

# Evolution der Kooperation – Multilevel Selektion am Beispiel Biene und Mensch

## 1. Einführung

Der Mensch ist ein Produkt der Evolution und somit der natürlichen Selektion unterworfen, so wie sie von Charles Darwin beschrieben wurde. Zu den vielen Kontroversen, zu denen „die Entstehung der Arten durch natürliche Selektion“ geführt hat, gehören insbesondere zwei Streitfragen:

- Ist auch das menschliche Verhalten und somit die menschliche Kultur ein Produkt der natürlichen Selektion?
- Auf welche Einheiten greift die Selektion zu? Auf Gene, Individuen oder Gruppen?

Der folgende Beitrag beschäftigt sich mit beiden Fragen. Die Evolution der Kooperation ist ein spannendes Thema, um die Mechanismen der natürlichen Selektion zu beleuchten. Denn wie soll im „unerbittlichen Kampf“ um das Dasein kooperatives Verhalten entstehen können!? Tatsächlich wirft die Evolution der Kooperation etliche Fragen auf. Während Darwin selbst, der sich auch intensiv mit der Bienenhaltung beschäftigte, davon ausging, dass sich Gruppen welche sich kooperativ verhalten, gegenüber anderen Gruppen durchsetzen würden (Gruppenselektion), wurde diese Sichtweise aufgrund von mathematischen Überlegungen in der Mitte des 20. Jahrhunderts zugunsten der Kin-Selection (Verwandtenselektion) verworfen. Genetische Arbeiten an Hautflüglern und anderen staatenbildenden Organismen zeigen jedoch, dass die Verwandtenselektion kein hinreichendes Erklärungsmodell für die Entstehung kooperativen Verhaltens sein kann. Alternativ dazu wird die Multilevel-Selektion vorgestellt, welche ebenfalls auf einer mathematischen Modellierung (Price-Gleichung) beruht.

## 2. Darwin als Ausgangspunkt

Die natürliche Selektion, welche von Darwin der künstlichen Selektion (Zucht) gegenübergestellt wurde, beruht darauf, dass jede Population einen Nachkommensüberschuss produziert, der sich in seinen Merkmalen unterscheidet. Da bei stabiler Populationsgröße nur ein Teil der Nachkommen

überleben kann, muss eine Selektion durch die Umwelt (unbelebte Faktoren, wie Temperatur oder Luftfeuchte und belebte Faktoren, wie Parasiten, Fressfeinde etc.) stattfinden. Die neue Population besteht daher aus Organismen, die, im Vergleich zu den anderen Nachkommen, angepasster an die gegebenen Umweltverhältnisse sind. Die Merkmale, die zu dieser Anpassung führen, sind zum Teil genetisch bestimmt. Es gibt daher einen Zusammenhang zwischen den Genen, die an die Nachkommen weitergegeben werden, und den Merkmalen der Nachkommen. Man kann also davon ausgehen, dass gut angepasste Organismen Nachkommen produzieren, die ebenfalls gut an die Umweltverhältnisse angepasst sind, so sich diese nicht zwischenzeitlich verändert haben. Die Gesamtheit aller Gene (Genpool) einer Population wird sich daher im Laufe der Zeit so verändern, dass gehäuft Gene vorkommen, die zu Merkmalen führen, die besser an die Umwelt angepasst sind. Die entscheidende „Währung“ der natürlichen Selektion ist nicht das Überleben des Individuums, sondern die Anzahl der Nachkommen eines Individuums, welche ihrerseits das reproduktive Alter erreichen. Alle heute lebenden Organismen sind somit Nachkommen von Organismen, die sich erfolgreicher fortgepflanzt haben als ihre Artgenossen (*Darwin, C. 1859*).

### 3. Die Kontroverse um Selektionsebenen

Die Beobachtungen, welche Darwin zu der Formulierung der Regeln der natürlichen Selektion gebracht hatten, bezogen sich auf Individuen, Gruppen und Arten. Er hatte keine Kenntnis über die Vererbung von Chromosomen oder gar den Aufbau der DNA. Grundsätzlich sollten alle Gene zu Merkmalen führen, welche den Fortpflanzungserfolg erhöhen. Zu diesen Merkmalen gehört neben dem direkt reproduktiven Verhalten (Sexualität, Produktion von Nachkommen, Brutfürsorge etc.) auch Verhalten, welches indirekt zur Fortpflanzung beiträgt (Ernährung, Immunsystem, Konkurrenz etc.). Scheint der Mechanismus der natürlichen Selektion auf Individual-Niveau noch sehr naheliegend zu sein, wenn man individuellen Fortpflanzungserfolg betrachtet, so werden die Implikationen der natürlichen Selektion auf Chromosomen- und DNA-Niveau komplexer.

Wenn man die Ebene des Individuums verlässt und die Dynamik des Gen-Pools untersucht, kommt man zu überraschenden Einsichten. Unterschiede im Fortpflanzungserfolg von genetisch unterschiedlichen Individuen führen zu Veränderungen der Genfrequenzen in Genpool. Gene von nachkommenreichen Individuen werden häufiger vorkommen als Gene von Individuen mit wenig Nachkommen. Auf der Ebene von Genen kann man daher von

erfolgreichen und weniger erfolgreichen Genen sprechen. Erfolgreiche Gene replizieren sich häufiger als weniger erfolgreiche Gene. Erfolgreiche Gene führen dazu, dass sich die Träger der Gene (Individuen) erfolgreicher vermehren. In diesem Sinne ist nicht die DNA als Träger der Erbinformation das Werkzeug von Organismen, sondern die Organismen mutieren zu Trägern von Genen, deren einziges Ziel es ist, sich selbst zu replizieren. Richard Dawkins hat in diesem Zusammenhang den Begriff des „egoistischen Gens“ geprägt (*Dawkins, R. 1996*). Diese genzentrierte Sichtweise der biologischen Evolution ist die vorherrschende Lehrmeinung der Soziobiologie. Demnach wären die Individuen die einzige Angriffsfläche und Modelliermasse der Selektion und die Gene wären das Medium, welches vererbt wird (*Voland, E. 2009*).

Insbesondere zur Erklärung der Kooperation wurde schon sehr früh die Selektion auf Gruppenebene ins Spiel gebracht (Gruppenselektion). In dieser Sicht wurden Gruppen wie Individuen betrachtet, die sich vermehren. Gruppen mit Merkmalen, die besser an die Umwelt angepasst sind und unter Umständen besser kooperieren, vermehren sich schneller und setzen sich gegen andere Gruppen durch. Auf diese Weise ließen sich Gruppenphänomene erklären, die sich scheinbar den Grundsätzen individual-selektionistischer oder gen-egoistischer Modelle widersetzen (*Wilson, D.S./ Sober, E. 1994*).

Wir haben also zunächst drei Selektionsebenen vor uns:

- Selektion auf Gen-Niveau
- Selektion auf Individual-Niveau
- Selektion auf Gruppen-Niveau

Die Idee der Gruppenselektion wurde etliche Jahrzehnte von der Selektion auf Gen-Niveau verdrängt. In den letzten Jahren findet jedoch eine ertragreiche wissenschaftliche Kontroverse statt, die versucht die Gruppenselektion gen-egoistisch zu erklären, als eigenständiges Selektionsniveau zu rehabilitieren oder auf einen gemeinsamen Nenner zu bringen (*Okasha, S. 2003; Foster, K.R. et al 2006; Taylor, C./ Nowak, M. 2007; Traulsen, A. 2009*).

#### **4. Selektionsebenen bei der Evolution der Kooperation**

Kooperation und Altruismus sind Verhaltensweisen, bei denen andere Organismen unterstützt werden. Je nach Kosten- und Nutzenerwartung wird unterschieden in (*Voland, E. 2000*):

- *Mutualismus (Kooperation)*: Organismen helfen sich gegenseitig. Beide haben sofort einen Nutzen aus der Kooperation. Es handelt sich um einen direkten Fitnessabtausch.
- *Reziproker Altruismus*: Ein Organismus hilft dem anderen in Erwartung, dass der andere diese Hilfeleistung zu gegebenen Zeitpunkt erwidert. Es handelt sich also um einen Tausch momentaner Fitness gegen spätere Fitness.
- *Nepotistischer Altruismus*: So wird die Kooperation zwischen Verwandten genannt. Um einen Fitnessgewinn im Sinne Darwins zu machen, ist es nicht unbedingt nötig eigene Nachkommen (direkte Fitness) zu haben. Stattdessen kann auch in die Nachkommen von Verwandten investiert werden (indirekte Fitness). Dieser Selektionsmechanismus wird Verwandtenselektion genannt. Die Fitness, die sowohl direkte Fitness als auch indirekte Fitness einschließt, wird als inklusive Fitness bezeichnet (*Hamilton, W.D. 1964*).

Für die weiteren Überlegungen zur Verwandtenselektion ist es nötig, sich einige Gedanken zu den Verwandtschaftsverhältnissen zu machen. Die eigenen Kinder haben einen Verwandtschaftsgrad von 0,5. Das bedeutet: 50% ihrer Gene stammen von je einem Elternteil. Zwischen den Geschwistern besteht ebenfalls ein Verwandtschaftsgrad von 50%. Die Kinder von Geschwistern haben einen Verwandtschaftsgrad von 0,25 zu Onkel/ Tante. Enkel haben ebenfalls einen Verwandtschaftsgrad von 0,25. Die Verwandtenselektion geht nun davon aus, dass es Situationen geben kann, in denen es sinnvoller erscheint, in die Geschwisterkinder oder Enkel zu investieren statt (weiter) eigene Nachkommen zu produzieren. Dies kann gegeben sein, wenn ein Organismus nicht genügend Ressourcen bereitstellen kann, um eigene Nachkommen zu haben, oder wenn die eigene reproduktive Phase bereits abgeschlossen ist (*Hamilton, W.D. 1964*). Kooperatives Verhalten bei Organismen lässt sich großteils durch diese drei Mechanismen (Mutualismus, reziproker Altruismus und Verwandtenselektion) erklären.

Als alternativer Mechanismus wird die Gruppenselektion vorgestellt. Sie geht davon aus, dass altruistisches Verhalten, welches der Gruppe nützt, aber Kosten für das Individuum verursacht, zu einem Selektionsvorteil führen kann, wenn die Gruppe als Gesamtheit durch das kooperative Verhalten eine erhöhte Überlebenschance hat (*Wynne-Edwards, V.C. 1962*). Das Problem der Gruppenselektion ist allerdings, dass auch das Merkmal Kooperation in einer Population in einer Variation vorkommen muss. Wenn aber innerhalb der Gruppe sich die weniger Kooperativen auf Kosten der

stärker Kooperativen besser fortpflanzen können, dann führt dies zu einer Verringerung der Häufigkeit der Gene, welche die Kooperation verursacht haben. Demnach wäre also eine Kooperation, die nicht gen-egoistisch ist, nicht möglich (*Williams, G.C. 1992*).

Ein letzter Mechanismus soll an dieser Stelle genannt werden, obwohl er in der wissenschaftlichen Diskussion bislang unbeachtet geblieben ist. Es muss gar nicht jedes kooperative Verhalten als Anpassung verstanden werden. So hob Williams, der die Gruppenselektion kritisierte, hervor, dass nicht alle Merkmale Anpassungen sein müssen. Es gibt auch Merkmale, die als Nebenprodukt anderer Anpassungen entstehen, aber selbst keine Anpassung an ein evolutionäres Problem darstellen. So kann kooperatives Verhalten als Nebenprodukt der Mutter-Kind-Beziehung entstehen. Das Kindchen-Schema ist aggressionshemmend und fördert Kooperation, ohne dass eine Verwandtschaft mit dem Kooperationspartner bestehen muss. Auch wenn diese Kooperation Kosten verursachen würde ohne einen direkten oder indirekten Fitnessgewinn, so könnte dieses Verhaltensmerkmal als Nebenprodukt trotzdem bestehen bleiben, wenn das primäre Merkmal, nämlich die Investition der Mutter in das Kind, einen hohen Fitnessgewinn bringt. Das kooperative Brutpflegeverhalten bliebe also bestehen, auch wenn als Nebenprodukt Kooperation ohne Fitnessgewinn entsteht. Dies ist allerdings nur möglich, wenn die Kosten des Nebenproduktes gering sind.

## **5. Die Haplodiploidie-Hypothese: Ein Erklärungsmodell für die Evolution der Kooperation bei Bienen**

Ein besonderer Fall von Altruismus kann bei staatenbildenden Insekten (z.B. Bienen, Ameisen) beobachtet werden. Hier kommt es zu einem Fortpflanzungsverzicht der Arbeiterinnen zugunsten der Königin. Die Arbeiterinnen investieren ausschließlich in ihre Schwestern, also die Nachkommen der Königin. Dieser Fortpflanzungsverzicht wird durch eine genetische Besonderheit der Fortpflanzung der staatenbildenden Insekten erklärt. Hier werden die besonderen Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb des Insektenstaates herangezogen, um über inklusive Fitness die Entstehung der Kooperation zu erklären. Staatenbildende Insekten haben eine haplodiploide Fortpflanzung. Man bezeichnet einen einfachen Chromosomensatz als haploid, einen doppelten als diploid. Beim Menschen sind alle Körperzellen diploid, nur die Geschlechtszellen (Eizellen, Spermien) sind haploid. Bei der Bildung der Geschlechtszellen werden die Chromosomen aufgeteilt. Durch verschiedenste Kombinationen entstehen Geschlechtszellen, die genetisch alle unter-

schiedlich sind. Durch die Verschmelzung zweier haploider Geschlechtszellen bei der Befruchtung entsteht wieder ein diploider Chromosomensatz des Kindes.

Bei den Bienen (*Apis mellifera*) ist die Situation anders gelagert. Die Königinnen und die Arbeiterinnen sind diploid. Die Drohnen (männliche Bienen) jedoch entstehen aus unbefruchteten Eizellen. Sie sind daher haploid. Die Spermien einer Drohne sind ebenfalls haploid. Bei der Entstehung der Spermien ist aber keine Neukombination von Chromosomen möglich. Alle Spermien sind daher genetisch ident. Dies hat auf den Verwandtschaftsgrad innerhalb eines Bienenvolkes weitreichende Konsequenzen. Wenn alle Arbeiterinnen von einer Drohne abstammen, dann ist dieser Teil des Chromosomensatzes für alle vollkommen gleich. Sie sind daher schon von väterlicher Seite zu 50% verwandt. Dazu kommen noch die Chromosomen der unterschiedlichen Eizelle. Durchschnittlich die Hälfte der Gene der Eizellen sind gleich. Damit erhöht sich die Verwandtschaft um 25%. Das ergibt einen Verwandtschaftsgrad von 75%. Im Vergleich dazu sind Geschwister bei Menschen zu 50% verwandt, wobei durchschnittlich 25% der gleichen Gene von der Eizelle und 25% der gleichen Gene von der Spermienzelle kommen. Die Arbeiterinnen sind also mit ihren Schwestern näher verwandt (0,75), als mit ihren eigenen Kindern verwandt wären. Und somit ergibt es, dem inklusive Fitness Modell folgend, Sinn auf eigene Nachkommen zu verzichten und in die Geschwister zu investieren.

## 6. Warum das Modell der Haplodiploidie unzureichend ist

Die Haplodiploidie-Hypothese geht allerdings von falschen Annahmen aus. Die besonderen Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb des Bienenvolkes entstehen, weil alle Nachkommen eines Bienenvolkes denselben haploiden Vater haben.

In der Natur kommen bei den Hochzeitsflügen der Bienenköniginnen fast ausschliesslich Mehrfachpaarungen mit 20-25 Drohnen vor (Tautz, J. 2007). Diese Mehrfachpaarungen sind für die Vitalität des Volkes von größter Bedeutung, da die genetische Vielfalt des Volkes eine höhere Anpassungsfähigkeit an Umweltbedingungen erlaubt. Dazu gehören beispielsweise die Fähigkeit zur Temperaturregulierung und Krankheitsresistenz (Jones, J. et al 2004; Seeley, T./ Tarpy, D. 2007). Das bedeutet allerdings, dass die Verwandtschaftsverhältnisse im Bienenstock komplizierter sind. Die Schwestern, die von der gleichen Drohne abstammen, haben tatsächlich ein Ver-

wandtschaftsverhältnis von 0,75. Zu den Halbschwestern besteht allerdings lediglich ein Verwandtschaftsverhältnis von 0,25. Man könnte vermuten, dass die Arbeiterinnen zur Kooperation gezwungen sind, da sie ihre Schwestern nicht von den Halbschwestern unterscheiden können. Aber auch diese Vermutung ist unrichtig: Arbeiterinnen unterscheiden Schwestern und Halbschwestern am Geruch und kooperieren dennoch mit ihnen (Tautz, J. 2007).

Nach erfolgreicher Paarung bleibt das ausgerissene Begattungsorgan der Drohne in der Geschlechtsöffnung der Königin zurück. Dieses sogenannte „Begattungszeichen“ verhindert jedoch nicht weitere Verpaarungen der Königin mit anderen Drohnen. Ganz im Gegenteil; es handelt sich dabei um ein optisches Signal, welches die Paarungschance für andere Drohnen noch erhöht (Tautz, J. 2007). Auch dies widerspricht einer gen-egoistischen Sichtweise, nach der eine Drohne weitere Verpaarungen verhindern sollte, um möglichst viele eigene Nachkommen zu haben.

Des Weiteren geht die Haplodiploidie-Hypothese davon aus, dass Arbeiterinnen keine eigenen Nachkommen haben. Tatsächlich kommt es aber nicht selten vor, dass auch Arbeiterinnen unbefruchtete Eier legen, aus denen schliesslich Drohnen schlüpfen.

Wenn man zu anderen staatenbildenden Insekten sieht, ist die Situation nicht anders. Ameisenköniginnen (*Formicidae*) werden von bis zu 40 Männchen begattet und bei Wespen (*Vespinae*) kommt es sogar vor, dass mehrere Königinnen gemeinsam ein Volk gründen. Und schliesslich gibt es zwei beschriebene staatenbildende Organismen, die nicht haplodiploid sind. Dies sind die Nacktmulle (*Heterocephalus glaber*) und Knallkrebse (*Synalpheus regalis*).

Man kann also zusammenfassend sagen, dass die Haplodiploidie nicht ohne weiteres geeignet ist, um den Fortpflanzungsverzicht bei staatenbildenden Organismen zu erklären. Das bedeutet nicht, dass das der Haplodiploidie-Hypothese zugrundeliegende inklusive Fitness Modell falsch wäre. Es müssen allerdings Erklärungsmodelle für die Kooperation staatenbildender Organismen gefunden werden.

## 7. Lösungsansatz Multilevel-Selektion

Einen Versuch, die verschiedenen Selektionsebenen zusammenzuführen, unternahmen David Sloan Wilson und Elliott Sober. Sie stellten 1999 die sogenannte Multilevel-Selektionstheorie vor, die den weiter verbreiteten

Ansatz der Selektion auf der Ebene der Gene sowie die Selektion auf Ebene der Individuen einschließt und als gleichberechtigte Elemente neben die Gruppenselektion stellt (Wilson, D.S./ Sober, E. 1994). In diesem Modell bleiben die Gene die „Datenträger“, über die sich Eigenschaften von Generation zu Generation übertragen. Individuen und Gruppen sind die Vehikel dieser Gene, durch die jene miteinander in Wechselwirkung treten können. Die Wechselwirkung zwischen Individuen wäre die natürliche Selektion, wie sie von Darwin beschrieben wurde. Die Wechselwirkung zwischen Gruppen wäre genau genommen eine Form von Konkurrenz. Mathematisch wird die Multilevel-Selektionstheorie durch die Price-Gleichung gestützt. Dieses mathematische Modell zeigt, dass sowohl durch Individualselektion, als auch durch Gruppenselektion stabile Gruppen entstehen können. Wenn sich Individuen der Gruppe stärker voneinander unterscheiden, als sich die Gruppen voneinander unterscheiden, dann überwiegt die Individualselektion. Wenn sich jedoch die Individuen einer Gruppe ähneln, die Gruppen aber stark voneinander unterscheiden, dann überwiegen die Effekte der Gruppenselektion (Price, G.R. 1970).

Es ist durchaus denkbar, dass bei der Entstehung von Superorganismen ursprünglich Verwandtenselektion eine Rolle gespielt hat. Waren die Gruppen aber einmal etabliert, dann kann Selektion auf Gruppenniveau weitergehen. In diesem Sinne ist anzunehmen, dass die ersten staatenbildenden Insekten tatsächlich keine Mehrfachpaarungen vollzogen. Später setzten sich jedoch Königinnen mit Mehrfach-Paarungen durch, da diese einen großen Vorteil gegenüber den einfach Verpaarten hatten (Jones, J. et al 2004; Seely, T./ Tarpy, D. 2007).

## 8. Lösungsansatz Kybernetik

Unter Umständen ist aber der Versuch, die verschiedenen Ebenen der Selektion auf einen Nenner zu bringen, von vorneherein ein unmögliches Unterfangen. Die natürliche Selektion ist schließlich kein Gesetz, an das sich Gene, Individuen oder Gruppen halten müssen. Es handelt sich vielmehr um ein Phänomen, welches Darwin an Individuen beobachtet hat, wenn gewisse Voraussetzungen, nämlich Überschuss an unterschiedlichen Nachkommen und Vererblichkeit der Merkmale, gegeben sind. Unter selektionistischen Umwelteinflüssen kommt es bei den folgenden Generationen zu Anpassungen an eben jene Umwelteinflüsse. Allerdings sind diese Effekte nicht auf Organismen oder überhaupt die Natur beschränkt. Mit Computerprogrammen oder mathematischen Modellen lassen sich relativ einfach ähnliche



Effekte erzielen, die dann oft verblüffende Ähnlichkeit mit den Effekten der natürlichen Selektion haben (z.B. *Thompson 1998*). Es ist daher zu vermuten, dass alle komplexen dynamischen Systeme, in denen Systemkomponenten variable Nachkommen haben, deren Merkmale auf den ursprünglichen Systemkomponenten beruhen (Vererblichkeit) und die unter einem Selektionsdruck stehen, solche Phänomene hervorrufen. Damit sind selektionistische Prozesse sowohl auf Gen-Niveau, Individual-Niveau und Gruppen-Niveau zu erklären. Aber treffen die vorausgesetzten Systemeigenschaften tatsächlich auf alle Ebenen zu? Ist die Vererblichkeit nicht auf das Gen-Niveau beschränkt? Nicht ausschließlich. Epigenetische Vererbung findet auf der somatischen Bahn zwischen Eltern und deren Nachkommen statt. Die Keimbahn bleibt davon unberührt. Epigenetische Faktoren sind Proteine, die an der DNA liegen und bestimmte Gene aus- bzw. einschalten. So zeigt sich beispielsweise, dass gestresste Ratten im Laufe ihres Lebens Anpassungen des Hormonsystems erwerben. Diese Anpassungen werden auf die Kinder übertragen, da offenbar die Stresshormone plazentagängig sind und so das Hormonsystem der ungeborenen Kinder beeinflussen (*Murgatroyd1, C. et al 2009*). Auch bei Bienenvölkern sind Phänomene bekannt, bei denen Merkmale außerhalb der Keimbahn übertragen werden. So verändern sich die Physiologie und das Verhalten der Arbeiterinnen in Abhängigkeit von der Bruttemperatur, der sie im Larvenzustand ausgesetzt waren (*Tautz, J. et al 2003; Groh, C. et al 2004*). Die Brutnesttemperatur wird jedoch vom Volk selbst reguliert (*Tautz, J. 2007*). Die Körpergröße wiederum hängt von der Zellgröße<sup>1</sup> der Brutwabe ab und die Körpergröße ihrerseits hat einen Einfluss auf die Arbeitsaufgaben der Biene. Es kommt also zu einer Rückwirkung des Bienenvolkes auf die Merkmale der Nachkommen. Sind diese Veränderungen in der Zeit stabil, so kann von einer Vererbung des Merkmals gesprochen werden. Vererbung von Verhaltensweisen durch Lernen und Weitergabe von Kultur könnten in diesem Zusammenhang ebenfalls diskutiert werden.

---

<sup>1</sup> Die Größe der Zellen ist nur dann variabel, wenn der Imker keine Mittelwände mit fixen Zellgrößen vorgibt, sondern Naturbau zulässt.

## 9. Das Gen ist nicht egoistisch

Der Begriff des egoistischen Gens ist von Richard Dawkins (1996) geprägt worden. So wichtig es war, auf die zentrale Bedeutung der DNA als Träger der Erbinformation hinzuweisen, so ist der anthropozentrische Begriff „egoistisch“ irreführend, weil er den Genen eine Intention unterstellt. Aus diesem Grund sollen die Zusammenhänge zwischen Genen und Verhalten hier in mechanistisch objektiver Form dargestellt werden: Die DNA ist ein (an den Basen) veränderliches, replizierbares Molekül, welches Auswirkungen auf Zell-, Organismus-, Gruppen-, und Kulturniveau hat. Mutationen führen zu Veränderungen der DNA. Unterschiedliche Fortpflanzungserfolge von Individuen führen zur Veränderung der Genfrequenzen (Häufigkeit von DNA-Varianten) einer Population. Die Veränderung der DNA hat Auswirkungen auf Zell-, Organismus-, Gruppen-, und Kulturniveau. Dawkins spricht in diesem Zusammenhang von einer Wirkung der Gene auf den Phänotyp (also die körperlichen Merkmale eines Individuums) und den erweiterten Phänotyp (Merkmale außerhalb des Körpers, die ebenfalls von Genen beeinflusst werden). Allerdings schließt dieser Begriff bei Dawkins den Begriff der Gruppe nicht ein, da jedes Individuum aus gen-egoistischen Motiven handelt. Diese Überlegung greift allerdings zu kurz. Jeder Imker wird bestätigen, dass das Gruppenverhalten eines Biens sehr wohl von den Genen beeinflusst wird und vererbbar ist. Viele Zuchtinteressen (z.B. Sammelfleiß, Schwarmträgheit) der Bienenzüchter zielen gerade auf das Verhalten des gesamten Bienenvolkes ab. Das Verhalten der Einzelbiene kann nicht nur gen-egoistisch interpretiert werden. Ihr Verhalten muß vielmehr auch kompatibel mit dem Gesamtinteresse des Biens sein. Das Verhalten der einzelnen Bienen eines Volkes steht in genetischem Zusammenhang, da die Bienen miteinander verwandt sind, und es steht in einem Verhaltenszusammenhang, da das Verhalten der Einzelbiene einen Einfluss auf alle anderen Bienen des Volkes hat (*Seeley, T. 1997*). In gleicher Weise liegt auch das Verhalten eines anderen Menschen in dem Gen des Interaktionspartners. Es besteht eine (wenn auch geringe) Verwandtschaft und das Verhalten des einen Menschen bestimmt das Verhalten des anderen. Gruppen sind daher immer auch als Gesamtheit zu sehen, auf die die Selektion zugreift. Aus diesem Grund muss eine Gruppe auch als erweiterter Phänotyp gesehen werden. Das Interaktionsverhalten ihrer Mitglieder ist genetisch verankert. Das gilt sowohl für Kooperation, als auch Nicht-Kooperation (Betrug) und Sanktionen gegen Nicht-Kooperation. Diese Verhaltensweisen machen letztendlich die Gruppe aus. Genetische Veränderungen führen zu unterschiedlichem Interaktionsverhalten der Mitglieder. Gruppen, in denen die Interaktionsverhaltensten-

denzen ihrer Mitglieder nicht zusammenpassen, haben einen Selektionsnachteil. Gruppen sind keine Nebenerscheinungen individueller Lebens- und Reproduktionsinteressen, wie Soziobiologen annehmen (z.B. *Voland, E. 2009*), sondern eigenständige Phänomene, die auf Genen beruhen (genauso wie Zellen, Individuen usw.). Und all diese Phänomene sind der Selektion ausgesetzt.

Die natürliche Selektion auf molekularem Niveau hat bereits in den Ozeanen des Präkambriums, noch vor der Entstehung der ersten Organismen stattgefunden. In der chemischen Evolution entstanden zufällig RNA-Moleküle. Diese Einzelstrang-Moleküle hatten die Eigenschaft der Replikation. An dem Einzelstrang konnte ein zweiter Strang aufgebaut werden. Wenn sich diese voneinander lösten, waren zwei Einzelstränge entstanden. Die RNA-Moleküle konnten sich allerdings unterschiedlich schnell replizieren. Jene Moleküle, die sich schneller replizieren konnten, kamen deshalb häufiger vor als andere. Durch Replikationsfehler konnten neue RNA-Moleküle entstehen, die sich noch besser replizieren konnten. Später entwickelten sich RNA/Proteinkomplexe, welche sich noch besser vermehren konnten. Schließlich entstand die Fähigkeit, die benötigten Proteine selbst herzustellen, und die Stoffwechselprozesse verlagerten sich in Phospholipid-Hohlkugeln: die ersten Bakterienzellen waren entstanden (*Schuster, P. 1995*). Die natürliche Selektion ist also kein Prozess, der auf Individuen angewiesen ist; ganz im Gegenteil: Organismen sind erst durch molekulare Selektionsprozesse möglich geworden.

Dawkins spricht bei den Genen von den Replikatoren und allen höheren Niveaus als Vehikeln, welche die Gene tragen. Die chemische Evolution zeigt jedoch, dass die Replikatoren auch nicht unveränderlich sind. Zunächst waren es RNA-Moleküle und erst später DNA-Moleküle. Auch die Proteine, welche sich an die DNA anlegen sind unabdingbarer Bestandteil der DNA.

Gene sind laut gängiger Lehrmeinung Abschnitte auf der DNA, die Grundinformationen zur Herstellung einer biologisch aktiven RNA enthalten, welche dann z.B. zur Proteinsynthese genutzt werden können. Das bedeutet, dass es schon eine natürliche Selektion von RNA gab, bevor es Gene gab.

Bei der Entwicklung der höheren Einzeller, der Eukaryoten, kam es zu einer symbiotischen Einwanderung von kleineren Zellen mit speziellen Stoffwechseleigenschaften in größere Wirtszellen. Auf diese Endosymbiose gehen z.B. die Mitochondrien zurück, die in allen Zellen aller Organismen (mit Ausnahme der Bakterien) zu finden sind. Manche Einzeller schliessen sich

noch im Präkambrium zu Kolonien und vielzelligen Organismen zusammen. Schon anhand dieser Überlegungen ergeben sich vier Selektionsniveaus:

- Molekulares Niveau (zunächst RNA, später DNA)
- Bakterien (einfache Einzeller)
- Eukaryotische Einzeller (Symbiosen von „Bakterien“)
- Vielzeller

Weitere denkbare Selektionsniveaus wären:

- Organismengruppen (Gruppenselektion)
- Ökosysteme (Gruppen von Organismen verschiedener Arten)
- Kulturelle Selektion (Weitergabe und Veränderung von geistigen Merkmalen auf Sprachebene)

Darwin hat die Selektionsprozesse auf Individualniveau erkannt und beschrieben. Auf der einen Seite scheint die Begrenzung auf das Individuum, ohne die Ausweitung auf höhere Ebenen (Gruppe usw.) nicht schlüssig, da die Individualebene selbst schon drei Niveaus über dem ursprünglichen molekularem Niveau liegt. Auf der anderen Seite ist es fragwürdig, die natürliche Selektion auf das Gen-Niveau zu beschränken. Schließlich wurde die natürliche Selektion am Beispiel der Individuen erkannt und beschrieben. Es ist fragwürdig, eine Gesetzmässigkeit, die bei der Evolution von Organismen erkannt wurde, für eben jene Organismen für ungültig zu erklären. Wenn man aber für Organismen eine Evolution auf Basis der natürlichen Selektion annimmt, dann wäre es willkürlich, sie auf Molekular-, Bakterien-, Eukaryoten- und Vielzeller-Niveau zu beschränken. Vielmehr liegt die Vermutung nahe, dass es sich um einen Mechanismus handelt, der allen komplexen dynamischen Systemen, welche bestimmte Eigenheiten aufweisen, zu eigen ist.

## **10. Kulturethologie: Evolution der Kultur**

Was bedeuten diese Überlegungen für die Evolution der Kultur im allgemeinen und die Kulturethologie im speziellen? Gen-zentrierte Evolutionsforscher kritisieren die Kulturethologie, da die natürliche Selektion nur auf Gene zugreifen könne. Ähnlichkeiten zwischen biologischer und kultureller Evolution wären demnach nur Analogien ohne ursächlichen Zusammenhang. Dieser Sichtweise wäre nun entgegenzuhalten, dass dieser Argumentation folgend auch die Selektion auf Organismen-Niveau nur eine Analogie zur molekularen Evolution wäre. Es gibt logischerweise einen Zusammenhang zwischen Genen und den Merkmalen von Organismen. Der gleiche Zusam-

menhang besteht jedoch auch zwischen Genen und dem menschlichem Geist (*Heschel, A. 1998*), dem Verhalten und der Fähigkeit zu lernen.

Kulturelle Merkmale sind zweifach selektionistischen Mechanismen unterworfen: Einerseits hat die Selektion auf Molekular-, Zell-, Organismus- und Gruppen-Niveau einen Einfluss auf die Kultur. Andererseits sind auch kulturelle Einheiten<sup>2</sup> (Ideen, Traditionen, Geschichten usw.) selbst Veränderungen und Vermehrungsprozessen unterworfen, wenn sie von Menschen weitergegeben werden (*Blackmore, S. 2005*). Die menschliche Kultur selbst ist daher ein komplexes dynamisches System, welches zu einer Evolution von kulturellen Einheiten führt.

## 11. Literatur

- BLACKMORE, Susan (2005): Die Macht der Meme. Oder die Evolution von Kultur und Geist. – Spektrum Akademischer Verlag. Heidelberg.
- DARWIN, Charles (1859, Neuauflage 2008): Die Entstehung der Arten. – Nikol Verlags-GmbH. Hamburg.
- DAWKINS, Richard (<sup>7</sup>1996): Das egoistische Gen. – Rowohlt. Hamburg.
- FOSTER, Kevin R./ WENSELEERS, Tom/ RATNIEKS, Francis/ QUELLER, David (2006): There is nothing wrong with inclusive fitness. – In: Trends in Ecology and Evolution Vol.21 No 11, 599-600.
- GROH, Claudia/ TAUTZ, Jürgen/ RÖSSLER, Wolfgang (2004): Synaptic organization in the adult honey bee brain is influenced by brood-temperature control during pupal development. – In: PNAS 101 (12), 4268-4273.
- HAMILTON, William D. (1964): The genetical evolution of social behaviour. – In: Journal of Theoretical Bioogy, 7, 1-52.
- HESCHEL, Adolf (1998): Das intelligente Genom. Über die Entstehung des menschlichen Geistes durch Mutation und Selektion. – Springer Verlag. Berlin.
- JONES, Julia C./ MYERSCOUGH, Mary R./ GRAHAM, Sonia/ OLDROYD, Benjamin P. (2004): Honey Bee Nest Thermoregulation: Diversity Promotes Stability. – In: Science 305, 402-404.

---

<sup>2</sup> In Anlehnung an den Gen-Begriff wurde für kulturelle Einheiten, die Veränderung und Weitergabe unterliegen der Begriff „Mem“ geprägt.

- MURGATROYD, Chris/ PATCHEV, Alexandre V./ WU, Yonghe/ MICALE, Vincenzo/ BOCKMÜHL, Yvonne/ FISCHER, Dieter/ HOLSBOER, Florian/ WOTJAK, Carsten T./ ALMEIDA, Osborne F.X./ SPENGLER, Dietmar (2009): Dynamic DNA methylation programs persistent adverse effects of early-life stress. – In: *Nature Neuroscience* 12, 1559-1566.
- OKASHA, Samir (2003): Recent work on the levels of selection problem. – In: *Human Nature Review* 3, 349-356.
- PRICE, George R. (1970): Selection and covariance. – In: *Nature* 227, 520-521.
- SCHUSTER, Peter (1995): How to Search for RNA Structures. Theoretical Concepts in Evolutionary Biotechnology. – In: *Journal of Biotechnology* 41, 239-258.
- SEELEY, Thomas D. (1997): Honey bee colonies are group level adaptive units. – In: *American Naturalist*, Vol 150.
- SEELEY, Thomas D./ TARPY, David R. (2007): Queen promiscuity lowers disease within honeybee colonies. – In: *Proceedings of the Royal Society* 274, 67-72.
- TAUTZ, Jürgen/ MAIER, Sven/ GROH, Claudia/ RÖSSLER, Wolfgang/ BROCKMANN, A. (2003): Behavioral performance in adult honey bees is influenced by the temperature experienced during their pupal development. – In: *PNAS* 100 (12), 7343-7347.
- TAUTZ, Jürgen (2007): *Phänomen Honigbiene*. – Spektrum akademischer Verlag. Heidelberg.
- TAYLOR, Christine/ NOWAK, Martin (2007): Transforming the dilemma. – In: *Evolution*, Vol. 62.
- THOMPSON, Adrian (1998): *Hardware Evolution: Automatic design of electronic circuits in reconfigurable hardware by artificial evolution*. – Springer-Verlag. Heidelberg.
- TRAULSEN, Arne (2009): Mathematics of kin- and group selection: formally equivalent? – In: *Evolution*. Vol. 64/2, 316-323.
- VOLAND, Eckart (2000): *Grundriss der Soziobiologie*. – Spektrum akademischer Verlag. Heidelberg.
- VOLAND, Eckart (2009): *Gruppenkonkurrenz und Gruppenselektion*. – In: *Spektrum der Wissenschaft* 01/09. Spektrum der Wissenschaft Verlag. Heidelberg.
- WILLIAMS, George C. (1992): *Natural Selection*. – Oxford University Press. New York.

WILSON, David Sloan/ SOBER, Elliott (1994): Re-Introducing group selection to the human behavioural sciences. – In: Behavioural and Brain Sciences 17 (4), 585-654.

WYNNE-EDWARDS, Vero Copner (1962): Animal dispersion in relation to social behaviour. – Oliver & Boyd. Edinburgh.

\* \* \*

## **Abstract**

The origin of superorganisms – evolution of social animals exemplified by bee and man

by Dr. Bernhart Ruso

The origin of the cooperation in well-functioning social organisms, such as honey bees, is a chapter in evolution which is not completely explained. Originally, Darwin assumed an insect colony to be a superorganism. He assumed in this case the unity of selection to be the group and thereby laid the foundation for group selection. Later on, considerations prevailed which permitted only gen-egoistical cooperation. They became known as the concepts of 'kin-selection' and 'inclusive fitness'. It became apparent in recent years that these models cannot explain the evolution of cooperation satisfactorily. Under the supertitle 'multilevel selection' the synthesis of inclusive fitness and group selection is attempted.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Matreier Gespräche - Schriftenreihe der Forschungsgemeinschaft Wilheminenberg](#)

Jahr/Year: 2009

Band/Volume: [2009](#)

Autor(en)/Author(s): Ruso Bernhart

Artikel/Article: [Evolution der Kooperation - Multilevel Selektion am Beispiel Biene und Mensch 38-52](#)