des Kuchens zukommen zu lassen. Abhängig von anderen Komplikationen, wie dem Gesetz vom abnehmenden Ertrag, sollte der ganze Kuchen dem nächsten verfügbaren Verwandten zukommen. Was ich hatte sagen wollen, war natürlich: „Wir erwarten einfach, daß die Wahrscheinlichkeit, Altruismus zu erfahren, für Vettern zweiten Grades 1/16 so groß ist wie für Kinder oder Geschwister“, und so steht es in dieser Auflage.

5 Ich gab der Hoffnung Ausdruck, daß E. O. Wilson in zukünftigen Veröffentlichungen seine Definition von Familienselektion in dem Sinne ändern möge, daß sie auch Nachkommen zu den „Verwandten“ zählt. Ich freue mich, daß in Wilsons Buch *On Human Nature* das Anstoß erregende „außer Nachkommen“ tatsächlich nicht mehr vorkommt – ich nehme keinerlei Verdienst daran für mich in Anspruch! Wilson fährt fort: „Obwohl Verwandtschaft so definiert ist, daß sie Nachkommen einschließt, wird der Ausdruck Familienselektion gewöhnlich nur dann verwendet, wenn mindestens einige andere Verwandte, beispielsweise Brüder, Schwestern oder Eltern, ebenfalls betroffen sind.“ Dies ist bedauerlicherweise eine korrekte Feststellung über den gewöhnlichen Gebrauch seitens der Biologen und spiegelt lediglich die Tatsache wider, daß vielen Biologen immer noch ein tieferes Verständnis dessen fehlt, worum es bei Familienselektion überhaupt geht. Sie glauben *immer noch*, daß Familienselektion etwas Besonderes ist, das über der gewöhnlichen „Individualektion“ steht. Sie ist es nicht. Familienselektion folgt aus den grundlegenden Annahmen des Neodarwinismus, wie die Nacht auf den Tag folgt.

6 Der Trugschluß, daß die Theorie der Familienselektion unrealistische Rechenleistungen von Tieren verlangt, wird ohne Abschwächung von aufeinanderfolgenden Generationen von Studenten wieder zum Leben erweckt. Und nicht nur von unteren Semestern. Das Buch *The Use and Abuse of Biology* des renommierten Sozialanthropologen Marshall Sahlins wäre nicht weiter erwähnenswert, wenn es nicht als „vernichtender Angriff“ auf die „Soziobiologie“ bejubelt worden wäre. Das folgende Zitat, im Zusammenhang mit der Frage, ob Familienselektion beim Menschen funktionieren könnte, ist fast zu schön, um wahr zu sein:

Im Vorübergehen muß bemerkt werden, daß die erkenntnistheoretischen Probleme, die sich aus dem Mangel an linguistischen Hilfsmitteln zur Berechnung der Verwandtschaftskoeffizienten  $r$  ergeben, einen schweren Mangel in der Theorie der Familienselektion darstellen. Brüche kommen in den Sprachen der Welt sehr selten vor. Es gibt sie im Indogermanischen und in den archaischen Zivilisationen des Nahen und des Fernen Ostens, aber sie fehlen im allgemeinen unter den sogenannten primitiven Völkern. Jäger und Sammler verfügen gewöhnlich nicht über Zahlensysteme, die über eins, zwei und drei hinausgehen. Ich verzichte auf Kommentare zu dem sogar noch größeren Problem, wie Tiere herausfinden sollen, daß  $r$  [ego, Vettern ersten Grades] =  $1/8$ .

Ich zitiere obige äußerst aufschlußreiche Passage nicht zum ersten Mal und kann auch meine ziemlich ungnädige Antwort darauf aus *Twelve Misunderstandings of Kin Selection* zitieren:

Es ist schade, daß Sahlins der Versuchung erlag, „auf Kommentare zu dem ... Problem, wie Tiere  $r$  herausfinden sollen“, zu verzichten. Gerade die Absurdität an der Idee, die er lächerlich zu machen versuchte, hätte geistige Alarmglocken anschlagen sollen. Ein Schneckenhaus ist eine vollkommene logarithmische Spirale, aber wo bewahrt die Schnecke ihre Logarithmentafeln auf; ja, wie liest sie diese überhaupt, wo doch der Linse in ihrem Auge das „linguistische Hilfsmittel“ fehlt, um den Brechungskoeffizienten  $m$  zu berechnen? Wie „finden“ grüne Pflanzen die Formel des Chlorophylls „heraus“?

Wenn wir über Anatomie, Physiologie oder fast jeden Aspekt der Biologie – nicht nur das Verhalten – genauso dächten wie Sahlins, so würden wir exakt auf sein nicht existentes Problem stoßen. Die Embryonalentwicklung jedes Teiles eines Tier- oder Pflanzenkörpers erfordert zu ihrer vollständigen Beschreibung komplizierte Mathematik, aber dies bedeutet nicht, daß das Tier oder die Pflanze selbst ein schlauer Mathematiker sein muß! Sehr hohe Bäume haben gewöhnlich gewaltige Stützwurzeln, die wie Flügel aus dem Fuß ihrer Stämme herausragen. Bei jeder Art nimmt die relative Größe dieser Stützen mit der Höhe des Baumes zu. Es ist weithin akzeptiert, daß Form und Größe der Stützwurzeln dem ökonomischen Optimum zum Aufrechterhalten des Baumes nahekommen, obgleich ein Ingenieur recht komplizierte Berechnungen anstellen müßte, wenn er dies beweisen sollte. Es würde weder Sahlins noch irgend jemand anderem jemals einfallen, die Theorie, der die Stützwurzeln Genüge tun, einfach mit dem Argument anzuzweifeln, den Bäumen fehlten die mathematischen Kenntnisse, um die nötigen Berechnungen durchzuführen. Warum stellt sich dieses Problem dann im speziellen Fall des durch Familienselektion bestimmten Verhaltens? Der Grund kann nicht sein, daß es sich um Verhalten handelt und nicht um Anatomie, denn es gibt eine Fülle anderer Beispiele von Verhalten (ich meine nicht durch Familienselektion bestimmtes Verhalten), die Sahlins freudig akzeptieren würde, ohne seinen „erkenntnistheoretischen“ Einwand vorzubringen; denken wir etwa an meine eigene Illustration (Seite 166) der komplizierten Berechnungen, die wir in einem gewissen Sinne alle vornehmen müssen, wenn wir einen Ball fangen. Man kommt nicht umhin zu fragen: Gibt es Sozialwissenschaftler, die mit der Theorie der natürlichen Auslese im allgemeinen einverstanden sind, aber aus Gründen, deren Wur-

zeln möglicherweise in der Geschichte ihres Fachgebiets liegen, die aber mit der Sache nichts zu tun haben, verzweifelt etwas – irgend etwas – zu finden suchen, das *speziell* an der Theorie der *Familienselektion* falsch ist?

7 Die gesamte Thematik des Erkennens von Verwandten hat seit der Zeit, in der ich dieses Buches schrieb, einen großen Aufschwung genommen. Tiere, wir Menschen eingeschlossen, scheinen bemerkenswert gut in der Lage zu sein, Verwandte von Nicht-Verwandten zu unterscheiden, häufig anhand ihres Geruchs. Ein vor kurzem erschienenenes Buch, *Kin Recognition in Animals*, liefert eine Zusammenfassung des gegenwärtigen Wissensstandes. Das Kapitel über Menschen von Pamela Wells zeigt, daß die obige Feststellung („Wir wissen, wer unsere Verwandten sind, weil man es uns sagt“) der Ergänzung bedarf: Es gibt zumindest sekundäre Indizien dafür, daß wir in der Lage sind, uns verschiedener nonverbaler Anhaltspunkte zu bedienen, einschließlich des Schweißgeruchs unserer Verwandten. Das ganze Thema ist für mich in dem Zitat

*all good kumrads you can tell  
by their altruistic smell*  
e. e. cummings

zusammengefaßt, mit dem Pamela Wells beginnt: Alle guten Kameraden kann man an ihrem altruistischen Geruch erkennen.

Es mag neben dem Altruismus noch andere Gründe dafür geben, daß Verwandte einander erkennen sollten. Ein solcher Grund könnte sein, daß sie das Gleichgewicht zwischen der Fortpflanzung außerhalb und innerhalb der Verwandtschaft wahren wollen, wie wir in der nächsten Nachbemerkung sehen werden.

8 Ein letales Gen ist ein Gen, das seinen Träger tötet. Ein rezessives letales Gen übt, wie jedes andere rezessive Gen, seinen Einfluß nur dann aus, wenn es doppelt auftritt. Rezessive letale Gene halten sich im Genpool, da die meisten Individuen sie lediglich in einer Kopie besitzen und daher niemals ihren Einfluß spüren. Jedes einzelne letale Gen ist selten, denn wenn es sich jemals weiter verbreitet, trifft es auf Kopien seiner selbst und tötet seine Träger.

Doch möglicherweise gibt es zahlreiche verschiedene letale Gene, so daß wir alle von ihnen durchsetzt sind. Die Schätzwerte darüber, wie viele solcher Gene im menschlichen Genpool lauern, variieren. In einigen Büchern wird die durchschnittliche Zahl letaler Gene pro Person mit nicht weniger als zwei angegeben. Wenn irgendein beliebiger Mann mit irgendeiner beliebigen Frau Kinder zeugt, so ist es wahrscheinlich, daß seine letalen Gene nicht genau ihren letalen Genen entsprechen und ihre Kinder keinen Schaden nehmen. Wenn aber ein Bruder mit seiner Schwester ein Kind zeugt oder ein Vater mit seiner Tochter, so liegen die Dinge auf unheilvolle Weise anders. Selbst wenn meine rezessiven letalen Gene wie auch die meiner Schwester in der Gesamtpopulation äußerst selten sind, besteht eine beunruhigend große Wahrscheinlichkeit, daß ihre und meine identisch sind. Rein rechnerisch wird für jedes rezessive letale Gen, das ich besitze, eines von acht Kindern, die ich mit meiner Schwester zeuge, tot geboren werden oder jung sterben. Genetisch gesehen ist Sterben im Jugendalter übrigens noch „letal“ als tot geboren werden: Ein totgeborenes Kind kostet seine Eltern weniger lebenswichtige Zeit und Energie. Wie auch immer wir es betrachten, Inzucht mit nahen Ver-

wandten ist nicht nur ein wenig schädlich. Sie ist potentiell katastrophal. Möglicherweise gibt es in der Natur keinen stärkeren Selektionsdruck als den zugunsten des aktiven Vermeidens von Inzucht.

Die Anthropologen, die Einwände gegen die darwinistische Erklärung der Inzuchtvermeidung erheben, sind sich vielleicht nicht darüber im klaren, wie stark das Beweismaterial ist, gegen das sie antreten. Ihre Gegenargumente sind gelegentlich so schwach, daß sie wie ein verzweifelter Vorbringen von Nebenmaterial erscheinen. Sie lauten zum Beispiel häufig: „Wenn die natürliche Selektion uns wirklich eine instinktive Abneigung gegen Inzucht eingebaut hätte, brauchten wir diese nicht zu verbieten. Das Tabu besteht nur, weil die Menschen inzestuöse Wünsche haben. Daher kann die Ablehnung des Inzests keine „biologische“ Funktion haben, sie muß rein „sozial“ sein.“ Dieser Einwand ist mehr oder weniger so, als wollte man sagen: „Autos brauchen kein Zündschloß, denn sie haben Schlösser an den Türen. Daher können Zündschlösser keine Vorrichtungen gegen Diebstahl sein; sie müssen irgendeine rein rituelle Bedeutung haben!“ Anthropologen betonen auch gern, daß verschiedene Kulturen verschiedene Tabus, ja sogar verschiedene Definitionen der Verwandtschaft haben. Sie scheinen zu glauben, auch dies unterminiere die Bemühungen, die Inzestvermeidung darwinistisch zu erklären. Aber man könnte genauso gut sagen, der Sexualtrieb könne keine Anpassung im Darwinschen Sinne sein, weil verschiedene Kulturen bei der Kopulation unterschiedliche Positionen bevorzugen. Es erscheint mir höchst plausibel, daß das Vermeiden von Inzucht beim Menschen, nicht weniger als bei anderen Tieren, die Konsequenz einer starken natürlichen Auslese ist.

Nicht nur die Paarung mit denen, die uns genetisch zu nahe stehen, ist ungünstig. Auch die Vereinigung von Partnern sehr unterschiedlicher Herkunft kann – wegen eventueller genetischer Unverträglichkeit – Nachteile mit sich bringen. Wo genau der ideale Mittelweg liegt, ist nicht leicht vorherzusagen. Sollte man sich mit einem Vetter ersten Grades paaren? Mit einem Vetter zweiten oder dritten Grades? Patrick Bateson hat versucht, Japanwachteln zu fragen, wo ihre Präferenzen liegen. In einer Versuchsanordnung namens Amsterdam-Apparat konnten die Vögel unter Angehörigen des anderen Geschlechts wählen, die hinter Miniaturschau-fenstern ausgestellt waren. Sie zogen Vettern ersten Grades sowohl Geschwistern als auch nicht verwandten Vögeln vor. Weitere Experimente ließen darauf schließen, daß junge Wachteln sich die Merkmale ihrer Nestgefährten einprägen und in ihrem späteren Leben dazu neigen, Geschlechtspartner zu wählen, die diesen ähnlich, aber nicht zu ähnlich sind.

Die Wachteln scheinen Inzucht also dadurch zu vermeiden, daß sie diejenigen, mit denen sie aufgewachsen sind, von sich aus nicht begehren. Andere Tiere befolgen statt dessen soziale Gesetze, von der Gruppe durchgesetzte Regeln, die der Verteilung der Art im Lebensraum dienen. Heranwachsende männliche Löwen zum Beispiel werden aus dem elterlichen Rudel vertrieben, wo ihre weiblichen Verwandten bleiben und sie in Versuchung führen würden. Sie pflanzen sich nur fort, wenn es ihnen gelingt, die Herrschaft über ein anderes Rudel zu erobern. In Schimpansen- und Gorillagesellschaften sind es gewöhnlich die jungen Weibchen, die sich entfernen, um Partner in anderen Gruppen zu suchen. Beide Mechanismen der Ausbreitung, ebenso wie das System der Wachteln, findet man auch in Kulturen unserer eigenen Art.

9 Dies trifft wahrscheinlich auf die meisten Vogelarten zu. Dennoch sollten wir nicht erstaunt sein, wenn wir herausfinden, daß einige Vögel in den Nestern ihrer eigenen Art als Parasiten auftreten. Und in der Tat wird dieses Phänomen bei immer mehr Arten entdeckt, vor allem seit man neue molekularbiologische Techniken benutzt, um festzustellen, wer mit wem verwandt ist. Die Theorie des Genegoismus könnte sogar erwarten lassen, daß innerartlicher Brutparasitismus noch verbreiteter ist, als wir bis heute wissen.

10 Das Gewicht, das Bertram auf die Familienselektion als Hauptmotor für die Zusammenarbeit unter Löwen legt, ist von C. Packer und A. Pusey in Frage gestellt worden. Sie behaupten, daß in vielen Rudeln die beiden Löwenmännchen nicht miteinander verwandt sind. Packer und Pusey vertreten die These, wechselseitiger Altruismus sei als Erklärung für die Zusammenarbeit unter Löwen mindestens ebenso wahrscheinlich wie die Familienselektion. Wahrscheinlich haben beide Seiten recht. In Kapitel 12 betone ich, daß Handeln auf Gegenseitigkeit („Wie du mir, so ich dir“) nur dann durch Evolution entstehen kann, wenn anfänglich eine kritische Mindestzahl von Individuen mit entsprechendem Verhalten vorhanden ist. Dadurch wird eine vernünftige Chance sichergestellt, daß ein möglicher Partner ein „Erwiderer“ ist. In diesem Zusammenhang mag Verwandtschaft eine entscheidende Rolle spielen. Verwandte sind einander von Natur aus ähnlich, so daß die kritische Häufigkeit innerhalb einer Familie gegeben sein kann, selbst wenn sie in der Population als Ganzes nicht erreicht wird. Vielleicht begann die Zusammenarbeit unter Löwen durch die Familieneffekte, wie Bertram sie anführt, und dies schuf die erforderlichen Voraussetzungen zur selektiven Begünstigung der Reziprozität. Die Auseinandersetzung in bezug auf die Löwen kann nur anhand von Fakten beigelegt werden, und Fakten sagen uns stets nur etwas über den speziellen Fall, nicht über die allgemeine theoretische Behauptung.

11 Es ist jetzt weithin verstanden, daß ein eineiiger Zwilling theoretisch ebenso wertvoll für mich ist, wie ich es selbst bin – solange der Zwilling wirklich garantiert eineiig ist. Nicht so weithin verstanden ist die Tatsache, daß das gleiche auch auf eine garantiert monogame Mutter zutrifft. Wenn ein Individuum mit Sicherheit weiß, daß seine Mutter weiterhin – und ausschließlich – die Kinder seines Vaters gebären wird, so ist die Mutter für dieses Individuum genetisch ebenso wertvoll wie ein eineiiger Zwilling oder wie das Individuum selbst. Stellen wir uns vor, jemand sei eine Nachkommen produzierende Maschine. Dann ist seine monogame Mutter eine Maschine, die leibliche Geschwister produziert, und Vollgeschwister sind genetisch ebenso wertvoll wie eigene Nachkommen. Natürlich lassen wir hier alle möglichen praktischen Überlegungen außer acht. Beispielsweise ist die Mutter eines Individuums älter als dieses Individuum, obgleich die Frage, ob dies sie für die zukünftige Reproduktion besser oder schlechter geeignet sein läßt als das Individuum selbst, von den besonderen Umständen abhängt – eine allgemeingültige Regel gibt es dafür nicht.

Die obige Argumentation geht von der Annahme aus, daß die Mutter des Individuums mit absoluter Sicherheit weiterhin Kinder seines Vaters, aber keine Kinder von anderen männlichen Partnern erzeugt. Das Ausmaß, in dem man sich darauf verlassen kann, ist von dem Paarungssystem der Art abhängig. Wenn das Individuum einer Art angehört, in der Promiskuität die Regel ist, kann es nicht da-

mit rechnen, daß die Nachkommen seiner Mutter seine Vollgeschwister sind. Sogar unter idealen monogamen Verhältnissen gibt es einen scheinbar unwiderlegbaren Grund dafür, daß es für das Individuum weniger sicher ist, auf seine Mutter zu setzen als auf sich selbst: Sein Vater kann sterben. Wenn der Vater des Individuums tot ist, kann es von seiner Mutter beim besten Willen kaum erwarten, daß sie weiterhin dessen Kinder zur Welt bringt, oder etwa doch?

Nun, tatsächlich kann es das doch. Die Umstände, unter denen dies möglich ist, sind aus offensichtlichen Gründen von großem Interesse für die Theorie der Familienselektion. Als Säugetiere sind wir an die Vorstellung gewöhnt, daß die Geburt nach einem feststehenden und relativ kurzen Zeitintervall auf die Kopulation folgt. Bei uns Menschen kann ein Mann nur dann posthum der Vater eines Kindes werden, wenn er nicht länger als neun Monate tot ist (es sei denn, seine Spermien wurden in einer Samenbank tiefgefroren). Es gibt jedoch mehrere Insektengruppen, bei denen das Weibchen Sperma im Innern seines Körpers aufbewahrt, das für sein ganzes Leben reicht und das es im Laufe der Jahre auf seine Eier verteilt, um sie zu besamen, oft lange nach dem Tod seines Partners. Ein Individuum einer Art, die diese Eigenart besitzt, kann potentiell wirklich sehr sicher sein, daß es – genetisch gesehen – weiterhin auf seine Mutter setzen kann. Eine weibliche Ameise paart sich nur auf einem einzigen Hochzeitsflug zu Beginn ihres Erwachsenenlebens. Dann verliert sie ihre Flügel und paart sich nie wieder. Zugegeben, bei vielen Ameisenarten kopuliert das Weibchen auf seinem Hochzeitsflug mit mehreren Männchen. Wenn das Individuum aber einer jener Arten angehört, deren Weibchen stets monogam sind, so kann es in genetischer Hinsicht mindestens ebenso sicher auf seine Mutter setzen wie auf sich selbst. Der entscheidende Unterschied zwischen einer jungen Ameise und einem jungen Säugetier ist, daß es für die Ameise keine Bedeutung hat, ob ihr Vater tot ist oder nicht. (Höchstwahrscheinlich ist er tatsächlich tot!) Sie kann ziemlich sicher sein, daß das Sperma ihres Vaters diesen überlebt und daß ihre Mutter weiterhin Vollgeschwister von ihr selbst produzieren kann.

Wenn wir an den evolutionären Ursprüngen von Geschwisterfürsorge und Phänomenen wie den Insektensoldaten interessiert sind, sollten wir also mit besonderer Aufmerksamkeit jene Arten betrachten, deren Weibchen ihr Leben lang Sperma speichern. Im Fall von Ameisen, Bienen und Wespen besteht, wie in Kapitel 10 erörtert wird, eine genetische Besonderheit – Haplodiploidie –, die diese Arten möglicherweise prädisponiert hat, eine ausgeprägte soziale Organisation zu entwickeln. Ich behaupte aber, daß die Haplodiploidie nicht der einzige prädisponierende Faktor ist. Die Eigenart des lebenslangen Spermaspeicherns ist möglicherweise mindestens ebenso wichtig gewesen. Durch sie kann eine Mutter unter idealen Bedingungen genetisch ebenso wertvoll und ebenso der „altruistischen“ Hilfe wert sein wie ein eineiiger Zwilling.

12 Diese Bemerkung läßt mich heute vor Scham erröten. Wie ich inzwischen weiß, haben die Sozialanthropologen nicht nur etwas über den „Onkel-Effekt“ zu sagen: Viele von ihnen haben seit Jahren über kaum etwas anderes gesprochen! Der Effekt, den ich „vorhersagte“, ist in zahlreichen Kulturen eine empirisch belegte Tatsache, die den Anthropologen seit Jahrzehnten gut bekannt ist. Als ich die spezifische These vortrug, daß „in einer Gesellschaft mit einem hohen Grad an mütterlicher Untreue Onkel mütterlicherseits selbstloser sein [sollten] als ‚Väter‘,



da sie mehr Veranlassung zu der Überzeugung haben, mit dem Kind verwandt zu sein“, übersah ich außerdem leider die Tatsache, daß Richard Alexander bereits denselben Vorschlag gemacht hatte (in späteren Nachdrucken der ersten Auflage dieses Buches wird darauf in einer Fußnote hingewiesen). Die Hypothese wurde von Alexander selbst und anderen getestet, wobei man quantitative Ergebnisse aus der anthropologischen Literatur verwandte – mit positivem Resultat.

## 7. Familienplanung

1 Wynne-Edwards wird im allgemeinen freundlicher behandelt, als es bei akademischen Häretikern oft der Fall ist. Zwar hatte er ohne jeden Zweifel unrecht, doch hält man ihm weithin zugute (obwohl meiner persönlichen Meinung nach an diesem Punkt ziemlich übertrieben wird), daß er die Leute dadurch zu einem schärferen Nachdenken über die Selektion gezwungen hat. Er selbst brachte 1978 einen großmütigen Widerruf vor, als er schrieb:

Gegenwärtig herrscht unter den theoretischen Biologen allgemeiner Konsens darüber, daß keine glaubwürdigen Modelle aufgestellt werden können, wie der langsame Marsch der Gruppenauslese die viel raschere Verbreitung von egoistischen Genen, die Gewinne an individueller Fitneß bringen, überholen könnte. Ich akzeptiere daher ihre Ansicht.

So großmütig das Überdenken seiner Theorie auch gewesen sein mag, er hat es leider nochmals überdacht: Sein jüngstes Buch widerruft den Widerruf.

Die Gruppenselektion, wie wir alle sie seit langem verstehen, ist unter Biologen heute sogar noch stärker in Ungnade gefallen als zu der Zeit, als meine erste Auflage veröffentlicht wurde. Allerdings könnte ich dem Leser verzeihen, wenn er das Gegenteil vermutet: Es ist – besonders in Amerika – eine Generation herangewachsen, die mit dem Wort „Gruppenselektion“ wie mit Konfetti um sich wirft. Sie streut es über alle möglichen Arten von Fällen aus, die zuvor eindeutig und problemlos als etwas anderes aufgefaßt wurden (und von uns anderen immer noch so aufgefaßt werden), etwa als Familienselektion. Ich nehme an, es ist zwecklos, über solche semantischen Parvenus allzu ärgerlich zu werden. Nichtsdestoweniger: Die ganze Frage der Gruppenselektion war vor einem Jahrzehnt von John Maynard Smith und anderen sehr zufriedenstellend beigelegt worden, und es ist irritierend festzustellen, daß wir jetzt in zwei Generationen und auch in zwei Nationen aufgespalten sind, die nur durch eine gemeinsame Sprache getrennt sind. Es ist besonders unglücklich, daß Philosophen, die jetzt verspätet das Feld betreten, gleich zu Beginn von dieser jüngsten Laune der Terminologie verwirrt werden. Ich empfehle Alan Grafens Essay *Natural Selection, Kin Selection and Group Selection* als ein gedanklich klares und, wie ich hoffe, nunmehr definitives Ausräumen des Neo-Gruppenselektionsproblems.

## 8. Der Krieg der Generationen

1 Robert Trivers, dessen Veröffentlichungen in den frühen siebziger Jahren zu meinen wichtigsten Inspirationen beim Verfassen der ersten Auflage dieses Buches gehörten und von dessen Gedanken vor allem Kapitel 8 geprägt ist, hat end-

lich sein eigenes Buch, *Social Evolution*, geschrieben. Ich empfehle es nicht nur um seines Inhalts willen, sondern auch wegen seines Stils: gedanklich klar, wissenschaftlich korrekt, aber mit gerade genug Anthropomorphismen, um Wichtigtuert auf den Arm zu nehmen, und gewürzt mit persönlichen, autobiographischen Nebenbemerkungen. Ich kann nicht umhin, eine dieser letzteren zu zitieren – sie ist einfach zu charakteristisch. Trivers beschreibt seine Erregung beim Beobachten der Beziehung zwischen zwei rivalisierenden Pavianmännchen in Kenia: „Es gab noch einen anderen Grund für meine Aufregung, und das war eine unbewußte Identifikation mit Arthur. Arthur war ein großartiger Bursche in der Blüte seiner Jahre ...“ Trivers' neues Kapitel über den Konflikt zwischen Eltern und ihren Jungen bringt das Thema auf den neuesten Stand. Viel ist seiner Arbeit aus dem Jahre 1974 nicht hinzuzufügen, abgesehen von einigen neuen faktischen Beispielen. Die Theorie hat den Test der Zeit bestanden. Mehr ins Detail gehende mathematische und genetische Modelle haben bestätigt, daß Trivers' größtenteils verbale Beweisführung in der Tat aus der gegenwärtig akzeptierten Darwinschen Theorie folgt.

2 Alexander hat, in seinem 1980 veröffentlichten Buch *Darwinism and Human Affairs* (Seite 39), großzügig zugegeben, daß er unrecht hatte, als er behauptete, der Sieg der Eltern in dem Konflikt zwischen Eltern und ihren Jungen folge unausweichlich aus grundlegenden darwinistischen Annahmen. Es kommt mir jetzt so vor, als könne seine These, daß die Eltern im Kampf der Generationen einen asymmetrischen Vorteil gegenüber ihren Jungen genießen, durch ein Argument anderer Art gestützt werden, mit dem mich Eric Charnov bekannt machte.

Charnov schrieb über staatenbildende Insekten und die Ursprünge unfruchtbarer Kasten, aber sein Argument hat eine allgemeinere Gültigkeit, und ich werde es in allgemeiner Form ausdrücken. Stellen wir uns ein junges Weibchen einer monogamen Art – nicht notwendigerweise ein Insekt – auf der Schwelle zum Erwachsenenleben vor. Es steht vor dem Dilemma, ob es das Nest verlassen und versuchen soll, sich auf sich allein gestellt zu reproduzieren, oder ob es im elterlichen Nest bleiben und bei der Aufzucht seiner jüngeren Brüder und Schwestern mithelfen soll. Auf Grund der Fortpflanzungsgewohnheiten seiner Art kann es darauf vertrauen, daß seine Mutter ihm noch für eine lange Zeit weiterhin Brüder und Schwestern schenken wird. Nach Hamiltons Logik sind diese Geschwister für das Weibchen genetisch ebenso „wertvoll“, wie seine eigenen Nachkommen dies wären. Soweit es um den genetischen Verwandtschaftsgrad geht, sind die beiden Handlungsmöglichkeiten für das junge Weibchen gleich; ob es geht oder bleibt, macht für es selbst keinen Unterschied. Aber für seine Eltern ist es alles andere als gleichgültig, was es tut. Vom Standpunkt seiner alten Mutter aus gesehen, geht es um die Entscheidung zwischen Enkeln und Kindern. Neue Kinder sind, genetisch gesehen, doppelt so wertvoll wie neue Enkel. Wenn wir im Zusammenhang mit der Frage, ob die Nachkommen das Nest verlassen oder bleiben und im Nest mithelfen, von einem Konflikt zwischen Eltern und Nachkommen sprechen, handelt es sich nach Charnovs Ansicht um einen Konflikt, den die Eltern leicht für sich entscheiden können, und zwar aus dem sehr guten Grund, daß nur sie ihn überhaupt als Konflikt sehen!

Es ist ein bißchen wie ein Wettlauf zwischen zwei Athleten, bei dem man dem einen 1000 Mark für den Fall seines Sieges versprochen hat, seinem Gegner hingegen die gleiche Summe unabhängig davon, ob er gewinnt oder verliert. In einem solchen Fall würde man erwarten, daß der erste Läufer sich mehr anstrengt und daß er, wenn die zwei sonst gleich gut sind, wahrscheinlich gewinnen wird. Tatsächlich ist Charnovs Argument stärker, als dieser Vergleich erkennen läßt, weil die Kosten des Schnellaufens nicht so hoch sind, daß sie viele Leute abschrecken, ob sie nun eine finanzielle Belohnung dafür erhalten oder nicht. Solche olympischen Ideale sind ein zu großer Luxus für die darwinistischen Spiele: Anstrengung in eine Richtung wird immer in Form von verllorener Anstrengung in eine andere Richtung bezahlt. Es ist so, als ob die Wahrscheinlichkeit, zukünftige Rennen zu gewinnen, infolge von Erschöpfung um so weiter abnimmt, je mehr Anstrengung man in irgendein beliebiges Wettrennen steckt.

Die Bedingungen werden von Art zu Art verschieden sein, so daß wir nicht immer die Resultate darwinistischer Spiele vorhersagen können. Wenn wir aber nur die Nähe der genetischen Verwandtschaft in Betracht ziehen und ein monogames Begattungssystem zugrunde legen (bei dem die Tochter sicher sein kann, daß ihre Geschwister Vollgeschwister sind), können wir erwarten, daß eine alte Mutter ihre junge erwachsene Tochter mit Erfolg dazu bringen kann, zu bleiben und mitzuhelfen. Die Mutter hat alles zu gewinnen, während die Tochter keinen Anreiz haben wird, den Überzeugungskünsten ihrer Mutter zu widerstehen, weil sie genetisch den möglichen Alternativen gegenüber indifferent ist.

Wieder einmal ist es wichtig zu betonen, daß dies ein „Unter sonst gleichen Voraussetzungen“-Argument ist. Obwohl die übrigen Voraussetzungen gewöhnlich nicht gleich sein werden, könnte Charnovs Beweisführung für Alexander oder jemand anderen nützlich sein, der eine Theorie der elterlichen Manipulation vertritt. Auf jeden Fall sind Alexanders praktische Argumente zugunsten eines zu erwartenden elterlichen Sieges – Eltern sind größer, stärker und so weiter – stichhaltig.

## 9. Der Krieg der Geschlechter

1 Wie so oft verbirgt auch dieser Eingangssatz ein implizites „unter sonst gleichen Voraussetzungen“. Selbstverständlich haben Partner eine ganze Menge zu gewinnen, wenn sie zusammenarbeiten. Dies wird das ganze Kapitel hindurch immer wieder deutlich. Denn schließlich ist es wahrscheinlich, daß Gatten miteinander ein Nichtnullsummenspiel spielen, das heißt ein Spiel, bei dem beide ihre Gewinne durch Zusammenarbeit vergrößern können und nicht der Gewinn des einen zwangsläufig der Verlust des anderen ist. (Ich werde diesen Gedanken in Kapitel 12 erklären.) Dies ist eine der Stellen im Buch, an denen mein Ton zu weit in Richtung der zynischen, egoistischen Sichtweise des Lebens ausgeschlagen ist. Zu jener Zeit schien das notwendig, da die damals vorherrschende Sicht der Paarbildung im Tierreich allzuweit in die entgegengesetzte Richtung ging. Nahezu überall ging man völlig unkritisch davon aus, daß Partner unveränderlich miteinander kooperieren. Die Möglichkeit der Ausbeutung wurde nicht einmal in Betracht gezogen. In diesem historischen Zusammenhang ist der offensichtliche Zynismus meines Eingangssatzes verständlich, doch heute würde ich einen milderen Ton anschlagen. In ähnlicher Weise erscheinen mir heute meine Bemerkungen

über die menschlichen Geschlechterrollen naiv in ihrer Ausdrucksweise. Zwei Bücher, die sich ausführlicher mit der Evolution der menschlichen Geschlechtsunterschiede befassen, sind *Sex, Evolution and Behavior* von Martin Daly und Margo Wilson sowie Donald Symons' *The Evolution of Human Sexuality*.

2 Es scheint heute irreführend, den Größenunterschied zwischen Spermien und Eizellen als Grundlage der Geschlechterrollen zu betonen. Selbst wenn ein einzelnes Spermium klein und billig ist, ist es alles andere als billig, Millionen von Spermien zu produzieren und gegen all die Konkurrenz in ein Weibchen hineinzupraktizieren. Heute ziehe ich es vor, die grundlegende Asymmetrie zwischen Männchen und Weibchen folgendermaßen zu erklären:

Nehmen wir an, wir beginnen mit zwei Geschlechtern, die keine der besonderen Attribute von Männchen und Weibchen besitzen. Geben wir ihnen die neutralen Namen A und B. Wir brauchen lediglich festzulegen, daß alle Paarungen zwischen A und B vor sich gehen müssen. Nun sieht sich jedes Tier, ob A oder B, der Notwendigkeit eines Kompromisses gegenüber. Zeit und Anstrengung, die auf den Kampf mit Rivalen verwandt werden, können nicht zum Aufziehen existierender Nachkommen genutzt werden und umgekehrt. Man kann erwarten, daß jedes Tier seine Anstrengung in einem konstanten Verhältnis auf diese beiden rivalisierenden Ziele verteilt. Nun ist es aber möglich, und das ist der Punkt, auf den ich hinauswill, daß sich das Geschlecht A bei einem anderen Gleichgewicht einspielt als B, und wenn sie dies tun, wird sich wahrscheinlich ein immer größer werdender Unterschied zwischen ihnen einstellen.

Um dies nachzuvollziehen, nehmen wir an, daß die beiden Geschlechter A und B sich von Anfang an darin unterscheiden, ob sie ihren Erfolg stärker durch Investition in Kinder oder durch Investition in Kämpfe beeinflussen können. (Ich werde den Ausdruck „kämpfen“ für alle Sorten direkter Konkurrenz innerhalb desselben Geschlechts benutzen.) Anfänglich kann der Unterschied zwischen den Geschlechtern sehr gering sein, denn ich will ja gerade beweisen, daß er eine inhärente Tendenz besitzt, immer größer zu werden. Nehmen wir an, bei Geschlecht A ist zu Anfang das Kämpfen entscheidender für den Fortpflanzungserfolg als elterliche Fürsorge; bei B dagegen trägt zu Beginn die elterliche Fürsorge ein wenig mehr als das Kämpfen zur Variation des Fortpflanzungserfolgs bei. Dies bedeutet zum Beispiel, daß die Angehörigen des Geschlechts A zwar selbstverständlich von der elterlichen Fürsorge profitieren, der Unterschied zwischen einem erfolgreich und einem nicht erfolgreich pflegenden Elternteil bei ihnen jedoch kleiner ist als der zwischen einem erfolgreichen und einem nicht erfolgreichen Kämpfer. Beim Geschlecht B trifft genau das Gegenteil zu. Bei gegebenem Aufwand kann A also durch Kämpfen einen Gewinn erzielen, wohingegen B mit größerer Wahrscheinlichkeit profitiert, wenn er seine Anstrengungen zu Lasten des Kämpfens verstärkt auf die elterliche Fürsorge lenkt.

In jeder Generation wird daher das Geschlecht A ein bißchen mehr kämpfen als in der vorhergehenden, und das Geschlecht B wird ein bißchen weniger kämpfen und ein wenig mehr Fürsorge üben. Nun wird der Unterschied zwischen dem besten und dem schlechtesten A, was das Kämpfen betrifft, sogar noch größer und der Unterschied zwischen dem besten und dem schlechtesten A in bezug auf Elternfürsorge sogar noch geringer sein. Daher hat ein A sogar noch mehr dadurch zu

gewinnen, daß er seine Kräfte auf das Kämpfen richtet, und sogar noch weniger dadurch, daß er seine Anstrengungen in die Fürsorge steckt. Genau das Umgekehrte wird im Verlauf der Generationen auf das Geschlecht B zutreffen. Die Schlüsselüberlegung dabei ist, daß ein geringer anfänglicher Unterschied zwischen den Geschlechtern sich von allein vergrößert: Die Auslese kann bei einer leichten Differenz beginnen und sie größer und größer werden lassen, bis die Angehörigen des Geschlechts A das werden, was wir heute Männchen nennen, und die Individuen mit dem Geschlecht B das, was wir heute als Weibchen bezeichnen. Die anfängliche Differenz kann so klein sein, daß sie durch Zufall entstehen kann. Schließlich ist es sehr unwahrscheinlich, daß die Startbedingungen der beiden Geschlechter genau identisch sind.

Wie der Leser bemerken wird, ähnelt dies der von Parker, Baker und Smith entwickelten Theorie über die frühe Aufteilung der ursprünglichen Gameten in Spermien und Eizellen, die ich auf Seite 246 erörtert habe. Das gerade ausgeführte Argument ist aber allgemeinerer Art. Die Trennung in Samen- und Eizellen ist nur ein Aspekt einer grundlegenden Trennung der Geschlechterrollen. Statt sie als primär zu behandeln und alle charakteristischen Attribute von Männchen und Weibchen auf sie zurückzuführen, kennen wir nun eine Argumentation, die die Aufteilung in Spermien und Eizellen sowie andere Aspekte alle auf dieselbe Weise erklärt. Wir brauchen lediglich vorauszusetzen, daß es zwei Geschlechter gibt, die sich miteinander paaren; weitere Informationen über diese Geschlechter sind nicht notwendig. Von dieser Mindestannahme ausgehend, erwarten wir positiv, daß sich die beiden Geschlechter, so gleich sie einander zu Beginn auch sein mögen, in zwei Geschlechter auseinanderentwickeln werden, die sich auf entgegengesetzte und einander komplementäre Fortpflanzungstechniken spezialisieren. Die Trennung in Spermien und Eizellen ist ein Symptom dieser allgemeineren Aufteilung, nicht ihre Ursache.

3 Diese Idee, zu versuchen, eine evolutionär stabile Mischung von Strategien innerhalb eines Geschlechts zu finden, die durch eine evolutionär stabile Mischung von Strategien in dem anderen Geschlecht ausgeglichen wird, ist inzwischen von Maynard Smith selbst weiter vorangetrieben worden und, unabhängig davon, aber in eine ähnliche Richtung weisend, auch von Alan Grafen und Richard Sibby. Der Beitrag von Grafen und Sibby ist technisch weiter fortgeschritten, der von Maynard Smith dagegen ist leichter mit Worten zu erklären. Kurz zusammengefaßt, beginnt er mit der Annahme von zwei Strategien – Behüten und Verlassen –, die von jedem der beiden Geschlechter angewandt werden können. Wie in meinem Modell der Strategien „spröde/leichtfertig“ und „treu/flutterhaft“ ist von Interesse, welche Kombinationen männlicher Strategien gegen welche Kombinationen weiblicher Strategien stabil sind. Die Antwort hängt von unseren Annahmen über die ökonomischen Lebensbedingungen der Spezies ab. Interessanterweise jedoch erhalten wir, sosehr wir die ökonomischen Voraussetzungen auch variieren, niemals ein vollständiges Kontinuum quantitativ variierender stabiler Resultate. Das Modell neigt dazu, sich bei einem von nicht mehr als vier stabilen Resultaten einzuspielen. Diese vier Resultate werden nach Tierarten benannt, die beispielhaft für sie sind. Es gibt die Ente (Männchen verläßt, Weibchen behütet), den Stichling

(Weibchen verläßt, Männchen behütet), die Fruchtfliege (beide verlassen) und den Gibbon (beide behüten).

Und nun etwas noch Interessanteres. Wie wir aus Kapitel 5 wissen, können ESS-Modelle sich bei jedem von zwei alternativen Resultaten einspielen, die beide gleich stabil sind. Das gleiche gilt für dieses Modell von Maynard Smith. Besonders interessant daran ist, daß bestimmte Paare dieser Ergebnisse im Gegensatz zu anderen Ergebnispaares unter denselben ökonomischen Umständen stabil sind. Beispielsweise sind unter einer Reihe von Umständen sowohl Ente als auch Stichling stabil. Welches der beiden tatsächlich eintritt, hängt vom Zufall ab oder, genauer gesagt, von Zufallsereignissen der Evolutionsgeschichte – von Anfangsbedingungen. Unter einer anderen Reihe von Umständen sind Gibbon und Fruchtfliege beide stabil. Wiederum bestimmt der historische Zufall, welches der beiden Modelle bei einer gegebenen Tierart eintritt. Aber es gibt keine Umstände, unter denen sowohl Gibbon als auch Ente stabil sind, und ebenso keine Umstände, unter denen Ente und Fruchtfliege stabil sind. Diese Analyse von Kombinationen zusammenpassender und nicht zusammenpassender evolutionär stabiler Strategien hat interessante Konsequenzen für unsere Rekonstruktionen der Evolutionsgeschichte. Beispielsweise veranlaßt sie uns zu der Erwartung, daß gewisse Sorten von Übergängen zwischen Paarungssystemen in der Evolutionsgeschichte wahrscheinlich, andere dagegen unwahrscheinlich sein werden. Maynard Smith befaßt sich mit diesen historischen Vernetzungen in einem kurzen Überblick über die verschiedenen Paarungsmuster im Tierreich, und er schließt mit der denkwürdigen rhetorischen Frage: „Warum haben männliche Säugetiere keine Milch?“

4 Ich bedaure sagen zu müssen, daß diese Feststellung falsch ist. Sie ist jedoch auf interessante Weise falsch, deshalb habe ich den Fehler stehengelassen und werde mir nun einige Zeit nehmen, um ihn aufzuzeigen. Es handelt sich um einen Fehler derselben Art, wie ihn Gale und Eaves in dem Originalbeitrag von Maynard Smith und Price entdeckt haben (siehe Seite 447, Anmerkung 2). Zwei mathematisch arbeitende Biologen in Österreich, P. Schuster und K. Sigmund, machten auf meinen Fehler aufmerksam.

Ich hatte die Verhältniszahlen von treuen Männchen zu Schürzenjägern und von spröden zu leichtfertigen Weibchen korrekt ausgerechnet, bei denen die beiden Sorten von Männchen beziehungsweise Weibchen gleich erfolgreich waren. Bei diesen Werten besteht in der Tat ein Gleichgewicht, doch habe ich versäumt nachzuprüfen, ob es auch ein *stabiles* Gleichgewicht ist. Es hätte eine Situation sein können, die einer unsicheren Gratwanderung glich und nicht einem sicheren Tal. Um eine Situation auf ihre Stabilität zu überprüfen, müssen wir feststellen, was geschehen würde, wenn wir das Gleichgewicht leicht stören. (Wenn wir einen Ball von einem Grat hinunterstoßen, verlieren wir ihn; wenn wir ihn von der Mitte eines Tales wegstoßen, kommt er zurückgerollt.) In meinem speziellen Zahlenbeispiel war das Gleichgewichtsverhältnis für Männchen  $5/8$  treu und  $3/8$  Schürzenjäger.

Was geschieht nun, wenn durch Zufall das Verhältnis von Schürzenjägern in der Population auf einen Wert ansteigt, der geringfügig über dem des Gleichgewichts liegt? Damit sich das Gleichgewicht als stabil und sich-selbst-korrigierend qualifiziert, sollten die Schürzenjäger unverzüglich anfangen, ein wenig schlechter ab-

zuschneiden. Unglücklicherweise geschieht dies nicht, wie Schuster und Sigmund zeigten. Im Gegenteil, den Schürzenjägern beginnt es besserzugehen! Weit entfernt davon, selbststabilisierend zu sein, wird ihre Häufigkeit in der Population zunehmend größer. Sie steigt an – nicht unbegrenzt, sondern nur bis zu einem gewissen Punkt. Wenn wir eine dynamische Computersimulation des Modells vornehmen, wie ich dies inzwischen getan habe, so erhalten wir einen sich endlos wiederholenden Zyklus. Ironischerweise ist dies genau der Zyklus, den ich hypothetisch auf Seite 262 beschrieben habe, aber damals glaubte ich, er sei lediglich ein gutes Hilfsmittel zur Erklärung des Prinzips, geradeso wie das Modell der Falken und Tauben. In Anlehnung an die Falken und Tauben nahm ich an – was völlig falsch war –, daß der Zyklus nur hypothetischer Art sei und daß das System sich in Wirklichkeit bei einem stabilen Gleichgewicht einpendeln würde. Schusters und Sigmunds Startschuß habe ich nichts hinzuzufügen:

Kurz gesagt können wir also zwei Schlußfolgerungen ziehen:

- (a) daß der Kampf der Geschlechter vieles gemein hat mit Raub; und
- (b) daß das Verhalten von Liebenden sich wandelt wie der Mond und unvorhersagbar ist wie das Wetter.

Natürlich brauchte man keine Differentialgleichungen, um dies schon früher zu bemerken.

5 Die Hypothese, die Tamsin Carlisle noch als Studentin über Fische aufstellte, ist inzwischen von Mark Ridley getestet worden, und zwar anhand von Vergleichen, die dieser im Verlauf einer erschöpfenden Betrachtung der väterlichen Fürsorge im ganzen Tierreich angestellt hat. Seine Veröffentlichung ist ein erstaunlicher Kraftakt, der, wie Carlisles Hypothese selbst, ebenfalls als ein Referat begann, das er während seines Studiums für mich schrieb. Bedauerlicherweise wurde Carlisles Hypothese durch Ridleys Arbeit nicht bestätigt.

6 R. A. Fishers in extremer Kürze dargestellte Theorie eines unaufhaltsamen Prozesses der geschlechtlichen Auslese ist nunmehr mathematisch von R. Lande und anderen ausgearbeitet worden. Sie ist zu einem schwierigen Thema geworden, aber man kann sie auch mit nichtmathematischen Ausdrücken erklären, sofern man über ausreichend Raum dafür verfügt. Doch bedarf es dazu eines ganzen Kapitels, und ich habe ihr in meinem Buch *Der blinde Uhrmacher* eines (Kapitel 8) gewidmet, deshalb werde ich hier nichts mehr darüber sagen.

Statt dessen werde ich mich mit einem Problem befassen, das im Zusammenhang mit der geschlechtlichen Auslese steht und das ich in keinem meiner Bücher jemals ausreichend hervorgehoben habe. Wie bleibt die erforderliche Variabilität erhalten? Die natürliche Selektion kann nur dann funktionieren, wenn es einen reichlichen Vorrat an genetischer Variabilität gibt, auf die sie einwirken kann. Sollte ich beispielsweise versuchen, Kaninchen mit immer längeren Ohren zu züchten, so werde ich zu Beginn Erfolg damit haben. Das durchschnittliche Kaninchen in einer wildlebenden Population wird mittelgroße Ohren haben (nach Kaninchen-Maßstab; nach unseren menschlichen Maßstäben werden die Ohren natürlich sehr lang sein). Ein paar Kaninchen werden Ohren haben, die kürzer als der Durchschnitt sind, und ein paar andere überdurchschnittlich lange. Wenn wir lediglich die mit den längsten Ohren zur Zucht heranziehen, wird es uns gelingen,

den Durchschnitt in den nachfolgenden Generationen zu vergrößern – eine Zeitlang. Wenn wir jedoch in unserer Zucht *immer weiter* die Individuen einsetzen, die die längsten Ohren haben, so wird ein Zeitpunkt kommen, an dem die erforderliche Variabilität nicht mehr verfügbar ist. Sie werden alle die „längsten“ Ohren haben, und die Evolution wird zum Stillstand kommen. Bei der normalen Evolution ist so etwas kein Problem, da die Umwelt in der Regel nicht durchgehend und unwandelbar Druck in nur eine Richtung ausübt. Die „beste“ Länge für jedes Teil eines Tieres ist normalerweise nicht „ein bißchen länger als der gegenwärtige Durchschnitt, gleichgültig welches dieser gegenwärtige Durchschnitt sein mag“. Die beste Länge ist mit größerer Wahrscheinlichkeit ein bestimmtes Maß, etwa drei Zentimeter. Aber die geschlechtliche Auslese kann tatsächlich die peinliche Eigenschaft haben, ein immer weiter fortschreitendes „Optimum“ zu forcieren. Die Mode bei den Weibchen könnte in der Tat wünschen, daß die Ohren der Männchen immer länger werden, gleichgültig, wie lang die Ohren der gegenwärtigen Population bereits sein mögen. So könnte die Variabilität ernstlich in Gefahr geraten verlorenzugehen. Und doch scheint die sexuelle Auslese funktioniert zu haben; es gibt in der Tat absurd übertriebenen männlichen Schmuck. Wir scheinen es hier mit einem Paradox zu tun zu haben, das wir als das Paradox der verschwindenden Variabilität bezeichnen können.

Landes Lösung für das Paradox ist die Mutation. Er glaubt, daß es immer genug Mutationen geben wird, um einer anhaltenden Selektion als Treibstoff zu dienen. Man hatte dies zuvor bezweifelt, weil man stets im Sinne jeweils nur eines einzelnen Gens gedacht hatte: Die Mutationsrate an jedem einzelnen Genlocus ist zu gering, um das Paradox der verschwindenden Variabilität zu lösen. Lande erinnerte uns daran, daß „Schwänze“ und andere Dinge, auf die die geschlechtliche Auslese einwirkt, von einer großen Zahl verschiedener Gene – „Polygenen“ – beeinflusst sind, deren geringe Effekte sich summieren. Außerdem wird sich der Satz relevanter Polygene mit dem Fortschreiten der Evolution verändern: Neue Gene werden hinzukommen, die die Variabilität der „Schwanzlänge“ beeinflussen, alte werden verlorengehen. Mutationen können jeden dieser großen und sich verschiebenden Sätze von Genen verändern, so daß das Paradox der verschwindenden Variabilität selbst verschwindet.

W. D. Hamiltons Antwort auf das Paradox sieht anders aus. Er beantwortet es auf dieselbe Weise, wie er heute auf die meisten Fragen antwortet: „Parasiten“. Denken wir wieder an die Kaninchen. Die beste Länge für Kaninchenohren ist vermutlich von verschiedenen akustischen Faktoren abhängig. Es gibt keinen Grund anzunehmen, daß diese Faktoren sich im Verlauf der Generationen anhaltend und in gleichbleibender Richtung verändern. Die beste Länge für Kaninchenohren mag nicht absolut konstant sein, aber die Auslese wird sie kaum so weit in irgendeine spezielle Richtung drängen, daß sie von der im gegenwärtigen Genpool vorhandenen Variabilität nicht mehr ohne weiteres abgedeckt wird. Also kein Paradox der verschwindenden Variabilität.

Doch schauen wir uns nun die Art stark fluktuierender Umwelt an, wie Parasiten sie schaffen. In einer Welt voller Parasiten besteht eine starke Auslese zugunsten der Widerstandsfähigkeit gegen diese. Die natürliche Auslese wird jeweils die Kaninchen begünstigen, die am wenigsten anfällig für die zufällig in ihrer Umwelt vorhandenen Parasiten sind. Der entscheidende Punkt ist, daß es nicht immer die-



selben Parasiten sein werden. Seuchen kommen und gehen. Heute mag es die Myxomatose sein, im nächsten Jahr eine Krankheit, die bei den Kaninchen der Pest entspricht, im Jahr darauf Kaninchen-Aids und so weiter. Dann, vielleicht nach einem Zehnjahreszyklus, ist es erneut die Myxomatose, und der Kreis beginnt von neuem. Oder das Myxomatosevirus selbst mag sich so entwickeln, daß es alle denkbaren Gegenanpassungen der Kaninchen überwindet. Hamilton stellt sich Zyklen von Gegenanpassungen und Gegen-Gegenanpassungen vor, die sich endlos fortsetzen und ständig für neue, völlig veränderte Definitionen des „besten“ Kaninchens sorgen.

Das Fazit all dieser Überlegungen ist, daß ein wichtiger Unterschied zwischen den Anpassungen zugunsten der Resistenz gegen Krankheiten und Anpassungen an die physische Umwelt besteht.

Während es eine relativ feststehende „beste“ Länge für ein Kaninchenbein geben könnte, gibt es kein unveränderlich „bestes“ Kaninchen, soweit es die Resistenz gegen Krankheiten betrifft. Mit dem Wechsel der jeweils gefährlichsten Krankheit wechselt auch das „beste“ Kaninchen. Sind Parasiten die einzige selektive Kraft, die auf diese Weise funktioniert? Wie beeinflussen beispielsweise Räuber ihre Beute und umgekehrt? Hamilton stimmt mit uns darin überein, daß sie im wesentlichen wie Parasiten aufeinander wirken. Doch ihre Evolution verläuft nicht so schnell wie die vieler Parasiten. Und Parasiten bringen mit größerer Wahrscheinlichkeit als Räuber oder Beute detaillierte Gen-für-Gen-Gegenanpassungen hervor.

Hamilton macht die zyklischen Herausforderungen durch die Parasiten zur Grundlage einer alles in allem viel grandioseren Theorie, seiner Theorie darüber, warum es überhaupt Sex gibt. Doch an dieser Stelle geht es uns um seine Lösung des Paradoxons der verschwindenden Variabilität bei geschlechtlicher Auslese: Er sucht die Ursache bei den Parasiten. Er glaubt, daß erbliche Krankheitsresistenz das wichtigste Kriterium ist, anhand dessen die Weibchen Männchen auswählen. Krankheiten sind ein so schwerwiegendes Übel, daß die Weibchen von jeder eventuellen Fähigkeit, eine Krankheit bei potentiellen Partnern zu erkennen, einen großen Gewinn haben. Ein Weibchen, das sich wie ein guter Diagnostiker verhält und das gesündeste Männchen als Partner auswählt, wird gewöhnlich gesunde Gene für seine Kinder gewinnen. Da nun die Definition des „besten Kaninchens“ sich ständig verändert, wird es immer etwas Wichtiges geben, zwischen dem die Weibchen zu wählen haben, wenn sie die Männchen durchmustern. Es wird immer „gute“ und „schlechte“ Männchen geben. Sie werden nicht alle nach Generationen der Auslese zu „guten Männchen“ geworden sein, denn inzwischen werden die Parasiten und damit auch die Definition eines „guten“ Kaninchens sich verändert haben. Gene für die Resistenz gegen einen Stamm des Myxomatosevirus werden gegen den nächsten Stamm, der durch Mutation die Szene betritt, nicht viel nützen. Und dieser Zyklus der Krankheitsevolution schreitet unbegrenzt fort. Der Druck durch die Parasiten läßt niemals nach, und so können auch die Weibchen in ihrer unbarmherzigen Suche nach gesunden Männchen nicht nachgeben.

Wie werden die Männchen darauf reagieren, von Weibchen, die wie Ärzte handeln, untersucht zu werden? Kommt es zur Begünstigung von Genen für das Vorspiegeln von guter Gesundheit? Zu Beginn vielleicht, aber dann wird die Auslese auf die Weibchen einwirken und ihre diagnostischen Fertigkeiten verschärfen, so

daß sie die Vortäuscher von den wirklich Gesunden unterscheiden können. Am Ende, so glaubt Hamilton, werden die Weibchen derart gute Ärzte sein, daß die Männchen gezwungen sein werden, wenn sie sich überhaupt anpreisen, dies ehrlich zu tun. Wenn irgendeine sexuelle Reklame bei Männchen übertrieben wird, so wird dies daran liegen, daß sie ein echtes Anzeichen für Gesundheit ist. Die Evolution bei den Männchen wird dahin gehen, es für die Weibchen leicht erkennbar zu machen, daß sie gesund sind – wenn dies der Fall ist. Wirklich gesunde Männchen werden nur zu gern auf diese Tatsache aufmerksam machen. Kranke Männchen natürlich nicht, aber was können sie tun? Wenn sie nicht wenigstens *versuchen*, ein Gesundheitszeugnis vorzuweisen, werden die Weibchen die schlimmsten Schlußfolgerungen ziehen. Nebenbei gesagt wäre all dieses Gerede von Ärzten irreführend, wenn es den Gedanken nahelegen würde, daß die Weibchen daran interessiert sind, die Männchen zu heilen. Ihr einziges Interesse ist die Diagnose, und es ist kein altruistisches Interesse. Und ich nehme an, es ist nicht mehr erforderlich, mich für im übertragenen Sinne gebrauchte Ausdrücke wie „Ehrlichkeit“ und „Schlußfolgerungen ziehen“ zu entschuldigen.

Um zur Reklame zurückzukehren: Es ist, als ob die Männchen von den Weibchen gezwungen werden, Fieberthermometer zu entwickeln, die ständig aus ihrem Mund heraus schauen und für die Weibchen gut leserlich sind. Worin könnten diese „Thermometer“ bestehen? Nun, denken wir zum Beispiel an den spektakulär langen Schwanz eines männlichen Paradiesvogels. Wir haben bereits Fishers elegante Erklärung für diesen auffälligen Schmuck kennengelernt. Hamiltons Erklärung ist im Ganzen realistischer. Ein weitverbreitetes Krankheitssymptom bei Vögeln ist Durchfall. Wenn ein Vogel einen langen Schwanz hat, wird dieser durch Durchfall wahrscheinlich verschmutzt. Wenn ein Vogel die Tatsache verschleiern will, daß er an Durchfall leidet, so kann er dies am besten tun, indem er es vermeidet, einen langen Schwanz zu haben. Entsprechend kann ein Vogel, der darauf aufmerksam machen will, daß er *nicht* unter Durchfall leidet, dies am besten mit Hilfe eines sehr langen Schwanzes tun. Dadurch wird die Tatsache, daß sein Schwanz sauber ist, um so augenfälliger. Wenn der Vogel überhaupt kaum einen Schwanz hat, können die Weibchen nicht sehen, ob er sauber ist oder nicht, und vermuten das Schlimmste. Hamilton würde sich nicht auf diese *spezielle* Erklärung für die Schwänze der Paradiesvögel festlegen wollen, aber es ist ein gutes Beispiel für die *Art* Erklärung, die er bevorzugt.

Ich habe das Bild von Weibchen benutzt, die wie diagnostizierende Ärzte handeln, und von Männchen, die ihnen ihre Aufgabe erleichtern, indem sie überall „Thermometer“ zur Schau stellen. Der Gedanke an andere diagnostische Hilfsmittel des Arztes, wie Blutdruckmesser und Stethoskop, brachte mich auf eine Reihe von Spekulationen über die sexuelle Auslese beim Menschen. Ich werde sie kurz darstellen, obgleich ich zugebe, daß ich sie weniger plausibel als unterhaltsam finde. Zuerst eine Theorie darüber, warum bei den Menschen der Penisknochen verlorengegangen ist. Ein erigierter Penis kann so hart und steif sein, daß viele Leute im Spaß ihren Zweifel darüber Ausdruck geben, ob nicht ein Knochen darin sei. Viele Säugetiere besitzen tatsächlich einen versteifenden Knochen, das Baculum oder Os penis, um die Erektion zu stützen. Darüber hinaus ist er bei unseren Verwandten, den Menschenaffen, weit verbreitet; sogar unser engster Vetter, der Schimpanse, hat einen solchen Knochen, wenngleich zugegebenermaßen ei-

nen sehr winzigen, der möglicherweise auf dem evolutionären Rückzug ist. Es scheint bei den Menschenaffen eine Tendenz gegeben zu haben, den Penisknochen zu reduzieren; unsere Art, ebenso wie eine Reihe von Affenarten, hat ihn völlig verloren. Somit sind wir den Knochen los, der es unseren Ahnen vermutlich leicht gemacht hat, einen schön steifen Penis zu haben. Statt dessen verlassen wir uns völlig auf ein hydraulisches Pumpsystem, das doch unbestreitbar eine teure und umständliche Lösung zu sein scheint. Und es ist nur zu bekannt, daß die Erektion versagen kann – bedauerlich, um das Mindeste zu sagen, für den genetischen Erfolg eines Männchens in der freien Wildbahn. Womit kann dem ganz offensichtlich abgeholfen werden? Mit einem Knochen im Penis natürlich. Warum verhilft uns die Evolution dann nicht zu einem? Dieses Mal wenigstens können die Biologen der Brigade der „genetischen Beschränkungen“ sich nicht mit einem „Oh, die erforderliche Variation konnte einfach nicht entstehen“ aus der Affäre ziehen. Denn bis vor kurzem besaßen unsere Vorfahren ja gerade einen solchen Knochen, und wir haben in Wirklichkeit alle nur denkbaren Anstrengungen unternommen, um ihn loszuwerden! Warum?

Die Erektion beim Menschen erfolgt ausschließlich durch Blutdruck. Es ist leider nicht sehr plausibel vorzuschlagen, daß die Härte der Erektion das Äquivalent zum Blutdruckmesser eines Arztes ist, das vom weiblichen Geschlecht dazu benutzt wird, die Gesundheit des männlichen Partners zu untersuchen. Aber wir sind nicht an das Bild des Blutdruckmessers gebunden. Wenn, *aus welchem Grund auch immer*, ein Versagen der Erektion eine zuverlässige Frühwarnung für bestimmte Arten von Krankheiten ist, seien es physische oder psychische, so kann eine Version der Theorie zutreffen. Die Frauen benötigen lediglich ein verlässliches Werkzeug für die Diagnose. Die Ärzte benutzen bei Routineuntersuchungen keinen Erektionstest – sie ziehen es vor, uns zu bitten, die Zunge herauszustrecken. Aber Erektionsversagen ist ein bekanntes frühes Warnzeichen für Diabetes und gewisse neurologische Erkrankungen. Weit häufiger ist es das Resultat psychischer Faktoren – Depressionen, Angstzustände, Streß, Überarbeitung, Vertrauensverlust und so weiter. (In der Natur mögen vielleicht unten in der Hackordnung angesiedelte Männchen auf diese Weise betroffen sein. Einige Affen benutzen den aufgerichteten Penis als Drohsignal.) Es ist nicht undenkbar, daß die Frauen, wenn die natürliche Auslese ihre diagnostischen Fertigkeiten verfeinert hat, alle möglichen Hinweise auf die Gesundheit und psychische Belastbarkeit eines Mannes aus dem Tonus und der Haltung seines Penis ablesen können. Aber ein Knochen könnte dies zunichte machen! Jeder kann einen Knochen in seinem Penis wachsen lassen; man braucht dazu nicht besonders gesund oder widerstandsfähig zu sein. Daher hat der Selektionsdruck seitens der Frauen die Männer gezwungen, das Os penis zu verlieren, weil dann nur wirklich gesunde und starke Männer einen wirklich steifen Penis präsentieren und die Frauen ungehindert eine Diagnose vornehmen konnten.

An diesem Punkt wird möglicherweise Widerspruch laut. Woher, so könnte man fragen, hätten die Weibchen, die die Auslese durchsetzten, wohl wissen sollen, ob die Steifheit, die sie fühlten, Knochen war oder hydraulischer Druck? Schließlich bemerkte ich eingangs, daß sich eine Erektion beim Menschen wie ein Knochen anfühlen kann. Doch ich habe meine Zweifel daran, ob die Frauen wirklich so leicht zu täuschen waren. Sie unterlagen ebenfalls der Selektion, die in ihrem Fall

nicht dahinging, einen Knochen zu verlieren, sondern Urteilskraft zu gewinnen. Und man vergesse nicht, daß die Frau auch mit demselben Penis zu tun hat, wenn er nicht erigiert ist, und der Gegensatz ist enorm auffallend. Knochen können sich nicht auflösen (aber zugegebenermaßen eingezogen werden). Vielleicht ist es das beeindruckende Doppelleben des Penis, das die Glaubwürdigkeit des hydraulischen Anpreisens garantiert.

Nun zum „Stethoskop“. Betrachten wir ein anderes bekanntes Schlafzimmerproblem, das Schnarchen. Heutzutage ist es vielleicht nur eine Unannehmlichkeit des Zusammenlebens. Früher einmal konnte es über Leben und Tod entscheiden. In der Stille einer ruhigen Nacht kann Schnarchen bemerkenswert laut sein. Es könnte von weit und breit Räuber zu dem Schnarcher und der Gruppe, in der er liegt, heranzurufen. Warum aber schnarchen dann so viele Menschen? Stellen wir uns eine schlafende Horde unserer Vorfahren in irgendeiner Höhle des Pleistozän vor. Die Männer schnarchen in verschiedenen Tönen, die Frauen liegen wach und haben nichts anderes zu tun als zuzuhören (ich nehme an, es ist wahr, daß Männer mehr schnarchen). Liefern die Männer den Frauen absichtlich angezeigte und verstärkte stethoskopische Informationen? Könnte die genaue Qualität und das Timbre des Schnarchens eine Diagnose über den Zustand der Atemwege erlauben? Ich möchte nicht behaupten, daß man nur schnarcht, wenn man krank ist. Eher schon, daß das Schnarchen wie die konstante Trägerfrequenz eines Radiosenders ist: ein klares Signal, das in diagnostisch brauchbarer Weise von dem Zustand *moduliert* wird, in dem sich Nase und Kehle befinden. Der Gedanke, daß Frauen den klaren Trompetenton sauberer Bronchien einem von Viren kündenden Schnorcheln vorziehen, ist gut und schön, aber ich gestehe, daß es mir schwerfällt, mir vorzustellen, daß Frauen überhaupt positiv auf einen Schnarcher reagieren. Doch die persönliche Intuition ist bekanntlich unzuverlässig. Vielleicht würde dies zumindest ein Forschungsprojekt für eine an Schlaflosigkeit leidende Ärztin abgeben. Diese könnte sich übrigens in einer guten Ausgangsposition befinden, um die andere Theorie ebenfalls zu testen.

Der Leser sollte diese beiden Spekulationen nicht allzu ernst nehmen. Sie haben ihren Zweck erfüllt, wenn sie das Prinzip der Hamiltonschen Theorie darüber, wie die Frauen gesunde Männer auszuwählen versuchen, zweifelsfrei erklärt haben. Vielleicht das Interessanteste an ihnen ist, daß sie die Verbindung zwischen Hamiltons Parasitentheorie und Amotz Zahavis Theorie des „Handikaps“ aufzeigen. Wenn der Leser der Logik meiner Hypothese über den Penis folgt, sind die Männer durch den Verlust des Knochens gehandikapt, und das Handicap besteht nicht zufällig. Die hydraulische Anpreisung funktioniert gerade deshalb, *weil* die Erektion manchmal versagt. Lesern, die mit dem Darwinismus vertraut sind, wird diese Implikation eines „Handikaps“ gewiß aufgefallen sein, und sie hat möglicherweise einen schweren Verdacht bei ihnen ausgelöst. Ich bitte sie, ihr Urteil noch bis nach der Lektüre der nächsten Anmerkung zurückzuhalten, die sich mit einer neuen Betrachtungsweise des Handikap-Prinzips befaßt.

7 In der ersten Auflage schrieb ich: „Ich halte nicht sehr viel von dieser Theorie, obwohl ich in meiner Skepsis nicht mehr ganz so sicher bin, wie ich dies war, als ich sie zum ersten Mal hörte.“ Ich bin froh, daß ich jenes „obwohl“ hinzugefügt habe, denn Zahavis Theorie scheint heute weit glaubwürdiger zu sein als damals.

Mehrere geachtete Theoretiker haben neuerdings begonnen, sie ernst zu nehmen. Am meisten beunruhigt mich, daß zu ihnen mein Kollege Alan Grafen gehört, der, wie bereits irgendwo gedruckt steht, „die höchst ärgerliche Gewohnheit hat, immer recht zu haben“. Er übertrug Zahavis in Worten ausgedrückte Ideen in ein mathematisches Modell und behauptet, es funktioniere. Außerdem sei sein Modell im Gegensatz zu den Spielereien anderer kein verrücktes, esoterisches Zerrbild von Zahavis Theorie, sondern eine unmittelbare mathematische Übersetzung. Ich werde Grafens ursprüngliche ESS-Version seines Modells erörtern, obgleich er selbst jetzt an einer rein genetischen Version arbeitet, die in verschiedener Hinsicht über das ESS-Modell hinausreichen wird. Dies bedeutet nicht, daß das ESS-Modell falsch ist. Es ist eine gute Annäherung. Tatsächlich sind alle ESS-Modelle, einschließlich derjenigen in diesem Buch, in demselben Sinne Annäherungen.

Das Handikap-Prinzip ist prinzipiell auf alle Situationen anwendbar, in denen Individuen die Qualität anderer Individuen zu beurteilen versuchen, aber wir werden uns darauf beschränken, von Männchen zu sprechen, die sich Weibchen anpreisen. Dies um der Klarheit willen; es ist einer jener Fälle, in denen der Sexismus von Pronomen wirklich nützlich ist. Grafen bemerkt, daß es mindestens vier Möglichkeiten gibt, das Handikap-Prinzip aufzufassen. Es sind dies: das Qualifizierende Handikap (jedes Männchen, das trotz seines Handikaps überlebt hat, muß ansonsten ziemlich gut sein, daher wählen Weibchen es aus); das Enthüllende Handikap (Männchen vollbringen eine beschwerliche Aufgabe, um ihre sonst verborgenen Fähigkeiten aufzuzeigen); das Bedingte Handikap (nur hervorragende Männchen entwickeln überhaupt ein Handikap); und schließlich Grafens bevorzugte Interpretation, die er das Strategisch gewählte Handikap nennt (Männchen haben Informationen über ihre eigene Qualität, die den Weibchen verborgen sind, und sie „entscheiden“ auf der Grundlage dieser Informationen, ob sie ein Handikap entwickeln oder nicht und wie groß es sein sollte). Grafens Interpretation des Strategisch gewählten Handikaps eignet sich zur ESS-Analyse. Es besteht keine vorherige Annahme, daß die Mittel, mit denen die Männchen für sich werben, teuer sein oder ein Handikap bilden werden. Ganz im Gegenteil, die Männchen können jede Art von Reklame entwickeln, ehrlich oder unehrlich, teuer oder billig. Aber Grafen zeigt, daß ein Handikap-System, wenn man ihm diese Startfreiheit erlaubt, sich wahrscheinlich als evolutionär stabil herausstellt. Er geht dabei von vier Annahmen aus:

1. Die Männchen unterscheiden sich qualitativ. Qualität ist keine vage Eigenschaft, auf die man auf snobistische, gedankenlose Weise stolz sein kann, etwa der Besuch einer bestimmten Universität oder die Zugehörigkeit zu einer Bruderschaft. (Ich erhielt einmal einen Brief von einem Leser, der mit dem Satz schloß: „Ich hoffe, Sie halten dies nicht für arrogant, aber schließlich bin ich Balliol-Schüler.“) Für Grafen bedeutet Qualität, daß es so etwas wie gute Männchen und schlechte Männchen gibt in dem Sinne, daß Weibchen genetisch davon profitieren, wenn sie sich mit guten Männchen paaren und schlechte vermeiden. Qualität bedeutet Dinge wie Muskelstärke, Laufgeschwindigkeit, die Fähigkeit, Beute zu finden oder gute Nester zu bauen. Wir sprechen nicht über den tatsächlichen Fortpflanzungserfolg eines Männchens, da dieser davon beeinflusst wird, ob es von den Weibchen ausgewählt wird oder nicht. Würden wir zu diesem Zeitpunkt darüber

sprechen, so würde dies bedeuten, daß wir den fraglichen Punkt von vornherein als bewiesen ansehen, während das Modell ihn bestätigen kann oder nicht.

2. Die Weibchen können die Qualität der Männchen nicht direkt erkennen, sondern müssen sich an deren Reklame orientieren. Zu diesem Zeitpunkt machen wir keine Annahme darüber, ob die Reklame ehrlich ist. Ehrlichkeit ist etwas, das aus dem Modell hervorgehen kann oder nicht; wiederum ist dies der Zweck des Modells. Ein Männchen könnte zum Beispiel gepolsterte Schultern entwickeln, um Größe und Stärke vorzuspiegeln. Es ist Aufgabe des Modells, uns zu zeigen, ob ein solches vorgespiegeltes Signal evolutionär stabil ist, oder ob die natürliche Auslese anständige und ehrliche Reklame zum Standard erhebt.

3. Anders als die Weibchen, von denen sie in Augenschein genommen werden, „kennen“ die Männchen in gewissem Sinne ihre eigene Qualität; und sie wenden eine „Reklamestrategie“ an, eine Methode, für sich zu werben, die von ihrer Qualität abhängig ist. Wie üblich meine ich mit „kennen“ kein bewußtes Kennen. Aber wir gehen davon aus, daß die Männchen Gene besitzen, die, abhängig von der eigenen Qualität des Männchens, angeschaltet werden (und privilegierter Zugang zu dieser Information ist keine unvernünftige Annahme; die Gene eines Männchens sind schließlich in die Biochemie seines Körpers eingebunden und haben damit eine weit bessere Ausgangsposition, um auf seine Qualität zu reagieren, als die Gene der Weibchen). Verschiedene Männchen wenden verschiedene Regeln an. Beispielsweise folgt ein Männchen der Regel „Zeige einen Schwanz, dessen Größe proportional zu deiner wahren Qualität ist“; ein anderes folgt möglicherweise der entgegengesetzten Regel. Dies gibt der natürlichen Auslese die Möglichkeit, die Regeln zu steuern, indem sie zwischen den Männchen auswählt, die genetisch programmiert sind, unterschiedliche Regeln anzuwenden. Das Ausmaß der Reklame muß nicht direkt proportional zur wirklichen Qualität sein; ja, ein Männchen könnte der umgekehrten Regel den Vorzug geben. Es ist weiter nichts nötig, als daß die Männchen programmiert sind, bei der „Betrachtung“ ihrer wahren Qualität und der darauf basierenden „Entscheidung“ für das Ausmaß der Reklame – etwa die Größe des Schwanzes oder des Geweihs – nach *irgendeiner* Regel vorzugehen. Welche der möglichen Regeln schließlich evolutionär stabil sein werden, ist abermals etwas, das das Modell herauszufinden bemüht ist.

4. Die Weibchen besitzen parallel dazu die Freiheit, ihre eigenen Regeln zu entwickeln. In ihrem Fall geht es bei den Regeln darum, die Männchen auf der Basis der Überzeugungskraft ihrer Reklame auszuwählen (erinnern wir uns, daß die Weibchen, oder vielmehr ihre Gene, nicht über die privilegierte Kenntnis der wirklichen Qualität verfügen, wie die Männchen sie haben). Beispielsweise mag ein Weibchen die Regel zugrunde legen: „Glaube den Männchen hundertprozentig.“ Ein anderes Weibchen dagegen könnte die Regel anwenden: „Ignoriere die Reklame der Männchen hundertprozentig.“ Und wiederum ein anderes die Regel: „Nimm das Gegenteil von dem an, was die Reklame sagt.“

Wir stellen uns also Männchen vor, bei denen die Regeln für die Beziehung zwischen eigener Qualität und Umfang der Reklame variieren, und Weibchen mit verschiedenen Regeln für die Wahl des Partners in Abhängigkeit vom Ausmaß der Reklame. In beiden Fällen verändern sich die Regeln fortwährend und unter genetischem Einfluß. Bis zu diesem Punkt in unserer Erörterung können die

Männchen die Beziehung zwischen Qualität und Reklame nach jeder beliebigen Regel wählen; das gleiche gilt bei den Weibchen für den Zusammenhang zwischen Ausmaß der männlichen Reklame und Wahl des Partners. Aus dem Spektrum möglicher Regeln von Männchen und Weibchen suchen wir ein evolutionär stabiles Paar von Regeln. Dies ist ein wenig wie das Modell der „treuen/flutterhaften“ und „spröden/leichtfertigen“ Individuen, und zwar insofern, als wir nach einer evolutionär stabilen männlichen Regel und einer evolutionär stabilen weiblichen Regel suchen. Dabei bedeutet Stabilität wechselseitige Stabilität, also daß beim gleichzeitigen Wirken zweier Regeln beide stabil sind. Wenn wir ein derart stabiles Paar von Regeln finden können, so können wir sie untersuchen, um herauszufinden, wie das Leben in einer Gesellschaft sein würde, in der die Geschlechter nach diesen Regeln spielen, und vor allem, ob es eine Welt mit Zahavischen Handikaps wäre.

Grafen stellte sich die Aufgabe, ein solches wechselseitig stabiles Paar von Regeln zu finden. Wollte ich eine solche Aufgabe durchführen, so würde ich mich vermutlich durch eine mühsame Computersimulation hindurchquälen. Ich würde eine Auswahl an Männchen in den Computer einspeisen, die eigene Qualität und Reklame nach unterschiedlichen Regeln zueinander in Beziehung setzen, sowie eine Auswahl an Weibchen, die sich bei der Wahl ihrer Geschlechtspartner nach unterschiedlichen Regeln am Werbeaufwand der Männchen orientieren. Dann würde ich die Männchen und Weibchen im Computer herumlaufen lassen, sie würden aufeinandertreffen, sich paaren, wenn das Wahlkriterium des Weibchens erfüllt ist, und dann ihre männlichen und weiblichen Regeln an ihre Söhne und Töchter weitergeben. Und natürlich würden Individuen als Resultat ihrer ererbten „Qualität“ überleben oder nicht überleben. Im Verlauf der Generationen würden die sich wandelnden Gesckicke jeder einzelnen männlichen und jeder einzelnen weiblichen Regel als Veränderungen in deren Häufigkeit in der Population erkennbar sein. Von Zeit zu Zeit würde ich in den Computer hineinsehen, um festzustellen, ob sich irgendeine stabile Mischung herauskristallisiert.

Diese Methode würde im Prinzip funktionieren, doch in der Praxis trifft sie auf Schwierigkeiten. Glücklicherweise können Mathematiker zu derselben Schlußfolgerung gelangen, wie eine Simulation sie liefern würde, indem sie eine Reihe von Gleichungen aufstellen und lösen. Grafen hat das getan. Ich werde seinen mathematischen Gedankengang hier nicht wiederholen und auch seine weiteren Annahmen nicht im einzelnen erklären. Statt dessen komme ich unmittelbar zum Ergebnis. Er fand in der Tat ein evolutionär stabiles Paar von Regeln.

Nun zu der großen Frage. Stellt Grafens ESS die Art von Welt dar, die Zahavi als eine Welt der Handikaps und Ehrlichkeit erkennen würde? Die Antwort lautet ja. Grafen fand heraus, daß es in der Tat eine evolutionär stabile Welt geben kann, die die folgenden, Zahavis Theorie entsprechenden Eigenschaften in sich vereint:

1. Obwohl sie die freie strategische Wahl des Reklameaufwands haben, entscheiden sich die Männchen für ein Niveau, das ihre wahre Qualität korrekt wiedergibt, selbst wenn das bedeutet zu zeigen, daß diese gering ist. Mit anderen Worten, bei ESS sind die Männchen ehrlich.

2. Obwohl sie die freie strategische Wahl der Reaktion auf die Reklame der Männchen haben, entscheiden sich die Weibchen schließlich für die Strategie

„Glaube den Männchen“. Bei ESS zeigen die Weibchen gerechtfertigterweise „Vertrauen“.

3. Reklame ist teuer. Mit anderen Worten, wenn wir auf irgendeine Weise die Effekte von Qualität und Anziehungskraft ignorieren könnten, ginge es einem Männchen besser, wenn es keine Reklame machte (und dabei Energie sparte oder weniger auffällig für einen Räuber wäre). Nicht nur ist Reklame teuer; ein Reklamesystem wird gerade wegen seiner Kosten ausgewählt. Es wird gewählt, weil es den Effekt hat, den Erfolg des Reklametreibenden zu verringern – unter sonst gleichen Umständen.

4. Reklame ist für schlechtere Männchen teurer. Derselbe Reklameaufwand erhöht das Risiko für ein schwächliches Männchen mehr als für ein starkes Männchen. Für Männchen von niedriger Qualität bedeutet teure Reklame ein größeres Risiko als für Männchen von hoher Qualität.

Diese Eigenschaften, besonders die von Punkt 3, entsprechen hundertprozentig Zahavis Theorie. Grafens Demonstration, daß sie unter glaubwürdigen Bedingungen evolutionär stabil sind, wirkt sehr überzeugend. Aber das gleiche gilt für Zahavis Kritiker, die die erste Auflage dieses Buches beeinflussten und die zu dem Schluß kamen, daß Zahavis Ideen in der Evolution nicht funktionieren könnten. Wir sollten uns nicht mit Grafens Schlußfolgerungen zufriedengeben, solange wir nicht sicher sind zu verstehen, wo – wenn überhaupt – jene früheren Kritiker Fehler gemacht haben. Von welcher Annahme gingen sie aus, die sie zu einem anderen Schluß führte? Ein Teil der Antwort scheint darin zu liegen, daß sie ihren hypothetischen Tieren nicht die Wahl aus einem kontinuierlichen Spektrum von Strategien erlaubten. Dies bedeutete häufig, daß sie Zahavis verbale Ideen in der einen oder anderen der ersten drei von Grafen angeführten Arten der Interpretation verstanden – als das Qualifizierende Handikap, das Enthüllende Handikap oder das Bedingte Handikap. Sie zogen keine Version der vierten Interpretation, des Strategisch gewählten Handikaps, in Betracht. Das Resultat war entweder, daß es ihnen überhaupt nicht gelang, das Handikap-Prinzip zum Funktionieren zu bringen, oder daß es zwar funktionierte, aber nur unter speziellen, mathematisch abstrakten Bedingungen, die nicht die volle Zahavische paradoxe Qualität besaßen. Außerdem ist es ein wesentlicher Zug des Handikap-Prinzips mit Strategisch gewähltem Handikap, daß bei ESS sowohl hochqualifizierte als auch gering qualifizierte Individuen dieselbe Strategie spielen, nämlich „Mache ehrliche Reklame“. Bei älteren Modellen setzte man voraus, daß hochqualifizierte Männchen andere Strategien anwenden als Männchen von niedriger Qualität und somit eine andere Reklame entwickeln. Dagegen geht Grafen davon aus, daß bei ESS die Unterschiede zwischen den hohen und niedrigen Qualität signalisierenden Individuen deshalb entstehen, weil sie alle dieselbe Strategie benutzen – ihre unterschiedliche Reklame ergibt sich, weil ihre unterschiedliche Qualität durch die Signalisierungsregel wahrheitsgetreu kundgetan wird.

Wir haben immer zugegeben, daß Signale in der Tat Handikaps sein können. Wir haben immer verstanden, daß durch die Evolution extreme Handikaps entstehen können, insbesondere als Konsequenz der geschlechtlichen Auslese, *trotz* der Tatsache, daß sie Handikaps sind. Der Teil von Zahavis Theorie, dem wir uns alle widersetzt haben, war der Gedanke, daß Signale von der Auslese gerade deshalb



begünstigt werden könnten, *weil sie* Handikaps für die Signalisierenden sind. Daß dies zutrifft, hat Alan Grafen allem Anschein nach bewiesen.

Wenn Grafen recht hat – und ich glaube, das ist der Fall –, so ist dieses Resultat von erheblicher Bedeutung für das gesamte Studium der Tiersignale. Es könnte sogar eine radikale Veränderung unserer ganzen Betrachtungsweise der Evolution des Verhaltens erforderlich machen, eine radikale Veränderung auch unserer Haltung zu vielen der in diesem Buch erörterten Fragen. Geschlechtliche Reklame ist lediglich eine Art der Reklame. Wenn die Zahavi-Grafen-Theorie zutrifft, so wird sie die Vorstellungen der Biologen über die Beziehungen zwischen Rivalen desselben Geschlechts, zwischen Eltern und Jungen sowie zwischen Feinden unterschiedlicher Arten völlig auf den Kopf stellen. Ich halte diese Aussicht für ziemlich beunruhigend, denn sie bedeutet, daß Theorien von fast unbegrenzter Verrücktheit nicht mehr beiseite geschoben werden können, nur weil sie dem gesunden Menschenverstand widersprechen. Wenn wir beobachten, wie ein Tier etwas wirklich Törichtes tut, etwa auf dem Kopf steht, statt vor einem Löwen davonzulaufen, so ist es möglich, daß es dies tut, um einem Weibchen zu imponieren. Vielleicht gibt es sogar vor dem Löwen an: „Ich bin ein Tier von solch hoher Qualität, daß du deine Zeit vergeuden würdest, wenn du versuchen solltest, mich zu fangen“ (vergleiche Seite 289).

Aber so verrückt etwas in meinen Augen auch sein mag, die natürliche Auslese mag andere Vorstellungen darüber haben. Ein Tier wird im Angesicht eines geifernden Rudels von Räubern Rückwärtssaltos schlagen, wenn das damit verbundene Risiko die Reklame stärker steigert, als es den Anpreisenden in Gefahr bringt. Es ist gerade ihre Gefährlichkeit, die die Geste so imposant macht. Natürlich wird die natürliche Auslese nicht unbegrenzte Gefahr fördern. Sobald der Exhibitionismus eindeutig tollkühn wird, wird er bestraft werden. Eine riskante oder teure Leistung mag uns verrückt erscheinen. Aber unsere Meinung ist nicht gefragt. Nur die natürliche Auslese hat das Recht zu urteilen.

## 10. Kratz mir meinen Rücken, dann reite ich auf deinem!

1 Zumindest dachten wir das damals. Aber wir hatten unsere Rechnung ohne die Nacktmulle gemacht. Nacktmulle sind eine Spezies haarloser, fast blinder kleiner Nagetiere, die in großen unterirdischen Kolonien in den Trockengebieten von Kenia, Somalia und Äthiopien leben. Sie scheinen echte „soziale Insekten“ der Säugetierwelt zu sein. Die bahnbrechenden Untersuchungen, die Jennifer Jarvis von der Universität Kapstadt an in Gefangenschaft lebenden Kolonien durchführte, sind jetzt durch die Feldstudien von Robert Brett in Kenia ergänzt worden; weitere Untersuchungen an in Gefangenschaft lebenden Kolonien werden in den USA von Richard Alexander und Paul Sherman durchgeführt. Diese vier Forscher haben ein gemeinsames Buch versprochen, dem zumindest ich mit großem Interesse entgegensehe. Die vorliegende Darstellung beruht auf der Lektüre der wenigen bereits erschienenen Publikationen und dem, was ich in den Forschungsvorlesungen von Paul Sherman und Robert Brett gehört habe. Außerdem hatte ich das Privileg, von dem damaligen Kurator der Säugetierabteilung des Londoner Zoos, Brian Bertman, die dortige Nacktmullekolonie gezeigt zu bekommen.

Nacktmulle leben in weitverzweigten unterirdischen Gangsystemen. Typische Kolonien zählen 70 oder 80 Tiere, die Zahl der Individuen kann aber bis auf mehrere hundert ansteigen. Das Gangnetz, das von einer Kolonie besetzt wird, kann eine Gesamtlänge von drei bis mehr als vier Kilometern haben, und eine Kolonie kann jährlich drei oder vier Tonnen Erde ausgraben. Das Tunnelgraben ist eine gemeinschaftliche Tätigkeit. Ein Arbeiter bildet die Spitze und gräbt mit seinen Zähnen vorwärts; dabei schiebt er die Erde durch ein lebendes Fließband, eine brodelnde, scharrende Kette aus einem halben Dutzend kleiner rosa Tiere, nach hinten. Von Zeit zu Zeit wird er von einem der weiter hinten Arbeitenden abgelöst.

Nur ein einziges Weibchen in der Kolonie pflanzt sich fort, und zwar über eine Zeitspanne von mehreren Jahren. Jarvis wendet, meiner Meinung nach zu recht, die Terminologie für staatenbildende Insekten an und nennt dieses Weibchen die Königin. Die Königin paart sich mit nicht mehr als zwei oder drei Männchen. Alle anderen Individuen beiderlei Geschlechts pflanzen sich nicht fort, wie die Arbeiter bei Insekten. Und wenn man die Königin entfernt, werden, wie bei vielen sozialen Insekten, mehrere zuvor sterile Weibchen fruchtbar und kämpfen miteinander um die Position der Königin.

Die sterilen Individuen werden „Arbeiter“ genannt, und wiederum ist dies gerechtfertigt. Es gibt Arbeiter beiderlei Geschlechts wie bei den Termiten (während man bei Ameisen, Bienen und Wespen nur Arbeiterinnen findet). Die Aufgaben eines Arbeiters bei den Nacktmullen hängen von seiner Körpergröße ab. Die kleinsten, die Jarvis „Vielarbeiter“ nennt, graben und transportieren Erde, füttern die Jungen und nehmen vermutlich der Königin alles ab, damit diese sich auf das Gebären konzentrieren kann. Sie hat größere Würfe, als dies für Säugetiere ihrer Größe normal ist; auch dies erinnert an die Königinnen staatenbildender Insekten. Die größten unter den nicht fortpflanzungsfähigen Individuen scheinen außer schlafen und fressen wenig zu tun, während die mittelgroßen sich auf dazwischliegende Weise verhalten: Es besteht ein Kontinuum wie bei den Bienen anstelle getrennter Kasten wie bei vielen Ameisen.

Ursprünglich nannte Jarvis die größten nicht fortpflanzungsfähigen Individuen Nichtarbeiter. Aber konnte es wirklich sein, daß sie nichts tun? Inzwischen haben sowohl Labor- als auch Feldbeobachtungen einige Hinweise darauf geliefert, daß sie Soldaten sind, die die Kolonie verteidigen, wenn sie bedroht wird; die wichtigsten Räuber sind Schlangen. Es besteht auch die Möglichkeit, daß sie wie die „Honigtöpfe“ der Honigameisen (siehe Seite 290) als „Nahrungsbehälter“ fungieren. Nacktmulle sind „homokoprophag“, was eine höfliche Ausdrucksweise dafür ist, daß sie gegenseitig ihre Exkremente fressen (nicht ausschließlich, das würde mit den Gesetzen des Universums in Kollision geraten). Vielleicht spielen die großen Individuen eine wertvolle Rolle, indem sie ihre Exkremente in ihrem Körper speichern, wenn es Nahrung in Fülle gibt, so daß sie als Notspeisekammer dienen können – eine Art verstopfte Verpflegungseinheit.

Das für mich verblüffendste Merkmal der Nacktmulle ist, daß sie, obwohl sie in so vielerlei Hinsicht den staatenbildenden Insekten ähneln, keine Kaste zu haben scheinen, die den jungen geflügelten Geschlechtstieren der Ameisen und Termiten entspricht. Natürlich gibt es bei ihnen fortpflanzungsfähige Individuen, aber diese beginnen ihre Karriere nicht damit, daß sie davonfliegen und ihre Gene in neuen Gebieten verbreiten. Soweit wir wissen, wachsen Nacktmullkolonien einfach an

den Rändern, indem die Tiere das unterirdische Gangsystem vergrößern. Anscheinend gehen aus ihnen keine Individuen hervor, die ausschwärmen und anderswo neue Kolonien gründen. Dies ist für meine darwinistische Intuition so überraschend, daß es mich zu Spekulationen verleitet. Ich vermute, wir werden eines Tages eine Ausbreitungsphase entdecken, die aus irgendeinem Grunde bisher übersehen worden ist. Es wäre übertrieben zu hoffen, daß den fortziehenden Individuen wortwörtlich Flügel wachsen! Aber sie könnten auf verschiedenerelei Art für das Leben an der Erdoberfläche und nicht unter der Erde ausgerüstet sein, beispielsweise könnten sie ein Haarkleid haben. Nacktmulle regulieren ihre Körpertemperatur nicht auf dieselbe Weise, wie normale Säugetiere dies tun; sie sind mehr wie „kaltblütige“ Reptilien. Möglicherweise kontrollieren sie die Temperatur gemeinschaftlich – eine weitere Ähnlichkeit zu Termiten und Bienen. Oder nutzen sie vielleicht die konstante Temperatur aus, die bekanntlich eine typische Eigenschaft jedes guten Kellers darstellt? Auf alle Fälle könnten meine hypothetischen davonziehenden Individuen, anders als die unterirdisch arbeitenden, traditionellen „Warmblüter“ sein. Ist es vorstellbar, daß ein bereits bekanntes behaartes Säugetier, das bisher als eine völlig verschiedene Art klassifiziert worden ist, sich als die verlorene Kaste der Nacktmulle erweist?

Schließlich gibt es entsprechende Präzedenzfälle. Wanderheuschrecken zum Beispiel leben normalerweise so einsam, versteckt und zurückgezogen, wie das für ihre Verwandten, die Heupferde, typisch ist. Aber unter gewissen Bedingungen kann sich ihre Lebensweise radikal – und katastrophal – ändern. Sie verlieren ihre Tarnfarbe und werden lebhaft gestreift. Man könnte dies beinahe als Warnung auffassen. Unbegründet wäre eine solche Warnung jedenfalls nicht, denn das Verhalten der Tiere ändert sich ebenfalls. Sie geben ihr Einsiedlerdasein auf und schließen sich zu Banden zusammen, und zwar mit bedrohlichem Resultat. Von den legendären biblischen Heuschreckenplagen bis zum heutigen Tag ist kein Tier als Zerstörer menschlichen Wohlstands derart gefürchtet worden. Wanderheuschrecken bilden Schwärme von Millionenstärke – Mähdrescher, die Dutzende von Kilometern breite Pfade dreschen, manchmal Hunderte von Kilometern pro Tag zurücklegen, täglich 2000 Tonnen Getreide verschlingen und eine Welle von Hunger und Zerstörung hinter sich zurücklassen. Und nun kommen wir zu der möglichen Analogie mit Nacktmullen. Der Unterschied zwischen einem einzelgängerischen Individuum und seiner schwarmbildenden Inkarnation ist nicht größer als der zwischen zwei Ameisenkasten. Außerdem galten, gerade wie wir für die „verlorene Kaste“ der Nacktmulle postuliert hatten, Solitär- und Schwarmform der Wanderheuschrecken bis 1921 als verschiedene Arten.

Aber leider erscheint es nicht allzu wahrscheinlich, daß sich die Säugetierexperten bis zum heutigen Tag derart haben täuschen lassen. Übrigens sollte ich erwähnen, daß gelegentlich gewöhnliche, unveränderte Nacktmulle an der Oberfläche gesehen werden, und vielleicht reisen sie weiter, als man allgemein annimmt. Aber bevor wir die Spekulationen über „verwandelte Geschlechtstiere“ ganz aufgeben, läßt uns der Vergleich mit den Wanderheuschrecken an eine weitere Möglichkeit denken. Vielleicht bringen Nacktmulle ja tatsächlich verwandelte Geschlechtstiere hervor, allerdings nur unter bestimmten Bedingungen – und diese sind in den letzten Jahrzehnten nicht eingetreten. In Afrika und im Nahen Osten sind Heuschreckenplagen immer noch eine Bedrohung, genauso wie in biblischen Zeiten.

Aber in Nordamerika liegen die Dinge anders. Auch dort gibt es einige Wanderheuschreckenarten. Dennoch sind, anscheinend weil die Bedingungen nicht die richtigen waren, in diesem Jahrhundert in Nordamerika keine Heuschreckenplagen aufgetreten. (Allerdings tauchen Zikaden, eine gänzlich andere Sorte von Schadinsekten, immer noch plötzlich und mit schöner Regelmäßigkeit in großen Schwärmen auf und werden verwirrenderweise in der amerikanischen Umgangssprache als „Wanderheuschrecken“ bezeichnet.) Nichtsdestoweniger wäre es nicht besonders überraschend, wenn heute in Amerika eine echte Wanderheuschreckenplage aufträte: Der Vulkan ist nicht erloschen, er schläft lediglich. Doch es *wäre* eine Überraschung— eine schlimme—, wenn wir keine schriftlich überlieferten historischen Zeugnisse und Informationen aus anderen Teilen der Welt besäßen, denn dann wären die Tiere in den Augen aller nichts als gewöhnliche, einzelgängerische, harmlose Grashüpfer. Was wäre, wenn die Nacktmulle wie die amerikanischen Wanderheuschrecken sind, darauf vorbereitet, eine andere, sich ausbreitende Kaste hervorzubringen, aber nur unter Bedingungen, die aus irgendeinem Grunde in diesem Jahrhundert nicht eingetreten sind? Im 19. Jahrhundert könnte Ostafrika von herumschwärmenden Plagen behaarter Nacktmulle heimgesucht worden sein, die wie Lemminge an der Oberfläche wanderten, ohne daß Berichte darüber bis heute erhalten geblieben wären. Oder sind sie vielleicht doch in den Legenden und Sagen von Eingeborenenstämmen festgehalten?

2 Die bemerkenswerte Genialität von Hamiltons Hypothese der „3/4-Verwandtschaft“, die er für den besonderen Fall der Hautflügler aufstellte, hat sich paradoxerweise als ein Hindernis für die Glaubwürdigkeit seiner allgemeineren und grundlegenden Theorie erwiesen. Die Geschichte von der haplodiploiden 3/4-Verwandtschaft ist gerade noch unkompliziert genug, um für jedermann mit ein wenig Anstrengung verständlich zu sein, aber auch schon so schwierig, daß man stolz darauf ist, sie verstanden zu haben, und begierig, sie anderen weiterzuerzählen. Sie ist ein gutes „Mem“. Wenn man Hamiltons Theorie nicht durch die Lektüre seiner Publikationen, sondern durch eine Unterhaltung im Café oder Gasthaus kennenlernt, so hört man mit sehr großer Wahrscheinlichkeit von nichts anderem als von der Haplodiploidie. Heutzutage ist jedes Lehrbuch der Biologie, gleichgültig wie kurz es sich mit der Verwandtschaftsselektion befaßt, beinahe gezwungen, der „3/4-Verwandtschaft“ einen Absatz zu widmen. Ein Kollege, der heute als Kapazität für das Sozialverhalten großer Säugetiere gilt, hat mir gestanden, daß er jahrelang geglaubt hat, Hamiltons Theorie der Verwandtschaftsselektion *sei* die Hypothese der 3/4-Verwandtschaft und nicht mehr! All dies hat folgende Konsequenz: Sollten neu entdeckte Fakten uns einmal veranlassen, die Bedeutung dieser Hypothese anzuzweifeln, so könnte dies leicht als Beweis gegen die gesamte Theorie der Verwandtschaftsauslese angesehen werden. Es ist so, als schriebe ein großer Komponist eine lange und höchst originelle Symphonie, in der eine besondere Melodie, die kurz in der Mitte auftaucht, so unmittelbar mitreißend ist, daß sie zum Gassenhauer wird. Man identifiziert daraufhin die ganze Symphonie mit dieser einen Melodie, und wenn diese dann irgendwann einmal ihren Zauber verliert, glauben die Leute, daß sie die ganze Symphonie nicht mehr mögen.

Nehmen wir zum Beispiel einen ansonsten brauchbaren Artikel von Linda Gamlin über Nacktmulle, der kürzlich in der Zeitschrift *New Scientist* veröffentlicht

wurde. Er ist ernstlich durch die Anspielung beeinträchtigt, daß Nacktmulle und Termiten in gewisser Hinsicht eine Schwierigkeit für Hamiltons These darstellen, einfach weil sie nicht haplodiploid sind! Es fällt schwer zu glauben, daß die Autorin Hamiltons klassisches Paar von Veröffentlichungen jemals auch nur gesehen hat, denn dort nimmt die Haplodiploidie von den fünfzig Seiten nicht mehr als vier in Anspruch. Sie muß sich auf Sekundärquellen verlassen haben – nicht auf *Das egoistische Gen*, hoffe ich.

Ein weiteres aufschlußreiches Beispiel betrifft die Blattlaussoldaten, die ich in den Anmerkungen zu Kapitel 6 beschrieben habe. Wie dort erklärt ist, sollte man, da Blattläuse Klone eineiiger Mehrlinge bilden, bei ihnen mit großer Sicherheit altruistische Selbstaufopferung erwarten. Hamilton wurde dieser Zusammenhang im Jahre 1964 klar, und er machte sich nicht geringe Mühe, die peinliche Tatsache zu erklären, daß – soweit damals bekannt war – Tierklone keinerlei besondere Tendenz zu altruistischem Verhalten zeigten. Als man die Blattlaussoldaten entdeckte, hätte diese Entdeckung kaum perfekter mit Hamiltons Theorie im Einklang stehen können. Doch ironischerweise behandelt der Originalbeitrag, der jene Entdeckung verkündet, die Blattlaussoldaten, als stellten sie eine Schwierigkeit für Hamiltons Theorie dar, da Blattläuse nicht haplodiploid sind!

Bei den Termiten – die ebenfalls häufig als eine Schwierigkeit für Hamiltons Theorie angesehen werden – setzt sich die Ironie fort, denn Hamilton selbst entwickelte im Jahre 1972 eine der genialsten Theorien darüber, warum diese Tiere zum sozialen Leben übergingen, eine Theorie, die man als intelligente Analogie zur Haplodiploidie-Hypothese ansehen kann. Diese sogenannte Theorie der zyklischen Inzucht wird gewöhnlich S. Bartz zugeschrieben, der sie sieben Jahre nach Hamiltons Originalveröffentlichung entwickelte. Typischerweise vergaß Hamilton selbst, daß ihm die „Bartzsche Theorie“ zuerst eingefallen war, und ich mußte ihm erst seinen eigenen Beitrag unter die Nase halten, damit er es endlich glaubte! Doch lassen wir die Frage der Priorität beiseite; die Theorie selbst ist so interessant, daß ich bedaure, sie nicht in der ersten Auflage erörtert zu haben. Ich werde diese Unterlassung jetzt korrigieren.

Ich sagte, die Theorie sei eine kluge Analogie zur Haplodiploidie-Hypothese. Damit meinte ich folgendes. Vom Standpunkt der sozialen Evolution her gesehen ist das wesentliche Merkmal haplodiploider Tiere, daß ein Individuum seinen leiblichen Geschwistern genetisch näher sein kann als seinen Nachkommen. Hierdurch wird es prädisponiert, im elterlichen Nest zu bleiben und Geschwister großzuziehen, statt das Nest zu verlassen, um eigene Nachkommen in die Welt zu setzen und aufzuziehen. Hamilton suchte einen Grund, warum auch bei den Termiten die leiblichen Geschwister einander genetisch näher sein könnten als Eltern ihren Jungen. Den Schlüssel liefert die Inzucht. Wenn Tiere sich mit ihren Geschwistern paaren, werden ihre daraus entstehenden Nachkommen genetisch einheitlicher. Weiße Mäuse jeder beliebigen Laborrasse sind genetisch nahezu mit eineiigen Zwillingen gleichzusetzen. Der Grund ist, daß sie aus einer langen Reihe von Bruder-Schwester-Paarungen hervorgegangen sind. Ihre Genome werden hochgradig homozygot, um den Fachausdruck zu benutzen: Die beiden Allele an nahezu jedem Genlocus sind identisch, und sie stimmen auch mit den Genen desselben Locus in allen anderen Individuen der Rasse überein. In der Natur treffen

wir nicht oft auf lange Reihen inzestuöser Paarungen, aber es gibt eine bedeutsame Ausnahme – die Termiten!

Ein typisches Termitennest wird von einem König und einer Königin gegründet, die sich dann ausschließlich miteinander paaren, bis einer von ihnen stirbt. Seinen oder ihren Platz nimmt dann einer ihrer Nachkommen ein, der sich inzestuös mit dem überlebenden Elternteil paart. Wenn beide Teile des ursprünglichen Königspaars sterben, werden sie von einem inzestuösen Bruder-Schwester-Paar ersetzt und so weiter. Eine reife Kolonie hat wahrscheinlich mehrere Könige und Königinnen verloren, und die Nachkommenschaft, die nach einigen Jahren aufgezogen wird, ist wahrscheinlich sehr stark durch Inzucht erzeugt, ebenso wie Labormäuse. Im Verlauf der Jahre werden die Geschlechtstiere in einem Termitennest immer wieder durch ihre Nachkommen oder Geschwister ersetzt, und die durchschnittliche Homozygotie sowie der mittlere Verwandtschaftskoeffizient nehmen immer weiter zu. Doch dies ist erst der erste Schritt in Hamiltons Beweisführung. Jetzt folgt der geniale Teil.

Das Endprodukt jedes Insektenstaates sind neue Geschlechtstiere, die aus der elterlichen Kolonie ausfliegen, sich paaren und eine neue Kolonie gründen. Dabei besteht eine gute Chance, daß die Paarungen der neuen jungen Könige und Königinnen *nicht* inzestuös sind. Es sieht in der Tat so aus, als gäbe es besondere Synchronisierungsmechanismen, die dafür sorgen, daß alle Termitennester in einer Region am selben Tag geflügelte Geschlechtstiere produzieren, vermutlich, um die Paarung nicht näher verwandter Individuen zu fördern. Betrachten wir also die genetischen Konsequenzen einer Paarung zwischen einem jungen König aus Kolonie A und einer jungen Königin aus Kolonie B. Beide sind in hohem Maße durch Inzucht entstanden und insofern Labormäusen vergleichbar. Da sie aber die Produkte verschiedener, *voneinander unabhängiger* Programme inzestuöser Fortpflanzung sind, werden sie auch genetisch voneinander verschieden sein. Sie sind wie durch Inzucht erzeugte weiße Mäuse, die unterschiedlichen Laborrassen angehören. Wenn sie sich paaren, werden ihre Nachkommen hochgradig *heterozygot*, aber *einheitlich* heterozygot sein. Hochgradig heterozygot bedeutet, daß an vielen Genloci zwei voneinander verschiedene Allele sitzen. Einheitlich heterozygot bedeutet, daß fast alle Nachkommen in genau derselben Weise heterozygot sein werden. Sie werden genetisch nahezu identisch mit ihren Geschwistern sein, aber gleichzeitig hochgradig heterozygot.

Betrachten wir nun die Verhältnisse einige Zeit später. Die neue Kolonie mit ihrem Gründerpaar ist gewachsen. Sie ist von einer großen Anzahl identischer heterozygoter junger Termiten bevölkert. Stellen wir uns vor, was geschehen wird, wenn das Gründerpaar beziehungsweise ein Teil dieses Paares stirbt. Der alte Inzuchtzyklus wird wieder beginnen, mit bemerkenswerten Folgen. In der ersten inzestuös erzeugten Generation wird die genetische Variabilität gegenüber der vorhergegangenen Generation dramatisch erhöht sein. Es ist gleichgültig, ob wir uns eine Bruder-Schwester-, eine Vater-Tochter- oder eine Mutter-Sohn-Paarung vorstellen. Das Prinzip ist in allen Fällen dasselbe, aber es ist am einfachsten, eine Bruder-Schwester-Paarung zu betrachten. Wenn Bruder und Schwester in identischer Weise heterozygot sind, werden ihre Nachkommen ein höchst variabler Mischmasch genetischer Rekombinationen sein. Dies ergibt sich aus elementarer Mendelscher Genetik und gilt im Prinzip für alle Tiere und Pflanzen, nicht nur für

Termiten. Nimmt man einheitlich heterozygote Individuen und kreuzt sie entweder miteinander oder mit einer der homozygoten Elternrassen, so bricht – genetisch gesprochen – die Hölle los. Der Grund dafür läßt sich in jedem einführenden Lehrbuch der Genetik nachlesen, und ich werde ihn nicht genauer erklären. Die für unsere Betrachtungen wichtige Konsequenz ist, daß während dieser Entwicklungsphase einer Termitenkolonie ein Individuum typischerweise seinen Geschwistern genetisch näher ist als seinen möglichen Nachkommen. Und dies ist, wie wir im Fall der haplodiploiden Hymenopteren sahen, eine wahrscheinliche Voraussetzung für die Evolution altruistisch steriler Arbeiterkasten.

Aber selbst wenn es keinen besonderen Grund zu der Annahme gibt, daß die Individuen einer Population ihren Geschwistern *näher* stehen als ihren Nachkommen, gibt es häufig genug gute Gründe anzunehmen, daß sie ihnen *genauso* nahe stehen. Die einzige Voraussetzung, die dazu erfüllt sein muß, ist ein gewisser Grad an Monogamie. In gewisser Weise ist es von Hamiltons Standpunkt aus eher überraschend, daß es nicht mehr Arten gibt, bei denen sterile Arbeiter ihre jüngeren Brüder und Schwestern aufziehen. Tatsächlich weit verbreitet ist dagegen, wie sich immer mehr herausstellt, eine Art verwässerter Version des Phänomens der sterilen Arbeiter, die als „im Nest helfen“ bekannt ist. Bei vielen Vogel- und Säugtierarten bleiben junge Erwachsene während einer oder zwei Fortpflanzungsperioden bei ihren Eltern und helfen bei der Aufzucht ihrer jüngeren Brüder und Schwestern, bevor sie ausziehen, um eigene Familien zu gründen. Kopien von Genen für diese Handlungsweise werden in den Körpern der Brüder und Schwestern weitergegeben. Wenn wir davon ausgehen, daß die Nutznießer Vollgeschwister und keine Halbgeschwister sind, so bringt jedes in einen Bruder oder eine Schwester investierte Gramm Nahrung genetisch gesprochen genau denselben Gewinn, als wenn es in ein Kind investiert worden wäre. Doch dies trifft nur unter sonst gleichen Voraussetzungen zu. Wir müssen uns die Ungleichheiten ansehen, wenn wir erklären wollen, warum das Helfen im Nest bei einigen Arten vorkommt und bei anderen nicht.

Denken wir zum Beispiel an eine Vogelart, die in hohlen Bäumen nistet. Diese Bäume sind wertvoll, denn es gibt nur ein begrenztes Angebot von ihnen. Wenn ich ein junger Erwachsener bin, dessen Eltern noch leben, so besitzen diese wahrscheinlich einen der wenigen verfügbaren hohlen Bäume (wenigstens müssen sie noch vor kurzem einen besessen haben, sonst gäbe es mich nicht). Ich lebe also wahrscheinlich in einem hohlen Baum, der ein blühendes, gut funktionierendes Unternehmen ist, und die neuen kleinen Bewohner dieser produktiven Bruthöhle sind meine Vollgeschwister, die mir genetisch so nahe sind, wie meine eigenen Nachkommen es wären. Wenn ich gehe und mich allein durchzuschlagen versuche, so sind die Chancen, daß ich einen hohlen Baum besetzen kann, gering. Selbst wenn es mir gelingt, sind die Jungen, die ich aufziehe, mir genetisch nicht näher als Brüder und Schwestern. Eine gegebene Menge an Anstrengungen, in den hohlen Baum meiner Eltern investiert, ist mehr wert als dieselbe Menge an Anstrengungen, die ich in den Versuch investiere, mich selbständig zu machen. Solche Bedingungen könnten also Geschwisterfürsorge – „im Nest helfen“ – fördern.

Trotzdem müssen auch weiterhin einige Individuen – oder alle Individuen für eine gewisse Zeit – hinausgehen und neue hohle Bäume suchen oder was immer dem in ihrer Spezies entspricht. Um die Terminologie des „Kinderzeugens und

Kinderpflegens“ aus Kapitel 7 zu benutzen: *Irgend jemand* muß die Produktion von Nachkommen übernehmen, sonst gäbe es keine Jungen, die man pflegen könnte! Das Wichtige hier ist nicht, daß „sonst die Art ausstirbt“. Vielmehr werden in jeder Population, die von Genen für reines Pflegen beherrscht ist, Gene für Kindererzeugen einen Vorteil haben. Bei staatenbildenden Insekten wird die Erzeugerrolle von den Königinnen und Männchen ausgefüllt. Sie sind es, die in die Welt hinausgehen und nach neuen „hohlen Bäumen“ suchen, und das ist der Grund, weshalb sie Flügel haben, selbst bei den Ameisen, deren Arbeiter flügellos sind. Diese Kasten der fortpflanzungsfähigen Individuen sind für ihre gesamte Lebenszeit spezialisiert. Bei Vögeln und Säugetieren, die am Nest helfen, ist es anders. Jedes Individuum verbringt einen Teil seines Lebens (gewöhnlich die erste Fortpflanzungsperiode, die es als ausgewachsenes Tier erlebt, mitunter auch die ersten beiden) als „Arbeiter“, der dabei hilft, jüngere Brüder und Schwestern großzuziehen, während er für den verbleibenden Teil seines Lebens darauf hinstrebt, „Geschlechtstier“ zu sein.

Wie sieht es mit den Nacktmullen aus der vorigen Anmerkung aus? Sie sind ein perfektes Beispiel für das Prinzip des „gutgehenden Unternehmens“ oder „hohlen Baumes“, obwohl ihr gutgehendes Unternehmen nicht wortwörtlich einen hohlen Baum betrifft. Der Schlüssel zu ihrer Geschichte ist wahrscheinlich die ungleichmäßige Verteilung ihrer Nahrung im Savannenboden. Sie ernähren sich hauptsächlich von unterirdischen Wurzelknollen. Diese Knollen können sehr groß sein und sehr tief liegen. Eine einzige Knolle einer solchen Spezies kann mehr wiegen als 1000 Nacktmulle und, wenn sie einmal gefunden ist, die Kolonie monate- oder sogar jahrelang ernähren. Das Problem besteht darin, die Knollen zu finden, denn sie sind unregelmäßig und sporadisch über die ganze Savanne verstreut. Die Nahrung der Nacktmulle ist also schwer zu finden, aber aller Mühe wert, wenn sie erst einmal gefunden ist. Robert Brett hat ausgerechnet, daß ein einzelner Nacktmull, der allein arbeitet, so lange suchen müßte, um eine einzige Knolle zu finden, daß er seine Zähne beim Graben restlos abnutzen würde. Eine große Kolonie, mit ihren kilometerlangen, eifrig patrouillierten Gängen, ist ein ergiebiges Knollenbergwerk. Jedem Individuum geht es ökonomisch besser, wenn es Teil einer Gemeinschaft von Bergleuten ist.

Ein ausgedehntes Gangsystem, mit Dutzenden von kooperierenden Arbeitern bemannt, ist also ebenso ein funktionierender Betrieb wie unser hypothetischer „hohler Baum“, nur in noch stärkerem Maße! Vorausgesetzt, daß wir erstens in einem blühenden kommunalen Labyrinth leben und daß zweitens unsere Mutter darin immer noch leibliche Brüder und Schwestern erzeugt, wird der Anreiz, zu gehen und eine eigene Familie zu gründen, in der Tat sehr klein. Selbst wenn einige der Jungtiere nur Halbgeschwister sind, kann das Argument des „gut funktionierenden Unternehmens“ noch mächtig genug sein, um junge Erwachsene zu Hause zurückzuhalten.

3 Richard Alexander und Paul Sherman schrieben einen Beitrag, in dem sie die Methoden und Schlußfolgerungen von Trivers und Hare kritisierten. Zwar stimmten sie ihnen zu, daß zugunsten der Weibchen beeinflusste Geschlechterverhältnisse bei sozialen Insekten normal sind, zogen aber die Behauptung in Zweifel, daß diese dem Verhältnis drei zu eins sehr nahekommen. Sie zogen eine andere Er-



klärung für die Geschlechterverteilung zugunsten der Weibchen vor, die wie die von Trivers und Hare ursprünglich von Hamilton stammt. Ich finde Alexanders und Shermans Beweisführung recht überzeugend, bekenne mich aber zu dem instinktiven Gefühl, daß ein derart schönes Stück Arbeit wie das von Trivers und Hare nicht ganz falsch sein kann.

Alan Grafen machte mich in bezug auf meine Darstellung der Geschlechterverhältnisse bei Hautflüglern in der ersten Auflage dieses Buches auf ein anderes und eher besorgniserregendes Problem aufmerksam. Ich habe seine Überlegung in meinem Buch *The Extended Phenotype* (Seite 75–76) erklärt. Hier ist ein kurzer Auszug:

Für die potentielle Arbeiterin ist es *bei jedem* beliebigen vorstellbaren Geschlechterverhältnis in der Population gleichgültig, ob sie Geschwister oder Nachkommen aufzieht. Nehmen wir daher an, das Geschlechterverhältnis sei zugunsten der Weibchen beeinflußt, nehmen wir sogar an, es entspräche dem von Trivers und Hare vorausgesagten drei zu eins. Da die Arbeiterin mit ihrer Schwester näher verwandt ist als mit ihrem Bruder oder ihren Nachkommen beiderlei Geschlechts, könnte man meinen, sie ziehe bei einem solchen, zugunsten der Weibchen beeinflussten Geschlechterverhältnis „lieber“ Geschwister statt Nachkommen groß: Gewinnt sie nicht vor allem wertvolle Schwestern (plus nur einige relativ wertlose Brüder), wenn sie sich zugunsten der Geschwister entscheidet? Doch dieser Gedankengang läßt den infolge ihrer Seltenheit relativ hohen Fortpflanzungswert der Männchen in einer derartigen Population außer acht. Die Arbeiterin ist möglicherweise nicht mit jedem ihrer Brüder eng verwandt, aber wenn Männchen in der Population insgesamt selten sind, ist die Wahrscheinlichkeit entsprechend hoch, daß jeder einzelne jener Brüder zum Ahnherrn zukünftiger Generationen wird.

4 Der bereits verstorbene bekannte Philosoph J. L. Mackie hat die Aufmerksamkeit auf eine interessante Konsequenz der Tatsache gelenkt, daß Populationen meiner „Betrüger“ und „Nachtragenden“ gleichzeitig stabil sein können. Es mag „nichts zu machen“ sein, wenn eine Population bei einer ESS anlangt, die sie dem Untergang weihet; Mackie stellt zusätzlich fest, daß einige Sorten von ESS Populationen mit größerer Wahrscheinlichkeit dem Untergang weihen als andere. In diesem speziellen Beispiel sind sowohl Betrüger als auch Nachtragender evolutionär stabil: Eine Population kann sich beim Betrüger-Gleichgewicht oder beim Nachtragenden-Gleichgewicht einpendeln. Mackie behauptet, daß Populationen, bei denen sich zufällig das Betrüger-Gleichgewicht einstellt, mit größerer Wahrscheinlichkeit anschließend aussterben werden. Es kann daher eine Art Selektion auf höherer Ebene, auf der Ebene „zwischen evolutionär stabilen Strategien“, zugunsten des wechselseitigen Altruismus geben. Dies läßt sich zu einem Argument zugunsten einer Art von Gruppenselektion weiterentwickeln, die, anders als die meisten Theorien der Gruppenselektion, tatsächlich funktionieren kann. Ich habe den Gedankengang in meinem Aufsatz *In Defence of Selfish Genes* genauer erklärt.

## 11. Meme, die neuen Replikatoren

1 Meine These, es würde sich erweisen, daß sich alles Leben überall im Universum entsprechend der Darwinschen Evolutionstheorie entwickelt hat, ist jetzt in meinem Aufsatz *Universal Darwinism* und im letzten Kapitel meines Buches *Der blinde Uhrmacher* ausführlicher erklärt und begründet worden. Ich zeige, daß alle jemals vorgeschlagenen Alternativen zum Darwinismus im Prinzip nicht in der Lage sind, die organisierte Komplexität des Lebens zu erklären. Die Beweisführung ist allgemeiner Art, das heißt, sie beruht nicht auf den spezifischen Eigenschaften des Lebens, wie wir es kennen. Als solche ist sie von Wissenschaftlern kritisiert worden, die phantasielos genug sind zu meinen, die Sklavenarbeit über einem heißen Reagenzglas (oder in kalten schlammigen Stiefeln) sei die einzige Methode, mit der man in der Wissenschaft Entdeckungen machen könne. Einer der Kritiker beschwerte sich, meine Argumentation sei „philosophisch“, als ob dies ausreichte, um sie zu verwerfen. Philosophisch oder nicht, Tatsache ist, daß weder dieser Kritiker noch irgend jemand sonst auch nur den geringsten Mangel an dem gefunden hat, was ich sagte. Und „Im-Prinzip“-Argumentationen wie die meine können, ganz abgesehen davon, daß sie keineswegs für die reale Welt irrelevant sind, gewichtiger sein als Beweisführungen, die auf konkreten, spezifischen Forschungsergebnissen beruhen. Wenn meine Überlegungen richtig sind, so sagen sie uns etwas Wichtiges über das Leben überall im Universum. Labor- und Feldforschung können nur Aussagen über die Art von Leben liefern, die wir hier vorfinden.

2 Das Wort Mem scheint sich als ein gutes Mem zu erweisen. Es wird jetzt in ziemlich weiten Kreisen benutzt und wurde 1988 in die offizielle Liste von Wörtern aufgenommen, die für zukünftige Auflagen der *Oxford English Dictionaries* in Betracht gezogen werden. Um so dringender möchte ich wiederholen, daß meine Vorstellungen über die menschliche Kultur äußerst bescheiden waren. Meine wirklichen Ambitionen – und diese sind zugegebenermaßen groß – gehen in eine gänzlich andere Richtung. Ich möchte behaupten, daß Einheiten, die sich mit einer gewissen Fehlerquote selbst kopieren, nahezu unbegrenzte Macht haben, sobald sie irgendwo im Universum entstanden sind. Solche Einheiten werden nämlich einer natürlichen Selektion unterliegen, deren kumulatives Ergebnis nach ausreichend vielen Generationen Systeme von großer Komplexität sind. Ich glaube, daß sich Replikatoren unter den richtigen Bedingungen automatisch zusammmentun, um Systeme oder Maschinen zu schaffen, von denen sie herumgetragen werden und die ihre fortgesetzte Replikation begünstigen. Die ersten zehn Kapitel des vorliegenden Buches befassen sich ausschließlich mit einer Art von Replikator, dem Gen. Durch die Erörterung der Meme im letzten Kapitel der ersten Auflage versuchte ich, meine Argumentation auf Replikatoren im allgemeinen auszudehnen und zu zeigen, daß Gene nicht die einzigen Angehörigen jener wichtigen Klasse sind. Ich bin mir nicht sicher, ob die Umwelt der menschlichen Kultur tatsächlich das besitzt, was notwendig ist, um eine Evolution im Darwinschen Sinne in Gang zu setzen. Diese Frage ist jedoch für mein Anliegen nebensächlich. Mit Kapitel 11 habe ich erreicht, was ich wollte, wenn der Leser das Buch mit dem Gefühl zuklappt, daß DNA-Moleküle nicht die einzigen Einheiten sind, an denen eine Evolution angreifen kann. Meine Absicht war es, das Gen auf seine richtige

Bedeutung zurückzustutzen, und nicht, eine großartige Theorie der menschlichen Kultur zu entwerfen.

3 Die DNA ist ein sich selbst kopierendes Stück Hardware. Jedes Stück hat eine spezifische Struktur, die sich von der rivalisierender DNA-Stücke unterscheidet. Wenn Meme in Gehirnen den Genen vergleichbar sind, so müssen sie sich selbst kopierende Gehirnstrukturen sein, konkrete Muster neuronaler Vernetzung, die sich in einem Gehirn nach dem anderen ausbilden. Ich habe mich niemals sehr wohl dabei gefühlt, dies laut zu erklären, denn wir wissen sehr viel weniger über das Gehirn als über Gene und drücken uns daher notwendigerweise vage darüber aus, was eine solche Gehirnstruktur wirklich sein könnte. Daher war ich erleichtert, als ich vor kurzem eine sehr interessante Veröffentlichung von Juan Delius von der Universität Konstanz erhielt. Im Gegensatz zu mir braucht Delius sich nicht unwohl zu fühlen, denn er ist ein hervorragender Gehirnforscher, wohingegen ich überhaupt kein Gehirnspezialist bin. Ich bin daher begeistert darüber, daß er so mutig ist, diesen Punkt zu verdeutlichen, indem er tatsächlich ein detailliertes Bild davon veröffentlicht, wie die neuronale Hardware eines Mems aussehen könnte. Zu den sonstigen interessanten Dingen, die er tut, gehört die Erforschung – und dabei geht er sehr viel tiefer, als ich es tat – der Vergleichbarkeit von Memen mit Parasiten, genauer gesagt mit dem Spektrum, auf dem bösartige Parasiten das eine Extrem darstellen und wohltuende „Symbionten“ das andere. Ich bin von diesem Thema besonders angetan, weil ich selbst an den „erweiterten phänotypischen“ Effekten parasitärer Gene auf das Wirtsverhalten interessiert bin (siehe Kapitel 13 dieses Buches und besonders Kapitel 12 meines Buches *The Extended Phenotype*). Nebenbei gesagt betont Delius den Unterschied zwischen Memen und ihren („phänotypischen“) Effekten. Außerdem weist er nochmals auf die Bedeutung von koadaptierten Memkomplexen hin, in denen die Meme entsprechend ihrer wechselseitigen Kompatibilität selektiert werden.

4 Mit dem schottischen Volkslied *Auld Lang Syne* (Die gute alte Zeit) habe ich unabsichtlich ein besonders brauchbares Beispiel gewählt. Es wird nämlich fast überall mit einem Fehler, einer Mutation, wiedergegeben. Als Refrain hört man heute so gut wie immer „*for the sake of auld lang syne*“, während der Text von Burns ursprünglich lautet „*for auld lang syne*“. Ein membewußter Darwinist stellt sich unverzüglich die Frage nach dem „Überlebenswert“ der eingefügten Phrase „*the sake of*“ (um ... willen). Denken wir daran, daß wir nicht nach einer Art und Weise suchen, wie die *Menschen* besser überlebt haben mögen, indem sie das Lied in veränderter Form sangen. Wir möchten herausfinden, auf welche Art die Änderung *selbst* gut abgeschnitten hat, was ihr Überleben im Mempool betrifft. Jeder lernt das Lied in seiner Kindheit, nicht indem er den Text von Burns liest, sondern weil er hört, wie es am Silvesterabend gesungen wird. Vor langer Zeit sangen alle vermutlich die richtigen Worte. „*For the sake of*“ muß als eine seltene Mutation entstanden sein. Unsere Frage lautet: Warum hat die anfänglich seltene Mutation sich so hartnäckig ausgebreitet, daß sie heute im Mempool zur Norm geworden ist?

Ich glaube, wir brauchen nicht lange nach der Antwort zu suchen. Der Zischlaut *s* ist bekanntlich besonders durchdringend. Kirchenchöre werden darauf gedrillt, das stimmlose *s* so leicht wie möglich auszusprechen, damit nicht die ganze Kir-

che vom Zischen widerhallt. Von einem leise sprechenden Priester am Altar einer großen Kathedrale hört man hinten im Kirchenschiff manchmal nur ein sporadisches Zischen – die S-Laute. Der andere Konsonant in *sake*, das k, ist fast ebenso durchdringend. Stellen wir uns vor, daß neunzehn Leute korrekt „*for auld lang syne*“ singen, während eine einzige Person irgendwo im Raum das falsche „*for the sake of auld lang syne*“ einfließen läßt. Ein Kind, das das Lied zum ersten Mal hört, möchte allzu gern mitsingen, weiß aber die Worte nicht genau. Obwohl fast alle „*for auld lang syne*“ singen, erzwingen das Zischen des s und der schneidende Laut des k sich den Weg in das Ohr des Kindes, und wenn es wieder Zeit für den Refrain ist, singt es auch „*for the sake of auld lang syne*“. Das mutante Mem hat ein weiteres Vehikel erorbert. Wenn andere Kinder in der Nähe sind oder Erwachsene, die sich des Textes nicht sicher sind, werden sie mit größerer Wahrscheinlichkeit auf die mutierte Form umsteigen, wenn der Refrain wieder an der Reihe ist. Es ist nicht so, daß sie die mutierte Form „vorziehen“. Sie wissen die Worte wirklich nicht und möchten sie tatsächlich gern lernen. Selbst wenn die, die es besser wissen, indigniert, so laut sie können, „*for auld lang syne*“ bellen (was ich übrigens tue!), haben die richtigen Worte zufällig keine auffallenden Konsonanten, und die mutierte Form ist bei weitem leichter zu hören, selbst wenn sie leise und schüchtern gesungen wird.

Ein ähnlicher Fall ist das patriotische Lied *Rule Britannia*. Die korrekte zweite Zeile des Refrains lautet „*Britannia, rule the waves*“ (Britannien, herrsche über die Wellen). Sie wird häufig, wenn auch nicht überall als „*Britannia rules the waves*“ (Britannien herrscht über die Wellen) gesungen. Hier erhält das hartnäckig zischende s des Mem Hilfe von einem zusätzlichen Faktor. Die Bedeutung, die der Dichter James Thompson im Sinne hatte, war vermutlich die Befehlsform (Britannien, geh hin und herrsche über die Wellen) oder möglicherweise der Konjunktiv (möge Britannien über die Wellen herrschen). Aber es ist oberflächlich gesehen leichter, den Satz als Indikativ mißzuverstehen (Britannien herrscht in der Tat über die Wellen). Dieses mutante Mem besitzt also zwei einzelne Überlebenswerte mehr als die ursprüngliche Form, an deren Stelle es getreten ist: Sein Klang ist auffällender, und es ist leichter zu verstehen.

Der entscheidende Test für eine Hypothese sollte experimenteller Art sein. Es müßte möglich sein, das zischende Mem bewußt mit einer sehr niedrigen Häufigkeit in den Mempool einzugeben und dann zu beobachten, wie es sich auf Grund seines Überlebenswertes ausbreitet. Was geschähe, wenn ein paar von uns anfangen würden zu singen „*God saves our gracious Queen*“ statt „*God save our gracious Queen*“?

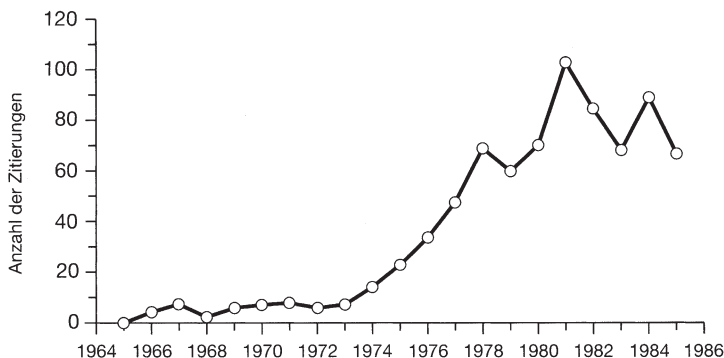
5 Ich wäre sehr ärgerlich, wenn jemand dies in dem Sinne auffassen wollte, daß „Eingängigkeit“ das einzige Kriterium für das Akzeptieren einer wissenschaftlichen Idee ist. Schließlich sind einige wissenschaftliche Ideen *de facto* richtig und andere falsch! Ob sie richtig oder falsch sind, läßt sich überprüfen, und ihre Logik läßt sich zerlegen. Sie sind nicht wie Popsongs, religiöse Sekten oder Punkfrisuren. Dennoch gibt es sowohl eine Soziologie als auch eine Logik der Wissenschaft. Einige schlechte wissenschaftliche Ideen können sich ungeheuer verbreiten, zumindest für eine Weile. Und einige gute Ideen bleiben jahrelang unbeachtet, bevor sie schließlich die Vorstellungskraft der Wissenschaftler erobern und kolonisieren.

Als hervorragendes Beispiel dieses Unbeachtetbleibens, dem eine um sich greifende Verbreitung folgt, können wir eine der Hauptideen dieses Buches anführen, nämlich Hamiltons Theorie der Familien- oder Verwandtschaftsselektion. Da ich sie für ein geeignetes Objekt hielt, habe ich an ihr die Idee ausprobiert, die Verbreitung eines Mems dadurch zu messen, daß man zählt, wie viele Male es in Zeitschriften erwähnt wird. In der ersten Auflage bemerkte ich (auf Seite 169): „Seine beiden Aufsätze aus dem Jahre 1964 gehören zu den bedeutendsten Beiträgen zur Sozialethologie, die jemals geschrieben worden sind, und ich habe nie verstehen können, warum sie von den Ethologen so wenig beachtet worden sind. (Sein Name erscheint nicht einmal im Index zweier großer Ethologielehrbücher, die beide 1970 veröffentlicht wurden.) Glücklicherweise gibt es in jüngster Zeit Anzeichen für ein Wiederaufleben des Interesses an seinen Ideen.“ Ich schrieb dies im Jahre 1976. Verfolgen wir nun den Verlauf des Wiederauflebens dieses Mems im darauffolgenden Jahrzehnt.

Der *Science Citation Index* ist eine recht sonderbare Publikation, in der man erstens jede veröffentlichte Arbeit nachschlagen kann und in der zweitens für jedes Jahr tabellenartig aufgeführt wird, wie viele Male sie in späteren Arbeiten zitiert wurde. Dieser Index ist als Hilfe bei der Suche nach Literatur über ein gegebenes Thema gedacht. Die Ernennungskommissionen der Universitäten haben es sich zur Gewohnheit gemacht, diesen Index als einen groben, aber leicht verfügbaren (zu groben und zu leicht verfügbaren) Maßstab anzulegen, wenn es darum geht, die wissenschaftlichen Leistungen von Stellenbewerbern zu vergleichen. Wenn wir zählen, wie viele Male Hamiltons Arbeiten ab 1964 in jedem Jahr zitiert wurden, so können wir das Vordringen seiner Vorstellungen in das Bewußtsein der Biologen ungefähr verfolgen (Abbildung 5). Es ist sehr deutlich, daß seine Ideen zu Beginn nicht beachtet wurden. Dann, während der siebziger Jahre, scheint das Interesse an der Verwandtschaftsselektion dramatisch angestiegen zu sein. Wenn es irgendeinen spezifischen Punkt gibt, an dem der Aufwärtstrend beginnt, dann scheint er zwischen 1973 und 1974 zu liegen. Die Aufwärtsbewegung gewinnt dann an Geschwindigkeit bis zu einem Höhepunkt im Jahre 1981. Danach schwankt die Anzahl der Zitierungen pro Jahr unregelmäßig um einen hohen Wert.

Es ist ein memischer Mythos entstanden, demzufolge der Anstoß für die Zunahme des Interesses an der Verwandtschaftsselektion ausschließlich von Büchern kam, die zwischen 1975 und 1976 veröffentlicht wurden. Die graphische Darstellung (Abbildung 5), in der der Anstieg im Jahre 1974 beginnt, scheint diese Idee zu widerlegen. Im Gegenteil, man könnte mit den Fakten eine ganz andere Hypothese stützen, nämlich, daß wir es mit einer jener Ideen zu tun haben, die „in der Luft lagen“, „für die die Zeit reif war“. Unter diesem Blickwinkel würden jene Bücher aus der Mitte der siebziger Jahre eher vom Aufspringen auf einen fahrenden Zug als vom Inangsetzen einer Bewegung zeugen.

Vielleicht haben wir es in Wirklichkeit mit einer längerfristigen, langsam anrollenden und sich exponentiell beschleunigenden Bewegung zu tun, die viel früher begann. Eine Möglichkeit, diese einfache Hypothese der exponentiellen Beschleunigung zu testen, besteht darin, die Zitate kumulativ auf einer *logarithmischen* Skala einzutragen. Jeden Wachstumsprozeß, dessen Wachstumsrate proportional zur bereits erreichten Größe ist, nennt man exponentielles Wachstum. Ein typisches Beispiel für einen exponentiellen Prozeß ist eine Epidemie: Jedes infizierte

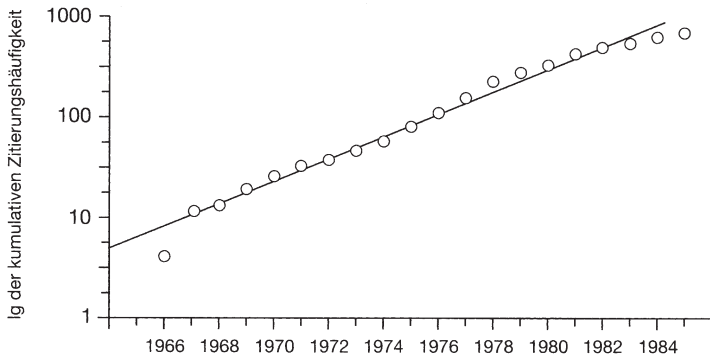


5 Jährliche Zitierungen von Hamilton (1964) im *Science Citation Index*.

Individuum gibt das Virus über seinen Atem an mehrere Personen weiter, von denen jede wiederum dieselbe Anzahl von Leuten infiziert, so daß die Zahl der Opfer mit ständig wachsender Geschwindigkeit zunimmt. Charakteristisch für eine exponentielle Kurve ist, daß sie zu einer Geraden wird, wenn man sie auf einer logarithmischen Skala einträgt. Bei einer solchen logarithmischen Darstellung ist es nicht erforderlich, aber bequem und üblich, die Werte kumulativ einzuzichnen. Wenn die Verbreitung von Hamiltons Mem wirklich wie eine um sich greifende Epidemie vor sich ging, so sollten die Punkte bei einer kumulativen logarithmischen Darstellung eine Gerade bilden. Tun sie das?

Die in Abbildung 6 dargestellte Linie ist diejenige Gerade, die statistisch gesehen der Punkteschar am besten angepaßt ist. Der scheinbare plötzliche Anstieg zwischen 1966 und 1967 sollte wahrscheinlich als ein durch wenige Daten provozierter unzuverlässiger Effekt, der von der logarithmischen Darstellung gewöhnlich übertrieben wird, ignoriert werden. Danach ist die Graphik keine schlechte Annäherung an eine einzige Gerade, obwohl sich auch geringfügige Überlagerungsmuster feststellen lassen. Wenn meine exponentielle Interpretation akzeptiert wird, dann haben wir es hier mit einer einzigen langsam brennenden Explosion des Interesses zu tun, die von 1967 bis in die späten achtziger Jahre gleichmäßig anhält. Die einzelnen Bücher und Beiträge sollten sowohl als Symptome als auch als Ursachen dieses langfristigen Trends angesehen werden.

Man glaube übrigens nicht, daß dieses Wachstumsmuster irgendwie trivial ist in dem Sinne, daß es unvermeidlich wäre. Natürlich würde jede kumulative Kurve ansteigen, selbst wenn die Anzahl der Zitierungen pro Jahr konstant wäre. Auf der logarithmischen Skala würde sie jedoch mit einer stetig langsamer werdenden Rate ansteigen: Sie würde abflauen. Die fette Linie oben in Abbildung 7 zeigt die *theoretische* Kurve, die wir erhalten würden, wenn die Anzahl der Zitierungen in jedem Jahr gleich wäre (gleich der mittleren Rate der Hamilton-Zitierungen, die bei etwa 37 pro Jahr liegt). Diese abflauende *Kurve* ist direkt mit der beobachteten *Geraden* in Abbildung 6 vergleichbar, die eine exponentielle Zuwachsrates an-

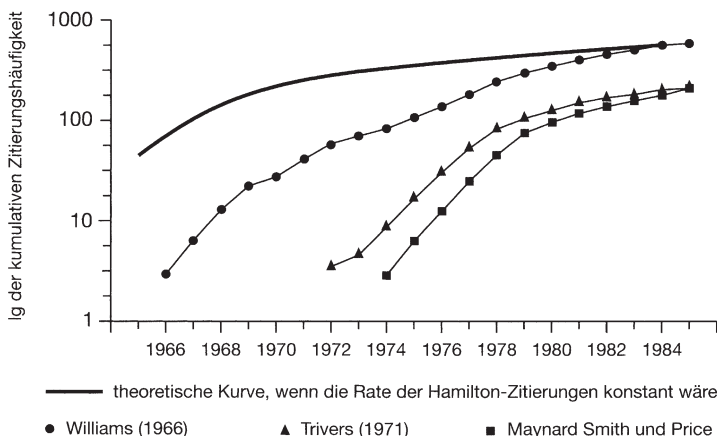


6 Logarithmus der Zitierungshäufigkeit von Hamilton (1964).

zeigt. Wir haben es tatsächlich mit einem Fall stetigen Anstiegens zu tun, nicht mit einer gleichbleibenden Rate von Zitierungen.

Zweitens könnte man versucht sein zu glauben, das exponentielle Anwachsen sei, wenn schon nicht unvermeidlich, so doch auf triviale Weise zu erwarten. Steigt nicht die gesamte Rate der Veröffentlichung wissenschaftlicher Beiträge selbst exponentiell an und damit die Gelegenheit, andere Arbeiten zu zitieren? Vielleicht nimmt auch die Größe der wissenschaftlichen Gemeinschaft exponentiell zu. Wenn wir zeigen wollen, daß an dem Hamiltonschen Mem etwas Besonderes ist, so erstellen wir am einfachsten dieselbe Art von Graphik für einige andere Arbeiten. In Abbildung 7 sind außerdem die kumulativen Zitierungshäufigkeiten dreier anderer Arbeiten logarithmisch aufgetragen (die nebenbei gesagt ebenfalls einen starken Einfluß auf die erste Auflage dieses Buches hatten). Es handelt sich um Williams' Buch *Adaptation and Natural Selection* aus dem Jahre 1966, Trivers' 1971 erschienenen Beitrag über wechselseitigen Altruismus und die Veröffentlichung von Maynard Smith und Price aus dem Jahre 1973, mit der sie die Idee der ESS einführten. Für alle drei Arbeiten ergeben sich Kurven, die während der gesamten Zeitspanne eindeutig nicht exponentiell sind. Die jährlichen Zitierungsraten dieser Arbeiten sind jedoch ebenfalls alles andere als konstant, und zeitweise mögen sie sogar exponentiell zugenommen haben. Die Williams-Kurve beispielsweise ist auf der logarithmischen Skala ab etwa 1970 annähernd eine Gerade, was den Gedanken nahelegt, daß damals eine Phase einsetzte, in der Williams' Einfluß zunahm.

Ich habe darauf aufmerksam gemacht, daß der Einfluß bestimmter Bücher bei der Verbreitung des Hamilton-Mems geringer war als gemeinhin angenommen. Nichtsdestoweniger gibt es ein anscheinend vielsagendes Postskriptum zu diesem kleinen Stück Memanalyse. Wie im Fall von *Auld Lang Syne* und *Rule Britannia* stoßen wir auf einen aufschlußreichen mutanten Fehler. Der korrekte Titel von Hamiltons beiden Arbeiten im Jahre 1964 lautete *The Genetical Evolution of Social Behaviour*. In der zweiten Hälfte der siebziger Jahre wurden in einer Vielzahl von



7 Logarithmus der kumulativen Zitierungshäufigkeit von drei Arbeiten, die nicht von Hamilton stammen, im Vergleich zur „theoretischen“ Kurve für Hamilton (Einzelheiten sind im Text erklärt).

Veröffentlichungen, darunter auch *Sociobiology* und die erste Auflage des vorliegenden Buches, Hamiltons Arbeiten irrtümlich als *The Genetical Theory of Social Behaviour* zitiert. Jon Seger und Paul Harvey suchten nach der Stelle, an der dieses mutante Mem zum ersten Mal aufgetreten war, weil sie dachten, es könnte ihnen, fast wie eine radioaktive Markierung, als Anhaltspunkt dienen, um den Weg wissenschaftlichen Einflusses nachzuvollziehen. Sie verfolgten es zurück auf E. O. Wilsons einflußreiches Buch *Sociobiology*, das 1975 veröffentlicht wurde, und fanden sogar einige indirekte Hinweise auf diese mutmaßliche Herkunft.

So sehr ich auch Wilsons Glanzleistung bewundere – ich wünschte, die Leute läsen mehr *in* diesem Buch und weniger *darüber* –, haben sich mir immer die Haare gestäubt angesichts der gänzlich falschen Annahme, mein Buch sei von seinem beeinflusst worden. Da mein Buch jedoch ebenfalls das mutante Zitat – die „radioaktive Markierung“ – enthielt, sah es erschreckenderweise so aus, als hätte zumindest ein Mem die Reise von Wilson zu mir unternommen! Dies wäre nicht allzu erstaunlich gewesen, da das Buch *Sociobiology* gerade zu dem Zeitpunkt in England ankam, als ich *The Selfish Gene* fertigstellte, das heißt genau zu der Zeit, als ich an meiner Bibliographie arbeitete. Wilsons umfangreiche Bibliographie hätte mir wie ein Geschenk des Himmels vorkommen können, das lange Stunden in der Bibliothek ersparte. Mein Kummer verwandelte sich daher in Frohlocken, als mir zufällig ein alter Matrizenabzug einer Bibliographie in die Hände fiel, die ich 1970 in einer Vorlesung in Oxford ausgegeben hatte. Mit großen Buchstaben stand es da: „*The Genetical Theory of Social Behaviour*“, ganze fünf Jahre vor der Veröffentlichung von Wilsons Buch. Wilson kann unmöglich meine Bibliographie



aus dem Jahre 1970 gesehen haben. Es bestand kein Zweifel daran: Wilson und ich hatten unabhängig voneinander dasselbe mutante Mem eingeführt!

Wie konnte es zu einer derartigen Koinzidenz kommen? Wieder einmal, wie im Fall von *Auld Lang Syne*, ist es nicht schwer, eine plausible Erklärung zu finden. R. A. Fishers bekanntestes Buch heißt *The Genetical Theory of Natural Selection*. Der Titel ist in der Welt der Evolutionsbiologen derart geläufig geworden, daß es schwer für uns ist, die ersten beiden Wörter zu hören, ohne automatisch das dritte hinzuzufügen. Ich vermute, daß sowohl Wilson als auch ich genau das getan haben. Dies ist ein glückliches Ende für alle Beteiligten, da es niemandem etwas ausmacht zuzugeben, von Fisher beeinflusst worden zu sein!

6 Es war offensichtlich voraussehbar, daß vom Menschen hergestellte elektronische Computer ebenfalls irgendwann den Wirt für sich selbst kopierende Informationsmuster – Meme – abgeben würden. Computer sind in zunehmendem Maße in komplizierte Netze gemeinsamer Information eingebunden. Viele von ihnen stehen im elektronischen Briefverkehr und sind wortwörtlich miteinander verdrahtet. Andere teilen Informationen, wenn ihre Besitzer Disketten austauschen. Damit ist eine Umwelt entstanden, in der sich selbst kopierende Programme hervorragend gedeihen und sich verbreiten können. Als ich an der ersten Auflage dieses Buches schrieb, war ich naiv genug anzunehmen, daß ein unerwünschtes Computer-Mem durch einen spontanen Fehler beim Kopieren eines lizenzierten Programms entstehen müsse, und hielt dies für ein unwahrscheinliches Ereignis. In der Tat, jene Zeit war eine Zeit der Unschuld. Heutzutage sind Epidemien von „Viren“ und „Würmern“, die von böswilligen Programmierern absichtlich losgelassen werden, bekannte Risiken für Computerbenutzer in der ganzen Welt. Mein eigener Computer ist, soweit ich weiß, im vergangenen Jahr während zweier verschiedener Virusepidemien infiziert worden, und das ist für Leute, die viel mit dem Computer arbeiten, eine ziemlich typische Erfahrung. Ich werde keinen Virus\* beim Namen nennen, um nicht seinem niederträchtigen kleinen Schöpfer eine niederträchtige kleine Genugtuung zu verschaffen. Ich sage „niederträchtig“, denn das Verhalten eines solchen Menschen scheint mir moralisch gesehen nicht anders als das eines Technikers in einem mikrobiologischen Labor, der absichtlich das Trinkwasser infiziert und Epidemien sät, nur um sich über die Leute zu amüsieren, die krank werden. Ich sage „klein“, denn diese Leute sind geistig klein. Es ist nichts Schlaues daran, einen Computervirus zu erfinden. Jeder halbwegs kompetente Programmierer könnte das tun, und die Welt ist heute voll von halbwegs kompetenten Computerprogrammierern. Ich bin selbst einer. Und ich werde mir nicht einmal die Mühe machen, zu erklären, wie Computerviren funktionieren. Es ist nur zu offensichtlich.

Weniger einfach ist es herauszufinden, wie man sie bekämpfen kann. Leider mußten einige sehr erfahrene Programmierer ihre wertvolle Zeit darauf verschwenden, Programme zum Entdecken von Viren, Immunisierungsprogramme und so weiter zu schreiben (nebenbei gesagt ist die Ähnlichkeit mit der medizinischen Impfung erstaunlich groß, bis hin zur Eingabe einer „geschwächten Abart“

---

\* In Medizin und Biologie wird im allgemeinen der sächliche Artikel verwendet („das Virus“), im Computerbereich hat sich hingegen die Bezeichnung „der Virus“ durchgesetzt.

des Virus). Es besteht die Gefahr, daß sich ein Wettrüsten entwickeln wird, bei dem jeder Fortschritt in der Virenvorbeugung von Gegen-Fortschritten bei neuen Virusprogrammen ausgeglichen wird. Bisher werden die meisten Anti-Virus-Programme von Altruisten geschrieben und gratis zur Verfügung gestellt. Doch ich sehe das Heranwachsen einer ganzen neuen Berufsklasse – die sich geradeso wie in jedem anderen Beruf in lukrative Spezialisierungen aufteilt – voraus: Software-Ärzte auf Hausbesuch mit schwarzen Taschen voller diagnostischer und heilender Disketten. Ich verwende die Bezeichnung „Ärzte“, aber wirkliche Ärzte lösen natürliche Probleme, die nicht absichtlich von menschlicher Bösartigkeit hervorgerufen wurden. Meine Software-Ärzte dagegen werden, wie Rechtsanwälte, menschengemachte Probleme lösen, die überhaupt niemals hätten existieren sollen. Soweit die Viruserzeuger irgendein identifizierbares Motiv haben, fühlen sie sich vermutlich vage anarchistisch. An sie richte ich meinen Appell: Wollen Sie wirklich einem neuen hochbezahlten Beruf den Weg bereiten? Wenn nicht, hören Sie auf, mit dummen Memen zu spielen, und stellen Sie Ihre bescheidenen Programmiertalente in den Dienst einer besseren Sache.

7 Ich habe, wie vorauszusehen war, eine Flut von Briefen von Opfern des Glaubens erhalten, die gegen meine Kritik am Glauben protestieren. Der Glaube ist ein derart erfolgreicher Gehirnwäscher in eigener Sache, daß es schwer ist, seinen Griff zu lockern. Bei Kindern wirkt die Gehirnwäsche besonders gut. Doch was ist Glaube eigentlich? Er ist ein Gemütszustand, der Menschen dazu bringt, etwas zu glauben – es kommt nicht darauf an, was –, das durch keinerlei Beweise gestützt wird. Gäbe es gute Beweise dafür, so wäre der Glaube überflüssig, denn auf Grund dieser Beweise müßten wir es ohnehin glauben. Deshalb ist die so oft nachgeplaperte Behauptung, daß „die Evolution selbst eine Frage des Glaubens ist“, so töricht. Menschen glauben nicht an die Evolution, weil sie aus einer Laune heraus daran glauben wollen, sondern wegen der überwältigenden und jedermann zugänglichen Beweise.

Ich sagte, „es kommt nicht darauf an, was“ die Glaubenden glauben, was den Gedanken nahelegt, daß die Leute total unsinnige, willkürliche Dinge glauben, wie der elektrische Mönch in Douglas Adams' ergötlichem Buch *Dirk Gently's Holistische Detektei*. Dieser war einzig und allein zu dem Zweck gebaut, das Glauben für uns zu erledigen, und er war sehr erfolgreich darin. An dem Tag, an dem wir ihm begegnen, glaubt er unerschütterlich und allen Gegenbeweisen zum Trotz, daß alles auf der Welt rosa ist. Ich habe nicht vor, jemandem zu beweisen, daß die Dinge, an die er glaubt, Unsinn sein müssen. Sie können es sein oder auch nicht. Entscheidend ist, daß es keine Möglichkeit gibt festzustellen, ob sie es sind, und ebensowenig eine Methode, mit deren Hilfe man einen Glaubensartikel einem anderen vorziehen könnte, denn Beweise werden ausdrücklich gemieden. Vielmehr wird die Tatsache, daß wahrer Glaube keiner Beweise bedarf, als dessen größter Vorzug aufgezeigt; darum ging es mir, als ich die Geschichte vom ungläubigen Thomas erzählte, dem einzigen der zwölf Apostel, der wirklich bewundernswert war.

Glaube kann keine Berge versetzen (auch wenn Generationen von Kindern feierlich das Gegenteil erzählt wird und sie es glauben). Aber er ist in der Lage, Menschen zu derart gefährlichem Wahnsinn zu treiben, daß er sich in meinen Augen

als eine Art Geisteskrankheit qualifiziert. Es gibt Leute, die so stark an etwas – was auch immer es sein mag – glauben, daß sie in extremen Fällen bereit sind, dafür zu töten oder zu sterben, ohne die Notwendigkeit einer weiteren Rechtfertigung. Keith Henson hat den Namen „Memoid“ geprägt für „Opfer, die so sehr von einem Mem besessen sind, daß ihr eigenes Überleben unwichtig wird. Man sieht eine Menge solcher Leute in den Abendnachrichten aus Orten wie Belfast oder Beirut.“ Glaube ist mächtig genug, um Menschen gegen alle Bitten um Gnade oder Vergebung, gegen alle Appelle an ihre Menschlichkeit immun zu machen. Er macht sie sogar immun gegen Angst, wenn sie ehrlich daran glauben, daß ein Märtyrertod sie direkt in den Himmel schickt. Was für eine Waffe! Religiöser Glaube verdient ein eigenes Kapitel in den Annalen der Kriegstechnologie, auf gleicher Stufe mit dem Langbogen, dem Schlachtroß, dem Panzer und der Wasserstoffbombe.

8 Der optimistische Ton meines Schlußsatzes hat bei Kritikern, die meinen, er stehe im Gegensatz zum Rest des Buches, Skepsis geweckt. In einigen Fällen kommt die Kritik von doktrinären Soziobiologen, die eifersüchtig die Bedeutung des genetischen Einflusses schützen. In anderen Fällen kommt sie aus einer geradezu paradox entgegengesetzten Ecke, von Hohepriestern der Linken, die eifersüchtig eine ihnen liebe dämonische Ikone schützen! Rose, Kamin und Lewontin frönen in *Die Gene sind es nicht* einem privaten Popanz namens „Reduktionismus“, und sie nehmen außerdem an, daß alle wirklich guten Reduktionisten „Deterministen“ sind, vorzugsweise „genetische Deterministen“.

Das Gehirn ist für Reduktionisten ein umschriebenes biologisches Objekt, dessen Eigenschaften die beobachtbaren Verhaltensweisen oder die aus diesem Verhalten zu erschließenden gedanklichen oder intentionalen Zustände hervorbringen ... Diese Position stimmt vollkommen – oder sollte es eigentlich tun – mit den von Wilson oder Dawkins vorgetragenen Prinzipien der Soziobiologie überein. Würden die beiden Autoren diese Position tatsächlich übernehmen, müßten sie das Dilemma bewältigen, daß sie einerseits weite Bereiche – gerade auch für sie als Liberale – unerfreulichen menschlichen Verhaltens (Gehässigkeit, Indoktrination und so weiter) als angeboren behaupten und andererseits sich in liberal-ethischen Skrupeln verstricken, wenn es um die Feststellung der Verantwortlichkeit für kriminelle Handlungen geht – da diese doch wie alle anderen Handlungen biologisch determiniert sind. Um dieses Problem zu umgehen, reklamieren Wilson und Dawkins einen freien Willen, der uns befähigt, wenn wir nur wollen, gegen das Diktat unserer Gene anzugehen. ... Im wesentlichen bedeutet dies eine Rückkehr zum uneingeschränkten Kartesianismus und einem dualistischen *deus ex machina*.

Ich *glaube*, daß Rose und seine Kollegen uns anklagen, uns nicht für eines der beiden Dinge entscheiden zu können. Entweder müssen wir „genetische Deterministen“ sein, oder wir glauben an den „freien Willen“; wir können nicht beides haben. Aber – und hier, nehme ich an, spreche ich genauso für Professor Wilson wie für mich selbst – wir sind nur in den Augen von Rose und seinen Kollegen „genetische Deterministen“. Sie verstehen nicht (so scheint es, obwohl es schwer zu glauben ist), daß es sehr wohl möglich ist, der Ansicht zu sein, daß Gene einen statis-

tischen Einfluß auf menschliches Verhalten ausüben, und gleichzeitig zu glauben, daß dieser Einfluß durch andere Einflüsse verändert, außer Kraft gesetzt oder umgekehrt werden kann. Gene müssen einen statistischen Einfluß auf jedes Verhaltensmuster ausüben, das sich durch natürliche Auslese entwickelt. Vermutlich sind Rose und seine Kollegen mit mir darin einig, daß das sexuelle Verlangen beim Menschen mittels der natürlichen Auslese entstanden ist, auf dieselbe Weise, wie alles andere entsteht, das die Evolution hervorbringt. Sie müssen daher damit übereinstimmen, daß Gene das sexuelle Begehren beeinflusst haben – in demselben Sinne, in dem Gene auch alles andere beeinflussen. Doch sie haben vermutlich keine Schwierigkeiten damit, ihre sexuellen Wünsche zu kontrollieren, wenn dies gesellschaftlich erforderlich ist. Was ist dualistisch daran? Offensichtlich gar nichts. Und ebenso wenig dualistisch ist es, wenn ich zur Rebellion gegen „die Tyrannei der egoistischen Replikatoren“ aufrufe. Wir, das heißt unser Gehirn, sind ausreichend getrennt und unabhängig von unseren Genen, um gegen sie rebellieren zu können. Wie ich bereits sagte, tun wir dies immer dann im kleinen, wenn wir Empfängnisverhütung betreiben. Nichts spricht dagegen, uns auch im großen gegen unsere Gene aufzulehnen.

# Literatur

Alexander, R. D. *Aggressiveness, Territoriality, and Sexual Behavior in Field Crickets*. In: *Behaviour* 17 (1961) S. 130–223.

Alexander, R. D. *The Evolution of Social Behavior*. In: *Annual Review of Ecology and Systematics* 5 (1974) S. 325–383.

Alexander, R. D. *Darwinism and Human Affairs*. London (Pitman) 1980.

Alexander, R. D. *The Biology of Moral Systems*. New York (Aldine de Gruyter) 1987.

Alexander, R. D.; Sherman, P. W. *Local Mate Competition and Parental Investment in Social Insects*. In: *Science* 96 (1977) S. 494–500.

Allee, W. C. *The Social Life of Animals*. London (Heinemann) 1938.

Altmann, S. A. *Altruistic Behaviour: The Fallacy of Kin Deployment*. In: *Animal Behaviour* 27 (1979) S. 958–959.

Alvarez, F.; De Reyna, A.; Segura, H. *Experimental Brood-Parasitism of the Magpie (Pica pica)*. In: *Animal Behaviour* 24 (1976) S. 907–916.

Anon. *Hormones and Brain Structure Explain Behaviour*. In: *New Scientist* 121 (1989) S. 35.

Aoki, S. *Evolution of Sterile Soldiers in Aphids*. In: Ito, Y.; Brown, J. L.; Kikkawa, J. (Hrsg.) *Animal Societies: Theories and Facts*. Tokio (Japan Scientific Society Press) 1987. S. 53–65.

Arday, R. *The Social Contract*. London (Collins) 1970. [Deutsch: *Der Gesellschaftsvertrag*. Wien (Molden) 1971.]

Axelrod, R. *The Evolution of Cooperation*. New York (Basic Books) 1984. [Deutsch: *Die Evolution der Kooperation*. München (Oldenbourg) 1991.]

Axelrod, R.; Hamilton, W. D. *The Evolution of Cooperation*. In: *Science* 211 (1981) S. 1390–1396.

Baldwin, B. A.; Meese, G. B. *Social Behaviour in Pigs Studied by Means of Operant Conditioning*. In: *Animal Behaviour* 27 (1979) S. 947–957.

Barash, D. P. *Soziobiologie und Verhalten*. Berlin (Parey) 1980.\*

---

\* Die so gekennzeichneten Literaturstellen wurden für die deutsche Ausgabe zusätzlich aufgenommen.

- Bartz, S. H. *Evolution of Eusociality in Termites*. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 76 (1979) S. 5764–5768.
- Bastock, M. *Courtship: A Zoological Study*. London (Heinemann) 1967.
- Bateson, P. *Optimal Outbreeding*. In: Bateson, P. (Hrsg.) *Mate Choice*. Cambridge (Cambridge University Press) 1983. S. 257–277.
- Bell, G. *The Masterpiece of Nature*. London (Croom Helm) 1982.
- Bertram, B. C. R. *Kin Selection in Lions and in Evolution*. In: Bateson, P. P. G.; Hinde, R. A. (Hrsg.) *Growing Points in Ethology*. Cambridge (Cambridge University Press) 1976. S. 281–301.
- Bonner, J. T. *The Evolution of Culture in Animals*. Princeton (Princeton University Press) 1980.
- Boyd, R.; Lorberbaum, J. P. *No Pure Strategy is Evolutionary Stable in the Repeated Prisoner's Dilemma Game*. In: *Nature* 327 (1987) S. 58–59.
- Brett, R. A. *The Ecology and Behaviour of the Naked Mole Rat (Heterocephalus glaber)*. Dissertation, Universität London. 1986.
- Broadbent, D. E. *Behaviour*. London (Eyre and Spottiswoode) 1961.
- Brockmann, H. J.; Dawkins, R. *Joint Nesting in a Digger Wasp as an Evolutionary Stable Preadaptation to Social Life*. In: *Behaviour* 71 (1979) S. 203–245.
- Brockmann, H. J.; Grafen, A.; Dawkins, R. *Evolutionarily Stable Nesting Strategy in a Digger Wasp*. In: *Journal of Theoretical Biology* 77 (1979) S. 473–496.
- Brooke, M. de L.; Davies, N. B. *Egg Mimicry by Cuckoos Cuculus canorus in Relation to Discrimination by Hosts*. In: *Nature* 335 (1988) S. 630–632.
- Burgess, J. W. *Social Spiders*. In: *Scientific American* 234 (März 1976) S. 101–106.
- Burk, T. E. *An Analysis of Social Behaviour in Crickets*. Dissertation. Universität Oxford. 1980.
- Cairns-Smith, A. G. *The Life Puzzle*. Edinburgh (Oliver and Boyd) 1971.
- Cairns-Smith, A. G. *Genetic Takeover*. Cambridge (Cambridge University Press) 1982.
- Cairns-Smith, A. G. *Seven Clues to the Origin of Life*. Cambridge (Cambridge University Press) 1985.
- Cavalli-Sforza, L. L. *Similarities and Dissimilarities of Sociocultural and Biological Evolution*. In: Hodson, F. R.; Kendall, D. G.; Tautu, P. (Hrsg.) *Mathematics in the Archaeological and Historical Sciences*. Edinburgh (Edinburgh University Press) 1971. S. 535–541.
- Cavalli-Sforza, L. L.; Feldman, M. W. *Cultural Transmission and Evolution: A Quantitative Approach*. Princeton (Princeton University Press) 1981.

- Charnov, E. L. *Evolution of Eusocial Behaviour: Offspring Choice or Parental Parasitism?* In: *Journal of Theoretical Biology* 75 (1978) S. 451–465.
- Charnov, E. L.; Krebs, J. R. *The Evolution of Alarm Calls: Altruism or Manipulation?* In: *American Naturalist* 109 (1975) S. 107–112.
- Cherfas, J.; Gribbin, J. *The Redundant Male*. London (Bodley Head) 1985.
- Cloak, E. T. *Is a Cultural Ethology Possible?* In: *Human Ecology* 3 (1975) S. 161–182.
- Crow, J. F. *Gene, die nicht den Mendelschen Gesetzen gehorchen*. In: *Spektrum der Wissenschaft* (April 1979) S. 26.
- Cullen, J. M. *Some Principles of Animal Communication*. In: Hinde, R. A. (Hrsg.) *Non-Verbal Communication*. Cambridge (Cambridge University Press) 1972. S. 101–122.
- Daly, M.; Wilson, M. *Sex, Evolution and Behavior*. Boston (Willard Grant) 2. Aufl. 1982.
- Darwin, C. R. *The Origin of Species*. London (John Murray) 1859. [Deutsch: *Über die Entstehung der Arten*. Stuttgart (Reclam) 1963.]
- Davies, N. B. *Territorial Defence in the Speckled Wood Butterfly (Pararge aegeria): The Resident Always Wins*. In: *Animal Behaviour* 26 (1978) S. 138–147.
- Dawkins, M. S. *Unravelling Animal Behaviour*. Harlow (Longman) 1986.
- Dawkins, R. *In Defence of Selfish Genes*. In: *Philosophy* 56 (1979) S. 556–573.
- Dawkins, R. *Twelve Misunderstandings of Kin Selection*. In: *Zeitschrift für Tierpsychologie* 51 (1979) S. 184–200.
- Dawkins, R. *Good Strategy or Evolutionarily Stable Strategy?* In: Barlow, G. W.; Silverberg, J. (Hrsg.) *Sociobiology: Beyond Nature/Nurture*. Boulder, Colorado (Westview Press) 1980. S. 331–367.
- Dawkins, R. *The Extended Phenotype*. Oxford (Freeman) 1982.
- Dawkins, R. *Replicators and Vehicles*. In: King's College Sociobiology Group (Hrsg.) *Current Problems in Sociobiology*. Cambridge (Cambridge University Press) 1982. S. 45–64.
- Dawkins, R. *Universal Darwinism*. In: Bendall, D. S. (Hrsg.) *Evolution from Molecules to Men*. Cambridge (Cambridge University Press) 1983. S. 403–425.
- Dawkins, R. *The Blind Watchmaker*. Harlow (Longman) 1986. [Deutsch: *Der blinde Uhrmacher*. München (Kindler) 1987.]
- Dawkins, R. *Sociobiology: The New Storm in a Teacup*. In: Rose, S.; Appignanesi, L. (Hrsg.) *Science and Beyond*. Oxford (Basil Blackwell) 1986. S. 61–78.

- Dawkins, R. *The Evolution of Evolvability*. In: Langton, C. (Hrsg.) *Artificial Life*. Santa Fe (Addison-Wesley) 1989. S. 201–220. [Deutsch: *Der achte Tag. Genetische Kunst und künstliches Leben*. Wien (PVS) 1993.]
- Dawkins, R. *Worlds in Microcosm*. In: Spurway, N. (Hrsg.) *Humanity, Environment and God*. Oxford (Basil Blackwell) 1993.
- Dawkins, R.; Carlisle, T. R. *Parental Investment, Mate Desertion and a Fallacy*. In: *Nature* 262 (1976) S. 131–132.
- Dawkins, R.; Krebs, J. R. *Animal Signals: Information or Manipulation?* In: Krebs, J. R.; Davies, N. B. (Hrsg.) *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Oxford (Blackwell Scientific Publications) 1978. S. 282–309. [Deutsch: *Öko-Ethologie*. Berlin (Parey) 1981.]
- Dawkins, R.; Krebs, J. R. *Arms Races Between and Within Species*. In: *Proc. Roy. Soc. Lond. B*. 205 (1979) S. 489–511.
- De Vries, P. J. *The Larval Ant-Organs of Thisbe irenea (Lepidoptera: Riodinidae) and Their Effects Upon Attending Ants*. In: *Zoological Journal of the Linnean Society* 94 (1988) S. 379–393.
- Delius, J. D. *Of Mind Memes and Brain Bugs: A Natural History of Culture*. In: Koch, W. A. (Hrsg.) *The Nature of Culture*. Bochum (Brockmeyer) 1989.
- Dennett, D. C. *The Evolution of Consciousness*. In: Brockman, J. (Hrsg.) *Reality Club* 3. New York (Lynx) 1989.
- Dewsbury, D. A. *Ejaculate Cost and Male Choice*. In: *American Naturalist* 119 (1982) S. 601–610.
- Dixon, A. F. *Baculum Length and Copulatory Behavior in Primates*. In: *American Journal of Primatology* 13 (1987) S. 51–60.
- Dobzhansky, T. *Mankind Evolving*. New Haven (Yale University Press) 1962.
- Doolittle, W. F.; Sapienza, C. *Selfish Genes, the Phenotype Paradigm and Genome Evolution*. In: *Nature* 284 (1980) S. 601–603.
- Ehrlich, P. R.; Ehrlich, A. H.; Holdren, J. P. *Human Ecology*. San Francisco (Freeman) 1973. [Deutsch: *Humanökologie*. Berlin/Heidelberg/ New York (Springer) 1975.]
- Eibl-Eibesfeldt, I. *Liebe und Haß*. München (Piper) 1970.
- Eigen, M.; Gardiner, W.; Schuster, P.; Winkler-Oswatitsch, R. *Ursprung der genetischen Information*. In: *Spektrum der Wissenschaft* (Juni 1981) S. 36.
- Eldredge, N.; Gould, S. J. *Punctuated Equilibrium: An Alternative to Phyletic Gradualism*. In: Schopf, J. M. (Hrsg.) *Models in Paleobiology*. San Francisco (Freeman Cooper) 1972. S. 82–115.



- Fischer, E. A. *The Relationship Between Mating System and Simultaneous Hermaphroditism in the Coral Reef Fish, Hypoplectrus nigricans (Serranidae)*. In: *Animal Behaviour* 28 (1980) S. 620–633.
- Fisher, R. A. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford (Clarendon Press) 1930.
- Fletcher, D. J. C.; Michener, C. D. *Kin Recognition in Humans*. New York (Wiley) 1987.
- Forsyth, A. *Die Sexualität in der Natur: Vom Egoismus der Gene und ihren unfeinen Strategien*. München (dtv) 1991.\*
- Fox, R. *The Red Lamp of Incest*. London (Hutchinson) 1980.
- Gale, J. S.; Eaves, L. J. *Logic of Animal Conflict*. In: *Nature* 254 (1975) S. 463–464.
- Gamlin, L. *Rodents Join the Commune*. In: *New Scientist* 115 (1987) S. 40–47.
- Gardner, B. T.; Gardner, R. A. *Two-Way Communication With an Infant Chimpanzee*. In: Schrier, A. M.; Stollnitz, F. (Hrsg.) *Behavior of Non-Human Primates*, Bd. 4. New York (Academic Press) 1971. S. 117–184.
- Ghiselin, M. T. *The Economy of Nature and the Evolution of Sex*. Berkeley (University of California Press) 1974.
- Gould, S. J. *The Panda's Thumb*. New York (W. W. Norton) 1980. [Deutsch: *Der Daumen des Panda*. Frankfurt/Main (Suhrkamp) 1989.]
- Gould, S. J. *Hen's Teeth and Horse's Toes*. New York (W. W. Norton) 1983. [Deutsch: *Wie das Zebra zu seinen Streifen kam*. Frankfurt/Main (Suhrkamp) 1991.]
- Grafen, A. *Natural Selection, Kin Selection and Group Selection*. In: Krebs, J. R.; Davies, N. B. (Hrsg.) *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Oxford (Blackwell Scientific) 1984. S. 62–84. [Deutsch: *Einführung in die Verhaltensökologie*. Stuttgart (Thieme) 1984.]
- Grafen, A. *A Geometric View of Relatedness*. In: Dawkins, R.; Ridley, M. (Hrsg.) *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 2 (1985) S. 28–89.
- Grafen, A.; Sibly, R. M. *A Model of Male Desertion*. In: *Animal Behaviour* 26 (1978) S. 645–652.
- Haldane, J. B. S. *Population Genetics*. In: *New Biology* 18 (1955) S. 34–51.
- Hamilton, W. D. *The Genetical Evolution of Social Behaviour (I und II)*. In: *Journal of Theoretical Biology* 7 (1964) S. 1–16; 17–52.
- Hamilton, W. D. *The Moulding of Senescence by Natural Selection*. In: *Journal of Theoretical Biology* 12 (1966) S. 12–45.
- Hamilton, W. D. *Extraordinary Sex Ratios*. In: *Science* 156 (1967) S. 477–488.
- Hamilton, W. D. *Geometry for the Selfish Herd*. In: *Journal of Theoretical Biology* 31 (1971) S. 295–311.

- Hamilton, W. D. *Altruism and Related Phenomena, Mainly in Social Insects*. In: *Annual Review of Ecology and Systematics* 3 (1972) S. 193–232.
- Hamilton, W. D. *Gamblers Since Life Began: Barnacles, Aphids, Elms*. In: *Quarterly Review of Biology* 50 (1975) S. 175–180.
- Hamilton, W. D. *Sex Versus Non-Sex Versus Parasite*. In: *Oikos* 35 (1980) S. 282–290.
- Hamilton, W. D.; Zuk, M. *Heritable True Fitness and Bright Birds: A Role for Parasites?* In: *Science* 218 (1982) S. 384–387.
- Hampe, M.; Morgan, S. R. *Two Consequences of Richard Dawkins' View of Genes and Organisms*. In: *Studies in the History and Philosophy of Science* 19 (1987) S. 119–138.
- Hansell, M. H. *Animal Architecture and Building Behaviour*. Harlow (Longman) 1984.
- Hardin, G. *Nice Guys Finish Last*. In: Gregory, M. S.; Silvers, A.; Sutch, D. (Hrsg.) *Sociobiology and Human Nature*. San Francisco (Jossey Bass) 1978. S. 183–194.
- Henson, H. K. *Memes, L5 and the Religion of the Space Colonies*. In: *L5 News* (September 1985) S. 5–8.
- Hinde, R. A. *Biological Bases of Human Social Behaviour*. New York (McGraw-Hill) 1974.
- Hoyle, F.; Elliot, J. A *for Andromeda*. London (Souvenir Press) 1962.
- Hull, D. L. *Individuality and Selection*. In: *Annual Review of Ecology and Systematics* 11 (1980) S. 311–332.
- Hull, D. L. *Units of Evolution: A Metaphysical Essay*. In: Jensen, U. L.; Harre, R. (Hrsg.) *The Philosophy of Evolution*. Brighton (Harvester) 1981. S. 23–44.
- Humphrey, N. *The Inner Eye*. London (Faber and Faber) 1986. [Deutsch: *Der innere Weg*. Düsseldorf (Econ) 1989.]
- Jarvis, U. M. *Eusociality in a Mammal: Cooperative Breeding in Naked Mole-Rat Colonies*. In: *Science* 212 (1981) S. 571–573.
- Jenkins, P. F. *Cultural Transmission of Song Patterns and Dialect Development in a Free-Living Bird Population*. In: *Animal Behaviour* 26 (1978) S. 50–78.
- Kalmus, H. *Animal Behaviour and Theories of Games and of Language*. In: *Animal Behaviour* 17 (1969) S. 607–617.
- Knapp, A. *Soziobiologie und Moraltheologie. Kritik der ethischen Folgerungen moderner Biologie*. Weinheim/Berlin (VCH/Akademie Verlag) 1989.\*
- Krebs, J. R. *The Significance of Song Repertoires – The Beau Geste Hypothesis*. In: *Animal Behaviour* 25 (1977) S. 475–478.

- Krebs, J. R.; Dawkins, R. *Animal Signals: Mind-Reading and Manipulation*. In: Krebs, J. R.; Davies, N. B. (Hrsg.) *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Oxford (Blackwell Scientific) 2. Aufl. 1984. S. 380–402. [Deutsch: *Einführung in die Verhaltensökologie*. Stuttgart (Thieme) 1984.]
- Kruuk, H. *The Spotted Hyena: A Study of Predation and Social Behavior*. Chicago (Chicago University Press) 1972.
- Kummer, H. *Weiß Affen am Roten Meer. Das soziale Leben der Wüstenpaviane*. München (Piper) 1992.\*
- Lack, D. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford (Clarendon Press) 1954.
- Lack, D. *Population Studies of Birds*. Oxford (Clarendon Press) 1966.
- Le Boeuf, B. J. *Male-Male Competition and Reproductive Success in Elephant Seals*. In: *American Zoologist* 14 (1974) S. 163–176.
- Lewin, B. *Gene Expression*, Bd. 2. London (Wiley) 1974.
- Lewontin, R. C. *The Organism as the Subject and Object of Evolution*. In: *Scientia* 118 (1983) S. 65–82.
- Lidicker, W. Z. *Comparative Study of Density Regulation in Confined Populations of Four Species of Rodents*. In: *Researches on Population Ecology* 7 (1965) S. 57–72.
- Lombardo, M. P. *Mutual Restraint in Tree Swallows: A Test of the Tit for Tat Model of Reciprocity*. In: *Science* 227 (1985) S. 1363–1365.
- Lorenz, K. Z. *Das sogenannte Böse*. Wien (Borotha-Schoeler) 1963 und München (dtv) 1974.
- Lorenz, K. *über tierisches und menschliches Verhalten*. München (Piper) 1965.
- Luria, S. E. *Life – The Unfinished Experiment*. London (Souvenir Press) 1973.
- MacArthur, R. H. *Ecological Consequences of Natural Selection*. In: Waterman, T. H.; Morowitz, H. J. (Hrsg.) *Theoretical and Mathematical Biology*. New York (Blaisdell) 1965. S. 388–397.
- Mackie, J. L. *The Law of the Jungle: Moral Alternatives and Principles of Evolution*. In: *Philosophy* 53 (1978) S. 455–464. Nachgedruckt in: Mackie, J.; Mackie, P. (Hrsg.) *Persons and Values*. Oxford (Oxford University Press) 1985. S. 120–131.
- Margulis, L. *Symbiosis in Cell Evolution*. San Francisco (Freeman) 1981.
- Marler, P. R. *Developments in the Study of Animal Communication*. In: Bell, P. R. (Hrsg.) *Darwin's Biological Work*. Cambridge (Cambridge University Press) 1959. S. 150–206.
- Maynard Smith, J. *Game Theory and the Evolution of Fighting*. In: Maynard Smith, J. *On Evolution*. Edinburgh (Edinburgh University Press) 1972. S. 8–28.

- Maynard Smith, J. *The Theory of Games and the Evolution of Animal Conflict*. In: *Journal of Theoretical Biology* 47 (1974) S. 209–221.
- Maynard Smith, J. *Group Selection*. In: *Quarterly Review of Biology* 51 (1976) S. 277–283.
- Maynard Smith, J. *Evolution and the Theory of Games*. In: *American Scientist* 64 (1976) S. 41–45.
- Maynard Smith, J. *Sexual Selection and the Handicap Principle*. In: *Journal of Theoretical Biology* 57 (1976) S. 239–242.
- Maynard Smith, J. *Parental Investment: A Prospective Analysis*. In: *Animal Behaviour* 25 (1977) S. 1–9.
- Maynard Smith, J. *The Evolution of Sex*. Cambridge (Cambridge University Press) 1978.
- Maynard Smith, J. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge (Cambridge University Press) 1982.
- Maynard Smith, J. *Games, Sex and Evolution*. New York (Harvester Wheatsheaf) 1988.
- Maynard Smith, J. *Evolutionary Genetics*. Oxford (Oxford University Press) 1989. [Deutsch: *Evolutionsgenetik*. Stuttgart (Thieme) 1992.]
- Maynard Smith, J.; Parker, G. A. *The Logic of Asymmetric Contests*. In: *Animal Behaviour* 24 (1976) S. 159–175.
- Maynard Smith, J.; Price, G. R. *The Logic of Animal Conflicts*. In: *Nature* 246 (1973) S. 15–18.
- McFarland, D. J. *Feedback Mechanisms in Animal Behaviour*. London (Academic Press) 1971.
- Mead, M. *Male and Female*. London (Gollancz) 1950. [Deutsch: *Mann und Weib*. Berlin (Ullstein) 1992.]
- Medawar, P. B. *An Unsolved Problem in Biology*. London (Lewis) 1952.
- Medawar, P. B. *The Uniqueness of the Individual*. London (Methuen) 1957. [Deutsch: *Die Einmaligkeit des Individuums*. Frankfurt/Main (Suhrkamp) 1969.]
- Medawar, P. B. *Review of Teilhard de Chardin, P The Phenomenon of Man*. Nachgedruckt in: Medawar, P. B. *Pluto's Republic*. Oxford (Oxford University Press) 1961.
- Michod, R. E.; Levin, B. R. *The Evolution of Sex*. Sunderland, Massachusetts (Sinauer) 1988.
- Midgley, M. *Gene-Juggling*. In: *Philosophy* 54 (1979) S. 439–458.
- Monod, J. L. *On the Molecular Theory of Evolution*. In: Harre, R. (Hrsg.) *Problems of Scientific Revolution*. Oxford (Clarendon Press) 1974. S. 11–24.

- Montagu, A. *The Nature of Human Aggression*. New York (Oxford University Press) 1976.
- Moravec, H. *Mind Children*. Cambridge, Massachusetts (Harvard University Press) 1988. [Deutsch: *Mind Children. Der Wettlauf zwischen menschlicher und künstlicher Intelligenz*. Hamburg (Hoffmann und Campe) 1990.]
- Morris, D. „Typical Intensity“ and its Relation to the Problem of Ritualization. In: *Behaviour* 11 (1957) S. 1–21.
- Nuffield Biology Teachers Guide IV London (Longmans) 1966. S. 96.
- Orgel, L. E. *The Origins of Life*. London (Chapman and Hall) 1973.
- Orgel, L. E.; Crick, F. H. C. *Selfish DNA: The Ultimate Parasite*. In: *Nature* 284 (1980) S. 604–607.
- Packer, C.; Pusey, A. E. *Cooperation and Competition Within Coalitions of Male Lions: Kin-Selection or Game Theory?* In: *Nature* 296 (1982) S. 740–742.
- Parker, G. A. *Evolutionarily Stable Strategies*. In: Krebs, J. R.; Davies, N. B. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Oxford (Blackwell Scientific) 2. Aufl. 1984. S. 62–84. [Deutsch: *Einführung in die Verhaltensökologie*. Stuttgart (Thieme) 1984.]
- Parker, G. A.; Baker, R. R.; Smith, V. G. F. *The Origin and Evolution of Gametic Dimorphism and the Male-Female Phenomenon*. In: *Journal of Theoretical Biology* 36 (1972) S. 529–553.
- Payne, R. S.; McVay, S. *Songs of Humpback Whales*. In: *Science* 173 (1971) S. 583–597.
- Popper, K. *The Rationality of Scientific Revolutions*. In: Harre, R. (Hrsg.) *Problems of Scientific Revolution*. Oxford (Clarendon Press) 1974. S. 72–101.
- Popper, K. *Natural Selection and the Emergence of Mind*. In: *Dialectica* 32 (1978) S. 339–355.
- Rasa, A. E. *Die perfekte Familie. Leben und Sozialverhalten der afrikanischen Zwergmungs*. München (dtv) 1988.\*
- Ridley, M. *Paternal Care*. In: *Animal Behaviour* 26 (1978) S. 904–932.
- Ridley, M. *The Problems of Evolution*. Oxford (Oxford University Press) 1985. [Deutsch: *Evolution. Probleme, Themen, Fragen*. Basel (Birkhäuser) 2. Aufl. 1992.]
- Rose, S.; Kamin, L. J.; Lewontin, R. C. *Not in Our Genes*. London (Penguin) 1984. [Deutsch: *Die Gene sind es nicht*. Weinheim (Psychologie Verlags Union) 1988.]
- Rothenbuhler, W. C. *Behavior Genetics of Nest Cleaning in Honey Bees. IV Responses of  $F_1$  and Backcross Generations to Disease-Killed Brood*. In: *American Zoologist* 4 (1964) S. 111–123.
- Ryder, R. *Victims of Science*. London (Davis-Poynter) 1975.

- Sagan, L. *On the Origin of Mitosing Cells*. In: *Journal of Theoretical Biology* 14 (1967) S. 225–274.
- Sahlins, M. *The Use and Abuse of Biology*. Ann Arbor (University of Michigan Press) 1977.
- Schuster, P.; Sigmund, K. *Coyness, Philandering and Stable Strategies*. In: *Animal Behaviour* 29 (1981) S. 186–192.
- Seger, J.; Hamilton, W. D. *Parasites and Sex*. In: Michod, R. E.; Levin, B. R. (Hrsg.) *The Evolution of Sex*. Sunderland, Massachusetts (Sinauer) 1988. S. 176–193.
- Seger, J.; Harvey, P. *The Evolution of the Genetical Theory of Social Behaviour*. In: *New Scientist* 87 (1980), S. 50–51.
- Sheppard, P. M. *Natural Selection and Heredity*. London (Hutchinson) 1958.
- Simpson, G. G. *The Biological Nature of Man*. In: *Science* 152 (1966) S. 472–478.
- Singer, P. *Animal Liberation*. London (Jonathan Cape) 1976. [Deutsch: *Befreiung der Tiere*. Frankfurt/Main (Hirthinger) 1980.]
- Smythe, N. *On the Existence of „Pursuit Invitation“ Signals in Mammals*. In: *American Naturalist* 104 (1970) S. 491–494.
- Sterelny, K.; Kitcher, P. *The Return of the Gene*. In: *Journal of Philosophy* 85 (1988) S. 339–361.
- Symons, D. *The Evolution of Human Sexuality*. New York (Oxford University Press) 1979.
- Tinbergen, N. *Social Behaviour in Animals*. London (Methuen) 1953.
- Treisman, M.; Dawkins, R. *The Cost of Meiosis – Is There Any?* In: *Journal of Theoretical Biology* 63 (1976) S. 479–484.
- Trivers, R. L. *The Evolution of Reciprocal Altruism*. In: *Quarterly Review of Biology* 46 (1971) S. 35–57.
- Trivers, R. L. *Parental Investment and Sexual Selection*. In: Campbell, B. (Hrsg.) *Sexual Selection and the Descent of Man*. Chicago (Aldine) 1972. S. 136–179.
- Trivers, R. L. *Parent-Offspring Conflict*. In: *American Zoologist* 14 (1974) S. 249–264.
- Trivers, R. L. *Social Evolution*. Menlo Park (Benjamin /Cummings) 1985.
- Trivers, R. L.; Hare, H. *Haplodiploidy and the Evolution of the Social Insects*. In: *Science* 191 (1976) S. 249–263.
- Turnbull, C. *The Mountain People*. London (Jonathan Cape) 1972.
- Voland, E. *Grundriß der Soziobiologie*. Stuttgart (UTB) 1993.\*
- Washburn, S. L. *Human Behavior and the Behavior of Other Animals*. In: *American Psychologist* 33 (1978) S. 405–418.

- Wells, P. A. *Kin Recognition in Humans*. In: Fletcher, D. J. C.; Michener, C. D. (Hrsg.) *Kin Recognition in Animals*. New York (Wiley) 1987. S. 395–415.
- Wickler, W. *Die Biologie der Zehn Gebote. Warum die Natur für uns kein Vorbild ist*. München (Piper) 1991.\*
- Wickler, W.; Seibt, U. *Das Prinzip Eigennutz. Zur Evolution sozialen Verhaltens*. München (Piper) 1991.\*
- Wickler, W. *Mimicry*. London (World University Library) 1968. [Deutsch: *Mimikry*. München (Kindler) 1971.]
- Wilkinson, G. S. *Reciprocal Food-Sharing in the Vampire Bat*. In: *Nature* 308 (1984) S. 181–184.
- Williams, G. C. *Pleiotropy, Natural Selection, and the Evolution of Senescence*. In: *Evolution* 11 (1957) S. 398–411.
- Williams, G. C. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton (Princeton University Press) 1966.
- Williams, G. C. *Sex and Evolution*. Princeton (Princeton University Press) 1975.
- Williams, G. C. *A Defense of Reductionism in Evolutionary Biology*. In: Dawkins, R.; Ridley, M. (Hrsg.) *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 2 (1985) S. 1–27.
- Wilson, E. O. *The Insect Societies*. Cambridge, Massachusetts (Harvard University Press) 1971.
- Wilson, E. O. *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge, Massachusetts (Harvard University Press) 1975.
- Wilson, E. O. *On Human Nature*. Cambridge, Massachusetts (Harvard University Press) 1978.
- Wright, S. *Genic and Organismic Selection*. In: *Evolution* 34 (1980) S. 825–843.
- Wuketits, F. M. *Gene, Kultur und Moral. Soziobiologie – Pro und Contra*. Darmstadt (Wissenschaftliche Buchgesellschaft) 1990.\*
- Wynne-Edwards, V. C. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Edinburgh (Oliver and Boyd) 1962.
- Wynne-Edwards, V. C. *Intrinsic Population Control: An Introduction*. In: Ebling, F. J.; Stoddart, D. M. (Hrsg.) *Population Control by Social Behaviour*. London (Institute of Biology) 1978. S. 1–22.
- Wynne-Edwards, V. C. *Evolution Through Group Selection*. Oxford (Blackwell Scientific) 1986.
- Yom-Tov, Y. *Intraspecific Nest Parasitism in Birds*. In: *Biological Reviews* 55 (1980) S. 93–108.
- Young, J. Z. *The Life of Mammals*. Oxford (Clarendon Press) 2. Aufl. 1975.

Zahavi, A. *Mate Selection – A Selection for a Handicap*. In: *Journal of Theoretical Biology* 53 (1975) S. 205–214.

Zahavi, A. *Reliability in Communication Systems and the Evolution of Altruism*. In: Stonehouse, B.; Perrins, C. M. (Hrsg.) *Evolutionary Ecology*. London (Macmillan) 1977. S. 253–259.

Zahavi, A. *Decorative Patterns and the Evolution of Art*. In: *New Scientist* 80 (1978) S. 182–184.

Zahavi, A. *The Theory of Signal Selection and Some of Its Implications*. In: Delfino, V. P. (Hrsg.) *International Symposium on Biological Evolution, Bari, 9–14 April 1985*. Bari (Adriatici Editrici) 1987. S. 305–327.

#### Computerprogramm

Dawkins, R. *Blind Watchmaker*: Ein Programm für den Apple-Macintosh-Computer. New York und London (Norton) 1987.



# Index

- Adam, D. 441
- Adoption 186f
- Aggression 133–165
- Alarmruf 285f, 288
- Albinismus 166f
- Alexander, R. D. 156, 237f, 240, 461–463, 477, 484
- Alge 399
- Allel 71, 90
- Altern 95, 439
- Altmann, S. 455
- Altruismus 43, 45, 48, 180, 191, 446, 452–455, 457
  - Definition 39
  - elterlicher 194
  - Familien- 169–196
  - wechselseitiger 282f, 308, 315, 336, 379–381
- Altruismusaufwand 220
- altruistische Adoptionsstrategie 189
- Alvarez, F. 234
- Ameisen 409, 460
  - Manipulation durch Raupen 411f
  - parasitische 409–411
  - Pilzkultur 303f
  - sklavenhaltende 299–301
  - Symbiose mit Blattläusen 304f
- Amsel 133f
- Angeber 145f
- Ansässiger 151–154
- Aoki, S. 453f
- Ardrey, R. 36, 45, 47, 50, 201, 254, 288
- Arias de Reyna, L. 234
- Ashworth, T. 371
- Aufzucht 253
- Ausbeutung des weiblichen Geschlechts 253
- Auseinandersetzung
  - asymmetrische 151–154
  - symmetrische 150f
- Auslese
  - natürliche 44
  - sexuelle 272f
- Axelrod, R. 336, 345f, 350, 352–355, 358, 371, 374, 375ff, 379, 447
- Axon 106
- Baculum 470f
- Baker, R. R. 465
- Baldwin, B. A. 450
- Balzperiode 264f
- Bartz, S. 481
- Bateson, P. 458
- Beau-Geste-Effekt 216
- bedingte Strategie 145
- bedingtes Handikap 473
- Behüten/Verlassen (Strategien) 465
- Bell, G. 439
- Bertram, B. 190f, 459, 477
- Betrogener (Strategie) 309–315
- Betrüger (Strategie) 309–315, 485
- Bevölkerungswachstum 200
- Bewußtsein 108, 122, 443, 445
- Biber 403f
- Biene 42, 124–126, 128, 290–293, 446
  - Hochzeitsflug 302
- Blattlaus 96, 453f, 481
- Bodmer, W. F. 98
- Borkenkäfer 397–400
- Bothriomyrmex*
  - decapitans* 409
  - regicidus* 409
- Boyd, R. 358
- Brett, R. 477, 484

- Brockmann, J. 448  
Bruce-Effekt 254f  
Brudermord-Hypothese 236  
Brutparasit 187, 189f, 233  
Brutparasitismus, innerartlicher 459  
Buckelwal 113f  
Burgess, J. W. 156  
Burk, T. 451
- Cairn-Smith, A. G. 65, 434  
Carlisle, T. R. 267, 467  
Cavalli-Sforza, L. L. 318  
cave-Theorie 286–288  
Charnov, E. L. 288, 462f  
Cherfas, J. 439  
*Chlorohydra viridissima* 399  
Chromosom 70  
    Crossing-over 73f, 76, 96  
Chromosomenpaare 70  
Cistron 74f, 81  
Cloak, F. T. 318  
Computer 110, 441, 443  
    Deep Thought 441f  
    sequentieller 444  
    Super- 444  
Computersimulation 120f  
Computervirus 493f  
Crick, F. H. C. 440  
Crossing-over 73f, 76, 96  
Crow, J. 386  
*cruel bind* 256  
Cullen, J. M. 318
- Daly, M. 464  
Darwin, C. 35, 83, 326, 448  
Davies, N. B. 449f  
Dawson, J. 450  
Delius, J. 487  
Delphin 184  
Dennett, D. 443–445  
Determinismus, genetischer 495f  
DNA 65f, 487  
    egoistische 439f  
    Junk- 99  
    rebellierende 401f  
*domestic bliss* 257  
dominantes Gen 71
- Dominanzhierarchie 157f, 204  
    Pseudo- 451  
Doolittle, W. F. 440  
Dreizehenmöwen 253  
Drohnen 295
- Éapek, K. 435  
Eaves, L. J. 448, 466  
Egoismus 37, 432f  
    Definition 40  
Eibl-Eibesfeldt, I. 36  
Eindringling 151  
Einzelorganismus 428, 430  
Einzelwesen 84  
Eisbär 116  
Eizelle 73f, 77, 247  
Elliot, J. 112  
Elternaufwand 220f  
    Definition 219  
Elternstrategie 248  
Embryonalentwicklung 87f  
Endosymbiontentheorie 306  
Engpaß-Lebenszyklus 417  
Engpaßtang 421–427  
Ente 465f  
enthüllendes Handikap 473  
Entwöhnung 222, 226–228  
Enzyme 417ff  
epideiktisches Verhalten 205f  
Erektion 471f  
Erektionsversagen 471  
Erpressertaktik 230–233  
Erster Weltkrieg 371–375  
ESS 151f, 155, 159–161, 312, 353f,  
    357, 362, 448, 466, 473, 485  
    Definition 447  
Evolution 36, 60f  
    kulturelle 318, 332  
    von Molekülen 54  
evolutionär stabile Strategie 137–142  
    siehe auch ESS
- Falke (Strategie) 138–146  
Familienaltruismus 169–196  
Familienplanung 197–217  
Familienselektion 175, 195, 455f, 460  
    als Mem 489–492

- Fangheuschrecken 41  
 Färbung (Geschlechtsunterschiede) 276f  
 Feige 377f  
 Fische 267f, 467  
 Fischer, E. 378  
 Fisher, R. A. 169, 219, 248, 437, 467  
 Fitneß 237–239  
 flatterhaft (Strategie) 259–263  
 Flechte 306  
 Fledermaus 379–382  
 Fleischfresser, Eigenschaften 91  
 Fortpflanzung  
   geschlechtliche 69, 97f  
   nicht-sexuelle 97f  
 Fragmentierungseffekte der Meiose 438f  
 Fruchtfliege 96, 466  
  
 Gale, J. S. 448, 466  
 Gallwespe 377  
 Gameten 244–247  
 Ganglion 106  
 Gardner, A. 129  
 Gardner, B. 129  
 Gattenausbeutungsstrategie 253  
 Gazellen 50  
 Geburtenkontrolle 202f  
 Geburtenrate 202, 206, 209, 212f  
 Gedächtnis 108  
 Gefahrenzone 284  
 Gefangenendilemma 364, 372f  
   Strategienwettbewerb 345–357  
 Gefangenendilemma-Spiel 336–341, 376  
   einfaches 341  
   wiederholtes 341–345  
 Gehirn 106f, 123, 444, 495  
 Gelegegröße 207f, 229  
 Gen  
   als Parasit 397–403, 408f  
   als Programmierer 115ff, 118f, 127  
   das das System schlägt 386  
   Definition 75, 85f  
   dominantes 71  
   Fortbestand 68  
   Grundeinheit des Eigennutzes 87  
   Koppelung 79  
   letales 93f, 457  
   rezessives 71  
   semiletales 93f  
   und Umwelt 88, 91  
   Unsterblichkeit 83–85  
   Zusammenarbeit 126  
   Zusammenschluß in Zellen 417–419  
 Generationsabstand 172  
 genetische Einheit 75f  
   durchschnittliche Lebenserwartung 76ff  
   Entstehung 79  
 Genkombination 69  
 Genmaschine 102–132  
 Genpool 72, 100, 163f  
 Genselektion 92  
 Genselektionstheorie 96  
 Genverwandtschaft 166–170  
 Geschlechterrolle 464f  
 Geschlechterverhältnis 248–251  
 geschlechtliche Fortpflanzung 69, 97f  
 geschlechtsgebundene Genwirkungen 251  
 Geschlechtspartner-Auswahl 269–273  
 Gesetz vom Fortbestand des Stabilen 52  
 Ghiselin, M. T. 439  
 Gibbon 466  
 Glaube 330, 494f  
   siehe auch Gott-Mem  
 Gorilla 458  
 Gottesanbeterin 41f, 265  
 Gott-Mem 322, 329  
 Gould, S. J. 436f, 439f  
 Grabwespen 448  
 Grafen, A. 448, 453, 465, 473, 475–477, 485  
 grausame Bindung (*cruel bind*) 256, 267f  
 Gribbin, J. 439  
 Grille 156, 451

- Gruppenselektion 45–47, 49, 98,  
 175, 427, 461  
 Haldane, J. B. S. 169, 178, 433, 437  
 Hamilton, W. D. 137, 169, 195f, 283,  
 293, 296, 336, 353, 376f, 439, 452f,  
 468–470, 480–482, 489–492  
 Zitierungshäufigkeit 491  
 Hämoglobin 53f  
 Hampe, M. 438  
 Handikap  
 bedingtes 473  
 enthüllentes 473  
 -Prinzip 472f, 476  
 qualifizierendes 473  
 strategisch gewähltes 473  
 -Theorie 273f  
 Haplodiploidie 398, 460  
 -Hypothese 481  
 Hardin, G. 335  
 Hare, H. 293, 297, 299, 484f  
 Hautflügler 294–306, 485  
 Geschlechtsverhältnis 297–299  
 Verwandtschaftsgrad 295f  
 Heckenbraunelle 405, 407  
 Henson, K. 495  
 Herr/Sklave 450  
 Herzog-von-Marlborough-Effekt 451  
 heterozygot 482  
 Hogben, L. 433  
 homokoprophag 478  
 homozygot 481  
 Honigameisen 290  
 Honiganzeiger 233  
 Hoyle, F. 112, 442  
 Huhn 185f  
 Hull, D. L. 438  
 Hummelorchidee 130f  
 Humphrey, N. K. 321, 445  
 Hydra 399  
*Hydra*  
*attenuata* 399  
*vulgaris* 399  
 Hymenopteren, siehe Hautflügler  
 Individualesektion 46, 413f  
 innerartlicher Brutparasitismus 459  
 inneres Auge 445  
 Insekten 460, 462  
 soziale 453f, 481–483  
 staatenbildende 290–305, 484  
 Inversion 79  
 Inzest 279  
 Inzesttabu 183  
 Inzucht 457f, 481f  
 Isogamete 245f  
 Ivanov, I. 441f  
 Japanwachtel 458  
 Jarvis, J. 477f  
 Jenkins, P. F. 317  
 Junk-DNA 99  
 Juvenilhormon 395f  
 Kaiserpinguine 42  
 Kamikaze-Verhalten 291  
 Kamin, L. J. 436, 495f  
 Kampfstrategie 138–144  
 Kaninchen 467–469  
 Kannibalenstrategie 159  
 Kannibalismus 41f, 159  
 Keene, R. 441f  
 Kitcher, P. 438  
 Köcherfliege 389–393, 433  
 Kohlmeise 147, 158  
 Kommunikation 128f, 131, 447  
 Konformität 162  
 Königin 292f, 302  
 Konkurrenz 62, 134  
 Kopie 438  
 Kosten und Nutzen 448f  
 -Analyse 181  
 -Rechnung 137  
 Krebs, J. R. 216, 288, 407, 447  
 Krieg  
 der Generationen 218–242  
 der Geschlechter 243–281  
 Kuckuck 187, 189f, 231, 236, 404–  
 407, 409, 440  
 Kultur 316, 319, 321  
 Kümmerling 221, 229f  
 Labormäuse 481  
 Lachmöwen 41

- Lack, D. 207ff  
 Lacksche Theorie über die  
     Gelegegröße 229, 235  
 Lande, R. 467f  
 Landtiere 267  
 Langlebigkeit 270  
 leben und leben lassen 371, 375  
 Leben, Ursprung 55  
 Leben/Mahlzeit-Prinzip 407  
 Lebenszyklus, Engpaß 424, 428, 431  
 leichtfertig (Strategie) 259–263  
 Lemming 212, 480  
 letales Gen 93f  
 Levin, B. 439  
 Lewontin, R. C. 436, 495f  
 Lieblingskind 218  
 Lorberbaum, J. 358  
 Lorenz, K. 36, 47, 135  
 Löwe 158f, 190f, 254, 459  
 Lügen 150  
  
 MacArthur, R. H. 137  
 Mackie, J. L. 485  
 Manipulation 411f  
 Marler, P. R. 285  
 Maulesel 278  
 Maulwurf 133f  
 Maulwurfsgrillen 128  
 Mäuse 254, 313  
 May, R. 409  
 Maynard Smith, J. 137f, 145, 147,  
     150, 153, 156, 160, 164, 189, 259,  
     309, 352, 439, 447, 461, 465f,  
     491f  
 Mead, M. 319  
 Medawar, P. B. 92–94, 439, 443  
 Medawarsche Theorie des Alterns  
     223  
 Meese, G. B. 450  
 Mehlkäfer 395f  
 Meiose 72, 385f  
*meiotic drive* 385  
 Mem 321, 334, 452, 486–496  
     mutantes 487f  
 Memoid 495  
 Mempool 321f, 329, 331  
 Mendel, G. 83  
  
 Menopause 223f  
 Mensch 315, 333  
     Verlängerung der Lebensdauer 94f  
 Michod, R. 439  
 Midgley, M. 442  
 Millers Experiment zum Ursprung des  
     Lebens 55f  
 Mimikry 80f, 130, 189f  
 Mitochondrien 306  
 Mitose 72  
 Modell der egoistischen Herde 283–  
     285  
 Monod, J. 60  
 Monogamie 280  
 Montag, A. 36  
 Morgan, S. R. 438  
 Möwe 187, 450  
 Muskeln 107  
 Mutation 79, 468  
 Mutator 98  
 Mutualismus 305  
 Myxomatose 469  
  
 Nachtragender (Strategie) 311–313,  
     335, 485  
 Nacktmulle 477–481, 484  
 naiver Probierer (Strategie) 348ff  
 natürliche Auslese 44  
 negative Rückkopplung 109f  
 Nesthelfer 483f  
 Nettovorteil 179  
 Neunbindengürteltier 174  
 Neuron 153f  
 Neuseeland-Lappenstar 317f  
 Nichtnullsummenspiel 376, 463  
 nicht-sexuelle Fortpflanzung 97f  
*Nosema* 395f  
 Nullsummenspiel 364ff, 367–369  
  
*Oecobius civitas* 156  
 Orgel, L. E. 440  
 Os penis 470  
  
 Packer, C. 459  
 Paradiesvogel 253, 269, 271f, 281,  
     470

- Paradox der verschwindenden Variabilität 468f  
paradoxe Strategie 153–155, 450f  
*Pararge aegeria* 449f  
Parasiten 404, 468f  
Parasitismus  
  bei Ameisen 409–411  
  Borkenkäfer/Bakterium 397–400  
  Gen als Parasit 408f  
  Hydra/Alge 399  
  innerartlicher Brut- 459  
  Krabbe/*Sacculina* 396  
  Mehlkäfer/*Nosema* 395f  
  Schnecke/Saugwurm 393–395, 415  
Parker, G. A. 137, 150, 246, 447, 465  
Partnerwahl 469–474  
Pavian 185  
Payne, R. 113  
Penisknochen 470f  
Pflanzen, Evolution 102f  
Pflanzenbewegung 104  
Pflegestrategie 198  
Phänomen „Ansässiger gewinnt immer“ 449f  
Phänotyp 385  
  erweiterter 389, 392, 396, 403  
  erweiterter, Zentrales Theorem 412  
*Photinus* 131  
*Photuris* 131  
Plasmid 400f  
Polygene 468  
Popper, K. Sir 318, 443  
Population 84  
Populationsdichte 215  
Populationsgröße 201  
„Prellen“ bei Gazellen 289  
Price, G. R. 137, 145, 447, 466, 491f  
probierfreudiger Vergelter 145  
Promiskuität 279f  
Proteine 67  
Protofleischfresser 62  
Pseudo-Dominanzhierarchie 451  
Punktmutation 79  
Purine 56  
Pusey, A. 459  
Putzerfische 313–315  
Pyrimidine 56  
qualifizierendes Handikap 473  
Radiowellen 113  
Rapoport, A. 347, 352  
Reduktionismus 495f  
Reklame, männliche 474–477  
Replikator 52–63, 320, 323, 325, 413f, 429, 438, 486  
  Definition 56  
  Erfolg 430  
  Fruchtbarkeit 60  
  Funktionsweisen 57  
  Konkurrenz 62  
  Langlebigkeit 59  
  Wiedergabetreue 58f  
reumütiger Probierer (Strategie) 349f  
rezessives Gen 71  
Ridley, M. 467  
Rivale 136f  
Roboter 435  
Rose, S. 436, 495f  
Rothenbuhler, W. C. 125, 446  
Rotkehlchen 158, 407  
Rückkopplung, negative 109f  
Ryders, R. 49  
*Sacculina* 396  
Sahlin, M. 455f  
Samenzelle 72–74, 77  
Sapienza, C. 440  
Saugwurm 393–395, 415  
Schachcomputer 110ff  
Schädlingsbekämpfung 136  
Schimpanse 458, 470f  
Schmetterling 80f, 449f  
Schnarchen 472  
Schnecke 393–395, 414f  
Schottisches Moorschneehuhn 204, 210  
Schürzenjäger (Strategie) 466f  
Schuster, P. 466f  
Schützengrabenkrieg 371–373  
Schwalbe 234–236  
Schwein 450

- „Schwerter zu Pflugscharen“ 423  
*Science Citation Index* 489f  
 Seeanemone 107  
 Seebarsch 378  
 See-Elefant 147, 247, 249, 251, 269, 275  
 Seepocken 396  
 Segregationsverzerrer 386f  
 Segura, H. 234  
 Selektion 83, 86, 94, 103, 434  
   Individual- 413f  
   natürliche 384f, 387, 467, 477  
   sexuelle 467f, 470f  
 semiletales Gen 93f  
 Sex 469  
 Sexualität 69f, 97f  
 sexuelle Auslese 272f  
 Sherman, P. 477, 484  
 Sibly, R. 465  
 Sigmund, K. 466f  
 Signal 447  
 Silbermöwen 187  
 Simpson, G. G. 35, 432  
 Simulation 120–122  
 Simulationsfähigkeit 445  
 Skinner-Box 450  
 Sklave (Strategie) 450  
 Sklaven (Ameisen) 300f  
 Smith 465  
 Smythe, N. 289  
 soziale Insekten 453f, 481–483  
 soziale Organisation 160  
 Spanische Fliege 402  
 Spermaspeicherung 460  
 Spermien 246f, 249  
 Speziesismus 49  
*Sphex ichneumoneus* 448  
 Spieltheorie 117f  
 Spinne 47, 156  
 spröde (Strategie) 257–259  
 staatenbildende Insekten 290–305, 484  
 Stabheuschrecke 438  
 stabiler Polymorphismus 144  
 Star 214ff  
 Sterelny, K. 438  
 Stichling 153, 465f  
 Strategie 370, 442  
   Adoptions- 189  
   Angeber 145f  
   argwöhnisches wie du mir, so ich dir 358  
   Aufzucht 252  
   bedingte 145  
   Behüten/Verlassen 465  
   „Betrogener“ 309–315  
   „Betrüger“ 309–315, 485  
   der Häuslichkeit 257, 259, 263–266  
   der trauten Häuslichkeit 276  
   edelmütige 357  
   evolutionär stabile 137–142, 147  
   Gattenausbeutung 247, 253f  
   gemeine 350  
   gleich viele Söhne und Töchter 250  
   Harrington 356  
   immer Zusammenarbeit verweigern 359f, 363  
   Kampf- 138–144  
   kollektiv stabile 358  
   leichtfertige 259  
   Nachtragender 311–313, 335, 485  
   naiver Probierer 348f  
   nette 350–352, 356f  
   nicht verzeihende 351  
   paradoxe 153–155, 450f  
   probierfreudiger Vergelter 145  
   reumütiger Probierer 349f  
   robuste 354f  
   Schürzenjäger/treu 466f  
   sexuelle 247  
   spröde 257–259  
   Supermann 251, 268–270, 276  
   Tauben 448  
   Vergelter 145f, 448  
   verzeihende 350f  
   wenn dominierend, bediene den Hebel; wenn untergeordnet, sitze am Futtertrog 451  
   sitze am Futtertrog; wenn untergeordnet, bediene den Hebel 451

- verhalte dich wie ein Sklave; wenn untergeordnet, benimm dich wie ein Herr 451  
 Wie du dreimal mir, so ich dir 373  
 Wie du mir, so ich dir 347, 354–358, 361, 363  
 Wie du zweimal mir, so ich dir 351, 358, 373f  
 Zermürbungskrieg 147f  
 strategisch gewähltes Handikap 473  
 Supercomputer 444  
 Supermann (Strategie) 251, 268–270, 273  
 Symbiose 305–307  
 symmetrische Auseinandersetzungen 150f  
 Symon, D. 464  
 „Tanz niemals aus der Reihe“-Theorie 288  
 Taube (Strategie) 138–146, 448  
 Täuschen 241f  
 Täuschung 130f, 230, 265f  
 Termiten 481f  
 Territorialverhalten 153f, 203f, 211  
 Testosteron 451  
*t*-Gen 386f  
 Theorie  
   cave- 286f  
   der „Regulierung der Populationsgröße“ 199–217  
   der zyklischen Inzucht 481  
   des Handikaps 472  
   „Verlaß niemals Reih und Glied“ 287  
 These vom „Wohl der Art“ 135  
*Thisbe irenea* 411  
 Tiere  
   Bewegung 104  
   Evolution 102f  
   Verhalten 128–132  
 Tinbergen, N. 153f, 449  
 Tollwutvirus 402  
 Transputer 444  
 treu (Strategie) 259–263  
 Trivers, R. L. 219, 224, 239f, 243, 254, 256, 258, 293, 297, 299, 309, 313, 315, 325, 336, 461f, 484f, 491f  
 Trottelmummen 188f  
 Turnbull, C. 319  
 Überbevölkerung 212f  
 Überlebensmaschine 63f, 69, 102, 105, 107, 112, 133f  
 Ulme 97  
 Universum, Anfang 52  
 Unwiderstehlichkeitstheorie 406  
 Urknall 53  
 Ursuppe 56, 59, 61f, 323  
 Vampir 379–382  
 Vehikel 413f, 416f, 430  
 Verdrängen 156  
 Vergelter (Strategie) 145f, 448  
   probiefreudiger 145  
 Verhalten 104, 108, 112, 128, 446  
   epideiktisches 205f  
 „Verlaß niemals Reih und Glied“, Theorie 287  
 Verlassen 256  
 Verlobungszeit 258  
 Verschwörung 142–144  
 Versicherungs-Vergleich 177  
 Verwandtschaftsaltruismus 192  
 Verwandtschaftsgrad 171–173, 182, 191, 225, 452, 480  
 Verwandtschaftsselektion 175  
   als Mem 489–492  
 Viren 306f, 402f  
 Viskosität 361  
 Vögel  
   Nesthelfer 483f  
   und Zecken 342–344  
 Wachtel 458  
 Wal 184  
 Wanderheuschrecke 479f  
 Wattscher Fliehkraftregler 109  
 wechselseitiger Altruismus 282f  
 weiblich 244  
 weibliches Geschlecht, Ausbeutung 246



- 
- Weismann, A. 50  
Wells, P. 457  
Wespen 449  
Wickramasinghe, C. 442  
Wie du mir, so ich dir (Strategie) 347  
Wilkinson, G. S. 379–381  
Williams, G. C. 50, 75, 232, 437–439, 491f  
Wilson, E. O. 175f, 410, 451, 455, 492f, 495  
Wilson, M. 464  
Wolf 415f  
Wright, S. 437f  
Wucheralge 421–427  
Wurzelbrut 97  
Wurzelkrebs 396  
Wynne-Edwards, V. C. 45, 198, 201–206, 211, 213, 461  
*Xyleborus ferrugineus* 397–400  
Young, J. Z. 116  
Zahavi, A. 230f, 260f, 289, 447, 472f, 475f  
Zahavi-Grafen-Theorie 477  
Zecken und Vögel 308, 342–344  
Zellen 103  
    Spezialisierung 420  
    Zusammenschluß 419  
Zellteilung 72  
Zentrales Theorem des erweiterten Phänotyps 412  
Zermürbungskrieg 147–150  
Zikade 480  
Zölibat 330f  
Zurückgehen ans Zeichenbrett 423

## Auszüge aus Besprechungen zum Buch

### ***Pro bono publico***

Peter Medawar in *The Spectator*, 15. Januar 1977

Angesichts offenkundig altruistischen oder sonstwie selbstlosen Verhaltens bei Tieren erliegen Biologie-Amateure – zu denen auch immer mehr Soziologen gehören – schnell der Versuchung zu behaupten, solches Verhalten habe sich „zum Wohle der Art“ entwickelt.

So gibt es das bekannte Märchen von den Lemmings, die sich der Notwendigkeit einer Regulierung der Populationsgröße offenbar stärker bewußt sind als wir und sich zu Tausenden die Klippen hinabstürzen, um im Meer zu ertrinken. Selbst der leichtgläubigste Biologe muß sich da die Frage stellen, wie ein derartiger Altruismus Teil des Verhaltensrepertoires dieser Art werden konnte, zumal die dazu dienliche genetische Ausstattung in diesem großen demographischen Autodafé mit ihren Trägern untergeht. Doch auch wenn dergleichen ins Reich der Legenden gehört, können sich genetisch egoistische Handlungen durchaus manchmal wie uninteressiertes oder altruistisches Handeln „präsentieren“ (wie die Kliniker sagen). Genetische Faktoren, die dazu führen, daß Großmütter ihre Enkel verwöhnen und ihnen nicht herzlos und indifferent gegenüberstehen, haben sich evolutionär vielleicht durchgesetzt, weil freundliche Großmütter ganz egoistisch dafür sorgen wollen, daß der Teil ihrer eigenen Gene, der in ihren Enkeln steckt, überlebt und verbreitet wird.

Richard Dawkins, einer der brilliantesten aus der jungen Generation von Biologen, entlarvt in seinem Buch behutsam und fachkundig so manchen lieb gewordenen Irrglauben der Sozialbiologie zur Evolution des Altruismus; dennoch ist es keineswegs ein ernüchterndes Buch, sondern formuliert vielmehr die zentralen Fragen der Sozialbiologie vor dem Hintergrund der Genetik und natürlichen Selektion neu. Darüber hinaus steckt es voller Wissen, ist geistreich und hervorragend geschrieben. Einer der Gründe, die Richard Dawkins zum Studium der Biologie bewogen, war der, daß alle Tiere „liebenswert“ sind – eine Ansicht, die er mit allen guten Biologen teilt und die sein gesamtes Buch prägt.

*Das egoistische Gen* ist zwar kein streitbares Buch, aber doch ein notwendiger Teil von Dawkins' Ansinnen, die Behauptungen von Büchern wie Lorenz' *Das sogenannte Böse*, Ardreys *Der Gesellschaftsvertrag* und Eibl-Eibesfeldts *Liebe und Haß* zu entkräften: »Die Schwierigkeit bei diesen Büchern ist nur, daß ihre Autoren ganz und gar falsch lagen ..., weil sie nicht richtig verstanden haben, wie die Evolution funktioniert. Sie gingen von der irrigen Annahme aus, das Wesentliche bei der Evolution sei der Vorteil für die Art (oder die Gruppe) und nicht der Vorteil für das Individuum (oder das Gen).«

Tatsächlich steckt in dem Spruch „Das Huhn ist nur die Methode, mit der ein Ei ein anderes Ei produziert“ viel Wahres. Richard Dawkins sagt es so:

Die These dieses Buches ist, daß wir und alle anderen Tiere Maschinen sind, die durch Gene geschaffen wurden. ... Ich würde argumentieren, daß eine vorherrschende Eigenschaft, die wir bei einem erfolgreichen Gen erwarten müssen, ein skrupelloser Egoismus ist. Dieser Egoismus des Gens wird gewöhnlich egoistisches Verhalten des Individuums hervorrufen. Es gibt jedoch, wie wir sehen werden, besondere Umstände, unter denen ein Gen seine eigenen egoistischen Ziele am besten dadurch erreichen kann, daß es einen begrenzten Altruismus auf der Stufe

der Individuen fördert. Die Worte „besonders“ und „begrenzt“ in diesem Satz sind wichtig. So gern wir auch etwas anderes glauben wollen, universelle Liebe und das Wohlergehen einer Art als Ganzes sind Begriffe, die evolutionstheoretisch gesehen einfach keinen Sinn ergeben.

Wir mögen diese Wahrheiten beklagen, so Dawkins, aber deswegen sind sie nicht weniger wahr. Je besser wir den Egoismus in den genetischen Abläufen verstehen, desto besser werden wir imstande sein, die Vorzüge von Großzügigkeit und Kooperativität und allen sonstigen gemeinnützigen Verhaltensweisen zu lehren. Deutlicher als die meisten anderen beschreibt Dawkins zudem die besondere Bedeutung der kulturellen oder „exogenetischen“ Evolution.

In seinem letzten und wichtigsten Kapitel wagt sich Dawkins an die Formulierung eines fundamentalen Prinzips, das sicher für alle evolutionären Systeme gelten würde – sogar für Organismen, bei denen Silikonatome die Stelle der Kohlenstoffatome eingenommen haben, und für Organismen wie Menschen, bei denen die Evolution zu so großen Teilen durch nicht genetische Kanäle geleitet wird. Das Prinzip ist das der Evolution über den effektiven Fortpflanzungserfolg sich replizierender Einheiten. Bei normalen Organismen und unter normalen Bedingungen sind diese Einheiten jene Singularitäten innerhalb der DNA-Moleküle, die wir als „Gene“ bezeichnen. Die Einheit der kulturellen Weitergabe bezeichnet Dawkins dagegen als „Mem“, und in seinem letzten Kapitel beschreibt er im Grunde eine darwinistische Theorie der Meme.

Zu Dawkins' herausragend gutem Buch sei eine Fußnote ergänzt: Der Gedanke, daß das Besitzen einer Gedächtnisfunktion eine fundamentale Eigenschaft aller Lebewesen sei, wurde 1870 erstmals von dem österreichischen Physiologen Ewald Hering formuliert. Er bezeichnete diese Einheit bewußt etymologisch korrekt als „Mneme“. Richard Semons Erläuterung des Themas

(1921) ist naturgemäß völlig undarwinistisch und kann heute nur noch als Erscheinung ihrer Zeit angesehen werden. Eines von Herings Konzepten wurde von einem rivalisierenden Naturphilosophen, Professor J. S. Haldane, ins Lächerliche gezogen: die Vorstellung, daß es ein Molekül geben müsse, das exakt jene Eigenschaften besitze, die – wie wir heute wissen – die Desoxyribonucleinsäure oder DNA hat.

© *The Spectator*, 1977

### **Das Spiel der Natur**

W. D. Hamilton in *Science*, 13. Mai 1977 (Auszug)

Dieses Buch sollte und kann von jedermann gelesen werden. Auf meisterhafte Weise beschreibt es eine neue Sichtweise der Evolutionstheorie. Zwar hat es viel von jenem leichten, unbekümmerten Stil, der in letzter Zeit dem Publikum Neues und manchmal Falsches aus der Biologie näher gebracht hat, doch halte ich es für eine ernsthaftere Leistung. Ihm gelingt das fast Unmögliche: Mit einfachen, nicht technischen Worten präsentiert es abstruse und fast mathematische Themen der aktuellen Evolutionstheorie. Diese durch das Buch vermittelten Einblicke werden auch viele Fachkollegen überraschen und auf neue Gedanken bringen, die vielleicht dachten, sie wüßten schon alles. Zumindest überraschten sie so den Rezensenten. Aber um es noch einmal zu sagen: Dies Buch kann jeder lesen, der ein klein wenig von Wissenschaft versteht.

Ohne snobistisch klingen zu wollen, führt die Lektüre eines Sachbuches über ein Gebiet, das den eigenen Forschungsinteressen nahe steht, doch immer in Versuchung, Fehler aufzuzählen: dieses Beispiel trifft es nicht, jenes Argument ist uneindeutig, dieser Gedanke falsch und vor Jahren schon verworfen. Nun, bei die-

sem Buch steht praktisch nichts auf meiner Liste. Damit will ich nicht sagen, daß es frei ist von möglichen Irrtümern – das ist bei einem Werk, bei dem Spekulation sozusagen zum Handwerkszeug gehört, praktisch unmöglich –, aber seine Biologie weist insgesamt klar in die richtige Richtung, und fragliche Aussagen sind zumindest undogmatisch. Die bescheidene Einschätzung des Autors von seinen eigenen Ideen entwaффnet die Kritik schon im Vorfeld, und hier und da macht er dem Leser den schmeichelhaften Vorschlag, sich ein besseres Modell zu überlegen, wenn ihm das gegebene nicht gefalle. Daß ein solcher Vorschlag in einem populärwissenschaftlichen Buch ernsthaft gemacht werden kann, zeigt eindrucklich, wie neu das Thema ist. Seltsamerweise besteht tatsächlich die Möglichkeit, daß einfache, bisher noch nicht geprüfte Ideen in Kürze einige alte Rätsel der Evolution lösen könnten.

Was ist nun dieses neue Gesicht der Evolution? In gewisser Hinsicht gleicht es einer Neuinterpretation von Shakespeare: Es steht alles im Text, aber irgendwie wurde es bisher übersehen. Allerdings schlummerte der fragliche neue Aspekt weniger in Darwins Skript der Evolution, sondern vielmehr in dem der Natur; unser Versäumnis ist eher in einem Zeitraum von 20 als von 100 Jahren anzusiedeln. Dawkins beginnt beispielsweise mit jenen variablen, helikalen Molekülen, die wir inzwischen recht gut kennen; Darwin wußte nicht einmal etwas von Chromosomen und ihrem seltsamen Tanz bei der sexuellen Fortpflanzung. Aber 20 Jahre sind schon genug, um für Überraschungen zu sorgen.

Das erste Kapitel gibt einen groben Überblick über die im Buch behandelten Themen und zeigt, welche philosophische und praktische Bedeutung diese für unser Leben haben. Dabei fallen einige faszinierende und beunruhigende Beispiele aus dem Tierreich auf. Das zweite Kapitel geht bis zu den ersten Replikatoren in ihrer Ursuppe zurück. Wir beobachten, wie sie sich vermehren und differenzieren. Sie beginnen, um Substrate zu konkurrieren, zu kämpfen und sogar einander zu zerstören und zu fressen; sie ver-

stecken sich, ihren Gewinn und ihre Waffen hinter schützenden Hüllen; diese dienen zunehmend nicht nur als Schutz vor Rivalen und Raubfeinden, sondern auch vor den physischen Anforderungen der Umwelten und befähigen diese Replikatoren immer besser, solche zu besiedeln. So werden sie mobil, lassen sich wieder nieder, bilden bizarre Formen, breiten sich über Strände und an Land aus und dringen geradewegs bis in Wüsten und ewiges Eis vor. Innerhalb dieser Grenzen, die das Leben lange Zeit nicht wird überschreiten können, wird die Ursuppe abermillionenmal umgossen und dabei in eine immer seltsamere Formenvielfalt gefüllt – bis in die Form von Ameisen und Elefanten, Mandrills und Menschen. Am Ende dieses zweiten Kapitels heißt es über die letzten Nachkommen dieser urzeitlichen Replikatoren: »... ihr Fortbestehen ist der letzte Grund unserer Existenz. ... Heute tragen sie den Namen Gene, und wir sind ihre Überlebensmaschinen.«

Kraftvoll und provokant formuliert, mag der Leser denken, aber ist das besonders neu? Nun, bis hierhin vielleicht nicht, aber natürlich hat die Evolution nicht bei unseren Körpern aufgehört. Und noch wichtiger: Die Überlebenstechniken in einer dicht bevölkerten Welt erweisen sich als unerwartet subtil, weitaus subtiler als Biologen es unter dem alten, sich langsam verabschiedenden Paradigma von der Anpassung zum Wohle der Art hätten erkennen können. Diese Subtilität ist, vereinfacht gesagt, Thema des übrigen Buches. Nehmen wir ein einfaches Beispiel, den Gesang der Vögel. Die Sache scheint ziemlich ineffektiv: Ein schlichter Materialist, der wissen will, wie eine Drossel der Gattung *Turdus* harte Winter, Nahrungsknappheit und dergleichen übersteht, wird den schmetternden Gesang der Männchen etwa so unwahrscheinlich finden wie Ektoplasma bei einer Séance. (Bei weiterem Nachdenken kommt er wahrscheinlich zu dem Schluß, daß allein die Existenz von Männchen ebenso unwahrscheinlich ist, und genau das ist ein weiteres Thema dieses Buches: Wie der Gesang der Vögel wurde auch die Funktion des Sex bislang viel zu leichtfertig rationalisiert.) Doch innerhalb jeder Vogelart hat

sich ein ganzes Team von Replikatoren damit befaßt, ein ausgefeiltes Muster für diese Darbietung zu entwickeln. Irgendwo erwähnt Dawkins den noch komplizierteren Gesang des Buckelwals, der sich über einen ganzen Ozean hinweg Gehör verschaffen kann; von diesem Gesang aber wissen wir noch weniger als vom Drosselgesang, wovon er handelt und an wen er sich richtet. Den Befunden nach könnte er eine Hymne über die Einigkeit der Wale gegen die Menschheit sein – das könnte für die Wale gut sein. Natürlich bringen nun andere Teams aus Teams von Replikatoren Sinfoniekonzerte hervor. Und diese überqueren mit Sicherheit gelegentlich Ozeane – reflektiert von Himmelskörpern, die selbst von noch komplizierteren Teams entworfen und in ihre Umlaufbahn gebracht wurden. Was Illusionisten mit Spiegeln anstellen, ist nichts gegen das, was – wenn Dawkins recht hat – die Natur mit schlichter erstarrter Ursuppe bewerkstelligt. Charakteristisch für die neue Sichtweise in der Biologie, wie sie in diesem und anderen Büchern der jüngeren Zeit (wie E. O. Wilsons *Sociobiology*) zutage tritt, ist die Hoffnung, daß diese äußersten Bereiche des Lebens schon bald verständlicher (im wesentlichen, wenn auch nicht in allen Details – religiöse Leute und Neomarxisten mögen die Wörter umstellen, wenn es ihnen lieber ist) in einem umfassenden Schema vereint sein werden, das von der einfachsten Zellwand und dem einfachsten mehrzelligen Körper bis hin zum Drosselgesang alles einschließt.

Allerdings darf nicht der Eindruck entstehen, dieses Buch sei eine laienhafte oder schlichter gestrickte Version von *Sociobiology*. Zunächst einmal steckt es voller eigener Ideen; zudem pariert es ein gewisses Ungleichgewicht in Wilsons gewaltigem Werk, indem es den spieltheoretischen Aspekt des Sozialverhaltens besonders betont, den Wilson kaum einmal erwähnt. „Spieltheoretisch“ ist nicht ganz das richtige Wort, besonders im Zusammenhang mit unteren Stufen der sozialen Evolution, zumal die Gene selbst nicht über ihr Verhalten rasonieren; dennoch wissen wir heute, daß auf allen Ebenen hilfreiche Parallelen zwischen



den Konzepten der Spieltheorie und denen der Evolution zu finden sind. Dieses hier beschriebene gegenseitige Befruchten ist neu und noch im Werden; erst vor kurzem habe ich beispielsweise erfahren, daß die Spieltheorie einem Konzept, das ungefähr der „evolutionär stabilen Strategie“ (ESS) entspricht, die Bezeichnung „Nash-Gleichgewicht“ gegeben hat. Dawkins behandelt die Vorstellung von der evolutionären Stabilität ganz richtig als entscheidend für seine neue Sicht der sozialen Biologie. Das spielähnliche Element in Sozialverhalten und sozialer Adaptation leitet sich aus der in jeder sozialen Situation bestehenden Abhängigkeit vom Erfolg der Strategie eines Individuums gegenüber den Strategien der mit ihm interagierenden Individuen ab. Das Streben nach Adaptation, die aus jeder Situation ungeachtet des Gesamtnutzens das Beste herausholt, kann zu sehr überraschenden Ergebnissen führen. Wer hätte beispielsweise vermutet, daß die wichtige Frage, weshalb bei Fischen im Gegensatz zu den meisten anderen Tierarten – wenn überhaupt – meist die Männchen und nicht die Weibchen die Brut bewachen, von einer so trivialen Tatsache abhängt wie der, welches Geschlecht seine Keimzellen zuerst ins Wasser abgeben muß? Dawkins und ein Kollege sind jedenfalls einem Gedanken von R. L. Trivers nachgegangen und haben herausgefunden, daß ein solches Detail, selbst wenn es nur eine Frage von Sekunden ist, über das Ganze entscheiden kann. Und würden wir nicht erwarten, daß die Weibchen monogamer Vogelarten, die der Hilfe eines Partners versichert sind, größere Gelege hätten als die Weibchen polygamer Arten? Tatsächlich aber ist das Gegenteil der Fall. In seinem etwas beunruhigenden Kapitel über den „Krieg der Geschlechter“ wendet Dawkins erneut das Konzept der Stabilität gegen Ausbeutung (in diesem Fall durch das Männchen) an und läßt diese seltsame Verknüpfung plötzlich natürlich erscheinen. Seine Idee bleibt – wie die meisten anderen – unbewiesen, und es kann durchaus andere, gewichtigere Gründe geben; die von ihm genannten Gründe aber,

die von seiner Warte aus so leicht zu entdecken sind, verdienen Beachtung.

In einem Lehrbuch zur Spieltheorie findet man nicht mehr Spiele als man Kreise und Dreiecke in einem Geometrielehrbuch findet. Auf den ersten Blick ist alles Algebra: Die Spieltheorie ist ein durchweg technisches Thema. Daher ist es zweifellos eine literarische Leistung, soviel äußeres Empfinden und Qualität spieltheoretischer Situationen zu vermitteln – von den inneren Details ganz zu schweigen –, ohne auch nur einmal auf Formeln zurückzugreifen. Im Vorwort zu seinem großartigen Buch über die Evolution schrieb R. A. Fisher, »so sehr ich mich auch bemüht habe, dieses Buch ist nicht leicht lesbar«. Das Buch begräbt den Leser regelrecht unter Formeln und Sätzen, die so profund und knapp sind, daß man sich bald geschlagen gibt. Nach der Lektüre von *Das egoistische Gen* bin ich nun der Meinung, daß Fisher es hätte besser machen können. Allerdings hätte er dann eine andere Art von Buch schreiben müssen. Offenbar hätte man selbst die grundlegenden Gedanken der klassischen Populationsgenetik in gewöhnlicher Prosa viel interessanter präsentieren können als es je geschehen ist. (Haldane war darin schon besser als Fisher, ging aber weniger in die Tiefe.) Wirklich bemerkenswert ist aber, wieviel man von der langweiligen Mathematik, wie sie nach dem Vorbild von Wright, Fisher und Haldane meist in der Populationsgenetik anzutreffen ist, bei der neuen, eher sozial geprägten Herangehensweise an die Dinge des Lebens weglassen kann. Ich war überrascht, daß Dawkins wie ich Fisher für den »größten Biologen des 20. Jahrhunderts« hält (ich dachte, ich stünde mit dieser Meinung fast allein da); überrascht war ich aber auch, wie wenig er aus Fishers Buch wiederholen mußte.

In seinem letzten Kapitel schließlich wendet sich Dawkins dem faszinierenden Thema der kulturellen Evolution zu. Er führt den Begriff „Mem“ (kurz aus „Mimem“) ein als kulturelles Äquivalent zu „Gen“. So schwierig es sein mag, diesen Begriff abzugrenzen – schwieriger als beim Gen, und da ist es schon schlimm ge-

nug –, vermute ich doch, daß er sich bald bei Biologen und hoffentlich auch Philosophen, Linguisten und anderen durchsetzen und im alltäglichen Sprachgebrauch so verankern wird wie das Wort „Gen“.

Auszug mit freundlicher Genehmigung von W. D. Hamilton, *Science* 196 (1977) S. 757–759. © 1977 AAAS

## Gene und Meme

John Maynard Smith in *The London Review of Books*, 4.–18. Februar 1982.

(Auszug aus einer Rezension von *The Extended Phenotype*)

*Das egoistische Gen* war ungewöhnlich, da es zwar als populäres Werk geschrieben war, aber doch einen originären Beitrag zur Biologie leistete. Dieser Beitrag war zudem von ungewöhnlicher Natur. Im Gegensatz zu David Lacks Klassiker *The Life of the Robin* – auch ein originärer Beitrag in populärer Form – berichtet *Das egoistische Gen* nicht über neue Ergebnisse. Es enthält auch keine neuen mathematischen Modelle, ja es enthält überhaupt keine Mathematik. Es liefert aber eine neue Sicht der Dinge.

Das Buch fand viele begeisterte Leser, stieß aber auch auf heftige Ablehnung. Diese Ablehnung entsteht zum guten Teil, so glaube ich, aus verschiedenen Mißverständnissen, besonders aus dem Nicht-Verstehen dessen, wovon das Buch handelt. Es ist ein Buch über den Verlauf der Evolution – nicht über Moral, Politik oder Geisteswissenschaften. Wenn man sich nicht für den Hergang der Evolution interessiert und sich auch nicht vorstellen kann, daß sich überhaupt jemand mit nichtmenschlichen Belangen ernsthaft beschäftigen kann, dann sollte man es nicht lesen: Es würde nur unnötigen Ärger hervorrufen.

Interessiert man sich aber für Evolution, so versteht man Dawkins' Anliegen vielleicht am besten, wenn man sich die Art der in den 60er- und 70er-Jahren herrschenden Debatten unter Evolutionsbiologen vor Augen hält. Dabei ging es um zwei einander recht nahestehende Themen, die „Gruppenselektion“ und die „Verwandtenselektion“. Die Debatte zur Gruppenselektion wurde von Wynne-Edwards angestoßen, [der die Vermutung äußerte, daß sich Verhaltensanpassungen] durch Gruppenselektion entwickelt hätten, also durch das Überleben bestimmter Gruppen und das Aussterben anderer. ...

Fast gleichzeitig warf auch W. D. Hamilton die Frage auf, wie natürliche Selektion stattfindet. Wenn ein Gen seinen Träger zwingt, sein Leben zugunsten mehrerer Verwandter zu opfern, dann – so Hamilton – gibt es hinterher möglicherweise mehr Kopien dieses Gens als ohne dieses Opfer. ... Um diesen Prozeß quantitativ darzustellen, führte Hamilton den Begriff „Gesamtfitneß“ (*inclusive fitness*) ein, der nicht nur die eigenen Nachkommen eines Individuums, sondern auch alle Nachkommen einschließt, die mithilfe dieses Individuums von Verwandten aufgezogen wurden, jeweils nach dem Grad ihrer Verwandtschaft sortiert. ...

Dawkins erkennt zwar Hamiltons Verdienst an, meint aber, daß er mit seinem letzten Versuch, das Konzept der Fitneß zu bewahren, falsch lag – seiner Meinung nach hätte er mit einer Sicht der Evolution allein aus dem Blickwinkel des Gens richtiger gelegen. Dawkins dringt darauf, den fundamentalen Unterschied zwischen „Replikatoren“ – Entitäten, deren Struktur im Fortpflanzungsprozeß exakt repliziert wird – und „Vehikeln“ – Entitäten, die sterblich sind und nicht repliziert werden, deren Eigenschaften aber durch Replikatoren beeinflußt sind – anzuerkennen. Die wichtigsten uns vertrauten Replikatoren sind Nucleinsäuremoleküle, meist DNA-Moleküle, aus denen sich Gene und Chromosomen zusammensetzen. Typische Vehikel sind die Körper von Hunden, Tauflieden und Menschen. Angenommen also, wir betrachten eine

Struktur wie das Auge, das eindeutig für das Sehen adaptiert ist. Es stellt sich die berechnigte Frage, zu wessen Nutzen sich das Auge entwickelt hat. Die einzig vernünftige Antwort ist, so Dawkins, daß es sich zum Wohl der Replikatoren entwickelt hat, die für seine Entwicklung verantwortlich sind. Zwar bevorzugt er wie ich den individuellen Vorteil gegenüber dem Vorteil für die Gruppe als Erklärung, doch am liebsten würde er nur an den Vorteil für den Replikator denken.

© John Maynard Smith, 1982