

Kapitel 11

Inklusive Fitness und Soziobiologie

10.1 Einheiten der Evolution

Die belebte Welt ist hierarchisch und in erkennbare Einheiten gegliedert. Welche dieser Einheiten aber spielt die wichtigste Rolle im Evolutionsprozess? Die Anforderungen an eine evolvierbare Einheit im Sinne der bekannten Prinzipien der biologischen Evolution sind:

1. Die Einheit zeigt Variation, so dass die Selektion daraus "auswählen" kann.
2. Die Einheit hat erbliche Eigenschaften, so dass Eigenschaften bewahrt werden können.
3. Die Einheit kann sich replizieren, so dass Kopien hergestellt werden können.
4. Die Einheit ist langlebig, so dass Evolution kontinuierlich über längere Zeit verlaufen kann.
5. Die Einheit wird manchmal nicht perfekt kopiert, dh. es gibt "Mutationen".

Z.B. die Kriterien #4 und #5 entsprechen sich, weil Mutationen nicht zu häufig sein können um die Kontinuität der Einheit zu wahren. Betrachtet man die Hierarchie der Erscheinungen, so sind folgende Kandidaten denkbar. Alle Einheiten sind variabel, doch erfüllen nicht alle die Gesamtheit der wichtigen Bedingungen:

- a. Das (physische) DNA-Molekül: es ist zwar variabel und kann sich replizieren. Das Molekül existiert aber nur für die kurze Lebensdauer der Zelle.
- b. Das Gen (d.h., die genetische Information): es hat alle Eigenschaften die wichtig sind. Insbesondere ist die eigentliche Information (nicht aber der stoffliche Träger davon) langlebig und wird repliziert mit einer kleinen Fehlerrate.
- c. Der Genotyp (die gesamte genetische Information des Individuums): der Genotyp wird (bei sexuellen Organismen zumindest) in jeder Generation zerstört, ist also sehr kurzlebig.
- d. Das Individuum: ist nicht sehr langlebig (nur 1 Generation). Es gibt ein statistisches Mass an Erblichkeit (h^2), jedoch keine getreue Kopie des Elters (in klonalen Organismen eher erfüllt, jedoch spielt Umwelt bei der Entwicklung des Individuums stets eine wichtige Rolle).
- e. Die Gruppe: eine Gruppe (von Individuen) ist sehr kurzlebig (sogar kürzer als die Individuen) und hat keine Erblichkeit.
- f. Population: eine Population kann zwar sehr langlebig sein, doch hat sie als Einheit keine Erblichkeit, sie besteht aus Individuen die sich ihrerseits replizieren.
- g. Lebensgemeinschaft: ist zwar sehr langlebig, kann sich aber nicht replizieren und hat keine Erblichkeit.
- h. Das Oekosystem und der Planet Erde: sehr langlebig, doch ohne Eigenschaften der Replikation und Erblichkeit. Das Gaia-Prinzip, welches den Planeten Erde als evolvierbare Einheit sieht, ist deshalb mit den Gesetzen der biologischen Evolution nicht vereinbar.

Aus der Übersicht folgt, dass das **Gen (die genetische Information)** diejenige Einheit ist, welche am besten die bekannten Kriterien für den Evolutionsprozess durch natürliche Selektion erfüllt. Evolution ist deshalb im wesentlichen eine Veränderung der genetischen Information über die Generationen als Folge verschiedener Evolutionsprozesse (vgl. Kap.4). Ausnahmen bestätigen die Regel. Z.B. gibt es bei höheren Tieren das Phänomen der **Tradition**, bei dem Eigenschaften nicht genetisch vererbt werden ("**epigenetische Vererbung**"), sondern durch individuelles Lernen von der vorhergehenden Generation. Ein Beispiel ist etwa das Erlernen und die nachfolgende Ausbreitung der Fähigkeit von Blaumeisen Metalldeckel von Milchflaschen zu öffnen.

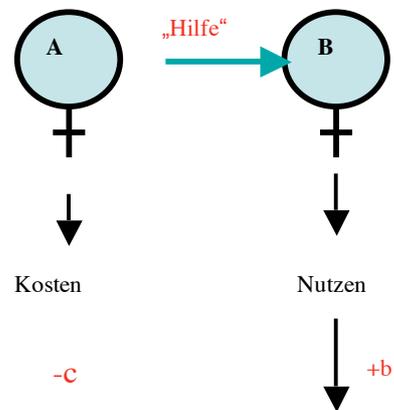
Diese Eigenschaft, dass Gene die wichtigste Einheit der Evolution sind, hat wichtige und weitreichende Konsequenzen, welche im Zusammenhang mit der Evolution von Sozialverhalten am deutlichsten werden (selbstverständlich ist dies aber auch anderswo wichtig).

10.2 Das Altruismus-Problem

Unter Altruismus versteht man "Handlungen", welche einen Empfänger begünstigen (seine Fitness erhöhen) und den Handelnden benachteiligen (seine Fitness erniedrigen) (Fig. 11.1). Dabei sind nicht nur Handlungen im Sinne eines Verhaltens gemeint (z.B. Individuum *A* hilft *B*, sich gegen Raubfeinde zu verteidigen), sondern es können auch morphologische oder physiologische Eigenschaften sein, welche eine solche "Handlung" ergeben (z.B. physiologisch sterile Arbeiterinnen bei Ameisen begünstigen ihre Mutter bei der Brutpflege - die Arbeiterinnen haben keine andere Möglichkeit, da sie selber unfähig sind zu reproduzieren). Altruismus ist scheinbar im Widerspruch zu den Grundprinzipien der biologischen Evolution, da die Handlung die eigene Fitness zugunsten von Konkurrenten erniedrigt (Fig.11.1).

Altruismus ist aber ein wichtiges Element für die Evolution von Sozialverhalten und für die Entstehung von Kooperation in Gesellschaften (Sozietäten) von Organismen. Welche Erklärungen, die mit den Prozessen der biologischen Evolution kompatibel sind, gibt es also dafür?

Fig 11.1 Das grundlegende Problem des Altruismus. Individuum *A* handelt so, dass eine "Hilfe" (via den altruistischen Akt) dem Individuum *B* zukommt. Als Konsequenz verliert *A* an Fitness (die Kosten *c*) und *B* gewinnt an Fitness (Nutzen *b*). Die Evolutionslinie *B* würde also in jeder Generation im Verhältnis *b/c* überproportional zunehmen und Linie *A* deshalb schnell verdrängen. Dennoch ist die Situation in der Natur sehr häufig anzutreffen (Koooperationsverhalten, Sozialverbände, etc.).



a) Der "Green-beard" Effekt

Eine (zwar theoretische umstrittene) Möglichkeit ist, dass Altruisten sich gegenseitig erkennen und ihre Hilfe nur anderen Altruisten zukommen lassen. Das Erkennungsmerkmal wurde als Green-beard (grüner Bart) bezeichnet, d.h. irgendeine von aussen erkennbare Eigenschaft, welche die Altruisten von Individuen mit anderen Strategien unterscheidet. Das theoretische Problem ist es, einen Mechanismus zu finden, welcher verhindert, dass solche Erkennungsmerkmale nicht einfach "vorgetäuscht" werden um Hilfe zu erhalten, ohne selber Hilfe zu leisten. Dh. der Green-beard muss eine evolutionsstabile Strategie sein (vgl. Kap. 9). In einigen speziellen Fällen kann der Effekt jedoch tatsächlich funktionieren und Altruismus ermöglichen (Fig. 11.2).

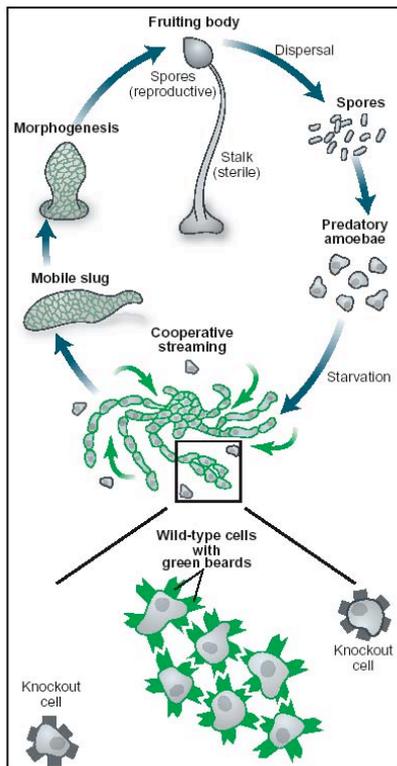


Fig 11.2 Altruismus und Green-beard Effekt bei Schleimpilzen¹. Schleimpilze sind Einzeller, die für die Reproduktion kooperieren. Bei schlechten Umweltbedingungen (Hunger, *starvation*) aggregieren die Einzelzellen zu amöbenhaften mehrzelligen Verbänden (*slug*), welche sich danach zu einem Fruchtkörper (*fruiting body*) auf einem Stiel (*stalk*) umformen. Nur die Zellen, welche in den Fruchtkörper gelangen können reproduzieren und bilden Sporen. Die Zellen des Stiels können nicht reproduzieren, sind also funktional steril, und "helfen" damit den Zellen im Fruchtkörper. Was regelt also diesen Altruismus der Stielzellen?

Ein Bindeprotein (gp80) ist wichtig für die Aggregation der Zellen, welche schliesslich den Stiel bilden. Das Protein cg80 wird kodiert durch das Gen csA. Schaltet man das Gen csA aus (*knockout*) kommt keine Stielbildung zustande. Zellen, welche csA nicht exprimieren gelangen dagegen in den Fruchtkörper, doch solche Zellen werden im Normalfall schon bei der Bildung der Aggregation von den anderen Zellen ausgeschlossen und können nicht an der Bildung des Amöbenkörpers (*slug*) teilnehmen. Das Gen csA mit dem dazugehörigen Protein cg80 wirkt also wie ein "green-beard". Nur wenn es exprimiert wird, wird die Zelle zur Kooperation zugelassen und kann dann mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit in den Stiel oder in den Fruchtkörper gelangen.

b) Reziproker Altruismus

Wird die Hilfe zwischen den gleichen Individuen reziprok ausgetauscht, kann eine stabile Situation entstehen (Fig.11.3).

Ein Beispiel ist der Austausch von Nahrung (Blut) zwischen Vampirfledermäusen (Fig.11.4). Diese Tiere leben an ihren Ruheplätzen in Gruppen, wo jeweils die gleichen Individuen ihre Schlafplätze einnehmen. Vampirfledermäuse ernähren sich von Säugetierblut (zB. von Rindern) und verdauen die jeweils in der Nacht aufgenommene Blutmahlzeit während ihrer nachfolgenden Ruhephase. Hat ein Individuum zuwenig Blut aufgenommen, so läuft es Gefahr vor Anbruch der nächsten Nacht zu verhungern. Individuen teilen sich jedoch ihre Vorräte, wobei jeweils Tiere mit einer grossen Mahlzeit den hungrigeren Individuen helfen und ihnen Blut füttern. Dieses Verhalten entspricht einem reziproken Altruismus, weil die Kosten des Transfers einer bestimmten Blutmenge für das Individuum mit einem grossen Blutvorrat kleiner sind als der entsprechende Nutzen für das hungrige Individuum (Fig.11.4).

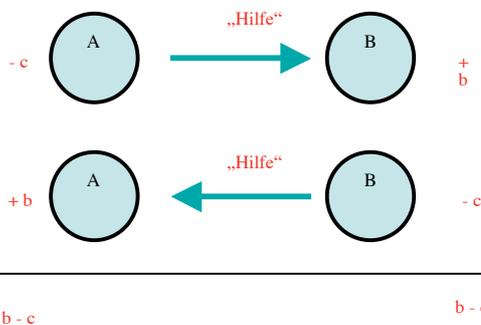


Fig 11.3 Reziproker Altruismus. Nach einer Runde des gegenseitigen Austauschs von Hilfe zwischen den gleichen Individuen (*A*, *B*) ist die Fitnessbilanz positiv, falls $b > c$. Das Prinzip wurde von R. TRIVERS (1973) vorgeschlagen.

¹ Schleimpilze (Myxomycetes) sind eine eigene Gruppe (eventuell polyphyletischer Natur), die nicht mit den eigentlichen Pilzen (Fungi) verwandt ist. Ihre genaue Verwandtschaft ist immer noch unklar. Es gibt ungefähr 1'000 Arten. Sie sind besonders häufig in Wäldern der gemässigten Zonen.

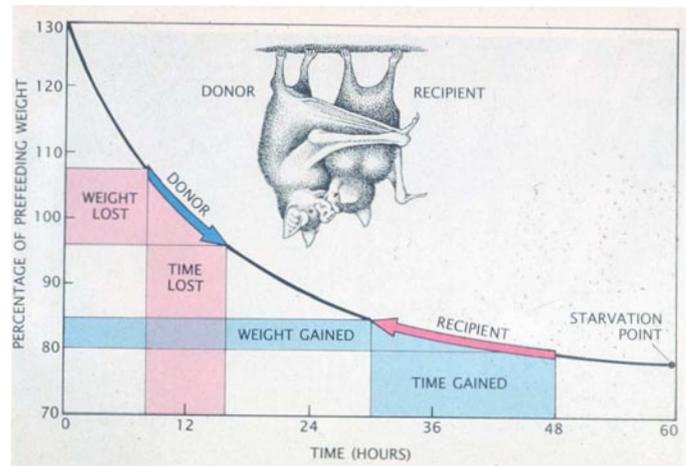


Fig 11.4 Links: Ruhegruppen von Vampirfledermäusen (*Desmodus rotundus*) in einer Höhle. **Rechts:** Die Kosten der Abgabe einer Blutmenge (*weight lost, time lost*) für den Donor entspricht einer gewissen Zeit (blauer Pfeil; Donor), welcher das Tier näher an den Zeitpunkt des Hungertods (*starvation point*) heranrückt. Für den Rezipienten resultiert ein Gewinn an Zeit (*weight gained, time gained*), welcher vom Hungertod weggeführt (roter Pfeil; Recipient). Der Nutzen roter Pfeil, *b* ist grösser als die Kosten (blauer Pfeil, *c*). Falls die gleichen Individuen Blut austauschen, resultiert ein Nettogewinn ($b > c$) gemäss Fig.11.3. Der Austausch erfolgt zusätzlich auch präferentiell zwischen Verwandten.

10.3 Inklusive Fitness und Verwandtenselektion

In den 1960er Jahren erkannte W.D. HAMILTON, dass Hilfe, die bevorzugt an Verwandte gegeben wird, mit höherer Wahrscheinlichkeit den Gene für diesen altruistischen Akt zur Replikation verhilft. Das Mass, in dem dies geschieht, wird durch die **Inklusive Fitness (IF, *inclusive fitness*)** charakterisiert (Fig.11.5), mit folgender Definition (Fig.11.5):

$$IF = (1-c) + r(b). \quad \text{eq.(11.1)}$$

b = Nutzen, c = Kosten der Hilfe
 r = Verwandtschaftskoeffizient ($0 \leq r \leq 1$)
 $w = 1$, Grundfitness unabhängig von der Hilfe.

Damit Altruismus sich durchsetzen kann, muss $IF > 1$ sein, d.h. Hilfe muss besser sein als die Grundfitness ohne Hilfe. Daraus folgt:

$$r b - c > 0 \quad \text{eq.(11.2)}$$

Diese Ungleichung wird als **HAMILTON's Regel** (*HAMILTON's rule*) bezeichnet. Sie gibt die Bedingung an, unter denen ein (seltenes) Gen für Altruismus sich in einer Population ausbreiten kann. Die Regel ist eine fundamental wichtige Voraussetzung für die Evolution unter den Bedingungen der **Verwandtenselektion** (*kin selection*) und gilt unter einem sehr allgemeinen Spektrum von Parametern.

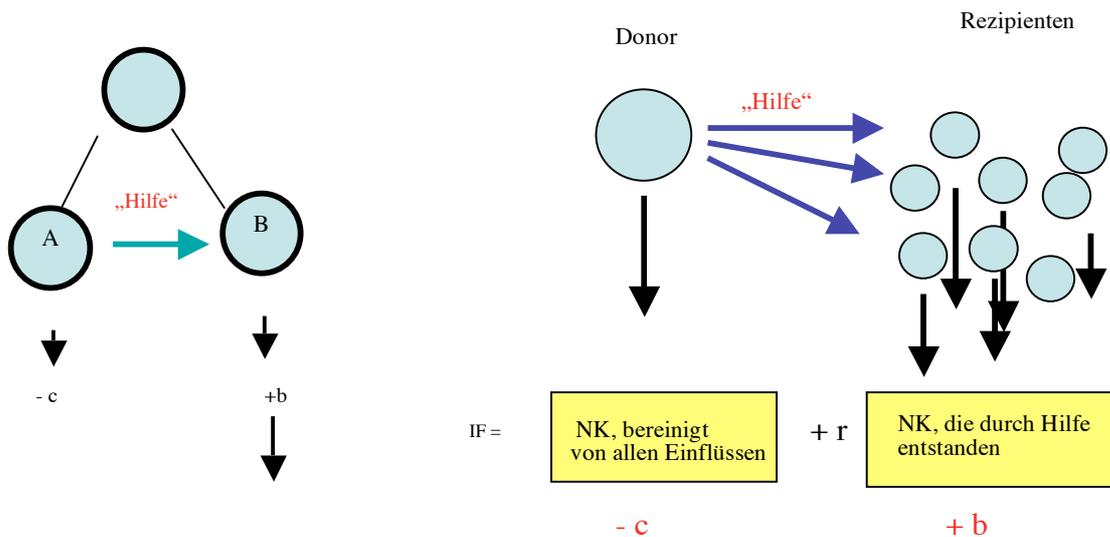


Fig 11.5 Das Prinzip der Inklusiven Fitness und der Verwandtenselektion. **Links:** Die Hilfe von *A* wird an das verwandte Individuum *B* gegeben (charakterisiert durch gemeinsame Abstammung von einem Elter). Die Kosten *c* und der Nutzen *b* fallen damit innerhalb der gleichen Stammeslinie an. Das Gen, welches die Hilfe kodiert und die Kosten *c* im Individuum *A* trägt, kommt mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit auch im Individuum *B* vor und profitiert damit auch vom Nutzen *b*, welcher bei *B* anfällt. Es resultiert ein Netto-Vorteil für das Gen, falls Kosten und Nutzen - kombiniert mit der Wahrscheinlichkeit, dass Gen in *B* vorkommt falls es in *A* vorhanden ist - eine positive Bilanz ergeben (vgl. dazu eq. 11.2). **Rechts:** Diese Idee wird umgesetzt mit der Definition der Inklusiven Fitness (*IF*) als Summe der Fitness (*w*, gemessen als Nachkommen, NK: nach der Hilfe aber ohne weitere Einflüsse: $w = 1 - c$) für den Donor plus die Fitnessänderung, welche dieses Gen im Rezipient verursacht (nach Hilfe: $+b$), gewichtet mit der Wahrscheinlichkeit, dass das Gen im Rezipient vorhanden ist. Diese Wahrscheinlichkeit entspricht dem Verwandtschaftskoeffizienten, *r*.

Der Verwandtschaftskoeffizient (*r*)

Der Koeffizient, *r*, misst die Wahrscheinlichkeit mit der ein Gen in *A* auf Grund gemeinsamer Abstammung auch in *B* vorkommt². Diese Wahrscheinlichkeit kann anhand einfacher Überlegungen zum Mendel'schen Erbgang ermittelt werden (Fig.11.6). Im allgemeinen Fall eines diploiden, sexuell sich fortpflanzenden Individuums lässt sich *r* für die Beziehung von *B* zu *A* wie folgt berechnen:

$$r = \sum_j \left(\frac{1}{2}\right)^k \quad \text{eq.(11.3)}$$

wobei *k* = Anzahl der Abschnitte auf einem Pfad, welcher *B* mit *A* verbindet, und *j* = die gesamte Anzahl der Pfade, welche *B* mit *A* verbinden. Diese Formel drückt aus, dass in jedem Generations-Schritt eine Halbierung der Wahrscheinlichkeit auftritt (gemäß den Mendel'schen Gesetzen), dass jedoch gemeinsame Abstammung auf mehrere Pfaden zwei Individuen miteinander verbindet.

² Diese Wahrscheinlichkeit, dass Individuum *B* durch gemeinsame Abstammung eine Kopie des gleichen Gens erhalten hat, wird vom Individuum *A* aus betrachtet. Es handelt sich also technisch gesehen um eine Regressionsrechnung (vgl. Statistik-Vorlesung). Eine wichtige praktische Konsequenz ergibt sich daraus für gewisse genetische Systeme (z.B. bei den Hymenopteren), weil der Verwandtschaftsgrad von *B* zu *A* nicht gleich dem (reziproken) Verwandtschaftsgrad von *A* zu *B* sein muss. Eine symmetrische Verwandtschaft besteht allerdings für alle Gene auf Autosomen diploid-sexueller Organismen, wie z.B. den Säugtieren oder Vögeln.

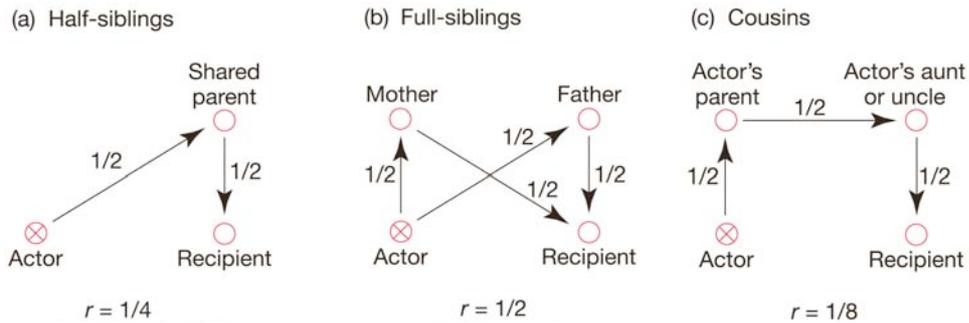


Fig 11.6 Die Berechnung des Verwandtschaftskoeffizienten, r , des Rezipienten vom Aktor aus gesehen, für (a) Halbgeschwister, (b) Vollgeschwister, und (c) Cousins. Mit dem MENDEL'schen Erbgang hat ein Gen in jedem Schritt eine Wahrscheinlichkeit von $1/2$ auch im anderen Individuum vorhanden zu sein.

HAMILTON's Regel ist eine der meist untersuchten Voraussagen der letzten zwanzig Jahre. Es gibt in der Tat zahlreiche Beispiele, die in sehr guter Übereinstimmung mit dieser Idee bringen sind. Gut untersucht sind etwa die Hilfeleistungen innerhalb von Familienverbänden von Säugetieren oder Vögeln. HAMILTON's Regel hat fundamental zum Verständnis der Biologie sozialer Insekten beigetragen.

Alarmrufe bei Präriehunden

Präriehunde sind Nagetiere, welche in Familienverbänden in den Prärien Nordamerikas vorkommen. Sie sind eine bevorzugte Beute vieler Raubtiere zu Lande und aus der Luft. Ähnlich wie unsere einheimischen Marmelietiere halten einige Individuen einer Familie "Wache" um bei Annäherung eines Räubers entsprechende Alarmrufe abzugeben. Diese Rufe beinhalten Fitnesskosten, weil das rufende Individuum eher entdeckt und gefressen wird als ein nicht-rufendes Individuum, welches vom Ruf profitiert und die Deckung aufsuchen kann.

Nach HAMILTON's Regel sollten die Rufe häufiger sein, wenn sie den Verwandten zugute kommen, speziell den nahe verwandten Individuen. Dies ist tatsächlich der Fall (Fig. 11.7).

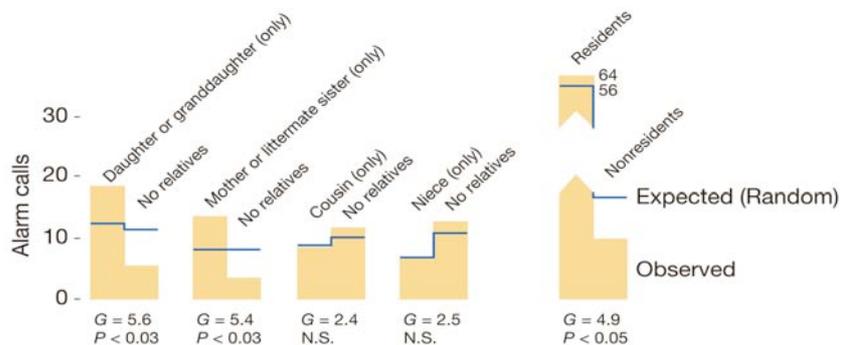


Fig 11.7 Alarmrufe bei Präriehunden (*Spermophilus beldingi*) werden signifikant häufiger abgegeben (G-Statistik), wenn eng verwandte Individuen in der Gruppe vorhanden sind (Töchter, Enkelinnen; Mutter, Schwester) als wenn entferntere Verwandte (Cousins, Nichten) präsent sind. Die linke Säule zeigt jeweils die Alarm-Häufigkeit in Gruppen der entsprechenden Zusammensetzung an, die rechte Säule gilt für Gruppen ohne Verwandte. Die erwartete Zahl der Rufe entspricht der zufälligen Verteilung der Rufe ohne Berücksichtigung der Gruppenzusammensetzung.

Helfer bei Bienenfressern

Bienenfresser (*Merops* spp.) brüten in Kolonien und in Erdhöhlen an steilen Flusswänden. Die Anzahl Nistlöcher ist begrenzt. Jungtiere aus dem Vorjahr helfen den Brutpaaren des laufenden Jahres bei der Jungenaufzucht, statt selber zu brüten. Eine genauere Analyse zeigt, dass die Hilfe die Anzahl der flügge werdenden Jungtiere stark erhöht und dass Helfer vor allem ihren Verwandten helfen (Fig.11.8).

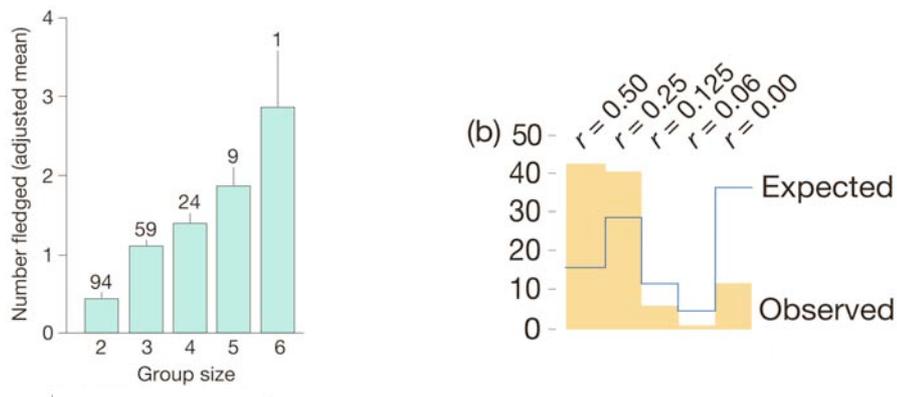


Fig 11.8 Helfen beim Weissstirn-Bienenfresser (*Merops bullockoides*). Links: die Präsenz von Helfern (Gruppengröße > 2 Elterntiere) erhöht die Nachkommenschaft des Brutpaares. Rechts: Die Hilfe wird vor allem geleistet (Wahrscheinlichkeit in %), wenn ein enges Verwandtschaftsverhältnis zum Brutpaar vorliegt (hoher Wert von r). Die erwartete Häufigkeit der Hilfe ist mit der Linie angedeutet; sie ist hoch für $r = 0$, weil viele Gelegenheiten zur Hilfe bei nicht-verwandten Brutpaaren bestehen.

Erkennen von Verwandtschaft (kin recognition)

Altruismus nach HAMILTON's Regel setzt voraus, dass die Verwandtschaft zu einem anderen Individuum erkannt werden kann. Prinzipiell kann dies auf verschiedene Arten geschehen. Beispiele sind: Erkennung am Duft (Pheromone) oder akustische Signale, Vertrautheit im gemeinsamen Nest, individuelle Erkennung.

10.4 Die Evolution von Sozietäten

a) Soziale Insekten

Das Sozialverhalten der sozialen Insekten nimmt eine besondere Stellung ein, da viele grundlegende Probleme der Evolution von Kooperation und Sozialverhalten in dieser Gruppe relativ leicht studiert werden können. Zu den sozialen Insekten zählen:

- i. Termiten (Isoptera): ca. 2'300 Arten, alle sozial.
- ii. Ameisen (Formicidae; Hymenoptera): ca. 10'000 Arten, alle sozial.
- iii. Bienen (Apidae, Anthophoridae, Halictidae; Hymenoptera): ca. 25'000 Arten, davon ca. 1'000 sozial.
- iv. Wespen (Vespidae, Sphaecidae; Hymenoptera): ca. 9'000 soziale Arten.
- v. Blattläuse (Pemphigidae; Homoptera): 6 Gattungen mit Sozialverhalten.
- vi. Fransenflügler (Phlaeothripidae; Thysanoptera): 1 Gattung mit Sozialverhalten.
- vii. Käfer (Curculionidae; Coleoptera): 1 Art sozial.

Davon bilden die Gruppen (i) bis (iv) die überwiegende Mehrheit, wobei die grösste Zahl an Arten in den Hymenopteren (Gruppen ii bis iv) zu finden sind. HAMILTON's Regel kann dieses Muster relativ gut erklären.

Das Geschlecht wird bei Hymenopteren durch den sog. Haplo-diplo-Mechanismus bestimmt, so dass haploide Individuen männlich und diploide weiblich sind³. Eine wichtige Konsequenz dieser Geschlechtsbestimmung ist die Asymmetrie der Verwandtschaft zwischen zwei Individuen und, speziell, eine besonders enge Verwandtschaft zwischen Schwestern (Fig. 11.9).

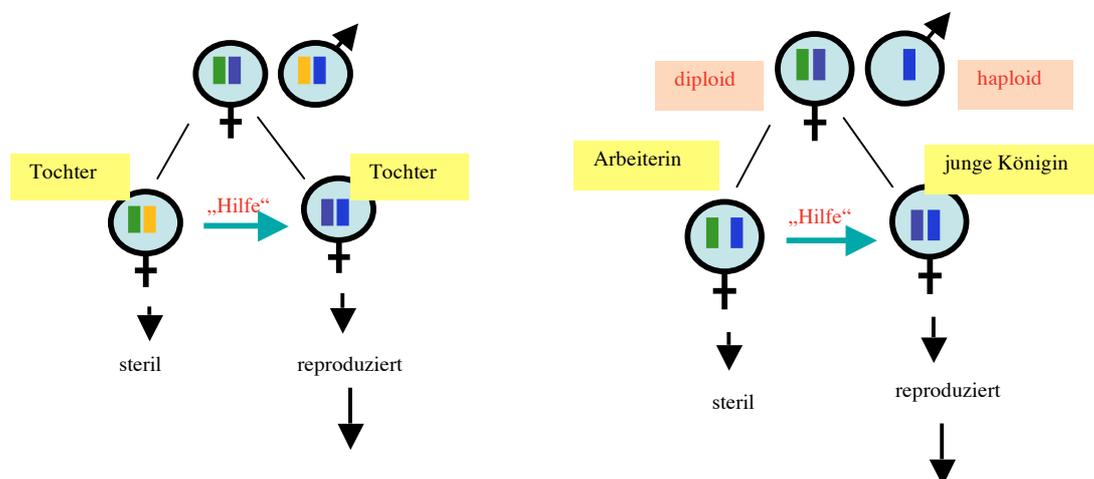


Fig 11.9 Links: bei diplo-diploiden Organismen (z.B. Säugetiere) sind zwei Voll-Schwester zu $r = \frac{1}{2}$ miteinander verwandt. **Rechts:** bei haplo-diploiden Organismen (z.B. Honigbiene) ist eine Arbeiterin zu ihrer Schwester (die eine reproduktiv kompetente Königin wird) mit $r = \frac{3}{4}$ verwandt⁴.

³ Genauer handelt es sich um das "Complementary Sex Determination"-System (CSD) an (meist) einem Sex-Locus. Heterozygote sind weiblich. Homozygote sind (diploid) männlich und Hemizygote (Haploide) sind ebenfalls männlich.

⁴ Berechnung für diplo-diploid: $r = \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} + \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} = \frac{1}{2}$; für haplo-diploid: $r = \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} + \frac{1}{2} \cdot 1 = \frac{3}{4}$.

Wie Fig.11.9 zeigt, sind Schwestern bei Hymenopteren besonders eng verwandt, was die Erfüllung der Ungleichung (eq. 11.2) wahrscheinlicher macht. Brüder sind untereinander nur zu $r = \frac{1}{2}$ verwandt, da sie keine Väter haben und aus unbefruchteten Eier der Mutter hervorgehen. Die Verwandtschaft eines Weibchens zu ihrem Bruder ist wiederum nur $r = \frac{1}{4}$, da die Hälfte des Genoms des Weibchens von einem Vater stammt. Schwestern sind also rund 3x näher mit ihren Schwestern als mit ihren Brüdern verwandt.

Diese Verwandtschaftsverhältnisse machen verständlich, wieso es auffällig viele soziale Arten unter den Hymenopteren gibt. Zudem bestehen die Sozietäten von Hymenopteren vorwiegend aus Weibchen, während Männchen nur kurze Zeit während der Reproduktionsperiode vorhanden sind. Allerdings kann dieser genetische Vorteil nicht alleine ausschlaggebend sein. Die Evolution des Sozialverhaltens bei Termiten (mit diplo-diploidem System) beruht auf anderen Prozessen, welche vor allem die Werte b und c der eq. (11.2) beeinflussen.

Die eingehenden Studien an Sozialen Insekten zeigen, dass für die Evolution des Sozialverhaltens eine Reihe von Faktoren gleichzeitig wichtig sind:

- i. Verwandtschaftsgrad: Verwandtenselektion (*kin selection*).
- ii. Ökologische Faktoren: Ressourcen, Nistgelegenheiten.
- iii. Weitere Effekte wie besserer Schutz in grossen Gruppen.
- iv. Demographie: Langlebigkeit, Geschlechtsverhältnis.
- v. Phylogenetische Voraussetzungen.

Entsprechend den unterschiedlichen Faktoren gibt es bei Sozialen Insekten unterschiedlich organisierte Sozietäten, die sich in wichtigen Merkmalen unterscheiden (Tab.11.1).

Tab 11.1 Stufen der Sozietät bei Sozialen Insekten

Stufe	Kriterien ¹			Beispiele
	Gemeinsame Brutpflege	Reproduktive Arbeitsteilung ²	Überlappende Generationen	
Solitär, bzw. kommunal, sub-sozial	-	-	-	Die meisten Insekten <i>Andrena</i>
Quasi-sozial	+	-	-	Einige Bienen, Wespen
Semi-sozial	+	+	-	Halictidae (Furchenbienen)
Eusozial	+	+	+	Ameisen Wespen Einige Bienen Termiten

¹ nach E.O. WILSON (1971).

² Nur einige Individuen reproduzieren, die anderen sind funktional oder permanent steril.

b) Sozietäten im Tierreich

Betrachtet man die verschiedenen Stufen der Ausprägung von Sozietäten, so gibt es erkennbare Muster, nach zunehmenden Integrationsgrad:

1. Solitär lebende Tiere: Ausser zur Paarungszeit Einzelgänger. Brutpflege liegt in der Regel beim Weibchen. Beispiele: Katzen (ausser Löwe), Bären.
2. Aggregation, anonymer Schwarm: Individuen können am Verband teilnehmen oder nicht. Individuen sind nicht näher miteinander vertraut. Schwarm bietet vor allem Schutz oder erlaubt die effizientere Nutzung von Ressourcen. Beispiele: Fischschwärme, Möwen, kommunal nistende Vögel, Wespen, Bienen. Einige Huftiere.

3. Einfache Sozietäten: In der Regel kleinere oder grössere Familienverbände. Hilfeleistungen bei der Jungenaufzucht. Beispiele: Löwen, Murmeltiere, viele Huftiere, Primaten, einige Fische mit Bruthelfern.
4. Eusoziale (hochsoziale) Gesellschaften: reproduktive Arbeitsteilung (d.h. nur einige Individuen reproduzieren). Beispiele: Nacktmulle, Soziale Insekten.
5. Physisch verschmolzene Sozietäten: Individuen einer Sozietät bilden physisch einen "Super"-Organismus, entstehend entweder im Verlaufe der Ontogenese oder phylogenetisch nachweisbar. Individuen sind hochspezialisiert und übernehmen einen Teil der Funktionen analog den Organen in einem Individuum. Beispiele: Moostierchen, Korallen, Staatsqualen.

Es ist bemerkenswert, dass die Komplexität der sozialen Integration bei phylogenetisch älteren und primitiveren Gruppen (Stufe 5: Korallen etc.) am grössten und bei den phylogenetisch höchstentwickelten Tieren (Stufen 1 bis 3: Wirbeltiere) am geringsten ist.

10.5 Der Eltern-Nachkommen-Konflikt

Eine wichtige Konsequenz unterschiedlicher genetischer Verwandtschaftsgrade ergibt sich für die Beziehung zwischen Eltern und ihren Nachkommen bzw. für die Nachkommen (Geschwister) untereinander, wie dies R. TRIVERS (1974) vorgeschlagen hat. Dies kommt vor allem zum Vorschein, wenn die Investition (Brutpflege) in die Nachkommen besonders hoch ist, also z.B. bei Säugetieren oder Vögeln (aber auch bei Sozialen Insekten). Die unterschiedlichen Verwandtschaftsgrade generieren dabei einen Konflikt der genetischen Interessen (Fig.11.10).

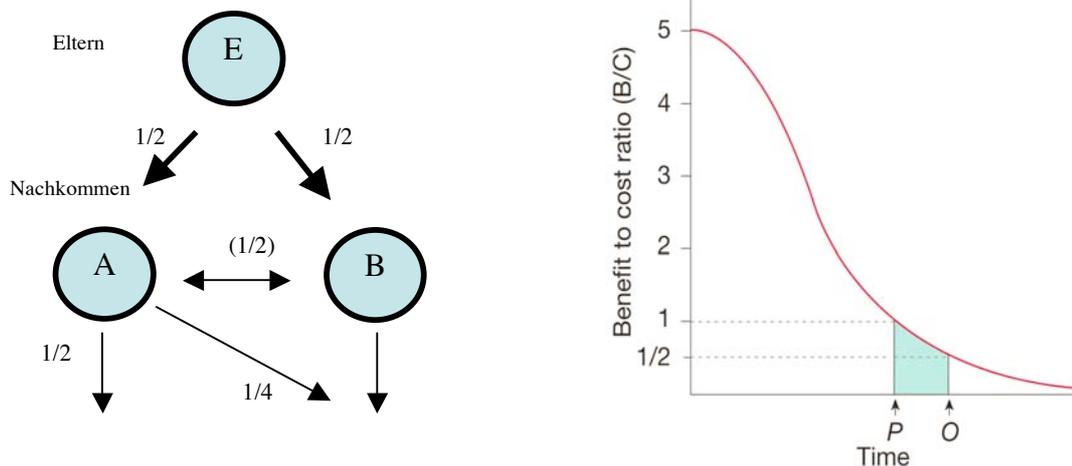


Fig 11.10 Links: Genetische Verwandtschaftsgrade (r) zwischen Eltern und Nachkommen bei sexuellen, diploiden Organismen. Jeder Elter ist zu allen seinen Nachkommen gleich verwandt ($r = 1/2$). Geschwister sind untereinander zu $r = 1/2$ verwandt und damit weniger zu den Nachkommen des Geschwisters ($r = 1/4$) als zu den eigenen ($r = 1/2$). Eltern sind zu jedem Enkel gleich verwandt. **Rechts:** Das Verhältnis von Nutzen (B) und Kosten (C) der elterlichen Investitionen in die Nachkommen. B/C nimmt ab mit der Dauer der Investition, weil die Nachkommen heranwachsen und mehr Ressourcen benötigen. Der Nutzen (B) wird durch den Verwandtschaftsgrad, r , bestimmt. Nach Zeitpunkt P lohnt sich die Investition aus Sicht der Eltern nicht mehr (weil $C > B$ wird). Nach Zeitpunkt O lohnt sich die Investition aus Sicht der Nachkommen nicht mehr (weil $C > 1/2 B$). Die blaue Zone ist der Bereich des Eltern-Nachkommen-Konflikts.

Eltern-Nachkommen-Konflikt

Der genetische Interessen-Konflikt wird z.B. sichtbar als sog. "**Entwöhnungs-Konflikt**" (*weaning conflict*). Gegen Ende der Brutpflege-Periode wird aggressives Verhalten zwischen Eltern und Nachkommen häufiger und intensiver. Mütter verweigern ihren Kindern die üblichen Ressourcen (z.B. Muttermilch) während Kinder sich aggressiv darum bemühen.

Aus genetischer Sicht und gemäss HAMILTON's Regel ist dieser Konflikt zu erwarten, weil die Nachkommen zu sich selber mit $r = 1$ verwandt sind, die Eltern jedoch nur zu $r = \frac{1}{2}$ (eine andere Zählweise mit äquivalenter Aussage ist aus Fig.11.10 zu ersehen). Am Ende der elterlichen Investitionsperiode in die Nachkommen (Brutpflege) werden die Kosten (das Junge ist gewachsen und hat sich entwickelt) hoch relativ zum Nutzen (gegeben durch den Wert von r). Damit entsteht eine Konfliktzone, wo sich die Investition aus Sicht des Nachkommen lohnt, jedoch nicht mehr aus Sicht des Elter, welche die gleichen Ressourcen für die Investition in die (zukünftigen) Geschwister brauchen sollten (Fig.11.10).

Aus Sicht der Eltern ist die Investition in die Nachkommen (Brutpflege) lohnend, falls $C > B$ ist. Für die Nachkommen ist die Schwelle jedoch doppelt so gross, d.h. $C > \frac{1}{2} B$. Es gibt also einen Bereich, wo die Nachkommen mehr fordern sollten als die Eltern bereit sind zu geben (Fig.11.12).

Geschwister-Konflikt (sib-sib-competition)

Aus essentiell denselben Gründen ergibt sich auch ein Konflikt zwischen den Geschwistern. Er beruht auf dem gleichen Prinzip, d.h. der engeren Verwandtschaft zu den eigenen Nachkommen ($r = \frac{1}{2}$) im Vergleich zu den Nachkommen des Geschwisters ($r = \frac{1}{4}$) (Fig.11.10). Dieser Konflikt manifestiert sich z.B. bei Konkurrenz um Nahrung oder elterlicher Pflege, die Nachkommen für sich selber erhalten wollen, statt diese den Geschwistern zu überlassen. In extremen Fällen kann es zum **Geschwistermord (siblicide)** kommen. Solche Fälle sind bekannt z.B. von Vögeln, wo Eltern nur wenige Nachkommen aufziehen können und viel Aufwand betrieben werden muss.
