

# The good, the bad and the lonely: Evolution von Kooperation mit spieltheoretischem Ansatz

Julia Heßeler

Aufgrund des enormen Interesse an der Molekulargenetik, Beziehungen zwischen Geno- und Phänotyp, Populationsdynamik und das große Potential an Computerberechnungen, hat sich die heutige Evolutionsbiologie seit der darwinistischen Grundlage selbst weiterentwickelt. Sie ist eine abstrakte Disziplin, die versucht, generelle Fragen zu komplexen biologischen Mechanismen und ihren letztendlichen Aufgaben zu beantworten. Auf der Grundlage von einfachen Beobachtungen (Vererbbarkeit, Varianz und Selektion) kann sie präzise Thesen zu der Funktion und dem Ursprung von komplexen Systemen formulieren. Zu ihren Hauptthemen gehören z.B. „Adaption durch natürliche Selektion“, „historische Verwandtschaft zwischen Populationen und Arten“, „natürliche Variation in der DNA (die nicht unter Selektionsdruck steht)“ oder „Ursachen und Konsequenzen von Konflikten“. Evolutionsbiologie hat ihren Ursprung im Neodarwinismus (eine Verbindung aus Darwinismus und Genetik), und ihren größten Erfolg in der Verhaltensbiologie und -ökologie in den 70ern und 80ern. Aber auch in anderen Disziplinen – wie Morphologie, Systematik, Entwicklung, Mikrobiologie und Immunologie – ist sie quasi unabkömmlich. Evolutionsbiologen versuchen die Variation im Reproduktionserfolg und der Überlebensdauer zu verstehen und studieren daher meist die Korrelation von Merkmalen mit dem Fitnesserfolg. Eine heute weit verbreitete *Definition von Evolution*<sup>1</sup> ist, dass Evolution ein Wandel der relativen Häufigkeit von Allelen, Ge-

nen oder Phänotypen innerhalb einer Population darstellt. Die Voraussetzungen kann man daher wie folgt definieren: Es muss 1. eine erbliche Variation in den Merkmalen geben, so dass diese 2. zu einer individuelle Variation im Reproduktionserfolg führt. Die 3. Voraussetzung für Evolution ist die, dass es zwischen den ersten beiden Punkten eine Korrelation geben muss. Falls diese Korrelation positiv bzw. negativ ist, d.h. dass der Reproduktionserfolg mit dem Merkmal variiert, so ändert sich das Merkmal in Richtung einer wachsenden Adaption, die dann als natürliche Selektion beschrieben wird. Diese Art der Evolution ist eine adaptive oder natürliche. Falls es keine Korrelation zwischen Merkmal und Fitness gibt, findet höchstens eine neutrale Selektion statt und somit nennt man dies neutrale Evolution – vor allem, wenn es um die molekulare Evolutionsebene geht.

Das heutige Verständnis von einflussnehmenden Evolutionskomponenten ist sehr weit gefächert, so dass Darwins Ausspruch über das “survival of the fittest” irreführend ist. Das pure Überleben ist nur *eine* Komponente des Reproduktionserfolges. Zwar ist es für die weitere Reproduktion grundlegend, jedoch sind auch solche Komponenten wie das Finden und die Umwerbung von potentiellen Partnern, teilweise ebenfalls an lebensgefährlich Kämpfe gekoppelt, die Investition in die Geschlechtsorgane, die Kosten für eine Kopulation und nicht zuletzt die Kosten, den Nachwuchs auch großzuziehen, ausschlaggebend. Daher wird der eigentliche Reproduktionserfolg heutzutage auch über den relativen Anteil der Enkel – bzw. der fertilen direkten Nachkommen – definiert. Weitere Merkmale von Selektion

<sup>1</sup> Stearns, Steve, Hoekstra, Rolf: Evolution - an introduction, Oxford University Press, 2000, Kapitel 1



© 2003 Stephan Pastis/Distributed by UFS, Inc.

und Evolution bestehen darin, dass in der Abwesenheit von einer Varianz im Reproduktionserfolg keine Alleländerung (ausgenommen sind jede Art von Mutationen) stattfinden kann, und daher die Populationszusammensetzung konstant bleibt. Auch wenn keine vererbte Variation gegeben ist, hat dies zur Folge, dass keine Selektion und somit keine Evolution stattfinden kann. Was immer wieder außer Acht gelassen wird, ist, dass natürliche Selektion zwar gerichtet ist (man spricht häufig von der Selektionsrichtung) der Wandel aber durch Variation bzw. Mutation rein zufällig abläuft und daher Evolution nicht zielgerichtet ist. Es findet eine gewisse Optimierung der Merkmale bzw. der Individuen statt, allerdings werden keine evolutionären Langzeitziele verfolgt. Die Variation in der Fitness bzw. im Reproduktionserfolg ist immer relativ, d.h. im Vergleich zu anderen Populationsmitgliedern, und kurzzeitig, d.h. zum momentanen Mittelwert, zu sehen.

## 1 Evolutionsbiologie vor Darwin

Bereits 50 Jahre vor Darwins Veröffentlichung des Buches "On the origin of the species" erkannte **Jean Baptiste Lamarck** (1744-1829), dass die Arten einem evolutionen Wandel in der Zeit unterworfen sind. Da zeitlich gesehen vor ihm die Evolution

keine Rolle in der Biologie spielt, was er einer der ersten, der eine begründete Evolutionstheorie liefern konnte. Seine Hauptthesen bestehen in folgenden zwei Punkten:<sup>2</sup>

1. „Bei jedem Tier, welches den Höhepunkt seiner Entwicklung noch nicht überschritten hat, stärkt der häufigere und dauernde Gebrauch eines Organs dasselbe allmählich, entwickelt, vergrößert und kräftigt es proportional zu der Dauer dieses Gebrauchs; der konstante Nichtgebrauch eines Organs macht dasselbe unmerkbar schwächer, verschlechtert es, vermindert fortschreitend seine Fähigkeiten und lässt es schließlich verschwinden“.
2. „Alles, was die Individuen durch den Einfluss der Verhältnisse, denen ihre Rasse lange Zeit hindurch ausgesetzt ist, und folglich durch den Einfluss des vorherrschenden Gebrauchs oder konstanten Nichtgebrauchs eines Organs erwerben oder verlieren, wird durch die Fortpflanzung auf die Nachkommen vererbt, vorausgesetzt, dass die erworbenen Veränderungen beiden Geschlechtern oder den Erzeugern dieser Individuen gemein sind“.

Wichtig für diese Theorie ist die Annahme, dass an der Umbildung der Organisation der Tiere deren Bedürfnisse maßgeblich

<sup>2</sup> <http://home.tiscalinet.ch/biografien/biografien/lamarck.htm>

beteiligt sind. Lamarcks Evolutionstheorie besagt, dass sich phylogenetische Änderungen sehr häufig über die aktive Betätigung der Organismen und in der Folge über eine ontogenetische Umgestaltung abspielen. Der Theorie liegt die Vorstellung einer aktiven Anpassung zugrunde. Er wird als wichtiger Vorläufer der Evolutionstheorie betrachtet, auch wenn Darwins Theorie sich später durchsetzte und Mendels Erkenntnisse über die Vererbung die Lamarcksche Weitergabe von Eigenschaften widerlegten.

## 2 Evolutionsbiologie von Darwin

Die bedeutendste Person in der Evolutionsbiologie war **Charles Darwin** mit seinem Buch über „Die Entstehung der Arten“, das er 1859 in der ersten Auflage veröffentlichte und welches schon wenige Stunden nach seinem Erscheinen vergriffen war. Zwar standen Darwins Theorien im Gegensatz zu den bis dahin fast dogmatischen Ansichten einer postulierten Veränderlichkeit der Arten und im Gegensatz zur Kirche. Jedoch legte gerade diese Theorie später im 20. Jahrhundert den Grundstock für die Genetik, Mikrobiologie und eine differenzierte Evolutionsbiologie.

### 2.1 Sein Leben

Darwin wurde am 12. Februar 1809 als fünftes Kind einer wohlhabenden und gebildeten Landarztfamilie geboren<sup>3</sup>. Schon während der Schulzeit interessierte er sich sehr für die Naturwissenschaften und sammelte vor allem Pflanzen und Tiere. Wie der Vater begann auch Charles in Edinburgh das Medizinstudium, das er allerdings nur zwei Jahre später abbrechen musste. An der Universität in Cambridge begann er Theologie zu studieren. Hier begegnete ihm zwei wichtige Persönlichkeiten:

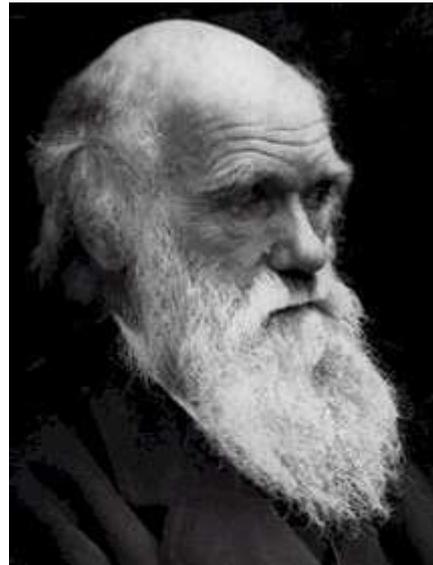


Abbildung 1. Charles Darwin (1809-1882)

der Geologe *Adam Sedgwick* und der Biologe *John Stevens Henslow*. Henslow half Darwin, sein angeschlagenes Selbstvertrauen wiederherzustellen, brachte ihm genaue Beobachtung bei und wies ihn an bei der Erstellung von Sammlungen. Mit 22 Jahren schloss Darwin seine Studien in Cambridge ab. Es wurde ihm – durch die hilfreiche Vermittlung von Henslow – das attraktive Angebot gemacht, mit dem englischen Forschungsschiff HMS Beagle eine Weltreise (1831-36) zu unternehmen. Auf verschiedenen Galapagosinseln vor der Küste Equadors beobachtete Darwin Finken und andere Vögel, welche nahe verwandt aber – von Insel zu Insel – verschieden in Merkmalen und Essgewohnheiten waren. Diese beiden Beobachtungen führten ihn zur Frage, ob ausgestorbene und rezente (heute lebende) Vögel möglicherweise verwandt seien. Danach begann er eine 20jährige Ausarbeitung seines Evolutionstheoriegedankens der natürlichen Selektion, so dass er 1859 eine erste Kurzfassung seines Hauptwerkes „On the Origin of the Species“ veröffentlichten konnte. In den folgenden Jahren arbeitete er hauptsächlich auf Spezifizierung seiner Gedanken in diversen Veröffentlichungen aus, wie „The Variation of Animals and

<sup>3</sup> <http://home.tiscalinet.ch/biografien/biografien/darwin.htm>

Plants Under Domestication“ (1868), „The Descent of Man“ (1871), und „The Expression of the Emotions in Animals and Man“ (1872). 1839 heiratete Darwin seine Cousine *Emma Wedgwood* und lebte mit ihr in einem Landhaus in der Nähe von London. Er und seine Frau hatten zehn Kinder, drei von ihnen starben in der Kindheit. Seine Zeitgenossen erkannten die Bedeutung Darwins. Er wurde in die Royal Society (1839) and the French Academy of Sciences (1878) gewählt. Eine letzte Ehrung erfuhr er 1882 durch sein Begräbnis in Westminster Abbey.

## 2.2 Darwins Theorie und Thesen

Entscheidend für seine Theorie und Thesen war sein Reise mit der *Beagle* und die damit verbundenen Erfahrungen, Beobachtungen und Entdeckungen in Südamerika; u.a. sein Besuch auf den Galapagosinseln, wo er die nach ihm benannten Darwin-Finken beobachtete, die sich im Laufe der Zeit verschiedenen Lebensräumen und -weisen optimal angepasst hatten. Darwin behauptete, dass „die Arten während einer langen Deszendenzreihe modifiziert worden sind. Dies ist hauptsächlich durch die natürliche Zuchtwahl zahlreicher, nacheinander auftretender, unbedeutender günstiger Abänderungen bewirkt worden, in bedeutungsvoller Weise unterstützt durch die vererbten Wirkungen des Gebrauchs und Nichtgebrauchs von Teilen, und, in einer vergleichsweise bedeutungslosen Art, nämlich in Bezug auf Adaptivbildungen, gleichviel ob jetzige oder frühere, durch die direkte Wirkung äußerer Bedingungen und das unserer Unwissenheit als spontan erscheinende Auftreten von Abänderungen.“ Darwin, insbesondere aber seine AnhängerInnen sahen in der ständigen Konkurrenz, dem ständigen Kampf aller Individuen innerhalb einer Art um die bestmögliche ökologische Anpassung und dem Kampf zwischen den Arten den eigentlichen Motor der Evoluti-

on an. Aus den drei nachfolgend aufgeführten natürlichen Gegebenheiten kann sich nach Darwin Adaptation entwickeln – eine „neue Artbildung“ als kontinuierlichen Prozess hat er noch nicht benannt.

1. Es existiert eine Variabilität der Individuen einer Population, die genetisch festgelegt sind. Der 2. daraus entstehende Nachkommenüberschuss führt 3. zur natürlichen Selektion der Bestangepassten.

Mit dieser Theorie legte Darwin seine und später durch die Mendelsche Genetik bestätigte Regel der Evolutionstheorie fest.

Allerdings bemerkt auch schon Darwin selbst in seinem Werk „Über die Entstehung der Arten“, dass es wohl einige Tierarten gibt, die nicht „seiner“ Regel folgen und so äußert er selbst schon Zweifel bezüglich des „Instinktes“ z.B. bei Bienen. Zunächst legt er folgende Bemerkung als Regel fest:

„Da die Arten einer Gattung meist große Ähnlichkeit in ihrer Gewohnheit und ihren Bedürfnissen, vor allem aber im Körperbau haben, so ist der Kampf zwischen ihnen, wenn sie in Wettbewerb treten, im allgemeinen heftiger als zwischen Arten verschiedener Gattungen“.<sup>4</sup>

Der individuelle Kampf ums Überleben, gerade auch zwischen Individuen einer Art, wird dann durch ihn selbst in Frage gestellt, dadurch dass

„manche Instinkte [...] so wunderbar [sind], dass den Leser die Erklärung ihrer Entstehung wahrscheinlich so schwierig dünken wird, dass meine ganze Theorie dadurch gefährdet erscheint“.<sup>5</sup>

<sup>4</sup> Darwin, Charles: Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl, Reclam, 1963, S. 116f

<sup>5</sup> ebd. S.337

Als erste Ausnahme, die seine Theorie gefährdet, nennt er den Sklaverei-Instinkt der Ameisen<sup>6</sup>:

„Diese Ameise (*Formica rufescens*) ist ganz von ihren Sklaven abhängig; [...] Die Männchen und fruchtbaren Weibchen arbeiten gar nicht, und die Arbeiterinnen, d.h. die sterilen Weibchen, verrichten keine anderen Leistungen als den Sklavenraub, bei dem sie allerdings sehr energisch vorgehen. Sie sind unfähig, eigene Nester zu bauen und ihre eigenen Larven zu füttern“.

Direkt den übernächsten Abschnitt widmet Darwin den berechtigten Einwänden gegen die Theorie der natürlichen Zuchtwahl in ihrer Anwendung auf Instinkt geschlechtsloser und unfruchtbarer Insekten<sup>7</sup>:

„Ich kann hier nicht auf diese Fälle eingehen, sondern muss mich auf eine besondere Schwierigkeit beschränken, die mir anfangs so unerklärlich erschien, dass ich glaubte, sie könne meine Theorie umwerfen. Ich meine die geschlechtslosen oder unfruchtbaren Weibchen der gesellig lebenden Insekten. Denn diese Geschlechtslosen unterscheiden sich an Instinkt und Körperbildung oft ebenso stark von den Männchen wie von den fruchtbaren Weibchen und können doch, eben weil sie steril sind, ihre Art nicht fortpflanzen“.<sup>8</sup>

Diese Ausnahme in seiner Theorie erklärt sich Darwin allerdings wie folgt:

„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 und also zu dem gewünschten Ziel führen kann“.<sup>9</sup>

Wie aber überwand Darwin seine Zweifel? Bis zu diesem Punkt argumentierte er immer auf der Ebene des Individuums. Mit der vorherigen Äußerung findet jedoch ein *Ebenenwechsel* hin zur Familie – Verwandtschaft (und somit war schon Darwin ein Mitbegründer der Verwandtenselektionstheorie (Kinselection Theory)) im allgemeineren Sinne – statt. Zwar ist dieser Ebenwechsel eine Inkonsequenz seitens Darwins, jedoch macht er auch seine Weitsicht deutlich, dass es komplexere Zusammenhänge geben muss, die nicht auf der individuellen Ebene stattfinden (vgl. Dawkins auf Gen-Ebene, Verwandtenselektion und Reziprozitätstheorie). Darwin schien selber eine Ausnahme in seiner sonst so guten Evolutionstheorie gefunden zu haben, die mit für ihn zur Verfügung stehenden Hilfsmitteln nicht lösbar war.

### 3 Ursprung und Entstehung der Soziobiologie: Eine Ausnahme in der Evolution?

Genau an diesem Punkt setzt die Soziobiologie an: Sie versucht eine Brücke zwischen den biologischen Grundlagen und dem Sozialverhalten von Lebewesen zu schlagen oder wie einer der Begründer *Edward O. Wilson* es ausdrückte, das menschliche Sein in die Logik der natürlichen Auslese einzubinden.<sup>10</sup> Die Integration der Mendelschen Genetik – die Darwin entweder noch nicht kannte oder aber ignorierte – in den Darwinismus kennzeichnet den Beginn des Neodarwinismus, der vielfach auch als die mo-

<sup>6</sup> ebd. S.355ff

<sup>7</sup> ebd. S.372–380

<sup>8</sup> ebd. S.373f

<sup>9</sup> ebd. S.375

<sup>10</sup> Wesson, Robert: Chaos, Zufall und Auslese in der Natur, Insel taschenbuch, 1995, S.334

derne Synthese bezeichnet wird, und der die theoretische Grundlage der Soziobiologie bildet.

#### 4 Integration der Spieltheorie

Eine weitere sehr bedeutende Person im Bereich der Evolutions- und Soziobiologie ist der englische Wissenschaftler *John Maynard Smith*. In einem seiner Bücher „*Evolution and the Theory of Games*“ nähert er sich der Evolution mit spieltheoretischen Gedanken. Gleichzeitig bemerkt er allerdings schon in der Einleitung folgende Lücken bzw. Schwachstellen in ihrer Anwendung:

1. „Evolutionäre Spieltheorie ist eine Art über Evolution auf der phänotypischen Ebene zu denken, auf der die Fitness von speziellen Phänotypen von ihrer Häufigkeit innerhalb der Population abhängt.“<sup>11</sup>
2. „Eine zentrale Annahme von klassischer Spieltheorie ist, dass Spieler rational handeln, mit einer gewissen Weise von Selbstinteresse.[...] Das Kriterium für Rationalität ist durch Populationsdynamik und Stabilität, das des Selbstinteresses durch darwinistische Fitness gegeben.“<sup>12</sup>
3. „Eine offensichtliche Schwäche des spieltheoretischen Zugangs zur Evolution ist, dass er großen Wert auf die Gleichgewichtszustände legt, wobei Evolution ein Prozess von kontinuierlichem – wenigstens von periodischem Wandel ist.“<sup>13</sup>

Maynard Smith beschreibt Evolution als „einen historischen Prozess; er ist eine einzigartige Abfolge von Ereignissen“. Somit nimmt die „evolutionäre Spieltheorie einen

evolutionären Wandel an, der durch natürliche Selektion innerhalb von Populationen verursacht wird. Daher ist Spieltheorie eine Hilfe, um Theorien zu formulieren, die für spezielle evolutionäre Ereignisse zutreffen“. Trotz mancher Schwächen kann er die Spieltheorie dennoch als Werkzeug benutzen, um evolutionäre Prozesse zu beschreiben. Er entwickelt die sogenannte *evolutionsstabile Strategie (ESS)*, die später von *Richard Dawkins* wie folgt definiert wird: „Eine evolutionär stabile Strategie oder ESS ist eine Strategie, die – wenn die Mehrzahl der Angehörigen einer Population sie sich zu eigen macht – von keiner alternativen Strategie übertroffen werden kann“.<sup>14</sup>

Unter der Annahme, dass ein Individuum während seines Lebens mehrere „Spiele“ spielt - z.B. „Alterungs-Spiel“, „Paarungs-Spiel“, „Hackordnungs-Spiel“,... kann Maynard Smith daher zwei Arten von Spielen unterscheiden:

1. Häufigkeits-unabhängige Spiele, z.B. „Spiele gegen die Natur“, in denen das Payoff zu einer bestimmten Strategie unabhängig von der Häufigkeit ist, mit der sie gespielt wird.
2. Häufigkeits-abhängige Spiele. Diese beinhalten entweder
  - (a) individuelle Spiele, bei denen das Payoff nicht davon abhängt, wie andere Individuen handeln, aber von der Häufigkeit abhängt, mit der die Individuen unterschiedliche Handlungen adaptieren
  - (b) Populationsspiele, bei denen das Payoff direkt davon abhängt, wie sich die andere Individuen in der Population verhalten.

Für alle Spiele gibt es nach Maynard Smiths Meinung nach eine ESS bzw. eine opti-

<sup>11</sup> Smith, John Maynard: *Evolution and the Theory of Games*, Cambridge University Press 1982, S.1

<sup>12</sup> ebd. S.2

<sup>13</sup> ebd. S.8

<sup>14</sup> Dawkins, Richard: *Das egoistische Gen*, Rowohlt Taschenbuchverlag, 2000, Sachbuch 19609, S.126 (Originalausgabe erschien 1976 unter dem Titel *The Selfish Gene*im Verlag Oxford University Press)

male Lösung. Eines der berühmten Beispiele für evolutionstabile Strategien ist das *Falken-Tauben-Spiel*. Zwei Tiere (eines mit der Falken- eines mit der Taubenstrategie) kämpfen um eine Ressource V (wobei, falls V gewonnen wird, die Darwinistische Fitness erhöht wird; dies bedeutet nicht, dass wenn V nicht erhalten wird, die Fitness gleich null ist!). Während des Kampfes können die Kontrahenten sich auf drei Arten verhalten: sie können drohen, kämpfen und/oder fliehen. Ein drohendes Tier verletzt seinen Gegner nicht; ein kämpfendes u.U. schon; ein fliehendes Tier gibt dem Gegner „freiwillig“ die Ressource. Die Individuen können im folgenden zwei Strategien adaptieren. Die *Strategie des Falken* besagt: kämpfe solange, bis du verletzt bist oder dein Gegner flieht. Die *Taube* droht lediglich und flieht sofort, wenn ihr Gegner einen Kampf beginnt. Eine möglich erlittene Verletzung vermindert die Fitness durch um einen fixen Faktor C. Während des Spiels sind demnach unterschiedliche Zusammentreffen möglich:

1. *Falke vs. Falke*: jeder Teilnehmer hat 50% Chance, verletzt zu werden oder seinen Gegner zu verletzen und die Ressource V zu erlangen.
2. *Falke vs. Taube*: Falke bekommt Ressource V, Taube flieht bevor sie verletzt wird (eine Taube hat in einer Falkenpopulation deshalb nicht eine Fitness gleich null, sondern variiert ihre Fitness lediglich nicht nach einem Kampf mit einem Falken!).
3. *Taube vs. Taube*: Die Ressource wird gleichmäßig zwischen den Kontrahenten aufgeteilt. Kampf vergeudet also „nur“ Zeit durch Drohen.

Aus den Strategiedefinitionen geht offensichtlich hervor, dass die Strategie des Falken immer „gewinnt“, daher ist es von Interesse, ob eine der beiden Strategien – Falke oder Taube – evolutionär stabil ist. Der Definition nach ist „Taube“ keine ESS, da

		Strategie des Gegners	
		F	T
Eigene Strategie	F	$\frac{1}{2}(V-C)$	V
	T	0	$\frac{V}{2}$

**Tabelle 1.** Payoff des Falken-Tauben-Spiels

sie zu jedem Zeitpunkt von einem Falken-Mutant unterwandert werden kann. Die Strategie des „Falken“ ist evolutionär stabil, falls  $\frac{1}{2}(V - C) > 0$  bzw.  $V > C$ ; d.h. falls eine Verletzung es wert ist, die Ressource zu bekommen, so ist F eine sinnvolle Strategie. Falls jedoch  $V < C$  ist, ist auch F keine ESS. Eine mixed-strategy, d.h. manchmal die Falken- und manchmal die Taubenstrategie zu adaptieren, ist für  $P = \frac{V}{C}$  evolutionär stabil (mit  $P$  = Wahrscheinlichkeit, Strategie F zu spielen. In seinem Buch „Das egoistische Gen“ betrachtet Dawkins ebenfalls die Populationsebene und geht zunächst von einer Population bestehend aus nur Tauben aus. Es ist einleuchtend, dass diese Population schnell von einem Falken-Mutant unterwandert werden kann. Andererseits jedoch kann eine reine Falkenpopulation genauso von einer Taube unterwandert werden, da die Taube zwar alle Kämpfe verliert, dennoch aber nicht verletzt wird und so die Taubengene dazu tendieren, sich in der gesamten Population auszubreiten. So wäre keine Strategie evolutionär stabil und ein Pendel könnte die Populationszusammensetzung beschreiben. Das Falke-Tauben-Modell hat Maynard Smith in seinem Buch in vielen Stufen und Zusatzvoraussetzungen verkompliziert und ausgeführt.

## 5 Noch mehr Ausnahmen: Evolution von Kooperation

### 5.1 Mit der Reziprozitätstheorie

Kooperation ist mit Darwins Evolutionstheorie schwierig zu erklären. Da aber sowohl Kooperation und verwandtschaftliches Gruppenverhalten wie Altruismus

existiert, wurde die Evolutionstheorie durch genetische Kinslectionstheorie (Verwandtenselektionstheorie) und Reziprozitätstheorie erweitert. In ihrem 1981 veröffentlichtem Paper begründen Axelrod und Hamilton die Evolution der Kooperation mit Hilfe der Reziprozitätstheorie.<sup>15</sup> Vor allem ist der Beginn von Kooperation ein zu lösendes Rätsel, was mit Hilfe des spieltheoretischen wiederholten Gefangenendilemma gelöst werden soll. Dieses Dilemma macht lediglich Sinn, wenn die Möglichkeit des erneuten Aufeinandertreffens gegeben ist, da sonst Kooperation nie Sinn machen würde. Da darüber hinaus nach jedem Spiel mit einer Wahrscheinlichkeit  $0 < \omega < 1$  ein weiteres Spiel stattfindet, liegt die erwartete Anzahl der Spiele bei  $1 + \omega + \omega^2 + \dots = \frac{1}{1-\omega}$ .<sup>16</sup> In der Version mit lediglich zwei Individuen können diese entweder kooperieren oder aber betrügen. Das Payoff eines jeden Spielers wird in Fitness (Überleben und Fruchtbarkeit) gemessen. Unabhängig von der Handlung des Gegners hat Betrügen ein höheres Payoff als Kooperieren. Wenn aber beide Kontrahenten betrügen, ist es für beide schlechter als hätten beide kooperiert.

SpielerB	K	B
SpielerA	Kooperation	Betrug
K	$R = 3$	$S = 0$
B	$T = 5$	$P = 1$

**Tabelle 2.** Gefangenendilemma: Das Payoff für Spieler A ist illustriert an numerischen Werten. Das Spiel ist definiert durch  $T > R > P > S$  und  $R > \frac{S+T}{2}$

Hierbei entspricht  $R$  der Belohnung für gegenseitige Kooperation,  $T$  der Versuchung zu Betrügen,  $S$  dem Verlust des Betrogenen und  $P$  der Strafe für gegenseitiges Betrügen.

<sup>15</sup> Axelrod, Robert; Hamilton, William D.: The Evolution of Cooperation, Science, Vol. 211, 1981, S.1390-1396

<sup>16</sup> Smith, S.202

Falls sie sich nicht mehr wiedertreffen ist die einzig „sinnvolle Lösung“ und Strategie die des Betrügens; auch wenn es paradoxerweise schlechter ist, als die gegenseitige Kooperation. Selbst bei der Möglichkeit des Wiedererkennens und des mehrfachen Spieles erweist sich bei einer bekannten Anzahl von Aufeinandertreffen die Strategie des „Betruges“ als eine evolutionär stabile Lösung (da Betrug beim letzten Treffen optimal für beide Seiten wäre, und konsequenterweise daher auch beim vorletzten Mal usw. bis zum ersten Aufeinandertreffen). Daher kann und muss man von einer nicht festgelegten Anzahl von Zusammenreffen ausgehen. Des weiteren sollten die Handlungen simultan und in diskreten Zeitintervallen ablaufen. Dabei sind drei Hauptfragen von Interesse, die die Strategie aushalten muss:

1. *Robustheit*: welcher Strategietyp setzt sich gegen Alternativen durch?
2. *Stabilität*: unter welchen Umständen kann eine sich einmal etablierte Strategie gegen Invasion resistent zeigen?
3. *anfängliche Variabilität*: auch wenn eine Strategie robust und stabil ist, wie kann sie sich in einer vordominiert nichtkooperativen Umgebung etablieren?

Um die Frage nach der Robustheit und Konkurrenzfähigkeit zu beantworten, ließ man Spieltheoretiker aus Wirtschaft, Soziologie, Politikwissenschaften und Mathematik mit insgesamt 76 verschiedene Strategien gegeneinander spielen und kam schließlich zu dem Ergebnis, dass die Strategie **TIT FOR TAT**<sup>17</sup> zwar eine einfache, jedoch auf Reziprozität basierende Kooperationsstrategie ist. Auch in langen Spielen ersetzte TIT FOR TAT alle

<sup>17</sup> „wie du mir, so ich dir“: Kooperation beim ersten Schritt und dann immer das spielen, was der Gegner im vorherigen Zug gespielt hat; auch eine „nette“ Strategie genannt, da man nie der erste ist, der betrügt; man sich direkt rächt, wenn man provoziert wurde, aber schon nach einem Rachezug wieder vergehend sein kann.

anderen Strategien und wurde fixiert. Die evolutionäre Stabilität der TIT FOR TAT Strategie wurde mathematisch bewiesen<sup>18</sup>. Sie ist genau dann eine ESS, wenn die Wahrscheinlichkeit für ein Wiedertreffen groß genug ist, d.h. wenn ein gewisser Schwellenwert überschritten wird. Die Frage bleibt jedoch zunächst bestehen, ob sich die Tiere auch dementsprechend verhalten, was man nur empirisch (siehe im folgenden Milinski) testen kann. Dadurch, dass die Strategie „immer Betrug“ sich als evolutionär stabil erweist, stellt sich die Frage nach dem Beginn des evolutionären Trends zur Kooperation. Dies kann auf verschiedene Weisen erklärt werden. Kinselection ist eine plausible Antwort für ein Entkommen von der „immer Betrug“-Strategie. Andererseits, wenn einmal „ein Gen“ für Kooperation existiert – z.B. durch Mutation entstanden –, wird die Selektion immer kooperationsbasierte Strategien bevorzugen, so dass dieser „zufällige“ Beginn der Kooperation ein weiterer Ausweg ist. Als weiteren ersten Schritt für eine entstehende Kooperation existiert eine Theorie, die eine große Wahrscheinlichkeit des Wiedertreffens postuliert, so dass Kooperation basierend auf Reziprozität entsteht und – wenn sie einmal etabliert ist – sogar evolutionär stabil ist, auch wenn es keine Verwandtschaft zwischen den Individuen gibt. Um die gerade beschriebenen Theorie von Axelrod und Hamilton empirisch zu überprüfen, bereitete Milinski ein Experiment vor, um die Strategie TIT FOR TAT bei Stichlingen<sup>19</sup> zunächst zu prüfen und dann zu bestätigen. Er analysierte das Verhalten bei Fischen, wenn sie mit einem potentiellen Räuber konfrontiert werden. Diese Konfrontation kann bei Fischpaaren Konflikte erzeugen, die anhand des Gefangenendilemmas erklärt werden können.

Stichlinge (*Gasterosteus aculeatus*) wurden mit einem hinter einer Glaswand lebenden Räuber konfrontiert und mit Hilfe eines Spiegelsystems wurde entweder ein kooperativer oder ein betrügerischer Begleiter simuliert.

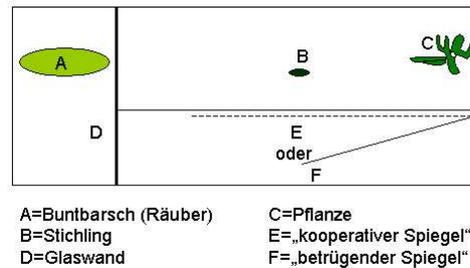


Abbildung 2. Versuchsbeschreibung

Aus der näheren Studienbeschreibung geht hervor, dass sich dreibeinige Stichlinge einem Räuber (Buntbarsch) mehr nähern, wenn sie in einer Gruppe oder zu zweit sind. Sie bleiben nah bei einander und verhalten sich wie folgt:

kurze Bewegungen von wenigen Zentimetern in Richtung des Räubers wechseln mit Unterbrechungen. Entweder wechseln die Stichlinge gegenseitig ihre Position oder ein Fisch folgt dem anderen. Obwohl beide Fische von einer egoistischen Handlung – zurückbleiben in der Hoffnung nicht so schnell gefressen zu werden – profitieren würden, muss ein Fisch die erste Bewegung in Richtung des Räubers machen. Letztendlich fliehen beide Fische, sobald der Räuber einen Angriff startet. Wenn man jede Vorschwimmaktion als eine Folge bzw. eine Ansammlung von Kooperation identifizieren möchte, so ist die vollständige Inspektion des Räubertieres äquivalent zu einer Folge von Zusammentreffen. Das Payoff – in diesem Fall die gesammelte Information – einer jeden Episode sollte sich steigern mit schrumpfender Distanz zum Räuber. Für den nachfolgenden Fisch verringert die Strategie des Zurückbleibens (be-

<sup>18</sup> Axelrod/Hamilton, S.1393

<sup>19</sup> Milinski, Manfred: TIT FOR TAT in sticklebacks and the evolution of cooperation, Nature, Vol. 325, 1987, S. 433-435

trügen) das Risiko, allerdings erhöht es das Payoff durch das Zuschauen des Schicksals des anderen Fisches. Die Studie testet daher, ob der vorausschwimmende Fisch die TIT FOR TAT Strategie adaptiert, wenn ein simulierter Begleiter entweder sofort folgt (Kooperation) oder hinter ihm bleibt und schließlich flieht (Betrug).

Folgende Ergebnisse konnte Milinski in seinen Experimenten erzielen: Der Buntbarsch blieb die meiste Zeit nahe der Glasscheibe und versuchte mehrmals zu attackieren. Mit dem „kooperierenden Spiegel“ hielten sich die Stichlinge zwei mal so häufig in der vorderen Hälfte auf als mit dem „betrügerischen Spiegel“. Sie werden als fähig betrachtet, ihr Verhalten dem Risiko des Gefressenwerdens anzugleichen. In beiden Experimenten war der sichtbarste Platz für die Stichlinge die Nähe der Rückwand. Falls die Stichlinge TIT FOR TAT adaptieren, sollte der Fisch mit dem „kooperierenden Spiegel“ sich dem Räuber mehr nähern als der mit dem „betrügerischen Spiegel“. Dies war der Fall.

Daher bestätigen und unterstützen Stichlinge Axelrods und Hamiltons theoretischen Voraussagen für die Evolution von Kooperation basierend auf direkter Reziprozität – selbst unter „Egoisten“.

Eine weitere Modifizierung und Auslegung des Axelrod/Hamiltonschen Ansatz wurde in diversen folgenden Arbeiten durchgeführt. Dabei wurde vor allem zu der Rolle der Reziprozität Stellung genommen.

In ihrem Paper über die *indirekte Reziprozität*<sup>20</sup> präsentieren Nowak und Sigmund ein mathematisches Modell, das die indirekte Reziprozität – „Ruf und Status“ innerhalb einer Gruppe beinhaltet – beschreibt, die allerdings nicht auf erneutes Aufeinandertreffen basiert. Kooperation lohnt sich, da sie das Image eines kooperierenden Individuums fördert; d.h. ein Individuum bietet

Hilfe an, wenn der Empfänger sich – meist auf die Vergangenheit bezogen – ebenfalls bereits mit anderen Individuen als hilfsbereit erwiesen hat. Durch Computersimulationen und ein analytisches Modell spezifizieren sie die benötigten Bedingungen (das Image des Rezipienten muss das Kosten-Nutzen-Verhältnis überschreiten), unter denen indirekte Reziprozität eine ESS werden kann.

Riolo et al. benutzten 2001 Computersimulationen, um zu zeigen, dass Kooperation auch *ohne Reziprozität*<sup>21</sup> entstehen kann, d.h. wenn die handelnden Individuen genügende Ähnlichkeiten mit sich selbst aufweisen. „Kennzeichen-basierte“ („tag-based“) Handlungen können daher zu einem Auftreten von Kooperation zwischen Handelnden führen, die nur die ansatzweise Fähigkeit besitzen, Umgebungssignale zu entdecken. Somit ist keine Erinnerung von vergangenen Zusammentreffen nötig. Ob ein Individuum hilfsbereit ist oder nicht, hängt somit nicht von der Wahrscheinlichkeit ab, ob es persönlich etwas erhält – also keine indirekte bzw. direkte Reziprozität.

## 5.2 Mit der Kinselektionstheorie

Neben der Reziprozitätstheorie versucht die Kinselektionstheorie das Phänomen des Altruismus und der Evolution der Kooperation zu erklären. Dieser Theoriedanke wurde vor allem von William Hamilton 1964 in seiner Abhandlung über die Verwandtenselektionstheorie<sup>22</sup> beschrieben. Diese Theorie modifiziert Darwins Theorie der natürlichen Auslese. Hamilton verwendet und prägt dadurch den Ausdruck der „inklusi-ven Fitness“. Sie beinhaltet einerseits die eigene Fitness, d.h. den relativen Anteil der fertilen Nachkommen, und andererseits die

<sup>20</sup> Nowak, Martin A.; Sigmund, Karl: Evolution of indirect reciprocity by image scoring, Nature, Vol. 393, 1998, S. 573–577

<sup>21</sup> Riolo, Rick L.; Cohen, Michael D.; Axelrod, Robert: Evolution of cooperation without reciprocity, Nature, Vol. 414, 2001, S. 441–443

<sup>22</sup> Hamilton, William D.: The Genetical Evolution of Social Behaviour I/II, Journal of Theoretical Biology, Vol. 7, 1964, S. 1–52

durch altruistisches Verhalten mit erhöhte Fitness von genetisch verwandten Individuen. Gene für altruistisches Handeln werden positiv selektiert, je näher der Verwandtschaftsgrad  $r$  zu dem unterstützten Individuum ist. Somit leitet sich Hamiltons Regel:  $B * r > C$  ab, wobei B dem Nutzen des Rezipienten und C den Kosten des Helfers entspricht. Die Verwandtenselektionstheorie wurde von Trivers und Hare in ihrer Abhandlung über die Haplodiploidie und die Evolution von sozialen Insekten<sup>23</sup> verdeutlicht. Sie benutzen die Kinselektionstheorie, um die Variation im Geschlechterverhältnis von sozialen Insekten (am Beispiel von *Hymenoptera*) zu interpretieren. Das Phänomen der Haplodiploidie bedeutet, dass der Ploidiegrad – sprich die Anzahl an Chromosomensätzen in jeder Zelle – variiert. So entstehen im Gegensatz zu den diploiden - aus befruchteten Eiern entstandenen Weibchen (doppelter Chromosomensatz) die Männchen von Hymenopteren aus unbefruchteten, haploiden Eiern, d.h. sie haben lediglich einen einfachen Satz an Chromosomen.

Den Verwandtschaftsgrad, vorausgesetzt die Königin paart sich nur mit einem Männchen, wurde von Trivers/Hare daher wie folgt beschrieben:

Verhältnis	Weibchen	Männchen
Mutter	0.5	1
Vater	1	0
Vollschwester	0.75	0.5
Bruder	0.25	0.5
Tochter	0.5	1
Sohn	0.5	0

**Tabelle 3.** Verwandtschaftsgrad  $r$  bei einmaliger Paarung (Bsp: Weibchen zur Mutter hat 0.5, Männchen zur Mutter hat 1...)

Eine Interpretation mit aus dem Verwandtschaftsgrades theoretisch entstehen-

<sup>23</sup> Trivers, Robert L., Hare, Hope: Haplodiploidie and the Evolution of Social Insects, Science, Vol.191, 1976, S.249-263

de Konsequenzen lässt sich in folgenden 4 Thesen zusammenfassen:

1. Da ein Weibchen näher mit ihrer Vollschwester als mit den eigenen Nachkommen (Sohn/Tochter) verwandt ist, sollte jedes Weibchen mehr am mütterlichen Nest interessiert sein als an einem eigenen.
2. Des weiteren ist ein Weibchen mit den eigenen Söhnen näher verwandt als mit ihren Brüdern. Bruderaufzucht sollte daher vernachlässigt werden und stattdessen sollten die unbefruchteten Eier der Königin, aus denen Männchen entstehen, durch eigene ersetzt werden.
3. Als weitere Konsequenz ist ein altruistisches Verhalten seitens der Weibchen ihren Schwestern gegenüber wahrscheinlicher als gegenüber ihren Brüdern.
4. Betrachtet man hingegen die Männchen, so sind sie mit einer Tochter am nächsten verwandt. Daher sollten Männchen der Theorie entsprechend keine Arbeiterinstinkte evoluierten, da sich eine Investition in Schwestern/Brüder weniger lohnt als die in die eigene Reproduktion.

Dass diese Thesen aus dem variierten Verwandtschaftsgrad auch potentielle Konflikte beinhalten, ist naheliegend. Das größte Konfliktpotential liegt wohl in Entscheidung über die Produktion der Männchen. Hier treten verschiedene Individuengruppen in Interaktion. Zunächst sollten Arbeiterinnen mit Arbeiterinnen darum konkurrieren, wer gegebenenfalls die unbefruchteten Eier legen darf. Des weiteren sollte die Gruppe der Arbeiterinnen mit der Königin über die Männchenproduktion konkurrieren. Arbeiterinnen sollten die unbefruchteten Eier der Königin ersetzen. An der Aufzucht der Nachkommen sind fast ausschließlich die Arbeiterinnen beteiligt. Durch die Asymmetrie im Verwandt-

schaftsverhältnis entsteht ebenfalls ein verzerrtes Geschlechterverhältnis bzw. eine verzerrte Investition in die Aufzucht der Nachkommenschaft. Während die Königin ein 1:1 Geschlechterverhältnis präferieren sollte, sollten die Arbeiterinnen an einem 3:1 Verhältnis zugunsten der Weibchen interessiert sein. Somit entsteht erneut ein Spannungsverhältnis zwischen Arbeiterinnen und Königin. Auf diesen theoretischen Annahmen basierend haben Trivers/Hare das Geschlechter- bzw. Investitionsverhältnis bei unterschiedlichsten Hymenopterenarten überprüft und eine Verschiebung des Investitions- bzw. Geschlechterverhältnisses hin zu Weibchen festgestellt. Eine Ausnahme stellten nur die sklavenmachenden Ameisen dar, da bei ihnen seitens der Sklaven keine Verwandtschaft besteht. Somit wird die Kinselektionstheorie, verifiziert an der Haplodiploidie und des daraus entstehenden Geschlechterverhältnisses bei sozialen Insekten, ebenfalls eine mögliche Erklärung für das auftretende Arbeiterverhalten, das scheinbaren Altruismus beinhaltet.

## 6 Spieltheoretische Aussichten

Neben der Evolutionsbiologie haben sich viele andere Wissenschaften spieltheoretische Grundlagen zu eigen gemacht. Von den Wirtschaftswissenschaften bis hin zu Wahrscheinlichkeiten für nukleare Konflikte. Aussichten für neue Anwendungsbereiche der Spieltheorie werden von Erica Klarreich vorgestellt<sup>24</sup>. Die Ausgangslage ist ein modifiziertes Gefangenendilemma, jedoch wollen nun Physiker aus der Quantenmechanik neue Strategie entwickeln bzw. die bestehenden erweitern. So wird ein Spieler, der eine Strategie der „superposition“ – eine Mischung aus beiden Strategien – verfolgt, immer gegenüber einem Spieler gewinnen, der die klassischen Strategien verfolgt. Indem Algorithmen entwickelt

werden sollen, wird mit der Quantenspielt heorie prophezeit, Einblicke in die Verletzlichkeit von Systemen zu gewährleisten, die dann wiederum z.B. auch Anwendungen für die Kryptographie haben können.

## 7 Mit Dawkins zurück zu Darwin und seinen Regeln?

Richard Dawkins – ein Befürworter der Soziobiologie – rückt die scheinbaren Ausnahmen in Darwins Evolutionsbiologie in seinem Buch „Das egoistische Gen“ wieder zurecht. Für ihn findet natürliche Auslese auf der Ebene der Gene statt. Er definiert ein Gen

„als jedes beliebige Stück Chromosomenmaterial, welches potentiell so viele Generationen überdauert, dass es als eine Einheit der natürlichen Auslese dienen kann“<sup>25</sup>.

Die Gene, als egoistisch agierende Replikatoren, sind unsterblich – wenn auch in verwandten Individuen. Ein altruistisches Verhalten, sprich die Steigerung des Wohlergehens eines anderen, gleichartigen Organismus auf Kosten des eigenen Wohlergehens<sup>26</sup>, kann so auf der Genebene wieder als egoistisch ausgelegt werden<sup>27</sup>. Darwins Regel der natürlichen Selektion des Bestangepassten ist somit wieder hergestellt – wobei fraglich bleibt, ob ein Reduktionismus auf die Genebene die richtige Vorgehensweise ist, da viele komplexe, in der Natur vorkommende Vorgänge, außer Acht gelassen werden. Neuere evolutionsbiologische Ansätze versuchen, eine vollständige synthetische (sprich mit mathematischen Beweisen ausgestattete) Evolutionstheorie aufzubauen. Daher kann „Das egoistische Gen“ von Dawkins als ein Teil dieser Theorie betrachtet werden, in der er die Kinselektions-

<sup>24</sup> Klarreich, Erica: Playing by quantum rule, Nature, Vol. 414, 2001, S.244f

<sup>25</sup> Dawkins, R.: Das egoistische Gen, S. 63

<sup>26</sup> ebd. S.27

<sup>27</sup> ebd. S.31

theorie und die inklusive Fitness auf Genebene umformuliert. Komplexere Interaktionen auf höher organisierten Ebenen bleiben zu Gunsten der Genebene, die das Individuum selbst als Vehikel sieht, um Gene in die nächste Generation weiter zu geben, außen vor.