

Entwurf eines Beitrags für *Evolution: Ein interdisziplinäres Handbuch*, herausgegeben von Philipp Sarasin und Marianne Sommer. J. B. Metzler Verlag, Stuttgart.

A.6 Altruismus, Egoismus

Als evolutionsbiologische Begriffe haben Altruismus und Egoismus heute eine andere Bedeutung als im gewöhnlichen Sprachgebrauch. Selbst wenn sie auf menschliches Verhalten angewendet werden, haben Altruismus und Egoismus im biologischem Sinne nichts mit der persönlichen Absicht (oder gar der moralischen Bewertung) einer Handlung zu tun. Vielmehr bezeichnen sie allein den biologischen Effekt einer Handlung, genauer gesagt, deren Auswirkung auf die Fortpflanzungsrate von Organismen. Die sog. *Fitness* eines Organismus ist ein quantitatives Maß der Fortpflanzungschance, definiert als die (erwartete) Anzahl der Nachkommen dieses Organismus. Eine Verhaltensweise eines Individuums ist egoistisch, wenn sie dessen Fitness erhöht. Hingegen ist die Verhaltensweise altruistisch, wenn sie die Fitness von einem (oder mehreren) Artgenossen erhöht, dabei aber die Fitness des sich so verhaltenden Individuums reduziert. Altruismus in diesem Sinne gibt es selbst in Arten mit sehr primitivem Sozialverhalten, wo altruistisches Verhalten nicht durch Emotionen (z.B. Sympathie) oder bewusstes Handeln hervorgebracht wird.

Das Vorkommen von biologischem Altruismus stellt eine ernsthafte Herausforderung für die Evolutionsbiologie dar. Denn bei der natürlichen Selektion setzen sich diejenigen Organismen durch, die eine höhere Fitness (und somit mehr Nachkommen) als ihre Artgenossen haben. Ein Individuum, das eine einzelne altruistische Verhaltensweise durchführt und damit seine Fitness zugunsten anderer reduziert, hat definitionsgemäss eine niedrigere Fitness als ein Artgenosse, der sich egoistisch verhält. Da die Selektion der klassischen Darwinschen Theorie gemäß egoistisches Verhalten gegenüber altruistischem Verhalten bevorzugt, scheint die Evolution von Altruismus kaum erklärbar zu sein, obwohl

Altruismus offenkundig bei allen möglichen Tierarten vorkommt. Charles Darwin erkannte dieses Problem schon bei der Formulierung seiner Selektionstheorie (Darwin 1859/2008). Zum Beispiel gibt es bei Bienen und vielen anderen Insektengruppen sterile Arbeiterinnen. In einem Bienenvolk ist die Königin das einzige Weibchen, das sich fortpflanzen kann. Die Arbeiterinnen tragen durch Honigsammeln und Brutpflege zur Fortpflanzung der Königin bei – eine extreme Form des Altruismus, da die Fitness der Arbeiterinnen verstanden als Individuen gleich Null ist.

Darwin hat diese und andere Formen von Altruismus durch eine Art von Selektion erklärt, die heutzutage als Gruppenselektion bezeichnet wird. Beim Standardmodell der *Individualselektion* sind Individuen die Einheiten der Selektion, d.h., die Selektion bevorzugt einzelne Individuen (mit vorteilhaften phänotypischen Merkmalen einschließlich Verhaltensmustern) gegenüber anderen Individuen. Bei der *Gruppenselektion* hingegen sind Gruppen von Individuen die Einheiten der Selektion, wobei die Selektion manche Gruppen (mit vorteilhaften Gruppeneigenschaften) gegenüber anderen Gruppen bevorzugt. In einer Gruppe von Artgenossen, in denen die meisten Altruisten sind, gibt es weniger gewaltsame Konkurrenz und mehr soziale Kooperation als in einer Gruppe mit vielen Egoisten, weswegen Altruistengruppen weniger leicht zugrunde gehen und mehr Nachkommen haben, die später neue Nachfahrengruppen bilden (auch zumeist aus Altruisten bestehend). Altruistengruppen haben sozusagen eine höhere Gruppenfitness als Egoistengruppen, und der Anteil von Altruistengruppen innerhalb einer Art nimmt zu, so dass Altruismus durch die Selektion gefördert evolviert. Im 20. Jh. hat V. C. Wynne-Edwards (1962) die Theorie der Gruppenselektion ausdrücklich vertreten.

Ein ernsthaftes Problem für dieses Modell der Gruppenselektion besteht jedoch darin, dass gleichzeitig Individualselektion stattfindet (Dawkins 1976/2006). Innerhalb einer Gruppe von Altruisten hätte also ein Egoist (der z.B. durch Mutation entsteht) einen enormen

Fitnessvorteil, da er alle anderen ausnutzen könnte, selber aber altruistisch behandelt würde. Es wäre daher anzunehmen, dass der Anteil von Egoisten innerhalb der Gruppe durch Individualselektion in wenigen Generation zunähme, so dass die Gruppe schließlich keine Altruistengruppe mehr wäre, die von der Gruppenselektion bevorzugt werden könnte. Dieser Einwand ist gewichtig: Heute ist zwar anerkannt, dass Gruppenselektion vorkommt, diese aber nur in manchen Fällen einflussreich ist, z.B. bei geeigneter Gruppengröße und Rate, mit der eine Gruppe sich in Nachkommengruppen aufteilt (Sober/Wilson 1988).

Einen anderer Ansatz zur Erklärung der Evolution von Altruismus liefert die *Genselektion*. Hierbei werden Gene als Einheiten der Selektion gesehen, wobei einzelne Gene gegenüber anderen bevorzugt werden und sich in einer Art verbreiten. Für die Idee der Genselektion waren schon die mathematischen Modelle der um 1930 entstandenen Populationsgenetik relevant. Seit 1960 wurden populationsgenetische Modelle auch zur evolutionären Erklärung von tierischem Verhalten angewandt, woraus die biologische Disziplin der Soziobiologie entstand, d. h. jenes Teilgebiet der modernen Evolutionsbiologie, das sich mit Verhalten befasst. Die Idee der Genselektion wurde zuerst ausdrücklich von G. C. Williams (1966) im Rahmen einer Kritik der Gruppenselektion propagiert und später durch R. Dawkins (1976/2006) popularisiert.

Bei der Genselektion wird nicht der Fortpflanzungserfolg eines Individuums (oder einer Gruppe) betrachtet, sondern die Fitness eines Gens. Unter anderem kann die Genselektion die Evolution von altruistischem Verhalten gegenüber nahen Verwandten erklären. Denn nahe verwandte Artgenossen haben viele Gene gemeinsam, die sie von ihren Vorfahren ererbt haben. Ein Gen, das den Trägerorganismus zu altruistischem Verhalten gegenüber nahen Verwandten bringt, führt zu einer höheren Fortpflanzungsrate dieser Verwandten, die mit einer großen Wahrscheinlichkeit auch dieses Gen haben. Auf diese Weise wird das Gen indirekt (durch die Fortpflanzung der Verwandten) verbreitet, selbst wenn sich der

altruistisch verhaltende Trägerorganismus nicht fortpflanzt. Zusätzlich zur gewöhnlichen Reproduktion schließt die Fitness eines Gens also auch die Verbreitung von Kopien des Gens in anderen Artgenossen mit ein. Daher gibt es Fälle, wo die Fitness eines Gens, das altruistisches Verhalten gegenüber Verwandten hervorbringt, höher ist als eines Gens, das zu egoistischem Verhalten führt. Obzwar das Verhalten aus der Sichtweise des Individuums altruistisch ist, ist es aus der Perspektive des Gens eine egoistische Strategie, die dessen Fitness erhöht, so dass dieses Gen durch die natürliche Selektion verbreitet wird (Dawkins 1976/2006). Diese Erklärung der Evolution von Altruismus wurde von W. D. Hamilton (1964) erdacht, und ist unter der Bezeichnung *kin selection* (Verwandtenselektion) bekannt geworden. Selbst die Evolution von sterilen Arbeiterinnenbienen – ein extremer Fall von Altruismus – kann auf diese Weise erklärt werden, da Bienen eine außergewöhnliche Genetik haben. Während Männchen einen einfachen Chromosomensatz haben, verfügen alle Weibchen über einen doppelten Chromosomensatz. Daher hat eine Arbeiterin mehr Gene mit einer ihrer Schwestern (einer Tochter der Königin) gemeinsam (75%), als die Arbeiterin mit ihrer Tochter hätte, wenn die sie sich fortpflanzen würde (50%). Deswegen bevorzugt die Selektion ein Gen, das Arbeiterinnen von der Fortpflanzung abhält und sie anstelle dessen zur Kooperation mit ihren Bienenvolkschwestern veranlasst.

Allerdings kommt auch altruistisches Verhalten vor, dass nicht bloß zum Vorteil von nahen Verwandten ist. Dies kann oft durch das Modell des reziproken Altruismus erklärt werden. In diesem Fall wird einem Artgenossen in der Erwartung Altruismus gewährt, dass dieser später ebenfalls altruistisch handelt, wie etwa im Falle der gegenseitigen Fellpflege bei Primaten, oder auch bei Vampirfledermäusen, die ihre Blutmahlzeit mit Gruppengenossen teilen, welche während der Nahrungssuche diesmal erfolglos waren. Reziproker Altruismus setzt voraus, dass Individuen einer Art sich merken können, welche ihrer Artgenossen sich altruistisch verhalten haben. Wer nie teilt und immer nur egoistisch handelt, wird aus der

Gruppe ausgestoßen – die reinen Egoisten können sich hier nicht durchsetzen. Da, mit anderen Worten, beim reziproken Altruismus jeder Beteiligte profitiert, kann diese Art von Altruismus durch die natürliche Selektion evolvieren (Rosenberg 1982).

Die Evolution von manchen biologischen Merkmalen lässt sich sowohl aus der Sichtweise der Gene als auch aus der Perspektive des Individuums (oder der Gruppe) erklären. Vertreter der Genselektion machen die kontroverse Behauptung, dass in solch einem Falle eine Erklärung auf der genetischer Ebene stets zu bevorzugen ist (Williams 1966). Allerdings ist zunehmend anerkannt, dass die Selektion auf mehreren Ebenen gleichzeitig wirkt und auch so zu beschreiben ist (Okasha 2007; Sober/Wilson 1988). Im Gegensatz zum traditionellen Fokus auf Konkurrenz und egoistische Individuen/Gene gibt es auch neuere Modelle, die die Evolution von tierischem Verhalten mit starkem Rückgriff auf soziale Kooperation erklären (Roughgarden 2009).

Literatur

Darwin, Charles (2008): Über die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzenreich durch natürliche Züchtung, oder Erhaltung der vervollkommneten Rassen im Kampfe um's Daseyn [On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life, 1859]. Darmstadt.

Dawkins, Richard (2006): Das egoistische Gen [The Selfish Gene, 1976]. Heidelberg.

Hamilton, William D. (1964): „The Genetical Evolution of Social Behavior“. In: Journal of Theoretical Biology 7: 1-52.

Okasha, Samir (2007): Evolution and the Levels of Selection. Oxford.

Rosenberg, Alexander (1992): „Altruism: Theoretical Contexts“. In: Evelyn F. Keller und Elisabeth A. Lloyd (Hg.), Keywords in Evolutionary Biology, Cambridge, MA, 19-28.

Roughgarden, Joan (2009): *The Genial Gene: Deconstructing Darwinian Selfishness*.

Berkeley.

Sober, Elliott/Wilson, David S. (1988) *Unto Others: The Evolution and Psychology of*

Unselfish Behavior. Cambridge, MA.

Williams, George C. (1966): *Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current*

Evolutionary Thought. Princeton.

Wynne-Edwards, Vero C. (1962): *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*.

London.

Ingo Brigandt