

Linzer biol. Beitr.	43/1	85-96	25.7.2011
---------------------	------	-------	-----------

Gruppenselektion: wenn Sozialparasiten trotz Selektionsvorteil den Kürzeren ziehen

A. TIEFENBRUNNER, M. TIEFENBRUNNER & W. TIEFENBRUNNER

Abstract: Group selection: cheaters and the survival of selfless behavior.

The origin of genetically prescribed selfless behaviour by natural selection is seemingly an antithesis because altruistic behaviour may be a serious disadvantage for the selfless individual. To solve the paradox, C. DARWIN assumed that selection operates on different hierarchical levels and the higher one may be more important. Later on this theory was criticized with the argument that altruism is susceptible to "cheaters" (social parasites) that take advantage of the selfless behaviour of the others without offering a sacrifice of their own and thus they achieve a selection benefit. On the other hand, the spreading of cheaters leads to shrinkage of the population fitness.

Here we show that the general validity of this argument takes an unrealistic assumption for granted, that is that the population cannot become extinct, for instance because its size is supposed to be constant. However, if extinction of the local population is possible, e.g. as consequence of a high relative frequency of the cheaters and the resulting shrinking of the mean fitness, altruists may be successful against social parasites.

Keywords: group selection, kin selection, Hamilton's rule, cooperation, altruism.

Einleitung

Bereits C. DARWIN erkannte, wie schwer es zu erklären ist, dass durch natürliche Auslese selbstloses Verhalten entstehen kann. Kooperation ist im Tierreich und sogar bei Mikroorganismen kein seltenes Phänomen, steht aber vermeintlich im Widerspruch zur Selektion, die – zumindest oberflächlich betrachtet – egoistisches Benehmen fördern sollte. "Diese scheinbar unüberwindliche Schwierigkeit wird meines Erachtens vermindert oder gar ganz beseitigt, wenn wir bedenken, dass die Zuchtwahl sowohl bei der Familie wie beim Individuum hervortritt ..." (DARWIN 1963), denn für die Gruppe als Ganzes ist kooperatives Verhalten auch dann vorteilhaft, wenn es für die einzelnen Individuen oder einen Teil davon nachteilig ist. DARWIN nimmt also an, dass die Selektion auf verschiedenen hierarchischen Ebenen wirkt, wobei der Effekt auf einer höheren Ebene gegenüber dem auf einer niedrigeren oft überwiegt. Für seine Ausführungen wählte er das Beispiel der Ameisenarbeiterinnen, die durch den Verzicht auf Reproduktion im Sinne der Selektion einen Nachteil erleiden. DARWIN ging es bei seinen Ausführungen aber nicht primär um Kooperation sondern um das Problem, wie "... allmählich erwor-

bene Abänderungen des Körperbaus oder des Instinkts auf Nachkommen übertragen ..." (DARWIN 1963) werden können, wenn man – wie im Fall der Arbeiterinnen – gar keine hat. Deshalb wird die Gruppenselektions-Theorie manchmal auch anderen Autoren, z. B. WYNNE-EDWARDS (1962) oder LORENZ (1963), der von der "arterhaltenden Funktion" eines Verhaltens spricht, zugeschrieben (siehe DAWKINS 1978). Jedenfalls brachten Kritiker dieses Erklärungsversuchs für die Entstehung von Kooperation zurecht den Einwand, dass es in jeder Gruppe von Altruisten sicherlich Betrüger gibt, die diesen Altruismus ausnützen, ohne selbst bereit zu sein, Opfer zu bringen. Wenn es sich dabei um eine erbliche Eigenschaft handelt, werden sich die Betrüger, die einen Vorteil gegenüber den anderen haben und daher eine höhere Fitness, besser vermehren und schließlich die Oberhand gewinnen, auch wenn das bedeutet, dass die Fitness der gesamten Gruppe damit – vielleicht sogar beträchtlich – abnimmt.

Aufgrund derartiger Argumente wurde die Gruppenselektion als Erklärung für die Entstehung von selbstlosem Verhalten zu Gunsten der Theorie der Verwandtenbegünstigung¹ (kin-selection) für mehrere Dekaden fast gänzlich aufgegeben, bis die Diskussion zwischen den Autoren eines Buches über Insektenstaaten (HÖLDOBLER & WILSON 2009) die alte Kontroverse wieder aufflammen ließ.

Interessanter Weise hat diese Debatte wenig Neues über Gruppenselektion gebracht, wohl aber gezeigt, dass einige als unumstößlich angesehene Aussagen der Verwandtenselektionstheorie abgeändert werden müssen. Die Kritik fokussiert sich auf "HAMILTON's rule" (HAMILTON 1964), die besagt, dass sich Kooperation dann entwickeln wird, wenn $rb-c > 0$, wobei sich r aus der Verwandtschaft zwischen einem handelnden Individuum und seinem Gegenüber ergibt, b den Vorteil der Kooperation und c ihre Kosten für dieses Individuum bedeutet. In einem Artikel von NOWAK et al. (2010) findet sich die Überschrift "HAMILTON's rule almost never holds" und die Autoren erklären, dass es nicht nur unmöglich ist diesen Ansatz mit der Standard-Selektionstheorie in Übereinstimmung zu bringen, sondern dass diese auch ein einfacheres und überlegenes Erklärungsmodell darstellt. SMITH et al. (2010) hingegen suchen nach einer Verallgemeinerung von "HAMILTON's rule" und kommen zu der Erkenntnis, dass Verwandtschaft bei der Resistenz von aus selbstlos agierender Individuen bestehenden Populationen gegenüber Betrügern vergleichsweise weniger wichtig ist als jene Effekte, die sich ergeben, wenn Fitness eine nichtlineare Funktion des sozialen Umfeldes ist.

Trotz der Schwächen der Verwandtenselektionstheorie scheint für die Theorie der Gruppenselektion in der modernen Soziobiologie und Ethologie kein Platz mehr zu sein. Zwar gibt es populationsgenetische Modelle, die mit mehreren Ebenen der Selektion arbeiten, aber es handelt sich dabei nur um Anschauungsvereinfachungen. Bei solchen Modellen wird die Selektion innerhalb und zwischen den Gruppen betrachtet. Aber auch hier könnte man ebenso gut mit nur einer Ebene, der der Individuen, das Auslangen

¹J.B.S. HALDANE wies als erster darauf hin, dass sich Gene für altruistische Verhaltensweisen – z.B. die, andere Menschen vor dem Ertrinken zu retten, auch wenn dabei die Gefahr des eigenen Ertrinkens besteht – wegen des Nachteils, die sie für das handelnde Individuum bringen, nur in ziemlich kleinen Populationen ausbreiten können. Denn nur dort ist die Wahrscheinlichkeit hoch, dass dieses Verhalten einem Träger des Gens zu Gute kommt. „In einer Gemeinschaft wie der eines Bienenstocks oder eines Ameisennestes wären die Voraussetzungen dafür natürlich besser, denn alle Mitglieder sind im wahrsten Sinne des Wortes Brüder und Schwestern“ (HÖLDOBLER & WILSON 2009; HALDANE 1955).

finden – mathematisch sind die verschiedenen Erklärungsversuche ineinander überführbar (DUGATKIN & REEVE 1994).

In dieser Arbeit wollen wir uns mit der fundamentalen Kritik, die gegen die Gruppenselektionstheorie vorgebracht wurde, auseinandersetzen. Wie bereits erwähnt, besagt sie, dass sich in einer Population von Altruisten Betrüger auch dann durchsetzen werden (wir setzen Erbllichkeit des Verhaltens voraus), wenn damit eine – u. U. bedeutende – Reduktion der mittleren Fitness der Population einhergeht. Aber ist das wirklich stets so? Wir werden zeigen, dass das nicht immer der Fall ist und dass es daher Situationen gibt, in denen die Dynamik innerhalb der Population von deren mittlerer Fitness und nicht von der Fitness der einzelnen Individuen bestimmt wird.

Selektion

Bereits 1930 ist es R.A. FISHER gelungen, sehr viele der wesentlichen Erkenntnisse C. DARWINS und A.R. WALLACES zur natürlichen Auslese in einer einzigen Formel zu komprimieren. Da wir eine leichte Modifikation der Standardgleichung benötigen, sollen die Grundgedanken an einem anschaulichen Beispiel näher gebracht werden.

Als "Selektionsmaschine", die die Umwelt repräsentieren soll, nehmen wir ein allgemein bekanntes Gerät, eine Radarfalle vom modernen, elektronischen Typ, die sehr viele Bilder machen kann. Allerdings muss sie insofern etwas eigenartig sein, als sie nicht bei Überschreiten einer bestimmten Geschwindigkeit reagiert, sondern dass ganz allgemein die Wahrscheinlichkeit, dass ein Fahrzeug ‚geblitzt‘ wird, mit dessen Geschwindigkeit zunimmt (in der Praxis würde sich eine derart modifizierte Radarfalle keiner besonderen Beliebtheit erfreuen). Das ist deshalb erforderlich, weil ja auch die allergrößte Fitness ein Überleben nicht garantiert und umgekehrt eine geringe Fitness nicht immer – sondern eben nur wahrscheinlicher – zum Tod ohne Weitergabe der Gene führt. In unserem anschaulichen Beispiel entspricht "Geschwindigkeit" den Eigenschaften, die die Fitness beeinflussen und die Autos auf der Straße repräsentieren die Individuen in der Population. Zur weiteren Vereinfachung nehmen wir Geschwindigkeitsklassen i an ($i=1, \dots, n$). Es sei x_i die relative Häufigkeit von Autos der Geschwindigkeitsklasse i (daher gilt $\sum x_i = 1$). Für ein Auto der Klasse i beträgt die Wahrscheinlichkeit, fotografiert zu werden w_i (w_i entspricht der Fitness). Eine höhere Geschwindigkeit bedeutet wie gesagt, dass auch w_i größer ist. Als Resultat entsteht letztlich ein Film. Die relative Häufigkeit von i -Autos auf dem Film – sie repräsentieren die Individuen der nächsten Generation – beträgt dann $x_i' = x_i w_i$. $\sum x_i' = \sum x_i w_i$ ist dabei kleiner oder gleich eins, weil $w_i \leq 1$ gilt². Das ist im Allgemeinen unerwünscht, weil es üblich ist mit konstanter Populationsgröße zu arbeiten (oder jedenfalls nicht mit immer kleiner werdenden Populationen). Es sollte daher $\sum x_i' = \sum x_i$ sein. Deshalb skaliert man, indem man $x_i w_i$ mit $1/\sum x_j w_j$ multipliziert und erhält dann:

² w_i wird oft als Differenz zwischen Reproduktion b_i und Mortalität d_i dargestellt: $w_i = b_i - d_i$. Dann kann w_i auch größer als eins sein. Aber das eigentliche Problem, nämlich dass für $w_i < 1$ x_i letztlich nach null und für $w_i > 1$ nach unendlich geht, bleibt bestehen.

$$[1] \quad x_i' = x_i w_i / \sum_j x_j w_j$$

Damit ist erreicht, dass

$$[2] \quad \sum_i x_i' = 1$$

Die Populationsgröße bleibt daher konstant. Gl. 1 ist die diskrete Selektionsgleichung, das stetige Pendant dazu hat die Form:

$$[3] \quad dx_i/dt = x_i \left(w_i - \sum_j x_j w_j \right)$$

Diese Gleichung³ ist in erweiterter Form (siehe auch Gl. 11) in der Populationsdynamik und -ökologie, bei der Beschreibung der präbiotischen Evolution und eben auch in der Soziobiologie als spieldynamische Gleichung (HOFBAUER & SIGMUND 1984) von fundamentaler Bedeutung. Dennoch ist die Forderung nach Konstanz der Populationsgröße eine entscheidende Schwachstelle. Sie hat insbesondere die unrealistische Konsequenz, dass die Population als Ganzes niemals aussterben kann (es gilt eben stets Gl. 2), gleichgültig wie gering der Anpassungsgrad an die Umwelt auch sein mag. Damit beschreibt Gl.1 eine Populationen, die von den thermodynamischen Beschränkungen (TIEFENBRUNNER 1995), die in der Realität nun einmal gegeben sind, frei ist. Des Weiteren folgt daraus, dass ihr Verhalten vom Wert, den der Skalar des Fitnessvektors \mathbf{w} annimmt, nicht beeinflusst wird. Anders formuliert: ersetzen wir alle w_i durch $w_i \tilde{u}$, wobei gilt, dass $w_i \tilde{u} = u w_i$ und u eine Konstante ist (die z.B. einem sehr kleinen Wert entsprechen kann, sagen wir 1/1000), ändert sich gar nichts (in Gl. 1; in Gl. 3 ändert sich lediglich die Geschwindigkeit, mit der ein bestimmter Zustand erreicht wird).

Für unsere Überlegungen ist es von entscheidender Bedeutung, dass die Population auch als Ganzes aussterben kann. Wir suchen daher nach einer alternativen Selektionsgleichung, die aber natürlich alle wesentlichen Eigenschaften, wie etwa dass sich der Fitteste durchsetzt, beibehält. Alles was dazu erforderlich ist, ist eine andere Skalierung. Wir wollen nicht mehr, dass $\sum x_i' = \sum x_i$ sein muss. Wohl aber wäre es schön, wenn wir einen Vergleich mit der vorhergehenden Generation ($\sum x_i$) haben. Daher multiplizieren wir $x_i w_i$ diesmal mit $1/\sum x_j$ und erhalten:

$$[4] \quad x_i' = x_i w_i / \sum_j x_j$$

³ Gl. 3 ist geeignet, die Dynamik der Genselektion in Haplontenpopulationen oder bei asexuellen Organismen zu beschreiben, nicht jedoch die von Diplonten.

Daraus folgt, dass:

$$[5] \quad \sum_i x_i' = \frac{1}{\sum_j x_j} \sum_i x_i w_i$$

Die Populationsgröße schwankt also in Abhängigkeit von den Fitnesswerten und wird umso größer sein, je größer diese sind (die Länge des Fitnessvektors spielt hier eine Rolle). Hat sich eine i-Variante ($i=1$) durchgesetzt, erreicht die uniforme Population eine stabile Größe, wenn $w_1=x_1$, da in diesem Fall nach Gl. 4 $x_1' = x_1 x_1 / x_1 = x_1$ ist.

Das stetige Pendant zu Gl. 4 ist gegeben durch:

$$[6] \quad dx_i/dt = x_i \left(w_i - \sum_j x_j \right)$$

Eine Variante ist ausgestorben, wenn das letzte Individuum stirbt. Besteht eine Population aus P Individuen, gilt eine Variante als ausgestorben, wenn ihre relative Häufigkeit x_i den Wert $p=1/P$ unterschreitet. Für Gl. 1 kann das nicht für alle Varianten der Fall sein, weil sie ja anfangs mit wenigstens einem Individuum vorhanden sein müssen und Gl. 2 gilt. Gl. 4 erlaubt aber, dass auch alle Varianten p unterschreiten. Es muss nur für alle w_i gelten, dass w_i kleiner als p ist (aber natürlich erlaubt Gl. 4, dass auch Varianten aussterben, deren w_i größer als p ist).

Soziale Umwelt

Ein Lebewesen muss sich nicht nur der unbelebten Natur stellen, sondern ist in zahllose Interaktionen mit Individuen der gleichen Art und auch anderer Spezies verwickelt. Der Einfachheit halber geht man davon aus, dass eine Begegnung zwischen zwei Individuen – etwa ein Streit um Ressourcen – im Mittel für die beiden stets den gleichen Vor- oder Nachteil erbringt; Lernen ist nicht möglich. Dann können wir für jede Interaktion zwischen zwei Individuen den beiden Beteiligten "Interaktionsfitnesskonstanten" zuordnen. Mit anderen Worten: wir kreieren eine Interaktionsmatrix **A** und ersetzen w_i durch:

$$[7] \quad w_i = \sum_j a_{ij} x_j$$

(der Index steht jetzt für unterschiedliche, erbliche Verhaltensweisen, auch „Strategien“ genannt). Wir müssen die Skalierung entsprechend anpassen; Gl. 6 wird dann ersetzt durch:

$$[8] \quad dx_i/dt = x_i \left(\sum_j a_{ij} x_j - \sum_{k,l} x_k x_l \right) = x_i \left(\sum_j a_{ij} x_j - \left(\sum_k x_k \right)^2 \right)$$

Wir wollen das für ein einfaches Beispiel, an dem nur zwei Strategien (i,j=1,2) beteiligt sind, erläutern. In diesem Fall folgt aus Gl. 7:

$$[9] \quad w_1 = a_{11}x_1 + a_{12}x_2$$

und

$$[10] \quad w_2 = a_{21}x_1 + a_{22}x_2$$

Betrachten wir nun den Fall einer großen Population, in der es fast nur Strategie 1 Individuen gibt ($x_1 \approx 1$) und nur ganz wenige Individuen der anderen Strategie ($x_2 \approx 0$). Dann ist nach Gl. 9 $w_1 \approx a_{11}$ und nach Gl. 10 $w_2 \approx a_{21}$. Diese beiden Interaktionswerte bestimmen also das Verhalten in einer fast zur Gänze durch Strategie 1 dominierten Population, was folgende Interpretation der Interaktionsmatrix erlaubt (Tab. 1).

Tabelle 1: Interaktionsmatrix für zwei Strategien (i,j=1,2) und ihre Interpretation.

		in einer Population von		
	A	1	2	j
ein Individuum	1	a ₁₁	a ₁₂	
der Strategie	2	a ₂₁	a ₂₂	
	i			

Weisen wir a_{ij} nun konkrete Werte zu (Tab 2a & 2b):

Tabelle 2a & 2b: Verschiedene Interaktionsmatrizen.

a

	A	1	2	j
1		0,4	1	
2		0,7	0,3	
	i			

b

	A	1	2	j
1		0,4	1	
2		0,3	0,8	
	i			

In Tab. 2a liegt eine Situation vor, in der ein Individuum der Strategie 1, wenn die Population fast ausschließlich aus Trägern der Strategie 2 besteht, Vorteile genießt, so dass sich die Strategie 1 ausbreiten kann ($a_{12} > a_{22}$). Umgekehrt kann sich in einer Population

die nahezu gänzlich aus Strategie 1 Individuen besteht, Strategie 2 ausbreiten ($a_{21} > a_{11}$). Als Folge davon werden beide Strategien in der Population überdauern (das Gleichgewicht ist gegeben, wenn alle Individuen die gleiche Fitness aufweisen, also $w_1 = w_2 = 0,58$ bzw. $x_1 = \frac{7}{3} x_2$; die maximale mittlere Fitness $\sum x_i w_i = 0,6025$ erreicht die Population aber bei $x_1 = \frac{11}{9} x_2$).

Dem bekannten Falken/Tauben-Gedankenexperiment von J. MAYNARD SMITH 1982, mit dem er erklären wollte, warum sich bei bewehrten Tieren intraspezifische Aggression überwiegend durch Kommentkämpfe und nicht durch Beschädigungskämpfe ausdrückt, liegt eine Interaktionsmatrix dieser Art zugrunde.

Ganz anders liegt der Fall bei Tab. 2b. Hier ist Strategie 1 sowohl dann überlegen, wenn die Population fast ausschließlich aus Strategie 1 Individuen besteht ($a_{11} > a_{21}$), als auch dann, wenn sie nahezu gänzlich aus Strategie 2 Individuen zusammen gesetzt ist ($a_{12} > a_{22}$). Strategie 1 ist also immer überlegen und wird sich daher unabhängig von der anfänglichen Häufigkeit durchsetzen, wenn man die spieldynamische Gleichung (HOFBAUER & SIGMUND 1984) zur Beschreibung der Populationsdynamik verwendet:

$$[11] \quad dx_i/dt = x_i \left(\sum_j a_{ij} x_j - \sum_{k,l} a_{kl} x_k x_l \right)$$

Daran dass sich Strategie 1 durchsetzt, ändert auch die Tatsache nichts, dass eine Population, die nur aus Strategie 1 Individuen besteht, eine nur halb so große Fitness (0,4) besitzt, wie eine, die nur aus Strategie 2 Trägern aufgebaut ist (0,8). Es ist übrigens typisch für egoistische oder "sozialparasitische" Gene, dass sie sich auf Kosten der allgemeinen Fitness ausbreiten. Sie sind geradezu durch diese Eigenschaft definiert. Sie tun das in einem kooperativen Umfeld oder einem, wo "Leben und Leben lassen" die allgemeine Maxime ist.

Verwenden wir Gl. 8 statt Gl. 11, setzt sich zwar auch Strategie 1 unter Verdrängung von Strategie 2 durch. Dabei sinkt aber mit der Fitness der Population auch deren Dichte und bei geeigneter Wahl von p kann das deren Extinktion bedeuten, sodass letztlich beide Strategien eliminiert sind.

Lebensumstände

Die biotische und abiotische Umwelt kann lokal unterschiedlich sein, was wir ebenfalls noch berücksichtigen wollen, indem wir annehmen, dass dort, wo die Lebensumstände harsch sind, die Fitness allgemein niedriger ist. Wir ersetzen a_{ij} durch $a_{ij} \tilde{u}$, wobei $a_{ij} \tilde{u} = u a_{ij}$ (u ist eine Konstante $0 \leq u \leq 1$). Aus Gl. 7 folgt dann:

$$[12] \quad w_i = \sum_j u a_{ij} x_j = u \sum_j a_{ij} x_j$$

Damit wird Gl. 8 zu:

$$[13] \quad dx_i/dt = x_i \left(u \sum_j a_{ij} x_j - \left(\sum_k x_k \right)^2 \right)$$

Und Gl. 11 zu:

$$[14] \quad dx_i/dt = ux_i \left(\sum_j a_{ij} x_j - \sum_{k,l} a_{kl} x_k x_l \right)$$

Natürlich wird eine Änderung der Umweltbedingungen oft eine viel komplexere Änderung der Interaktionswerte zur Folge haben und a_{ij} sich nicht so einfach aus a_{ij} ergeben. Aber für unseren Zweck – zu zeigen, unter welchen Bedingungen "Betrüger"(Cheater)-Gene aus einer Population eliminiert werden können, auch wenn sie stets die Fitteren sind – ist es wichtig, dass die Interaktionsmatrix ihre wesentlichen Charakteristika beibehält.

Das Modell

Wir gehen von einem "Spielfeld" aus, auf dem Subpopulationen (Zellen) schachbrettartig angeordnet sind. Wir nehmen an, dass die Population aus Individuen besteht, die jeweils eine von zwei Strategien verwenden und dass die Interaktionsmatrix aus Tab. 2b die Interaktionen festlegt. Die Dynamik innerhalb der Subpopulation wird entweder durch Gl. 13 oder durch Gl. 14 bestimmt, wobei zur numerischen Lösung das Euler-Verfahren zur Anwendung kommt. h ist die Schrittweite, die natürlich für alle Subpopulationen die Gleiche ist. Jede Subpopulation weist eine Individuenanzahl P auf, falls Gl. 13 angewendet wird. Für Gl. 14 ist P die maximale Individuenanzahl. P ist für alle Zellen gleich.

Den Subpopulationen mit den Indizes r,s ($r,s=1,\dots,100$; Indizes für die beiden Flächenachsen) kommen ein x_1 und ein x_2 , außerdem ein Wert u zu. Ist in einer Subpopulation x_1 oder x_2 kleiner als $p=1/P$ wird der Wert auf null gesetzt. u_{rs} legt die lokalen Lebensumstände fest und errechne sich nach:

$$[15] \quad u_{rs} = u_{min} + \frac{1 + \cos \left[\pi \left(\sqrt{[(r/50 - 1)^2 + (s/50 - 1)^2] / 2 + 1} \right) \right]}{2} (1 - u_{min})$$

Am Rand des Spielfeldes hat $u_{r,s}$ den Wert 1, im Zentrum bei $r=s=50$ den Wert u_{min} . Die Lebensumstände sind daher im Zentrum besonders harsch ($0 \leq u_{min} \leq 1$). Wie unfreundlich sie tatsächlich sind, hängt von u_{min} ab.

Die Subpopulationen sind natürlich nicht voneinander isoliert, die Varianten diffundieren zwischen benachbarten Zellen. Für die Diffusion ist das Spielfeld torusartig ge-

schlossen um Randeffekte zu vermeiden. Dabei ist die Diffusion der Dichte proportional (Proportionalitätskonstante v). $c = -1,0,1$:

$$[16] \quad x_{i,r,s}' = x_{i,r,s}(1 - v) + vx_{i,r+c,s+c}$$

Und für den korrespondierenden Nachbarn:

$$[17] \quad x_{i,r+c,s+c}' = x_{i,r+c,s+c}(1 - v) + vx_{i,r,s}$$

Die Auswahl der Zellpaare erfolgt zufällig.

Zu Simulationsbeginn wird in jeder Zelle eine von drei möglichen Anfangsbedingungen mit gleicher Wahrscheinlichkeit zufällig gewählt: $x_1=0, x_2=0$; $x_1=1, x_2=0$ oder $x_1=0, x_2=1$.

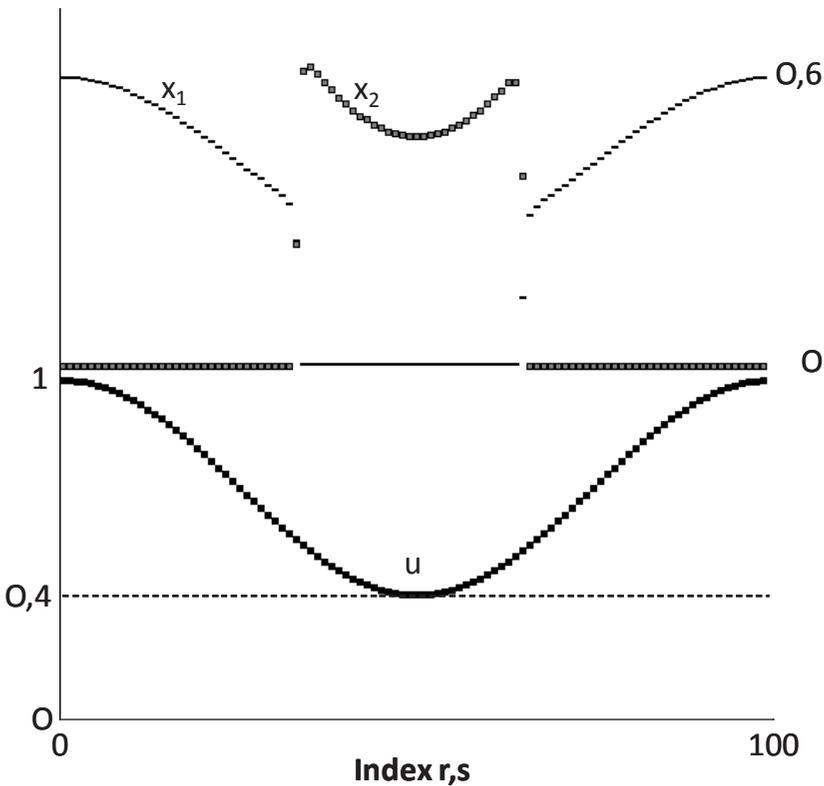


Abb. 1: Zustand der Subpopulationen entlang der Diagonale $r=s$ durchs Spielfeld nach Erreichen eines stabilen Gleichgewichts. Untere Bildhälfte: u_{rs} . Obere Bildhälfte: x_1 und x_2 . $h=0,5$; $u_{\min}=0,4$; $v=0,1$; $P=20$.

Bei geeigneter Wahl der Randbedingungen lässt sich unter Verwendung von Gl. 13 beobachten, dass sich zunächst größere Cluster bilden, in denen eine der beiden Varianten dominiert. Am Rand des Spielfeldes werden die Cluster mit x_2 -Dominanz aber rasch kleiner und verschwinden letztlich vollständig. Im Zentrum, wo u_{rs} besonders klein ist, tritt aber bemerkenswerter Weise der gegenteilige Effekt auf (Abb. 1): x_2 dominiert und setzt sich schließlich gegen x_1 durch, obwohl die Variante in jeder sozialen Umwelt unterlegen ist. Offenbar sterben bei entsprechend kleinem u beide Varianten aus. Kommt es zur Neubesiedlung durch Strategie 2 – Individuen, nimmt deren Häufigkeit rasch zu, während bei Mischbesiedlung oder Besiedlung durch Strategie 1 abermals Extinktion erfolgt. Letztlich ist die Spielfläche im Zentrum ausschließlich durch Strategie 2, in der Peripherie aber nur durch Strategie 1 – Individuen besiedelt. Der Übergang ist sehr scharf.

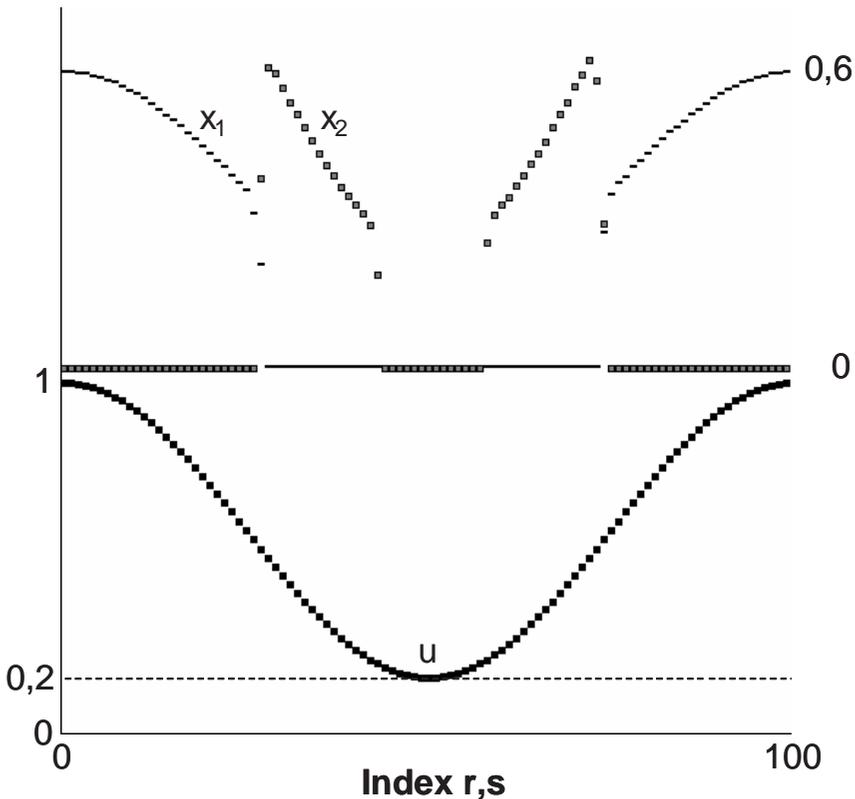


Abb. 2: Zustand der Subpopulationen entlang der Diagonale $r=s$ durchs Spielfeld nach Erreichen eines stabilen Gleichgewichts. Untere Bildhälfte: u_{rs} . Obere Bildhälfte: x_1 und x_2 . Im Vergleich zu Abb. 1 ist u_{\min} kleiner.

Die in Abb. 2 dargestellte Simulation unterscheidet sich von der in Abb. 1 gezeigten nur durch den niedrigeren Wert von u_{\min} . In diesem Fall entsteht eine zentrale, unbesiedelte Zone, um diese ein Ring aus Strategie 2 Zellen. Peripher besteht die Population nur aus Strategie 1 Individuen.

Verwendet man für die Simulation Gl. 14, setzt sich stets Strategie 1 auf dem gesamten Spielfeld durch.

Wir haben gezeigt, dass die Behauptung der Gruppenselektionsgegner, dass sich in einer Population von Altruisten Betrüger auch dann durchsetzen werden, wenn damit eine Reduktion der mittleren Fitness der Population einhergeht, nicht immer korrekt und Folge einer unrealistischen Einschränkung ist (Gl. 2). Formulieren wir die Selektionsgleichung derart, dass auch die Population als Ganzes aussterben kann, wenn ihre Anpassung an die Umwelt niedrig ist, so kann sich bei allgemein schwierigen Umweltbedingungen eine Population herausbilden, die gegen Strategien, die andere ausnützen („cheater“) resistent ist. Dies ist deshalb sehr interessant, weil hoch kooperative Gesellschaften oft in Zusammenhang mit einer Änderung der Lebensumstände entstehen. Die Hominiden entwickelten sich z. B. in Zusammenhang mit einem Wechsel des Lebensraumes – vom Regenwald zur Savanne – wobei die physische Anpassung an den neuen Lebensraum zunächst eher bescheiden war. Auch Ameisen oder Bienen haben eine radikal andere Lebensweise als Grabwespen und Termiten eine andere als Schaben. Die Gründerpopulationen konnten den neuen Lebensraum wohl nur dann erobern, wenn sie frei von internen Querelen waren und die Individuen verlässlich kooperierten. Aber natürlich können verschiedene Effekte bei der Etablierung eines altruistischen Verhaltens eine Rolle spielen und die unterschiedlichen Erklärungsversuche schließen einander nicht aus. Gruppenselektion, Verwandtenbegünstigung und Fitness als nichtlineare Funktion des sozialen Umfeldes sind wohl gleichermaßen an der Entstehung, Etablierung und Bewahrung von Kooperation beteiligt.

Zusammenfassung

Die Entstehung von altruistischem Verhalten durch Selektion ist nicht einfach zu erklären. Wie schon C. DARWIN erkannte, kann sich ein Verhalten, das zum Wohle der Gemeinschaft, aber zum Nachteil einiger ihrer Mitglieder ist, herausbilden, wenn man annimmt, dass Selektion auf verschiedenen hierarchischen Ebenen wirkt, wobei die höhere Ebene entscheidend ist (Gruppenselektion). Später wurde dieses Modell mit dem Argument kritisiert, dass Altruismus gegen „Betrüger“ (Sozialparasiten) anfällig ist, die das selbstlose Verhalten der anderen ausnützen ohne selbst Opfer zu bringen und dadurch einen Selektionsvorteil erlangen. Dies geschieht auf Kosten der allgemeinen Fitness, die sinkt, wenn sich die Betrüger-Strategie in der Population ausbreitet.

In der vorliegenden Arbeit wird gezeigt, dass die allgemeine Gültigkeit dieses Arguments eine unrealistische Annahme voraussetzt, nämlich die, dass die Population nicht aussterben kann, z. B. weil ihre Größe konstant gesetzt wird. Wenn hingegen Extinktion der lokalen Population möglich ist, z. B. als Folge einer hohen relativen Häufigkeit der Betrüger und der damit verbundenen Senkung der mittleren Fitness, können sich letztlich auch die Altruisten gegen die Betrüger durchsetzen.

Literatur

- DARWIN Ch. (1963): Die Entstehung der Arten. — Reclam.
- DAWKINS R. (1978): Das egoistische Gen. — Springer-Verlag.
- DUGATKIN L.A. & H.K. REEVE (1994): Behavioural ecology and levels of selection: dissolving the group selection controversy. — *Adv. Study Behav.* **23**: 101-133.
- FISHER R.A. (1930): The genetical theory of natural selection. — Oxford, Clarendon Press.
- HALDANE J.B.S. (1955): Population genetics. — *New Biol. (Penguin Books)* **18**: 34-51.
- HAMILTON W.D. (1964): The genetical evolution of social behaviour, I, II. — *J. Theor. Biol.* **7** (1): 1-52.
- HOFBAUER J. & K. SIGMUND (1984): Evolutionstheorie und dynamische Systeme. — Berlin und Hamburg, Verlag Paul Parey.
- HÖLDOBLER B. & E.O. WILSON (2009): Der Superorganismus. — Springer-Verlag.
- LORENZ K. (1963): Das sogenannte Böse. — Verlag Dr. G. Borothen-Schoeler.
- MAYNARD SMITH J. (1982): Evolutionary game theory. — Cambridge University Press.
- NOWAK M.A., TARNITA C.E. & E.O. WILSON (2010): The evolution of eusociality. — *Nature* **466**: 1057-1062.
- SMITH J. VAN DYKEN D. & P.C. ZEE (2010): A generalization of Hamilton's rule for the evolution of microbial cooperation. — *Science* **328**: 1700-1703.
- TIEFENBRUNNER W. (1995): Selektion und Mutation aus informationstheoretischer Sicht – Grenzen der Erhaltbarkeit von genetischer Information. — *Z. Naturforsch.* **50c**: 883-894.
- WYNNE-EDWARDS V.C. (1962): Animal dispersion in relation to social behaviour. — Oliver and Boyd.

Anschrift der Verfasser: Mag. Astrid TIEFENBRUNNER
 DI Dr. Martin TIEFENBRUNNER
 LMS - Data, Rosenstr. 7, 80331 München, Deutschland

 Dr. Wolfgang TIEFENBRUNNER
 Bundesamt für Weinbau,
 Gölbeszeile 1, 7000 Eisenstadt, Österreich
 E-Mail-Korrespondenz: w.tiefenbrunner@bawb.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Linzer biologische Beiträge](#)

Jahr/Year: 2011

Band/Volume: [0043_1](#)

Autor(en)/Author(s): Tiefenbrunner Astrid, Tiefenbrunner Martin, Tiefenbrunner Wolfgang

Artikel/Article: [Gruppenselektion: wenn Sozialparasiten trotz Selektionsvorteil den Kürzeren ziehen 85-96](#)