

Andreas Siemoneit, November 2014:

Zusammenfassung von:

Eckart Voland: Soziobiologie – Die Evolution von Kooperation und Konkurrenz. Springer Verlag Berlin und Heidelberg, 42013.

1 Paradigma, Konzepte und Modelle der Soziobiologie

[2] Soziobiologie ist die Wissenschaft von der biologischen Anpasstheit des tierlichen und menschlichen Sozialverhaltens. Vorausgesetzt werden als Systemeigenschaften des Lebens „Selbsterhaltung“ und „Vermehrung“, regulierende Prinzipien sind natürliche Selektion und Anpassung (Darwin).

1.1 Verhalten, Evolution und biologische Anpassung

[2] Die überdurchschnittlich erfolgreiche Reproduktion von besser angepassten Individuen führt zu einer Zunahme ihres Erbmaterials im Genpool einer Population. Dieser Prozess der Anpassung verläuft ungeplant in Richtung optimaler reproduktiver Effizienz (teleonomisch funktional, aber nicht teleologisch zielorientiert). Dabei ist Anpasstheit immer relativ zu den Umwelt- und Lebensbedingungen zu sehen. Die Evolution ist gen-zentriert, sie „verfolgt“ den Zweck der Genreplikation, realisiert über vergängliche Individuen.

[4] Auch phänotypischer Altruismus (Verzicht auf eigene Lebens- und Reproduktionschancen zugunsten der Fortpflanzung anderer Individuen der gleichen Art) ist unter Verwandten als „genetischer Eigennutz“ erklärbar (Hamilton-Ungleichung der Kosten und des Nutzens). Aus dieser Gen-Zentrierung ergibt sich, dass sich die Gesamtfitness darstellen lässt als *direkte plus indirekte* Fitness, und genau diese Gesamtfitness zu maximieren, ist das universale Lebensprinzip. Quantitativ ist Fitness schwer zu fassen, meist sucht man nach brauchbaren Schätzern.

[8] Die Idee einer originären *Gruppenselektion* (gruppenorientierter Altruismus, „Artwohl“) kann ebenfalls gen-zentriert zugunsten einer *Mehrebenenselektion* aufgegeben werden, bei der (zusätzlich zum Individuum) der höhere soziale Organismus profitiert. Die Organismen (Phänotypen) sind zwar Träger von biologischen Anpasstheiten, nicht aber deren Nutznießer (der Nutzen zeigt sich erst im Reproduktionserfolg).

[10] Als frequenzabhängige Selektion bezeichnet man, wenn der funktionale Wert einer Anpassung (meist Verhalten, selten Körperbau) vom Verbreitungsgrad dieser Anpassung abhängt. Jede Anpassung kann (muss) auf zwei Ebenen erklärt werden: Ultimat (wozu) und proximat (wodurch).

[11] Phänotypen einschließlich ihrer Verhaltensmerkmale entstehen immer aus einer Wechselbeziehung zwischen dem Genom und seiner Umgebung. Eine Trennung zwischen genetischen und Milieueffekten ist nicht sinnvoll („Anlage-Umwelt-Debatte“). Verhaltensvariation kommt vorrangig durch Umweltvariation zustande. Nichtsdestotrotz ist sie immer gen-zentriert (konditionale Strategien als evolvierte Regelsammlung). Dabei muss zwischen den Begriffen Vererbung (*individuelle* Weitergabe genetischer Informationen) und Erbllichkeit (genetisch verursachte *Varianz* eines Merkmals innerhalb einer Population) unterschieden werden. „Eine Stufe unterhalb“ von Vererbung liegt epigenetische Vererbung, eine biochemische Modifikation des Genoms, ohne die DNA-Sequenz zu verändern.

Soziobiologie ist also eine Milieutheorie menschlichen Verhaltens auf genetischer Basis. Diese Gesellschaftsabhängigkeit menschlichen Verhalten ist jedoch ebenso ein (genetisch codierter) Anpassungsvorteil innerhalb der menschlichen Entwicklung.

[14] Die konsequente Gen-Zentrierung sozialer Verhaltensweisen bedeutete einen Paradigmenwechsel in den 1960er und 1970er Jahren.

1.2 Was charakterisiert eine Anpasstheit im menschlichen Verhalten?

[15] Im Unterschied zu Tieren sind die aktuellen bzw. historisch jüngeren Lebensbedingungen der Menschen anders als während des größten Teils der (mind.) zwei Millionen Jahre Menschwerdung. Die Anpasstheit eines bestimmten Merkmals ist also eher eine Aussage zu seiner evolutionären *Geschichte* (Darwinsche Psychologie). Heute können „alte“ Merkmale in einem *funktionalen* (nicht evolutionären) Sinn durchaus biologisch „fehlangepasst“ sein, und umgekehrt können „jüngere“ Merkmale als aktuell biologisch angepasst gelten (Darwinsche Anthropologie). Der Unterschied beider Betrachtungsweisen ist der Blickwinkel: Gesamter (historischer) Evolutionsprozess versus (aktueller) *individueller* Reproduktionserfolg. Neben eher eindeutigen Fällen können (evolutionär bedeutungslose) *adaptive Nebeneffekte* sowie *Funktionswandel* zu forschungstechnisch schwer entwirrbaren Phänomenen führen.

1.3 Wissenschaftstheoretische und forschungsstrategische Aspekte der Soziobiologie

1.3.1 Heuristik

[18] Die Verschränkung von Funktion und Mechanismus (ultimate Zweckursache und proximate Wirkursache) kann forschungsstrategisch in beiden Richtungen untersucht werden: Vom Merkmal auf das biologische An-

passungsproblem (rück)schließen („Bottom-up“) oder umgekehrt („Top-down“). Beide Ansätze sind im Poperschen Sinne falsifizierbar.

1.3.2 Methodische Zugänge

[19] • Tier/Mensch-Vergleich (insbesondere mit den verwandten Primaten)

- Kulturenvergleich (transkulturelle Universalien und kulturelle Unterschiede)
- Inter- und intraindividuelle Vergleiche (und damit Betonung der individuell unterschiedlichen Rahmenbedingungen, die zu unterschiedlichen optimalen Lösungen führen).

1.3.3 Naturalismus, Reduktion, Emergenz

[20] Soziobiologie nimmt eine naturalistische Perspektive ein und sieht sich dem Vorwurf des Reduktionismus ausgesetzt. Soziobiologie ist in der Tat *konstitutiv reduktionistisch*, aber nicht *erklärend reduktionistisch*, denn sie akzeptiert systemische *Emergenzphänomene*. Allerdings werden mehrheitlich Gesellschaften nicht als Emergenzphänomene betrachtet, sondern als Epiphänomene der Aktivitäten ihrer Mitglieder (methodologischer Individualismus).

1.3.4 Normativität

[21] Der auf Herbert Spencer zurückgehende *Sozialdarwinismus* beruht auf einer normativen Umdeutung von „angepasst“ in „besser“, und insbesondere dieses Erbe trägt der Soziobiologie bis heute Vorwürfe ein, ideologisch motiviert eine ungerechte Welt naturalistisch zu rechtfertigen.

2. Kooperation und Konflikt in sozialen Gruppen

2.1 Die Evolution sozialer Lebensform

2.1.1 Vorteile des Gruppenlebens

[24] Im wesentlichen:

- (1) Verringerung des Raubdrucks: Gesammelte Aufmerksamkeit der Gruppe, statistischer Verdünnungseffekt (Verringerung des individuellen Beuterisikos), Verwirrungseffekt (Fokussierung des Angreifers auf ein Beutetier fällt schwerer). Am Rande einer Herde stehen einem größeren Beuterisiko häufig Nahrungsvorteile gegenüber.
- (2) Verbesselter Schutz gegen infantizidale Männchen: Bei Säugetieren (Ovulationspause der Weibchen während der Laktationsperiode) erhöht das Töten fremden Nachwuchses für Männchen die Chancen eigener Vaterschaft, schwächt aber die Fitness der Weibchen. Mögliche Gegenstrategien der Weibchen sind Gruppenbildung als sexuelle Allianzen (ein Männchen als „Bodyguard“).
- (3) Effizienterer Nahrungserwerb: Gruppen bringen bei der Nahrungsbeschaffung einerseits die Kosten des Teilens mit sich. Sie können jedoch aufgewogen werden durch individuelle Kooperationsgewinne bei der gemeinsamen Suche und dem Fang der Beute.
- (4) Kooperationsgewinne bei der Fortpflanzung: Bei der Fortpflanzung spielen bei kooperativem Verhalten vor allem *indirekte* Fitnessgewinne eine Rolle (Kostenreduzierung statt Nutzensteigerung), denn am vorteilhaftesten ist zunächst immer die *eigene* Reproduktion. Wenn diese aus irgendeinem Grund schwierig oder unmöglich ist, kommt die nächstbeste Alternative zum Zuge („*making the best of a bad job*“). In kooperativen Brutgemeinschaften verfolgen (zeitweilig) sterile „Helfer am Nest“ verschiedene Strategien (für das brütende Paar ist der Fitnessgewinn offensichtlich): Verwandtenselektion (bei Verwandtschaft der Helfer zum reproduktiven Paar), „Anwarten“ auf einen Brutplatz, höhere Überlebenschancen in der Gruppe bis zur nächsten Brutsaison etc. Immer sind es begrenzende sozio-ökologische Rahmenbedingungen, die letztlich stets ähnliche Kosten-Nutzen-Abwägungen erfordern. „Kooperativ“ heißt jedoch nicht „harmonisch“. Auch unterscheidet man *obligat kooperative* von *fakultativ kooperativen* Brutgemeinschaften.

2.1.2 Nachteile des Gruppenlebens

[33] Im wesentlichen

- (1) Erhöhtes Infektionsrisiko: Infektionen durch Erreger und Befall durch Parasiten.
- (2) Vermehrte Nahrungskonkurrenz durch begrenzte Ressourcen führt zu höherem Aufwand, geringeren Erholungspausen und sozialen Spannungen.
- (3) Gesteigerte reproduktive Konkurrenz: Reproduktive Konkurrenz kann je nach der Fortpflanzungsbiologie der Arten und ihren ökologischen Bedürfnissen sehr verschiedenartige Formen annehmen: Brutparasitismus (fremde Eier im Nest), Helfer am Nest oder „Aussetzer“ im Reproduktionszyklus.

[35] Auch in menschlichen Gemeinschaften lassen sich diese Phänomene beobachten. Dazu muss es Mechanismen geben, dass (a) Mütter Vorteile durch die Kinderlosigkeit anderer Frauen haben und (b) über Mittel verfügen, die Reproduktion dieser anderen Frauen (zumindest zeitweise) zu verhindern. Bei Menschen spielt Sozialstress eine große Rolle für die Fruchtbarkeit (und mitunter auch für die Überlebenschancen der Kinder).

[37] Ein weiteres Phänomen reproduktiver Konkurrenz ist Infantizid:

- (1) Kannibalismus (Nahrungswert der Jungtiere), vor allem bei Arten ohne elterliches Fürsorgeverhalten, aber auch bei einigen Säugetierarten (laktierende Weibchen, die fremde Jungtiere fressen).
- (2) Elterliche Diskriminierung (Konzentration des Elterninvestments)
- (3) Reproduktive Konkurrenz unter Männchen (Erreichen eigener Vaterschaft)
- (4) Reproduktive Konkurrenz unter Weibchen (Versorgungskonkurrenz ausschalten).

Sozialleben hat also einen Preis, und die natürliche Selektion optimiert immer die *Gesamtbilanz*, die je nach Art und ökologischer Nische anders aussieht und mal zu mehr Sozialität oder zu mehr solitärer Lebensweise führt. Die Verhaltensflexibilität höherer Organismen ist dabei wohl bisher unterschätzt worden.

2.1.3 Die Evolution der Primatensozialität: Kosten und Nutzen in der Bilanz

[41] Primaten zeigen die größte Variabilität in ihren Sozial- und Paarungsstrukturen. Während man im Paradigma der Gruppenselektion die Bildung von Sozialgruppen als Vorteil für die *Population* ansah, sucht man heute nach den Netto-Vorteilen für *jedes einzelne* Gruppenmitglied und betrachtet Gruppen als Kompromisse konfligierender Einzelinteressen, deren Analyse oft schwierig ist. Bezüglich einer möglichen Nahrungskonkurrenz sind die wichtigsten Fragen: Ist die Nahrung begrenzt vorhanden (praktisch nein für Blätterfresser), und wenn ja, ist sie „geklumpt“ oder „zerstreut“ verfügbar? Je nach Antwort kommt es zu verschiedenen Sozialformen (Zwischengruppen-Aggression, Dominanzhierarchien).

[42] Es gibt im wesentlichen zwei sich ergänzende Modelle zur Erklärung soziologischer Unterschiede in Primatengesellschaften:

- (1) Das ökologische Modell: Knappe Nahrungsressourcen führen zu einem System *weiblicher Allianzen* mit *nepotistischen Rangsystemen* innerhalb mehrerer Matrilinearität. Die Anzahl der Männchen hängt von der *sexuellen Synchronisation* (Paarungsbereitschaft) der Weibchen ab.
- (2) Das Infantizidvermeidungs-Modell: Wegen des sehr hohen Infantizidrisikos bei Primaten haben Weibchen ein Interesse an *sexuellen Allianzen* über die Paarungszeit hinaus. Dabei gibt es verschiedene Modelle (monogam, polygyn, polyandrisch).

2.1.4 Eusozialität

[46] Mit Eusozialität bezeichnet man ein generationenübergreifendes und kooperatives Zusammenleben in Sozialverbänden, in denen nur ein oder wenige Individuen sich fortpflanzen und alle anderen sterile Helfer sind. Der scheinbare Widerspruch zur Darwinschen Evolutionstheorie lässt sich auflösen durch die Untersuchung der genetischen Verwandtschaftsverhältnisse (Verwandtenselektion), wobei es noch andere Faktoren geben muss (ökologische Begrenzungen sowie soziale Kontrolle durch die fortpflanzenden Tiere). Die Kausalkette ist noch nicht aufgeklärt.

2.2 Soziale Strategien

[50] Da es im wesentlichen keine genetisch identischen Lebewesen gibt, haben unterschiedliche Individuen unterschiedliche Reproduktionsinteressen. Je nach den Umständen ist Konkurrenz oder Kooperation besser geeignet, dem „Prinzip Eigennutz“ Geltung zu verschaffen.

2.2.1 Kampf, Dominanz und Despotismus

[50] Kampf: Ob es zur maximalen Durchsetzung eigener Interessen kommt oder nicht, hängt ab vom *Streitwert*, der *Chance* und den *Kosten* des Kampfes. Im Mittel müssen sich Kämpfe auszahlen. Nach der Spieltheorie können auch vergleichsweise friedliche Lösungen im *individuellen* Interesse liegen. Annahmen über ein „Arterhaltungsprinzip“ (aufgrund der Beobachtung meist unblutiger Kämpfe im Tierreich) sind gar nicht nötig. Das berühmte Tauben/Falken-Modell von Maynard Smith (1982) führt zu stabilen Gleichgewichten, in denen friedliche und aggressive Strategien gleich lohnenswert sind (Evolutionstabile Strategie, ESS).

[52] Dominanz: Kämpfe sind unnötig, wenn durch *ritualisierte Kommunikation* stabile Dominanzbeziehungen etabliert werden (Dominanzstatus). Zum Durchsetzen eines Anspruchs reicht es meist aus, ihn zu signalisieren. Eine solche Rangordnung ist kein „ritterlicher“ Gesellschaftsvertrag, sondern für alle Individuen nutzenmaximierend (u. U. nur durch vermiedene Kosten). Der *Nettolebensreproduktionserfolg* hängt wesentlich von der Rangstellung ab, bzw. – da Dominanz meist auch Kosten verursacht – von der Dauer, die ein Individuum hochrangig war. Im Durchschnitt verschafft Dominanz Vorrechte bei der Ressourcennutzung, überdurchschnittlichen Paarungserfolg, erhöhte Reproduktionsraten und bessere Brutpflegemöglichkeiten.

[54] Sozialer Wetteifer und Despotismus in menschlichen Gesellschaften: In heutigen Wildbeuter- und Pflanzergesellschaften, die – mit gebotener Vorsicht – als Modelle historischer Situationen der Menschheitsgeschichte betrachtet werden, hängen sozialer und reproduktiver Erfolg eng zusammen: Unterschiede in der Fruchtbarkeit, der Kindersterblichkeit und dem Paarungserfolg (Monopolisierung fekunder Frauenjahre). Entscheidend (und schwerer zu untersuchen) sind die *langfristigen* Fitnesskonsequenzen. Sozialer Wetteifer ist eine proximate Schiene, den persönlichen Reproduktionserfolg und damit genetische Fitness zu maximieren. Dieser Wetteifer kann sich auf Ressourcen (Besitz) richten, aber auch auf nichtmaterielle Güter wie *Ehre* oder *Prestige*. Im Zusammenspiel mit den sexuellen Präferenzen der Frauen können sich so selbst auf den ersten

Blick dysfunktionale Systeme (wie ausdauernde Blutrache) kulturell und genetisch am Laufen halten (entscheidend ist der *differentielle* Reproduktionserfolg, nicht der absolute).

- [60] Ob dieser Zusammenhang in modernen Industriegesellschaften noch gilt, ist eine offene Frage, die schwer zu beantworten ist. Nachweislich haben sich die evolvierten Mechanismen der Partnerwahl (insbesondere weibliche Präferenzen) *nicht* geändert, vor allem aber Empfängnisverhütung könnte verhindern, dass damit noch Fitnessvorteile einhergehen.
- [61] Bei der Untersuchung von Machthierarchien messen die Sozialwissenschaften der Reproduktionsfrage wenig Bedeutung bei. Soziobiologen setzen den Schwerpunkt andersherum: Rangauseinandersetzungen drehen sich *primär* um sexuelle und reproduktive Opportunitäten, und Machtstrategien sind hierauf evolvierte Reflexe. Despoten haben immer auch versucht, ihre Macht zu nutzen, um über Frauen zu verfügen.

2.2.2 Kooperation und Altruismus

- [63] Neben Wettbewerb kann auch Kooperation die Fitness steigern, auch wenn nicht immer leicht zu erkennen ist, worin der genetische Gewinn für *jeden* der Beteiligten besteht. Folgende Unterscheidungen haben sich als nützlich erwiesen, wobei diese Anteile praktisch schwer zu bestimmen und auseinanderzuhalten sind, zumal es vielfältige Mechanismen von Manipulation und Ausbeutung gibt. Allerdings kann heute ausgeschlossen werden, dass es einen *genetischen Altruismus* geben könnte. Das widerspräche jeder evolutionären Funktionslogik.
- [65] Mutualismus: Der direkte Kooperationsgewinn ist *unmittelbar* höher als die direkten Kosten („alle ziehen an einem Strang“), und zwar für *alle* Beteiligten, nicht jedoch unbedingt in gleichem Maße (Stichwort Dominanz). Die asymmetrische Verteilung mutualistischen Nutzens kann einige soziale Dynamik auslösen.
- [68] Biologische Märkte (Tausch): Kooperation gehorcht gelegentlich den Gesetzen von Angebot und Nachfrage. Dabei sind vor allem die *Kontexte* interessant, in denen es zu dieser Form der Kooperation kommen kann, und die dafür notwendigen Fähigkeiten (Angepasstheiten) der Organismen („Geschäftstüchtigkeit“).
- [69] Reziproker Altruismus: Verzicht zugunsten anderer wird (a) *später* (b) *von diesen* entsprechend belohnt. Trotz der „offensichtlichen“ Vorteile (Achtung: Anthropomorphismus!) gibt es im Tierreich kaum wasserdicke Belege. Viele entpuppen sich wegen fehlender Gewinnmöglichkeiten bei Nicht-Kooperation eher als Mutualismus. Höhere mentale und soziale Fähigkeiten, wie sie bei höheren Primaten vorkommen, scheinen Voraussetzung zu sein (Vertrauen, Langfristigkeit, Verzeihen, Langzeitgedächtnis, effektive Selbstkontrolle, ...), unter anderem um die Falle des Gefangenendilemmas zu vermeiden. Die Ausbeutbarkeit dieses Mechanismus führt zu Formen von *Strafe* (*moralistic aggression*, Trivers), also sozialen Kosten für Regelbrecher. Damit wird der reziproke Altruismus eher zur Kostenvermeidungsstrategie. Aber in jedem Falle ist die menschliche (soziale) Intelligenz in hohem Maße darauf ausgerichtet, Tendenzen von Ausbeutung und Betrug zu erkennen und zu sanktionieren, es gibt ein spezielles *cheater detection module* im Gehirn.
- [74] Indirekte (oder starke) Reziprozität: Verzicht zugunsten anderer wird (a) *später* (b) *von Dritten* belohnt, und es existieren daneben Mechanismen des „altruistischen Strafens“ von Regelbrechern sowie des Aufbaus von Reputation und Zuweisung sozialer Anerkennung (Prestige). Experimentell ließen sich diese Mechanismen gut nachzeichnen (Ultimatum-Spiel, Tragödie der Allmende), wobei in diesen Experimenten charakteristischerweise bestimmte Validitätsprobleme auftreten (z. B. Anonymität).
- [77] Handicap-Altruismus: Mechanismus der sozialen Kommunikation („teure Signale“ als Kennzeichen bestimmter Qualitäten). Hier werden „biologische Aufwendungen“ getätigt (Prachtgefieder, Balzgesänge etc.), um die Qualität der eigenen Gene zu dokumentieren, die sich „so etwas leisten können“. Übertragen gilt das auch für soziale Qualitäten. Wichtig sind die öffentliche Wahrnehmung und die weitere Kommunikation darüber (Klatsch und Tratsch). Zum belohnten sozialen Verhalten gehört auch das altruistische Strafen (besonders, wenn es öffentlichkeitswirksam ist).
- [79] Nepotistischer Altruismus: Verzicht zugunsten (enger) Verwandter. Stets gilt die Hamilton-Ungleichung, die Altruismus mit dem Verwandtschaftsgrad verknüpft. In allen Beispielen aus dem Tierreich konnte man zeigen, dass, wenn es zu einem Verzicht auf eigene Reproduktion zugunsten der Reproduktion anderer kommt, diese anderen eng verwandt sind und so die genetische Gesamtfitness erhöht wird. Vor allem bei Primaten wurde dies viel erforscht. Das Verhältnis von Kooperation und Konkurrenz innerhalb einer menschlichen Bevölkerungsgruppe wird ganz entscheidend von den verwandtschaftlichen Beziehungen ihrer Mitglieder geprägt, was jedoch nicht heißt, dass solche Kooperationen konfliktfrei ablaufen.

2.2.3 Gruppenphänomene

- [84] Ein „In-Group/Out-Group-Denken“ mit hoher Binnenmoral führt fast zwangsläufig zu kollektiver Aggression nach außen gegen Fremde (Zwischengruppenkonflikte) und nach innen gegen soziale Abweichler (Ausschlussreaktionen). Es ist eine evolutionsstabile Strategie.
- [85] Territorialität: Konkurrenzminimierung und Ressourcensicherung gelten als zwei wesentliche Triebkräfte in der Evolution von Territorialität. *Territorien* werden in der Regel mit einigem Aufwand verteidigt (im Gegensatz zum bloßen *Streifgebiet*). Die Kosten-Nutzen-Bilanz (Verteidigungsaufwand versus Ressourcenwert) kann von Fall zu Fall *sehr* unterschiedlich sein, so dass es alle Spielarten von Territorialität gibt: Gar nicht, temporär oder dauerhaft.

- [87] Zwischengruppenkonflikte: Gruppenkämpfe im engeren Sinne sind unter Wirbeltieren eher selten [längeres Beispiel von Schimpansen]. Zwei entscheidende Faktoren sind Populationsdichte und Nutzbarkeit der Nahrungsressourcen, hinzu kommt ggfs. sexuelle Konkurrenz. Auch *Krieg* als aggressivste Form ist letztlich immer auf Vergrößerung der persönlichen Fitness gerichtet, wenn auch das Kriegsgeschehen beim Menschen vielfach kulturell überformt ist, im Verhalten nach außen wie nach innen (z. B. Heroisierung). Rousseaus Bild vom „Edlen Wilden“ besitzt soziobiologisch keinerlei Evidenz, im Gegenteil: Gerade in naturnahen Gesellschaften sind sowohl Kriege wie auch Gewalt innerhalb sozialer Gruppen weit verbreitet. Trotz ihrer großen Katastrophen ist die Geschichte der Zivilisation gekennzeichnet durch abnehmende Gewalt.
- [91] Ausschlussreaktionen (Ostrazismus): Verschärfte Zwischengruppenkonkurrenz erfordert Gruppenkonformismus, und soziale Abweichler stoßen auf Ablehnung in den verschiedensten Formen. Im Tierreich kommt solches Verhalten offensichtlich nicht vor (strafendes Verhalten auf *individueller* Ebene hingegen durchaus). Das Phänomen ist insgesamt noch nicht gut untersucht und verstanden. Menschen sind jedenfalls *sehr* sensibel für drohenden sozialen Ausschluss („*ostracism detection system*“) und haben einen psychischen Mechanismus für soziale Konformität evolviert.

3. Geschlechterbeziehungen

3.1 Geschlechtliche Konkurrenz und Partnerwahl

- [94] Die sexuelle Partnerselektion bei zweigeschlechtlicher Fortpflanzung kennt verschiedene Mechanismen, von denen Wettbewerb und strategische Partnerwahl die augenfälligsten sind.

3.1.1 Wettbewerb durch Zurschaustellung und Bevorzugung fitnesssteigernder Merkmale

- [94] (a) Nützlichkeit direkt anzeigende Merkmale: Bestimmte Fakten zeigen unter den jeweiligen sozioökologischen Bedingungen Nützlichkeit *direkt* an: Körpergröße kann mit Territorienqualität korrelieren, Vogelgesang ebenfalls. „Werbegeschenke“ stellen wertvolle Nahrung dar. Beim Menschen achten *grob verallgemeinert* Männer eher auf das Reproduktionspotential der Frauen, Frauen eher auf soziale Indikatoren der Männer. Die Präferenzen der Weibchen reagieren direkt auf guten Lebensraum, Nahrungsvorteile oder väterliches Investment.
- [98] (b) Nützlichkeit indirekt anzeigende Merkmale (Handicap-Prinzip): Wenn der entscheidende Reproduktionserfolgsbeitrag der Männchen in ihren *Genen* liegt, kommt es zu einem charakteristischen Sexualdimorphismus (morphologisch: auffällige Körpermerkmale, ethologisch: spezifische Balzrituale). Allerdings können auffällige Körpermerkmale „im Alltag“ erhebliche Nachteile haben („Handicaps“: Behinderung, höheres Beuterisiko). Man spricht auch von „teuren Signalen“ zur Anzeige verborgener Nützlichkeit. Dieses Paradox versuchen zwei gegensätzliche Modelle zu erklären: „*good genes*“ (Anzeige überdurchschnittlicher Vitalität) und „*runaway selection*“ (zufällige Schwankungen führen zu einem sich selbst verstärkenden genetischen Rückkopplungsmechanismus). Allerdings steht das *runaway selection* Modell auf schwacher empirischer Grundlage. Für das Modell der guten Gene spricht die negative Korrelation mit pathogenem Stress (Parasiten). Voraussetzung ist die Erbllichkeit dieser Fitness.
- [101] Merkmale direkter und indirekter Nützlichkeit folgen also zwei unterschiedlichen Strategien: Ökonomische Effizienz versus kommunikative Zuverlässigkeit („Fälschungssicherheit“ vorausgesetzt: „ehrliche Signale“).
- [103] Als weiterer Anzeiger „guter Gene“ wird fluktuierende Asymmetrie diskutiert (Abweichung von der perfekten Symmetrie rechter und linker Körperhälfte), die vermutlich öfter unter starkem Stress auftritt. Symmetrie zeigt ontogenetische Entwicklungsstabilität an, ist aber wohl nur schwach erblich.

3.1.2 Partnerwahl gemäß genetischer Passung und Verpaarungen außerhalb der Paarbeziehung

- [104] Abhängig vom eigenen Genotyp ist ein Partner vorteilhaft, dessen MHC-Gene (immunologische Abwehrkräfte) sich von den eigenen möglichst kontrastreich unterscheiden (Steigerung der Heterozygotie). Ein guter Indikator dafür ist Körpergeruch.
- [105] Verpaarungen außerhalb der sozialen Paarbeziehung bei monogam lebenden Arten (*extrapair copulation*, ECP) verfolgen drei Ziele: „gute Gene“ (Steigerung der genetischen Qualität im Vergleich zum Partner), „kompatible Gene“ je nach eigenem Genotyp (Steigerung der Heterozygotie) und „diverse Gene“ (Steigerung der genetischen Diversifikation der Nachkommen). Allerdings liegt zwischen Verpaarung und erfolgreicher Aufzucht eine lange Strecke, auf der viel passieren kann.

3.1.3 Spermienkonkurrenz und postkopulatorische Partnerwahl

- [106] Wenn die weibliche Partnerwahl durch männliche Monopolisierungstendenzen eingeschränkt ist, kommen offene und verdeckte Formen der Partnerwahl zum Zuge. Spermienkonkurrenz bezeichnet geschlechtlichen Wettbewerb während der Insemination (Phase zwischen Samenabgabe und Befruchtung). Mehrfachverpaarungen können sich für Weibchen (Polyandrie) aus mehreren Gründen lohnen (sichere Befruchtung, Ressourcenzugang, väterliches Investment, Vermeidung sexueller Aggression, genetische Diversität). Spermienkonkurrenz hat zu bemerkenswerten Verhaltensanpassungen bei einigen Arten geführt: Plomben zur Versie-

gelung des weiblichen Genitaltraktes, verlängerte Kopulation („lebende Keuschheitsgürtel“), „paradoxes“ (postkopulatorisches) Werbeverhalten, Manipulation der Weibchen mit „Antiaphrodisiaka“, Überwachung der Weibchen (vor allem an fruchtbaren Tagen), wiederholte Kopulationen, konditionale Kooperation der Spermatozoen („Schwimmgemeinschaften“), strategische Spermienproduktion (quantitativ und/oder qualitativ), relativ größere Hoden bei erhöhter Paarungskonkurrenz.

- [113] Während der Menschwerdung wird Spermienkonkurrenz eine gewisse Rolle gespielt haben, was polyandrische Paarungsverhältnisse als pleistozäne Paarungssysteme wahrscheinlich macht. Auch heutiges Seitensprungverhalten von Frauen deutet darauf hin. Spermienkonkurrenz hat ein logisches Gegenstück: „Kryptische Partnerwahl“, also postkopulatorische weibliche Strategien der Vaterschaftszuweisung (bzw. Beeinflussung der Wahrscheinlichkeiten) bei verschiedenen Arten, im Interesse der Maximierung weiblicher genetischer Fitness.

3.1.4 Wettbewerb mit alternativen Taktiken

- [115] Männchen, die im sexuellen Wettbewerb auf der Verliererseite stehen, können alternative Formen zu den aussichtslosen Formen der Konkurrenz wählen: Signalfälschung (z. B. Weibchen-Mimikry), Opportunismus („Abstauber“) und Satelliten (Abfangen von Weibchen, die von wettbewerbsfähigeren Männchen angelockt werden). Teilweise sind diese Alternativen mit frühzeitigen Gabelungen des Entwicklungsweges der Individuen verbunden, teilweise können sie situativ gewählt werden.
- [118] Strategie und Taktik: Eine evolutionsstabile Strategie liegt vor, wenn durch keine andere Verteilung von „üblicher“ und „alternativen“ Strategien eine höhere *durchschnittliche* Fitness resultiert. Zu einer (genotypischen) Strategie (die während eines Lebens nicht gewechselt werden kann) können verschiedene (phänotypische) Taktiken gehören. Alternative genotypische Strategien liefern im Mittel gleiche Fitnesserträge (Evolutionstabilität), nicht notwendigerweise jedoch alternative phänotypische Taktiken. Ihr Erfolg ist häufig „*making the best of a bad job*“. Bei welchen „Grenzwerten“ ein Wechsel der Taktik erfolgt, kann wiederum genetisch bestimmt sein. Sexuelle Konkurrenz unter Männchen kann auch für Weibchen interessant sein (Erweiterung der Optionen).

3.1.5 Manipulation und Ausbeutung

- [120] Das Ziel ist das Einfahren eigener Vorteile auf Kosten der Fitness des anderen.
- [120] Täuschung: Im Tierreich ist wegen des Handicap-Prinzips (ehrliche Signale) dem Täuschen beim *Werbeverhalten* ein engerer Rahmen gesetzt als beim Menschen. Ein Phänomen ist Polyterritorialität (sozusagen Aufbau eines „Doppellebens“, von dem die Partnerinnen zunächst nichts ahnen), ein anderes eine Lüge (z. B. ein falscher Warnton, wenn das Weibchen abwesend ist, anstelle aufwendiger Weibchenüberwachung).
- [122] Sexuelle Gewalt: Wenig konkurrenzfähige Männchen können versuchen, die weibliche Entscheidungsautonomie einzuschränken und mit Gewalt eine Verpaarung herbeizuführen. Soziobiologisch ist die Grauzone zwischen aggressiver Werbung und sexueller Gewalt schwierig zu entscheiden, da Aggression auch Konkurrenzfähigkeit („gute Gene“) bedeutet und somit den reproduktiven Interessen der Weibchen dienen kann. Entscheidend sind daher die Fitnesskonsequenzen. Auch scheinbar einvernehmliche Kopulationen ohne Gegenwehr können mit negativen Fitnesskonsequenzen verbunden sein („kleineres Übel“).
- [124] Sexuelle Gewalt wird in der Regel nach der Fekundität der Opfer dosiert (hohe Wahrscheinlichkeit während der empfängnisbereiten Tage, vorwiegend sind junge Frauen betroffen). Vergewaltiger sind keine homogene soziale Gruppe. Zu ihnen gehören sozial Benachteiligte (Deprivations-Hypothese) ebenso wie sozial Erfolgreiche.
- [125] Infantizid: In Primaten-Populationen mit Haremsstrukturen (nur ein Männchen pflanzt sich fort) kommt es häufig (nicht immer) nach einer „Machtübernahme“ zum Infantizid fremder Jungtiere, um die eigenen Reproduktionschancen zu erhöhen, die fast Null sind, solange die Mütter stillen (Laktationsamenorrhoe). Aber auch in Vielmännchengruppen ist dies zu beobachten. Entscheidend für das Verständnis ist die jeweilige Kosten/Nutzen-Bilanz. Auch bei Nicht-Säugetieren kommt Infantizid vor, z. B. Zerstörung fremder Gelege bei Vögeln, hier mit dem Ziel des Umlenkens elterlichen Investments. Diese Strategie kann auch von Weibchen verfolgt werden. Nach allen Erkenntnissen ist Infantizid nicht „abnormal“, sondern eine reguläre, „genegoistisch“ evolvierte Reproduktionsstrategie.

3.1.6 Fazit: Die Funktionslogik der sexuellen Selektion

- [127] Sexuelle Selektion ist unterschiedlicher Reproduktionserfolg aufgrund der Umstände von Partnerwahl und innergeschlechtlicher Konkurrenz (Darwin 1871). Warum in der Regel die Männchen konkurrieren und die Weibchen wählerisch sind, versuchte Bateman 1948 mit dem unterschiedlichen physiologischen Aufwand der Gametenproduktion zu erklären. Er hatte beobachtet, dass (a) die Kopulationshäufigkeit keinen Einfluss auf den weiblichen, sehr wohl aber auf den männlichen Reproduktionserfolg hat, und dass (b) die *Varianz* bei den Männchen größer war (fast alle Weibchen hatten Nachkommen, jedoch bei den Männchen einige deutlich überdurchschnittlich, andere keine). Trivers erweiterte den Gedanken 1972 auf den Begriff des *Elterninvestments* als *aller* Aufwendungen, deren Nutzen (ökonomisch gesprochen) rival den *einzelnen* Nachkommen zugute kommt.

[129] Je geringer das väterliche Investment, desto polygyner das Paarungssystem, desto mehr epigame Merkmale und Sexualdimorphismen. Es gibt auch Arten mit *vertauschten Geschlechterrollen*, wo die Männchen den höheren Reproduktionsaufwand treiben, und sogar *konditionale Geschlechterrollen*, z. B. abhängig vom Nahrungsangebot.

3.1.7 Partnerwahl und Ehe – Menschliche Arenen der Geschlechterbeziehungen

[130] In menschlichen Gesellschaften war „fast immer“ die Verfügbarkeit weiblicher Fruchtbarkeit der begrenzende Faktor, was zu geschlechtstypischen Präferenzen geführt hat: Männer achten primär auf Faktoren des generativen Erfolgs, Frauen primär auf genetische Qualität und sozialen Erfolg (Investmentpotential). Welche Konsequenzen folgen daraus für das soziale Miteinander?

[132] Ästhetische Präferenzen in der Sexualität: Die Variabilität der *ästhetischen* Präferenzen ist reproduktionsstrategisch nicht immer gut verstanden. Der Ovulationszyklus der Frauen hat dabei einen großen Einfluss. Um den Eisprung herum bevorzugen Frauen „Zeichen von Männlichkeit“, und Männer bewerten Frauen in dieser Zyklusphase attraktiver. Sexuelle Konkurrenz führt zu erhöhter Testosteronproduktion bei Männern. Die Einschätzung des eigenen *Marktwertes* beeinflusst ebenfalls die Wahrnehmung und die eigenen Standards. In pathogen belasteten Umfeldern (Tropenregionen) spielt Schönheit (lokal besser angepasste Genotypen) eine größere Rolle als in weniger belasteten gemäßigten Klimata.

[134] Breite Hüften und schmale Taillen signalisieren bei Frauen Fruchtbarkeit und robustere Gesundheit. Gera-der geschnitten sind Frauen, die in Wettbewerbsgesellschaften leben (Job-Konkurrenz), was sich auch im Hormonprofil widerspiegelt. Karriereorientierung und Fortpflanzung zu vereinbaren, ist soziobiologisch gesehen nicht einfach.

[135] Der Partnerwahlmarkt: Wir können offensichtlich unseren eigenen Marktwert erfassen und richten daran unsere persönlichen Standards und Taktiken aus (Anspruch, Kompromisse). Wie immer ist die persönliche Kosten/Nutzen-Bilanz entscheidend, und die Kostenseite (inklusive Opportunitätskosten) ist häufig schwer zu erforschen. Dennoch gibt es zahlreiche Belege, dass durch Angebots/Nachfragesituationen beeinflusste Partnerwahlentscheidungen im Durchschnitt zu höheren Fitnessgewinnen führen.

[137] Brautpreis und Mitgift sind die Folge von Angebots/Nachfrage-Asymmetrien auf dem Heiratsmarkt (knappe Männer: Mitgift, knappe Frauen: Brautpreis [häufigerer Fall]).

[138] Verwandtenehen und Paarungssiebung: Trotz „Inzesttabus“ werden weltweit Verwandtenehen beobachtet. Offensichtlich kompensieren sozioökonomische Erfolge die reproduktiven Risiken, aus kulturell unterschiedlichen Gründen. Noch ungeklärt ist das Phänomen der Homogamie (Paarungssiebung: Ähnlichkeit phänotypischer Merkmale bei Paaren).

[139] Scheidung: Der Hauptgrund von Scheidungen sind wohl frustrierte reproduktive Erwartungen. Fehlende oder verminderte „reproduktive Leistungen“ werden in vielen Kulturen als Scheidungsgrund akzeptiert. Auch Stiefkinder und kranke oder behinderte Kinder wirken destabilisierend.

3.2 Fortpflanzungssysteme

[140] Wichtigstes Kriterium für eine Klassifizierung ist die *geschlechtstypische Varianz des Reproduktionserfolges*, ob sie in etwa gleich oder ungleich verteilt ist (Polygynie, Polyandrie, Monogamie). Dabei ist klarzustellen, ob das Fortpflanzungsgeschehen, das Sexualverhalten oder soziale Systeme betrachtet werden.

[141] Polygynie: Einige Männchen haben einen größeren Reproduktionserfolg als andere. Das kann über die (aufwendige) Monopolisierung von Weibchen erfolgen (Weibchenverteidigungs-Polygynie) oder über die Monopolisierung lebenswichtiger und reproduktionslimitierender Ressourcen (Territorien, Ressourcenverteidigungs-Polygynie). Polygynieschwellen-Modell: Es ist besser, zweites Weibchen eines Bigamisten zu werden (oder sogar unverpaart zu bleiben), als erstes Weibchen eines Männchens mit schlechtem Territorium. Die genetische Kosten/Nutzen-Bilanz kann dabei stark variieren. Weitere Strategien sind opportunistische Polygynie (zufälliges Suchen möglichst vieler Weibchen) und Lek-Polygynie (marktplatzartige „Balzarenen“ der Männchen).

[147] Polyandrie: Sexuelle (meist verschleierte) Polyandrie sucht genetische Vorteile, soziale (offene) Polyandrie sucht Kooperationsgewinne unter ökologisch eingeschränkten Bedingungen. Erstere ist häufig, letztere selten, und meist sind dann die Männer genetisch verwandt. Für sie ist die Alternative meist nicht Monogamie, sondern Ehelosigkeit. Einige Arten (keine Säuger) haben einen Geschlechterrollentausch, ebenso kommen Ressourcenverteidigungs- und Männchenverteidigungs-Polyandrie vor.

[150] Monogamie: Zumindest drei Faktorenbündel tragen zur Evolutionsstabilität von Monogamie bei: (1) mangelnde Gelegenheit zur Polygynie, (2) höhere „Effizienz“ verstärkter Jungenfürsorge, (3) Beschützerfunktion der Männchen gegen Infantizid. Kooperative Monogamie (gemeinsame Jungenfürsorge) findet oft bei Vögeln, selten bei Säugern statt. Bei Tieren handelt es sich immer um *ecologically imposed monogamy*, beim Menschen um *socially imposed monogamy*, die aber häufig sexuell unterlaufen wird (ECP). Generell hängt es stark von der Produktivität des Lebensraumes ab, welche Strategie für Männchen und welche für Weibchen vorteilhafter ist. Das Ergebnis ist ein (ggfs. temporärer) Kompromiss.

4. Fortpflanzungsstrategien

4.1 Lebensgeschichtevolution und die Optimierung des Elterninvestments

[154] „Lebensaufwand“ ist auf die eigene genetische Replikation gerichtet und teilt sich auf in somatischen (auf den Selbsterhalt gerichteten) und reproduktiven Aufwand, und dieser wiederum in Paarungsaufwand, nepotistischen Aufwand und Elternaufwand.

4.1.1 Elterninvestment, Elternaufwand und Kosten der Reproduktion

[154] Elterninvestment ist gewissermaßen die Entscheidung, Aufwand für einen *bestimmten* Nachkommen zu betreiben, der anderen Nachkommen dadurch nicht zuteil werden kann und deren Chancen mindert, zu überleben oder überhaupt geboren zu werden (Trivers 1972). Im Vordergrund stehen die *Kosten* der Eltern, die artspezifisch vielfältige Formen annehmen können: Fortpflanzung bedeutet jede Menge Einschränkungen und Risiken. Eine quantitative Messgröße ist der **altersspezifische Reproduktionswert**, die Summe aus aktuell erreichten plus statistisch erwartbaren Nachkommen. Eine optimale Aufteilung des Elterninvestments maximiert die Fläche unter dieser Kurve (maximale Lebensfitness). Die empirisch meist schwer ermittelbaren *Kosten* (Triverssches Konzept vom Elterninvestment) werden häufig durch leichter bestimmbarer *Aufwand* (Williamssches Konzept vom Reproduktionsaufwand) geschätzt, weil Kosten und Aufwand oft in einem direkten Zusammenhang stehen. Dennoch ist (wissenschaftstheoretisch, aber auch forschungsstrategisch) darauf zu achten, diese beiden Konzepte nicht zu vermischen.

4.1.2 Abgleichprobleme

[158] Die natürliche Selektion erfordert permanent Entscheidungen von den Eltern, wie sie ihr Investment optimal einsetzen. Einige dieser **Aufteilungsentscheidungen** sind genetisch fixiert worden, andere erfolgen spontan und führen zu Allokationskonflikten. Die bedeutendsten sind: (1) Selbsterhaltung (und Reproduktion später) oder (aufwendige) Reproduktion jetzt? (2) Direkte oder indirekte Reproduktion („Helfer-am-Nest“)? (3) Paarungsaufwand oder Elterninvestment? (4) Investment in Qualität oder Quantität des Nachwuchses? Für illegitime Kinder erwuchs aus der Tatsache, dass die (Wieder)Verheiratungschancen einer Mutter mit Kind historisch meist gering waren, ein Risiko tödlicher Unterversorgung.

4.1.3 Differentielle Fruchtbarkeit und Quantität versus Qualität der Nachkommen

[160] Je nach den sozioökologischen Bedingungen wirkt sich hohe Fruchtbarkeit stark oder schwach auf die reproduktive Fitness aus: Viele schlechter versorgte Kinder sind u. U. weniger reproduktiv erfolgreich als wenige besser versorgte. Fruchtbarkeitssteigernd wirken sich aus: (1) Geringe Kosten der Kinder, (2) geringe Effizienz des Elterninvestments, (3) geringe Opportunitätskosten (z. B. Einkommensverzicht der Mutter), (4) mögliche Emigration der Kinder, (5) Unterstützung (z. B. Ammen). Untersuchungen haben verschiedene Beispiele zutage gefördert, in denen eine optimale Anzahl von Kindern anstelle einer maximalen den Reproduktionserfolg steigert.

[161] In ressourcen-basierten Ökonomien kommt es zu dem Paradox, dass trotz guter Ressourcenlage optimale und nicht maximale Kinderzahlen angestrebt werden (→ demografischer Übergang). Zwei Fragen: (a) Warum werden in (post-)industriellen Gesellschaften nicht mehr Ressourcen in die Reproduktion investiert, und zwar (b) historisch gerade von den Besitz-Eliten nicht? Die Experten streiten noch, ob dieses Phänomen funktional *ist* (Qualität der Nachkommen) oder eher ein Verhalten, welches früher einmal funktional *war* (Ressourcensicherung). Aber innerhalb einer Population kann es gleichzeitig verschiedene Optima geben – entscheidend ist letztlich die *individuelle* Kosten/Nutzen-Bilanz

4.1.4 r- und K-Strategie

[163] Neben individuellen *Lebensgeschichten* (mit phänotypischer Varianz) gibt es auch genetisch fixierte *Lebenslaufstrategien*. Empirisch lässt sich ein Zusammenhang zwischen durchschnittlicher Lebensdauer und Elterninvestment beobachten. Arten mit kurzer Lebensdauer investieren in eine hohe Anzahl von Nachkommen, aber wenig in den Einzelnen (r-Strategie), was vorteilhaft bei stark schwankenden ökologischen Bedingungen ist, welche die Population immer wieder auf kleine Zahlen drücken, die erneut rasches Wachstum erlauben (Expansionswettbewerb). K-Strategen leben eher mit konstanter Population an der Tragfähigkeitsgrenze ihres Biotops, es gibt einen Verdrängungswettbewerb, so dass sich hohes Elterninvestment (optimale Platzierung der Nachkommen) eher auszahlt als hohe Nachkommenzahlen. Beide Strategien sind die Pole eines Kontinuums.

4.1.5 Menschen sind flexible K-Strategen

[166] Menschen weisen innerhalb der K-Strategie sowohl im Populations- als auch im interindividuellen Vergleich idealtypisch vereinfacht „schnelle“ und „langsame“ Lebensgeschichten auf, was sich auf das implizite Weltbild der Individuen und ihre Erfahrungen mit Lebens- und Bindungs(un)sicherheit bezieht: Wer von der Zukunft wenig erwartet, nutzt reproduktive Gelegenheiten.

4.2 Adaptive Gründe für unterschiedliches Elterninvestment

[168] Eltern haben viele Möglichkeiten und Motive, ihr Investment auf ihre Kinder zu verteilen, gemäß ihrer individuellen Kosten/Nutzen-Bilanz. Wegen zahlreicher Interaktionseffekte ist *differentielles* Elterninvestment schwer zu untersuchen.

4.2.1 Ökologische Fluktuation

[168] Unter ökologischem Druck (Hunger, Krieg, Seuchen, ...) kommt es zu zeitweiliger Unfruchtbarkeit, Verringerung von Gelege- und Wurfgrößen, Abbruch von Schwangerschaften, Vernachlässigung und sogar Aufgabe von Nachkommen. Manche Arten fahren Sicherheitsstrategien mit von vornherein größeren Gelegen oder Würfen, als sie aufziehen können, unter Aufgabe des schwächeren Nachwuchses oder Verdrängung durch die stärkeren Geschwister (Kainismus, Siblizid). Sozialer Stress kann bei Tieren wie bei Menschen zur Beendigung von Schwangerschaften oder zeitweiliger Unfruchtbarkeit führen.

4.2.2 Unterschiedliches Reproduktionspotential der Eltern

[173] Je geringer der Reproduktionsrestwert ist, desto höher sollte der Reproduktionsaufwand ausfallen. Beobachtbar ist das bei Organismen, die sich im Leben mehrfach fortpflanzen (können): Mit steigendem Alter steigen der (relative) Reproduktionsaufwand und Paarungsaufwand. Mitunter kommt es zu einem besonders hohen Einsatz (des eigenen Lebens), wenn klar ist, dass der Reproduktionsrestwert gegen Null geht („Hypothese vom terminalen Investment“).

4.2.3 Unterschiedliches Reproduktionspotential der Kinder

[174] 1. Qualität: Nachkommen mit Anzeichen verminderter Vitalität erfahren (mitunter bereits im Mutterleib) weniger Zuwendung (oder anderes Investment) durch die Mutter. Nachkommen, die von entsprechend attraktiven Männchen abstammen, erhalten (ebenfalls mitunter bereits im Mutterleib) überdurchschnittlich viel Zuwendung (oder anderes Investment) durch die Mutter.

[177] 2. Geschlecht: Bei zweigeschlechtlicher Fortpflanzung muss der *durchschnittliche* Reproduktionserfolg beider Geschlechter gleich hoch sein. Jede Abweichung von dieser evolutionstabilen Strategie würde von der sexuellen Selektion „automatisch“ korrigiert. Das bedeutet aber nicht zwangsläufig ein Geschlechterverhältnis von 1:1, sondern nach Trivers (1985) ein Verhältnis, bei dem der *Gesamtaufwand* je Geschlecht gleich ist. Das „billigere“ Geschlecht wird vermehrt produziert (Fisher'sches Prinzip), wobei es viele Gründe für „billiger“ geben kann (höherer Fortpflanzungserfolg, geringere Ressourcen- oder Partnerkonkurrenz, höherer Ressourcenbeitrag). Für einzelne *Individuen* kann es vorteilhaft sein, mehr in das eine oder andere Geschlecht zu investieren (insbesondere abhängig vom Sozialrang). Investmentunterschiede können auch nachgeburtlich auftreten (Tötung von Mädchen oder zumindest reproduktive Neutralisierung), häufig wiederum abhängig vom Sozialrang.

[188] 3. Alter: Je mehr sich Kinder dem Alter eigener Reproduktion nähern, desto „wertvoller“ werden sie für die Eltern und dementsprechend besser gegen Gefahren verteidigt. Dabei wird jedoch nicht die vorhandene „Investition“ verteidigt, sondern die Vermeidung erneuter Investitionen in einen neuen Reproduktionsvorgang.

4.3 Bevorzugung eigener Nachkommen, gemeinschaftliche Kinderaufzucht und Adoptionen

[189] Die Bevorzugung eigener Kinder ist klar, aber Aufwand für Verwandte (Nepotismus) kann sich ebenso lohnen, zusätzlich oder alternativ (bei eigener Kinderlosigkeit). Dementsprechend nach Verwandtschaftsgrad abgestuft sind unsere Gefühle und Affekte. Je nach *realer* Verwechslungsgefahr erlernen Eltern bereits in verschiedenen Phasen des Brutzyklus (oder auch nie), ihre eigenen Nachkommen (zumindest einigermaßen) sicher zu erkennen, ggfs. schon die Eier. Dabei kommen verschiedene Mechanismen zum Einsatz. Brutparasitismus (z. B. Kuckucke) scheint zunächst nicht in dieses Schema zu passen, doch kann man durch eine Analyse der tatsächlichen Bedingungen auch diese Fälle „aufklären“. Auch Fremdsäugen ist bei genauerer Untersuchung weniger spektakulär, als es zunächst den Anschein hat. Manche Arten „stehlen“ fremde Brut, um den Raubdruck auf die eigenen Nachkommen zu verdünnen. Beim Menschen sind *Adoptionen* meist verwandtschaftlich oder durch eigene Unfruchtbarkeit motiviert.

4.4 Stiefverhältnisse und Vaterschaftsunsicherheit

[194] Stiefkinder tragen nichts zur eigenen Reproduktion bei, und das beeinflusst massiv das stiefelterliche Verhalten, Zeichen eines Interessenkonfliktes zwischen biologischem Elter und Stiefelter. Die Folgen für die Stiefkinder sind höhere Unfall- und Sterberisiken, höhere Stresslevel, materielle Benachteiligungen. Vaterschaftsunsicherheit wirkt sich in ähnlicher Weise aus. Die Bereitschaft zu väterlichem Investment kann überhaupt brauchbar nur erklärt werden durch eine Mischung aus Elterninvestment und Paarungsaufwand gegenüber der Mutter.

[198] Ungeklärte Vaterschaftsverhältnisse wirken sich immer und überall belastend auf die Familie aus (innerhehliche Gewalt, Scheidungsbereitschaft, väterliches Investment), und zwar um so heftiger, je höher der „Marktwert“ des Mannes ist. So machen Männer (nicht aber Frauen) ihre Investmentbereitschaft von der

Ähnlichkeit mit ihren Kindern abhängig. Sorgt eine Kultur sexueller Freizügigkeit für systematisch unsichere Vaterschaftsverhältnisse, wird häufig das väterliche Investment nepotistisch auf die Kinder der Schwestern übertragen – gen-egoistisch dann zielführender, denn Mutterschaftsunsicherheit besteht praktisch nie.

4.5 Strategien von Großeltern und anderen Verwandten

[200] Die Matriline hat aufgrund dieser systematischen Unterschiede in der Verwandtschaftssicherheit *immer* eine größere Investmentbereitschaft in die eigenen Nachkommen und die Nachkommen der eigenen Töchter. Es gibt drei Arten von Helfer-am-Nest-Systemen.

4.5.1 Nicht-generative Helferinnen

[201] Unter bestimmten Bedingungen (ökologische Begrenztheit, oft Insel- oder Gebirgslagen, oder soziale/dynastische Interessen) werden Töchter reproduktiv neutralisiert, sofern sie sich so weit kontrollieren lassen (Macht, Gewalt, Alternativlosigkeit), und ggfs. zu Helferinnendiensten herangezogen. Drastische Beispiele: Griechische Insel Karpathos, Ins-Kloster-schicken.

4.5.2 Prä-generative Helferinnen

[203] Wenn Töchter zwar auf ihre Reproduktion nicht verzichten, aber sie hinausschieben, um vorher „am eigenen Nest“ zu helfen, liegt ein Interessenkonflikt zwischen Eltern und Töchtern vor. Die Helferinnenrolle ist nicht immer die optimale Lösung dieses Konfliktes. Eine extreme Form von Ausbeutung ist die gezielte Entwicklungsbehinderung (Verdummung) von Töchtern, um sie als Helferinnen „zu halten“.

4.5.3 Post-generative Helferinnen

[203] Beim Menschen haben Frauen nach ihrer generativen Phase noch bemerkenswert viel Lebenszeit, um ihre (Schwieger-)Töchter zu unterstützen (Großmutter-Hypothese). Dabei ist die Interessenlage von leiblichen Müttern eine andere als die von Schwiegermüttern, die eher ein Interesse an ihrem Sohn und dessen Reproduktionschancen haben, was zu drei Konfliktfeldern mit den Schwiegertöchtern führt: Sexuelle Monopolisierung zugunsten des Sohnes, neue Paarungsoportunitäten für den Sohn erschließen (These zweifelhaft), und schließlich die Bedeutung der Schwiegertochter für die Schwiegermutter (mit den Polen „billige Arbeitskraft“ versus „wertvolle Ressource“ bei Frauenmangel).

[206] Das zeigt wieder einmal: Verhalten ist Ausdruck von Strategie und passt sich flexibel an. Genetischer Altruismus ist auch hier nicht zu finden.

4.6 Eltern-Kind-Konflikte

[207] Eltern und Kinder haben deutlich unterschiedliche „genetische Interessen“: Jeder Elter ist mit allen Kindern gleich verwandt ($r = 1/2$), jedes Kind ist aber zunächst einmal sich selbst verpflichtet ($r = 1$) und weniger seinen Vollgeschwistern ($r = 1/2$) oder gar Halbgeschwistern ($r = 1/4$). Die Mutter wird also stets *jedes* Investment in das Kind früher als das Kind selbst zugunsten eines (weiteren) Geschwisters beenden wollen. Dies äußert sich in Entwöhnungskonflikten (beim Durchschlafen, Stillen, Betteln) und Verhaltenskonflikten (Forderungen der Eltern in Bezug auf geschwisterliche Kooperation). Bereits früher kommt es im Uterus zu Verteilungskonflikten um mütterliche Ressourcen. Unmittelbar nach der Geburt ist eine Art „Sollbruchstelle“ im menschlichen Brutpflegesystem eingebaut, damit Mütter ihre Kinder ggfs. aufgeben können. Babys arbeiten mit ihrem „gewinnenden“ Verhalten unbewusst dagegen an.

[211] Aufbegehren gegen elterliche Einflussnahme auf die Partnerwahl („Romeo und Julia“) gehört ebenso zu den Eltern-Kind-Konflikten wie Appelle der Eltern an die „Familiensolidarität“.

5. Soziobiologie, Anthropologie und menschliche Kultur

5.1 Die biologische Evolution der Kulturfähigkeit

[214] Verwurzelt letztlich im Cartesianischen Körper/Geist-Dualismus, werden Natur und Kultur gerne als Gegenpole einander gegenübergestellt: Die Natur bewirke eine (rudimentäre) Grundausrüstung des Menschen („angeboren“), und erst Kultur als Gesellschaftsleistung erhebe den Menschen auf eine höhere geistige Ebene („erworben“). Nach diesem Modell habe sich die Evolution mit der Entwicklung eines ebenso leistungsstarken wie flexiblen Gehirns gewissermaßen selbst abgeschafft.

Dagegen spricht zunächst mal die Evolutionstheorie, nach der sie sich schlichtweg nicht abschaffen *kann*. Auch sind Menschen beim Lernen nicht beliebig plastisch, sondern bereits „vorspezialisiert“. Die Frage ist, welche *Lernprozesse* aus der natürlichen Selektion hervorgegangen sind.

[216] Kulturfähigkeit ist biologisch evolviert, möglicherweise war die Fähigkeit zur *Imitation der Erfolgreichen* ein wichtiger Impuls. Tradition wirkt auf die biologische Evolution zurück (Richerson und Boyd) und ist deshalb genauso auf existentiellen und reproduktiven Erfolg gerichtet: Kulturelles Lernen ist funktional.

[217] Menschen konstruieren *Nischen* und verändern damit ihre Umwelt, was dann (auch genetisch) wieder auf sie zurückwirkt. Sicherlich menschlich spezifisch ist die *Symbolkultur*. Gerade in *Kultur* drückt sich die *Natur* des Menschen aus.

5.2 Intelligenz, Erkenntnisfähigkeit, Selbstbewusstsein, Rationalität

- [218] Die menschliche Fähigkeit zu Erkenntnis, Einsicht und Rationalität ist kein *grundsätzlicher* Unterschied zu anderen Arten, sondern ein *gradueller* (gleiche Hirnstrukturen). Die *Social Brain Hypothesis* besagt, dass Intelligenz primär zur Bewältigung *sozialer Herausforderungen* entstanden sei (bei den sozialen Menschenaffen). Eine besondere kognitive Kompetenz besteht darin, sich „in andere hineinversetzen“ zu können (Perspektivwechsel, „*Theory of mind*“, Selbstreflexion) und Verhalten strategisch einsetzen zu können.
- [221] Bereits Kant nahm an, dass wir unsere Umwelt gemäß unseres *Anschauungsvermögens* wahrnehmen. Konrad Lorenz verknüpfte diese „konstruktivistische“ These mit der Evolutionstheorie, indem er Anschauungsvermögen (also kognitive Konzepte von Raum, Zeit, Kausalität, Größen- und Mengenrelationen) als biologische Anpasstheit an die „reale Welt“ interpretierte: Wir nehmen die Welt nicht wahr, „wie sie ist“, sondern wie wir gut in ihr zurechtkommen (überleben). Subjektivität ist ein *nützlich*es Bild der objektiven Gegebenheiten, und das auch nur in der „Welt mittlerer Größe“ (Mesokosmos).

5.3 Moral

- [223] Da moralisches Verhalten evolutionsstabil sein kann, gefährdet es die Darwinsche Theorie nicht grundsätzlich. Die Anlagen zu moralischem Verhalten sind nicht auf Menschen beschränkt, und auch beim Menschen ist Moral (insbesondere die „Alltagsmoral“) Ergebnis eines *automatisierten Prozesses*, also der Vernunft vorgängig (moralische Gefühle). Ein Wissenschaftszweig der Evolutionären Ethik sieht strukturelle Ähnlichkeiten zwischen Moral und Sprache: Eine angeborene Moralfähigkeit und „universale Moralgrammatik“, die Notwendigkeit eines angemessenen Umfeldes für ihre Entwicklung, und die Zugänglichkeit von Moral für rationale Reflexion. Moral unterliegt dem gleichen biologischen Nützlichkeitskriterium wie andere evolvierte Fähigkeiten. Allerdings ist „Natürlichkeit“ kein Synonym für „Gut“.

5.4 Religion

- [225] Mit all ihren aufwendigen und augenscheinlich fitnessmindernden Übungen und Ritualen scheint Religion der Darwinschen Lehre ganz besonders zu widersprechen. Von den drei Quellen, die religiöses Verhalten speisen (naturgeschichtliche Religionsfähigkeit, Individualgeschichte und Kulturgeschichte), befasst sich Soziobiologie mit der ersten: Ist Religionsfähigkeit biologisch angepasst?
- [226] Kinder besitzen natürliche Anlagen für metaphysische Überzeugungen (dualistische Vorstellungen, finale Planmäßigkeit), allerdings sind diese kognitiven Strategien der Welterklärung wohl eher ein evolutionäres „Nebenprodukt“. Anders sieht es mit anderen Komponenten religiösen Lebens aus: Mystik (persönliche Kontingenzbewältigung), Rituale und Mythen (sozialer Zusammenhalt, „teure Signale“) sowie Regeln und ihre Internalisierung zu Moral (Normübertretungen vermeiden). Moral und strafende Götter unterstützen dabei, Normübertreter zu *erkennen* und zu *sanktionieren* (Schwarzfahrerproblem 1. und 2. Ordnung).
- [229] Religion scheint somit adaptiv zu sein, was sowohl für überzeugte Theisten wie Atheisten eine Herausforderung darstellt. Aber ohnehin stellt die Soziobiologie eine unabweisbare Herausforderung für unser Selbstverständnis dar.