

Paradoxien der Kooperation

Ein Beitrag zur philosophischen Grundlegung des Problems der Evolution der Kooperation

Inauguraldissertation
zur Erlangung
der Doktorwürde
der Philosophischen Fakultät
der Universität Heidelberg

vorgelegt von:
Karin Bruckner

Erstgutachter: Prof. Dr. Peter McLaughlin

Zweitgutachter: Prof. Dr. Oliver Schlaudt

Datum der mündlichen Prüfung: 24.07.2023

INHALTSVERZEICHNIS

KAPITEL 1: EINLEITUNG	1
1.1 DAS PROBLEMFELD	1
1.2 DER GANG DER UNTERSUCHUNG.....	5
KAPITEL 2: UNTERSUCHUNGSFELD DER KOOPERATION UND PROBLEMSTELLUNG	7
2.1 DER BEGRIFF DER KOOPERATION: URSPRUNG, GENESE UND ALLTAGSVERSTÄNDNIS	8
2.1.1 <i>Kooperation in der Biologie: Allgemeine Definitionen und Beispiele</i>	11
2.1.2 <i>Kooperation beim Menschen: Entstehung von Normen und Moral</i>	20
2.2 DAS PROBLEM DER KOOPERATION: SCHWIERIGKEITEN DER ERKLÄRUNG	23
2.3 KOOPERATION ALS KOMPLEMENT: KLASSENBUILDUNG UND PHILOSOPHISCHE ÜBERLEGUNGEN	30
2.4 SURVIVAL OF THE FITTEST – REFORMULIERUNG ALS LÖSUNGSANSATZ FÜR DAS PROBLEM DER KOOPERATION.....	36
2.5 ARRIVAL OF THE FITTEST – NATÜRLICHE SELEKTION ALS LÖSUNG FÜR DAS HARTE PROBLEM DER KOOPERATION	39
KAPITEL 3: GRUNDLAGEN DER SPIELTHEORIE UND ERKLÄRUNGSANSÄTZE FÜR DIE EVOLUTION DER KOOPERATION	45
3.1 GRUNDLAGEN DER SPIELTHEORIE.....	46
3.1.1 <i>Zentrale Begriffe der Spieltheorie</i>	48
3.1.1.1 Spieler, Spiele und Regeln	49
3.1.1.2 Strategie, Strategiemenge und Zug	52
3.1.1.3 Auszahlungsfunktion: Nutzentheorie und Präferenzordnung	53
3.1.1.4 Rationalität	55
3.1.2 <i>Evolutionäre Spieltheorie</i>	60
3.1.2.1 Die Evolutionär Stabile Strategie.....	63
3.1.2.2 Die Replikatordynamik	64
3.1.3 <i>Modelle</i>	65
3.1.3.1 Das Gefangenendilemmaspiel als 2-GD.....	69
3.1.3.2 Das N-Personen-Gefangenendilemma (N-GD) als Spiel um Kollektivgüter	74
3.2 ERKLÄRUNGSANSÄTZE FÜR KOOPERATION: KATEGORIEN UND MECHANISMEN	77
3.2.1 <i>Verwandtenselektion</i>	78
3.2.2 <i>Direkte Reziprozität</i>	82
3.2.3 <i>Indirekte Reziprozität</i>	87
3.2.4 <i>Netzwerkreziprozität</i>	89
3.2.5 <i>Gruppenselektion</i>	91
KAPITEL 4: GEN, MERKMAL UND FUNKTION – GRUNDLAGEN DER REFORMULIERUNG	95
4.1 GEN.....	96
4.1.1 <i>Gene als physische Entitäten und Differenzursachen</i>	97

4.1.2 Beschaffenheit und Konturen von Genen	100
4.1.3 Funktionaler und gemischt-funktionaler Genbegriff	102
4.1.4 Evolutionstheoretischer Genbegriff.....	105
4.1.5 Zwischenfazit	108
4.2 MERKMAL, EIGENSCHAFT UND FORM	109
4.2.1 Gegenstandsbereiche von Merkmal und Eigenschaft.....	110
4.2.2 Merkmale und Klassenbildung.....	112
4.2.3 Dekomponierung von Organismen und Betrachtungen auf Systemebene	116
4.2.4 Merkmale und Eigenschaften im Kontext von Form und Funktion.....	119
4.2.5 Zwischenfazit	122
4.3 FUNKTION	123
4.3.1 Alltagssprache, Artefakte und Biologie	124
4.3.2 Teleologie und technische Normativität.....	126
4.3.3 Zwischenfazit: Kooperation als Funktion	127
4.3.4 Dispositionale und ätiologische Funktionstheorien.....	131
4.3.5 Funktionale Analyse und Systemtheorie.....	136
4.3.6 Selbstreproduktion und Funktionszuschreibung	141
4.3.7 Zufall und Nebenproduktmutualismus	143
4.3.8 Fazit.....	145
KAPITEL 5: REKONSTRUKTION UND REFORMULIERUNG DES PROBLEMS DER EVOLUTION DER KOOPERATION	147
5.1 SPRECHWEISEN ÜBER KOOPERATION ALS „PROBLEM IM PROBLEM DER KOOPERATION“	150
5.1.1 Sprechweisen in Fragen und Antworten zum Problem der Kooperation	153
5.1.2 Sprechweisen über Kooperation in Anwendung von Spieltheorie	157
5.1.3 Evolution von Kooperation als Entstehung und als Etablierung von Kooperation.....	170
5.2 PARADOXIEN, FEHLKONZEPTE, MISSVERSTÄNDNISSE UND ÄQUIVOKATIONEN IM FOKUS	174
5.2.1 Der Blick auf Paradoxien: Augenmerk der Fachliteratur.....	176
5.2.1.1 Paradoxien bei der Anwendung von Spieltheorie in der Evolutionsbiologie.....	177
5.2.1.2 Fehlkonzepte im Augenmerk der Fachliteratur.....	180
5.2.1.3 Missverständnisse am Beispiel von Reziprozität	187
5.2.1.4 Äquivokation am Beispiel von „to cooperate“	195
5.2.2 Ein Blick hinter Paradoxien: Rekonstruktion von Kooperation am Beispiel des Teilens von Blut bei <i>Desmodus rotundus</i>	198
5.2.2.1 Das Teilen von Blut bei <i>Desmodus rotundus</i> als erklärungsbedürftiges Phänomen	199
5.2.2.2 Rekonstruktion von Kooperation als Funktion in modellbasierten Erklärungen zur Evolution der Kooperation	201
5.3 REFORMULIERUNG DES PROBLEMS DER EVOLUTION DER KOOPERATION	206
KAPITEL 6: SCHLUSSBETRACHTUNG.....	207

ANHANG	213
1. UNTERSUCHUNGEN AN BAKTERIOPHAGE $\phi 6$	213
2. UNTERSUCHUNGEN AN BAKTERIEN	216
2.1 <i>Bewegungsverhalten von Myxococcus xanthus</i>	216
2.2 <i>Bildung von Siderophoren bei Vibrionaceae und die Evolution von ZD-Strategien</i>	217
3. FEINDSCHAUVERHALTEN BEI FISCHEN	222
4. TEILEN VON BLUT BEIM GEMEINEN VAMPIR (<i>DESMODUS ROTUNDUS</i>)	227
4.1 <i>Verbreitung und Lebensraum von Desmodus rotundus</i>	228
4.2 <i>Körpermerkmale von Desmodus rotundus</i>	229
4.3 <i>Fortpflanzung bei Desmodus rotundus</i>	231
4.4 <i>Gruppenleben von Desmodus rotundus</i>	231
4.5 <i>Ernährung und Jagdverhalten von Desmodus rotundus</i>	234
4.6 <i>Teilen von Blut: Wilkinson (1984) und Fortführungen der Forschung</i>	236
LITERATURVERZEICHNIS	242

Kapitel 1: Einleitung

Die Evolution hat eine Fülle von Lebensformen hervorgebracht, die untereinander in vielfältigen Wechselbeziehungen stehen. Kein Organismus existiert unabhängig von anderen Organismen und die Interaktion mit diesen ist lebensnotwendig. Ein erfolgversprechendes Prinzip ist hierbei das gemeinschaftliche Zusammenwirken – das Ausbilden von Kooperationen.

Kooperationen nehmen bei der Beschreibung von Organismen, Tiersozietäten und menschlichen Gesellschaften einen schier unermesslichen Raum ein. Sie sind soziale Phänomene und unverzichtbarer Gegenstand für Beschreibungen und Erklärungen von Gruppenverhalten. Der Frage nach ihrer Entstehung, Etablierung und Stabilität kommt deshalb nicht nur in der Biologie eine besondere Bedeutung zu. Auch in den Sozial- und Wirtschaftswissenschaften, den Rechtswissenschaften und nicht zuletzt in der Philosophie stehen sie im Hinblick auf normative Begründungen menschlichen Verhaltens im Blickpunkt des Interesses.

1.1 Das Problemfeld

Im Bereich der Biologie lässt sich die Existenz von Kooperationen kaum bestreiten. Kooperative Phänomene werden schon bei Bakterien beobachtet und reichen bis zu hochkomplexen Ausprägungen menschlicher Zusammenarbeit. Kooperation ist in der Biologie ein weit gefasster Begriff und beschreibt verschiedenste Formen der Interaktion. Haben alle daran beteiligten Organismen einen offenkundigen Nutzen, gilt das Phänomen gemeinhin nicht als erklärungsbedürftig. Anders verhält es sich in den Fällen, in denen ein mit Kosten, Verzicht oder Risiko einhergehendes Verhalten beobachtet wird. Diese Phänomene sind im Hinblick auf die Evolutionstheorie erweiterungs- und erklärungsbedürftig.

Bereits Charles Darwin war sich des Problems bewusst. Und nicht nur das. Mit Blick auf die sterilen Kasten der Honigbiene schreibt Darwin: „I [...] will confine myself to one special difficulty, which at first appeared to me insuperable, and actually fatal to my whole theory.“¹ Vor der Prämisse von Konkurrenz und dem Primat von Eigennutz erscheint die Erklärung der Evolution eines solchen Phänomens durch natürliche Auslese geradezu paradox. Das Phänomen wird zum Problem. Nicht für die Natur, aber für den Menschen, der die Wege der Evolution nachzeichnen und verstehen will. Er steht vor dem „Problem der Kooperation.“

¹ Charles Darwin: *The Origin of Species: By Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, 1985 [1859], S. 257.

Seit nun mehr als eineinhalb Jahrhunderten beschäftigt dieses Problem Evolutionsbiologen. Dabei wurden zwei Wege beschritten: Man rüttelt an den Prinzipien des Darwinismus oder man hält an dem Bild des Lebewesens oder Gens als Fitnessmaximierer fest. Charles Darwin selbst sah eine Erklärung in der Verwandtschaft und skizzierte damals bereits in Grundzügen die später durch William D. Hamilton (1963/1964) formalisierte Theorie der inklusiven Fitness.² Ein prinzipiell anderer Weg findet sich bei Pëtr Alekseevič Kropotkin, der einen egoistischen Impetus grundsätzlich abstritt und betonte, dass die Natur die Organismen geradezu lehre, sich zusammenzuschließen und gegenseitig zu unterstützen.³ Zumeist aber unternahm man den Versuch, die Kooperation in die Evolutionstheorie zu integrieren. Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wurde zunächst die Vorstellung verfolgt, ein Merkmal müsse nicht für einzelne Individuen von Vorteil sein, es könne auch im Dienste der Erhaltung der Art oder der Gruppe stehen. Um genetische Grundlagen erweitert führte der Weg dann von der Gruppenselektion wieder zu der bereits bei Darwin angedachten Theorie der Verwandtenselektion. Bei Interaktionen zwischen nicht verwandten Individuen oder Organismen verschiedener Spezies zeigten sich jedoch deren Grenzen. Diese Kategorien von Kooperation führt man seit Robert Trivers (1971) zumeist auf einen reziproken Altruismus bzw. reziproke Kooperation zurück. Ein kostspieliges Verhalten könne sich demnach dann lohnen, wenn es mit einer späteren Rückzahlung verrechnet werde.⁴

In dieser Zeit hielten auch quasirationale Modelle als Grundlage biologischer Erklärungen für kooperatives Verhalten vermehrt Einzug in das Forschungsfeld. Eine besondere Bedeutung kommt hierbei dem Gefangenendilemma zu. Bereits von Trivers verwendet, hat es seit den 1980er Jahren einen ungeahnten Siegeszug innerhalb der theoretischen Biologie genommen. Martin A. Nowak und Karl Sigmund konstatieren 1999: „The prisoner’s dilemma was devised by game theorists barely 50 years ago. Today it seems difficult to conceive how moral philosophers, political thinkers or evolutionary biologists could ever have managed without it.”⁵ Das Gefangenendilemma hat inzwischen Erweiterungen erfahren und auch andere Spiele wurden entwickelt und getestet.⁶ Als reduktionistisches Modell aber ist es nach wie vor ein wichtiger Bestandteil der Kooperationsforschung.

² Charles Darwin, so Lee Alan Dugatkin, habe damit dieses Paradox gelöst. Siehe Lee Alan Dugatkin: *Cooperation Among Animals: An Evolutionary Perspective*, 1997, S. 5. William D. Hamilton (1964) The genetical evolution of social behavior I und II, in: *Journal of Theoretical Biology* 7, S. 1-16 und S. 17-52.

³ Pëtr Alekseevič Kropotkin: *Mutual Aid: A Factor of Evolution*, 1902.

⁴ Robert Trivers (1971) *The Evolution of Reciprocal Altruism*, in: *The Quarterly Review of Biology* 46, S. 35-57.

⁵ Martin A. Nowak und Karl Sigmund (1999) *Phage-lift for game theory*, in: *Nature* 398, S. 367.

⁶ Als ein interessantes Beispiel kann hier das Snowdriftspiel genannt werden. Siehe Michael Doebli und Christoph Hauert (2005) REVIEWS AND SYNTHESIS: Models of cooperation based on the Prisoner’s Dilemma and the Snowdrift game, in: *Ecology letters* 8(7), S. 748-766.

Richtungsweisend für das Forschungsfeld waren besonders die Arbeiten des Politologen Robert Axelrod. Sein Ansatz verfolgt den Weg, über die Entwicklung und Etablierung von Kooperationen beim Menschen allgemeine Rückschlüsse auf die Evolution der Kooperation als strategische Verhaltensweise zu ziehen. Die Parallele zwischen dem „Problem der Kooperation“ und dem Gefangenendilemma liegt dabei in der vermeintlichen Paradoxie, die Kooperation als Produkt der natürlichen Selektion vor der Prämisse von Eigennutz zu erklären – so wie die Entstehung von Kooperation aus einer Situation wie der in einem Gefangenendilemma mit Defektion als dominanter Strategie bei einmaligem Spiel. Geleitet sind Axelrods Untersuchungen zur *Evolution der Kooperation* (1984) dabei zunächst von der zentralen Frage: „Unter welchen Bedingungen entsteht Kooperation in einer Welt von Egoisten ohne zentralen Herrschaftsstab?“⁷ Zusammen mit William D. Hamilton untersuchte er die Evolution der Kooperation in biologischen Systemen. Man kam zu dem Schluss, dass Kooperation auch ohne Voraussicht bei nicht-rationalen Lebewesen entstehen könne aufgrund der „evolutionären Mechanismen der Genetik und durch das Überleben des Tüchtigsten“.⁸ Axelrod widmet sich in seiner Arbeit der Entstehung der Kooperation, vor allem aber den Dynamiken der Etablierung: „Sobald Gene für kooperatives Verhalten existieren“, so Axelrod, „wird die Selektion Strategien fördern, die Kooperation auf Anhaltspunkte in der Umgebung stützen.“⁹ Axelrods und Hamiltons Ergebnissen zufolge braucht es für die Evolution von Kooperation die genetische Disposition zur Entstehung und mindestens eine kleine Gruppe von Individuen mit Gelegenheit zur Interaktion und damit zur Etablierung. Dann könne sich Kooperation auch ohne die Annahme von Voraussicht durchsetzen und auf Basis der natürlichen Selektion als stabil erweisen.¹⁰

An dieser Stelle nun soll eine erste Abgrenzung von Fragen zur Evolution der Kooperation und zu Sprechweisen über das Problem eingeflochten werden, die im Rahmen der vorliegenden Arbeit Verwendung finden. Unterschieden werden das „Problem der Kooperation“ und das „harte Problem der Kooperation“¹¹, wobei das harte Problem der Kooperation letztlich eine

⁷ Robert Axelrod: *Die Evolution der Kooperation*, 2005, S. 3.

⁸ Axelrod 2005, S. 19. Siehe auch R. Axelrod und W. D. Hamilton (1981) *The evolution of cooperation*, in: *Science* 211, S. 1390-1396.

⁹ Axelrod 2005, S. 88. Axelrod verweist auf Robert Trivers (1971).

¹⁰ Vgl. Axelrod 2005, S. 18.

¹¹ Die Bezeichnung ist gewählt in Anlehnung an eine Arbeit des Sozialpsychologen Kimmo Eriksson und des Soziologen Pontus Strimling. In ihrem soziologischen Aufsatz, der sich mit der kulturellen Evolution von Institutionen beschäftigt, schreiben sie: „We define the ‘hard problem of cooperation’ as that of achieving high levels of cooperation in a group of non-cooperative types. [...] When all group members are of a cooperative type it is easy to achieve cooperation; the worst case is when all group members are of a non-cooperative type. We shall refer to the latter situation as *the hard problem of cooperation*.“ Kimmo Eriksson und Pontus Strimling (2012) *The hard problem of cooperation*, in: *Public Library of Science ONE* 7(7), e40325, S. 1. [Hervorhebung im Original]

Unterkategorie des Problems der Kooperation bildet. Während das „Problem der Kooperation“ die Etablierung von Kooperation in den Blick nimmt, zeichnet sich das „harte Problem der Kooperation“ durch die Frage aus, wie Kooperation aus einer Gruppe reiner Defektoren entsteht. Es zielt damit zum einen auf die Frage ab, wie der erste Akt von Kooperation entsteht und zum anderen, wie in einer Umgebung von Defektoren Kooperation Fuß fassen kann. Gibt es erst einmal eine kleine Gruppe von Kooperatoren, kann sich Kooperation aber unter Umständen etablieren. Mit dem Fokus der vorliegenden Arbeit auf Formen nicht-menschlicher Kooperation ist im Folgenden mit der Bezeichnung „hartes Problem der Kooperation“ die Frage nach der genuinen Entstehung gemeint und damit die Frage nach den physischen Voraussetzungen eines Organismus zur Teilhabe an einer Kooperation.

Es existiert heute eine umfangreiche Literatur zur Evolution der Kooperation, die das Thema aus der Perspektive verschiedener Fachrichtungen und Fachdisziplinen beleuchtet. Die Forschung zur Evolution der Kooperation ist ein äußerst produktives Feld, und die „natürliche Kooperation“ wurde von Martin A. Nowak gar als „drittes fundamentales Prinzip der Evolution“¹² neben Mutation und Selektion in den Stand eines Evolutionsprinzips erhoben. Das Problem der Kooperation aber scheint noch nicht gelöst. Angesichts der vielseitig orientierten Beschäftigung mit dem Thema verwundert es dabei kaum, dass sich in Untersuchungen zur Evolution der Kooperation zum einen sehr unterschiedliche konzeptionelle Ansätze, zum anderen aber auch sehr unterschiedliche Begrifflichkeiten und Sprechweisen über Kooperation finden. Diese erschweren die wissenschaftliche Diskussion und die Verständigung über den Gegenstand der Frage; es kommt zu vermeintlichen Fehlkonzepten, Äquivokationen und vermeidbaren Missverständnissen. So liegt der Verdacht nahe, dass es neben dem Problemkreis der Evolution der Kooperation mit den Fragen nach der Etablierung und der Entstehung einen zweiten Problemkreis gibt, der das zu lösende Problem zumindest in Teilen überdeckt. Insofern stellt sich die Frage, ob eine der Ursachen dafür, dass das Problem der Kooperation weiterhin als Rätsel, Herausforderung, Puzzle oder als Paradox bezeichnet wird, zumindest in Teilen auf der sprachlich-semantischen Ebene verortet ist.

Die vorliegende Arbeit ist geleitet von der Suche nach Ursachen für das Fortbestehen des Problems der Kooperation und nimmt sich zum Ziel, aus den Ergebnissen der Untersuchung einen Vorschlag für eine Konzeptualisierung von Kooperation zu machen, auf deren Grundlage mindestens einige der Paradoxien vermieden werden könnten.

¹² Martin A. Nowak: Five Rules for the Evolution of Cooperation, in: *Science* 314(5805), S. 1563.

1.2 Der Gang der Untersuchung

Als Problem der Kooperation kann die folgende Ausgangsfrage angesehen werden: „Kann die natürliche Selektion Kooperation begünstigen oder gar hervorbringen?“ Liegen die Ursachen für das Fortbestehen des Problems auf der einen Seite in der Konzeptualisierung des Problems und auf der anderen Seite im Sprechen über das Problem, erfordert das Auflösen von Paradoxien eine Rekonstruktion von Frage und Antworten. Folgt man der Vermutung, dass Paradoxien sowohl aus der Formulierung des Problems als auch aus dem Sprechen über das Problem hervorgehen, ergibt sich für den Gang der Untersuchung die Notwendigkeit, die dem Problem der Kooperation gleichsam mitgegebenen Begriffe und Konzepte einer Analyse zu unterziehen und sie innerhalb des Problems der Kooperation zu verorten. In Kapitel 2 *Untersuchungsfeld der Kooperation und Problemstellung* werden daher Verwendungen und Bedeutungen des Begriffs der Kooperation in den Blick genommen. Logische Schwierigkeiten von Klassenbildungen für den Erklärungsgegenstand werden aufgezeigt und in Grundzügen eine Reformulierung des Problems der Kooperation skizziert. Diese beinhaltet anstelle einer Selektion von Kooperation die Selektion von Mechanismen für Kooperation. Diese Mechanismen werden dann in Kapitel 3 *Grundlagen der Spieltheorie und Erklärungsansätze für die Evolution der Kooperation* genauer beleuchtet und die spieltheoretischen Grundlagen der Modellbildung behandelt. Als Mechanismen der Kooperation werden Verwandtenselektion, direkte Reziprozität, indirekte Reziprozität, Netzwerkreziprozität und Gruppenselektion eingeführt. Während ein Mechanismus an den Organismus gebunden und auf Gene rückführbar ist, ist Kooperation eine Wirkung in einem System. Für die Rekonstruktion und die Reformulierung müssen daher die zugrunde liegenden Begriffe geklärt werden. Nicht nur für den Problemgegenstand ist das Aufschlüsseln der Begriffe und Konzepte unerlässlich, sondern auch im Hinblick auf mögliche semantische Missverständnisse in Diskussionen über das Problem. So nimmt das Kapitel 4 *Gen, Merkmal und Funktion – Grundlagen der Reformulierung* die Bedeutungsvielfalt der Begriffe Gen, Merkmal und Funktion in den Blick und prüft die Konzepte auf ihre Verwendung für den Gegenstand der Kooperation hin. Kooperation, so wird gezeigt, kann als Funktion konzeptualisiert werden. In Kapitel 5 *Rekonstruktion und Reformulierung des Problems der Evolution der Kooperation* wird dann möglichen Ursachen für Missverständnisse nachgespürt. Sprechweisen über Kooperation in modellbasierten Erklärungen werden analysiert und Äquivokationen als eine Ursache ausgemacht, die zu Missverständnissen, vermeintlichen Fehlkonzepten und letztlich zu Paradoxien führen können. Auch wird geprüft, ob die Konzeptualisierung der Kooperation als Funktion dazu beitragen kann, Abhilfe für die vielfältigen Probleme in den Verständigungen

über die Evolution der Kooperation zu schaffen. Mit der Rekonstruktion von Kooperation am Beispiel des Teilens von Blut beim Gemeinen Vampir, *Desmodus rotundus*, wird die Konzeptualisierung von Kooperation als Funktion dann an einem konkreten Fallbeispiel erprobt und auf ihre Praktikabilität hin getestet. Die Arbeit schließt mit dem Versuch einer Reformulierung des Problems der Evolution der Kooperation als Selektion von Organismen mit Mechanismen für Kooperation. Das abschließende Kapitel 6 *Eine Schlussbetrachtung* nimmt noch einmal die über eine Reformulierung auflösbaren Problemkreise der Paradoxien der Kooperation in den Blick und weist die Stabilität als eines der zentralen Probleme der Kooperation aus.

Kapitel 2: Untersuchungsfeld der Kooperation und Problemstellung

Das Kapitel 2 gibt zur Einführung einen ersten Einblick in die Verwendung und in die Bedeutung des Begriffs der Kooperation und spannt zugleich das Problemfeld auf. In Unterkapitel 2.1 *Der Begriff der Kooperation: Ursprung, Genese und Alltagsverständnis* werden unter 2.1.1 *Kooperation in der Biologie: Definitionen und Beispiele* der Ursprung des Begriffs sowie dessen allgemeine Verwendung in der Biologie vorgestellt. Unterkapitel 2.1.2 *Kooperation beim Menschen: Entstehung von Normen und Moral* nimmt die Kooperation beim Menschen in den Blick; der Schwerpunkt der Arbeit aber liegt auf der Betrachtung nicht-rationaler Akteure. In seiner engeren Bedeutung wird Kooperation als Verhalten beschrieben, das für den Akteur kostspielig ist. Es kann mit Anstrengung oder Reproduktionseinbußen verbunden sein oder auch mit einem Verzicht auf Ausbeutung anderer. Vor der Prämisse von Konkurrenz und dem Primat von Eigennutz stellt sich aus evolutiver Sicht die Frage nach einer Erklärung für ein solches Verhalten. So formuliert der Physiker und Biologe Robert M. May:

„I often leave university committees and discussions with a renewed appreciation for one of the central problems of evolutionary biology: how can natural selection favour cooperative acts within groups, given that selfish individuals can gain by cheating?“¹³

Die Frage Mays umreißt das oftmals als Rätsel oder Paradox bezeichnete „Problem der Kooperation“. Es wird in Kapitel 2.2 *Das Problem der Kooperation: Schwierigkeiten der Erklärung* vorgestellt. Es beinhaltet vornehmlich die Frage, wie natürliche Selektion Kooperation begünstigen kann. Neben die Frage nach der Etablierung tritt die Frage nach der Entstehung von Kooperation aus einer Population von Defektoren. Dieses „harte Problem der Kooperation“ scheint noch größere Rätsel aufzugeben als die Etablierung von Kooperation in gemischten Populationen.

Die vorliegende Arbeit hat zum Ziel, neben einer begrifflichen und konzeptionellen Rekonstruktion von Erklärungen einen Vorschlag zur Reformulierung und damit auch zur Lösung des Problems der Kooperation zu machen. Die Reformulierung fußt unter anderem auf der Betrachtung der logischen Struktur des Erklärungsgegenstandes – aufbauend auf der Definition der Kooperation. In Unterkapitel 2.3 *Kooperation als Komplement: Klassenbildung und philosophische Überlegungen* wird herausgearbeitet, dass es sich bei Kooperation um eine mit Eigennamen versehene Komplementklasse von Egoismus handelt und es werden die damit verbundenen logischen Schwierigkeiten aufgezeigt. In Unterkapitel 2.4 *Survival of the fittest –*

¹³ Robert M. May (1987). More evolution of cooperation, in: *Nature* 327, S. 15.

Reformulierung als Lösungsansatz für das Problem der Kooperation wird ein erster Vorschlag für die Reformulierung des Problems der Kooperation skizziert, den es in Kapitel 5 *Rekonstruktion und Reformulierung des Problems der Evolution der Kooperation* praktisch zu erproben und für eine allgemeine Reformulierung kritisch zu prüfen gilt. Die Reformulierung verschiebt dabei den Fokus von einer Selektion von Kooperation hin zu einer Selektion von Mechanismen für Kooperation. Kooperation wird zur Eigenschaft zweiter Ordnung und kann als Disjunktion mehrerer Klassen mit spezifischen Eigenschaften gefasst werden. Dies schwächt das Problem der Kooperation in zweierlei Hinsicht ab: Zum einen richtet sich die Selektion für einen Mechanismus auf ein Merkmal mit speziellem Inhalt, zum anderen bietet die Reformulierung des Problems auch eine Lösung für das harte Problem der Kooperation und damit für die Entstehung eines solchen Merkmals. Dies wird in Unterkapitel 2.5 *Arrival of the fittest – Natürliche Selektion als Lösung für das harte Problem der Kooperation* herausgearbeitet. Wie in Darwins Züchtermodell liest die natürliche Selektion nicht nur aus, sie schafft über Rekombination auch neue Merkmale.

Die Reformulierung des Problems der Kooperation ermöglicht einen perspektivisch neuen Zugang zu vermeintlichen Paradoxien der Kooperation und bietet eine Lösung an, in der nicht die Selektion von Kooperation den Ausgangspunkt bildet, sondern die Selektion von Mechanismen für Kooperation. Im Fortgang der Arbeit wird nach der Besprechung der Konzepte von Genen, Merkmalen und Funktionen in Kapitel 4 *Gen, Merkmal und Funktion – Grundlagen der Reformulierung* Kooperation als Funktion gefasst. Ansatzpunkt der Selektion sind Organismen mit Merkmalen für Mechanismen für Kooperation.

2.1 Der Begriff der Kooperation: Ursprung, Genese und Alltagsverständnis

Der Begriff Kooperation stammt vom spätlateinischen *cooperatio*. *Cooperatio* setzt sich aus dem Präfix *cum* (lat.: mit, zusammen, völlig) und dem Substantiv *operatio* (lat.: Arbeit, Verrichtung, Betätigung, Wirken) zusammen und wird mit Mitwirkung oder Mitarbeit übersetzt. Ursprünglich verstand man unter Kooperation allgemein eine Mitwirkung, wobei der Begriff zunächst in der Theologie in zweierlei Bedeutung Verwendung fand: Zum einen in der Beteiligung an einem sündhaften Vergehen, zum anderen im Zusammenwirken menschlichen Willens und göttlicher Gnade in Heilsakten.¹⁴

¹⁴ Vgl. Friedrich Landwehrmann: „Kooperation“, in: Joachim Ritter, Karlfried Gründer und Gottfried Gabriel (Hrsg.): *Historisches Wörterbuch der Philosophie online*, 2017, Schwabe Verlag unter https://www-schwabeonline-ch.ubproxy.ub.uni-heidelberg.de/schwabexaveropp/elibrary/start.xav?start=%2F%2F%2A%5B%40attr_id%3D%27hwph_productpage%27%5D#_elibrary_%2F%2F%5B%40attr_id%3D%27verw.kooperation%27%5D_1653938044876, zuletzt aufgerufen am: 30.05.2022, sowie Friedrich Landwehrmann: „Kooperation“, in: Joachim Ritter, Karlfried Gründer und Gottfried Gabriel (Hrsg.): *Historisches Wörterbuch der Philosophie*, Bd. 4, 1976, S. 1091.

Im Folgenden soll weithin chronologisch auf den Begriff und die Bedeutung von Kooperation im Kontext von Soziologie und Biologie eingegangen werden: Schon Adam Smith unterstreicht die Bedeutung der Kooperation für das Gemeinwohl, insofern Kooperation ein Produkt der Arbeitsteilung ist. Als Kooperation wird ein bestimmter Aspekt der Arbeitsteilung angesehen. Mit Robert Owen findet der Begriff Eingang in sozialpolitische Zusammenhänge und wird zum Antonym des Konkurrenzprinzips eines ökonomischen Liberalismus. Im Jahr 1848 formuliert John Stuart Mill eine *Theorie der Kooperation*. Mill versteht unter Kooperation gemeinsames Handeln zur Steigerung der Produktivität der Arbeit. Anders als Smith bezeichnet Mill als Kooperation dabei nicht das Ergebnis eines Zusammenwirkens, sondern den Handlungsprozess. Karl Marx widmet der Kooperation im *Kapital* ein eigenes Kapitel und definiert sie als „die Form der Arbeit vieler, die in demselben Produktionsprozess oder in verschiedenen, aber zusammenhängenden Prozessen planmäßig neben- und miteinander arbeiten.“¹⁵

Neben der Verwendung in sozialpolitischen Zusammenhängen findet der Begriff in der Soziologie breite Verwendung. Eine umfangreiche Definition liefert Robert A. Nisbet. Nisbet versteht unter Kooperation ein gemeinschaftliches Verhalten bzw. eine Zusammenarbeit auf gemeinsamen Interessen basierend oder auf eine Belohnung hin ausgerichtet. Alle Beteiligten erwerben einen Anteil. Dieser muss nicht real existieren; er kann auch eingebildet sein. Nisbet unterscheidet zwischen Prozess und Sozialstruktur: Während Kooperation als Prozess eine zentrale Rolle bei der Entwicklung der Arten und dem Artwandel zukomme, finde man Kooperation als Sozialstruktur in zahllosen Organisationen, die vom Menschen zum Zweck gemeinschaftlichen Verhaltens auf ein bestimmtes Ziel hin geschaffen wurden. Solche Strukturen divergieren nach Nisbet nicht allein in ihrer Größe, sondern auch im Hinblick auf die Ziele.¹⁶ Eine Kooperation könne freiwillig oder unfreiwillig, direkt oder indirekt, formell oder informell sein. Auf höheren intellektuellen Ebenen beinhalte sie Reziprozität und die freiwillige Entscheidung für dieses Verhalten. Sie könne sogar zum Selbstzweck werden.

¹⁵ Vgl. Landwehrmann 2017 und Gründer 1976, S. 1091 sowie Metzler Lexikon Philosophie unter <https://www.spektrum.de/lexikon/philosophie/kooperation/1150>, zuletzt aufgerufen am: 14.05.2021, und Martin F. Meyer: Kooperation, in: Peter Prechtel und Franz-Peter Burkard (Hrsg.): Metzlers Philosophie Lexikon, 1999, S. 303. Jeweils mit Verweisen auf Adam Smith: *Works* 2, 1811, S. 19 (die Rede ist dort nicht unmittelbar von Kooperation, sondern von „Divison of labour“), Arthur L. Morton: *The Life and Ideas of Robert Owen*, 1962, John Stuart Mill: *Principles of political economy*, 1965, S. 116. Karl Marx und Friedrich Engels: *Das Kapital: Kritik der Politischen Ökonomie*, MEW 23, S. 344.

¹⁶ Siehe Robert A. Nisbet: „Cooperation“, in: David L. Sills und Robert K. Merton (Hrsg.): *International encyclopedia of the social sciences*, 1968, S. 384 ff. Als Beispiel für divergierende Ziele führt Nisbet eine kriminelle Vereinigung auf der einen und die Weltgesundheitsorganisation auf der anderen Seite an.

Nisbet unterscheidet neben der Differenzierung in Prozess und Sozialstruktur fünf Typen der Kooperation. Sie seien in allen Bereichen der Gesellschaft zu finden und existierten nur selten, wenn überhaupt jemals, isoliert. Namentlich handelt es sich um automatische Kooperation, traditionelle Kooperation, vertragliche Kooperation, direktive Kooperation und spontane Kooperation. Unter automatischer Kooperation versteht Nisbet in erster Linie Instinkthandlungen bei Tieren und Pflanzen zur Fortpflanzung oder zur Ernährung. Bei höheren Ordnungen dienten sie häufig dem gegenseitigen Schutz. Auch beim Menschen fänden sich Formen automatischer Kooperation, die eher von Instinkten geleitet seien und nicht (unmittelbar) wahrgenommen würden. Eine Form der Kooperation, die nicht von Instinkten abhängt, sondern durch soziale Normen geprägt ist, sei dabei die traditionelle Kooperation, wie man sie beispielsweise in festen Familienstrukturen (z. B. Hindus) oder in ländlichen Dorfgemeinschaften fände. In einer modernen Industriegesellschaft, in der die engen Bindungen der traditionellen Gemeinschaften durch individualistische und utilitaristische Beziehungen verdrängt werden, nähme die Anzahl vertraglicher Kooperationen zu. Sie seien gesetzlich fundiert oder entsprängen der freiwilligen Entscheidung für die Zusammenarbeit, wobei Dauer und Ziel der Kooperation festgelegt seien. Eine direktive Kooperation indes beruhe auf Vorschriften und Befehlen. Typischerweise fände man sie in militärischen Organisationen, aber auch im Schulsystem, bei Konzernen und Gewerkschaften oder in der Struktur von Kirchen und Vereinen. Der Zusammenschluss erfolge aufgrund eines gemeinschaftlichen Ziels oder einer klaren Norm, müsse aber nicht immer freiwillig sein. Zuletzt führt Nisbet die spontane Kooperation als die älteste, natürlichste und weitverbreitetste Form an. Sie entstehe nicht aus Traditionen, Verträgen oder Befehlen. Vielmehr handle es sich um situative Zusammenschlüsse von Bekannten und trete am häufigsten unter Freunden auf. Es gäbe diesen Typ aber auch in streng reglementierten Organisationen wie in der Armee oder in Unternehmen, um direktive Formen der Kooperation zu unterstützen oder ihnen entgegenzustehen. Zudem bedürften auch alle rational und sorgfältig geplanten Handlungen der spontanen Kooperation der Teilnehmer.

Der Kooperationsbegriff wurde in sozioökonomischen Kontexten geprägt und auf die Biologie übertragen. Als Antonym zur Konkurrenz wird er mitunter moralisch aufgeladen und findet häufig im Alltag Verwendung. Man meint zu verstehen, was Kooperation bedeutet. Übertragungen und eine breite Verwendung in der Alltagssprache können aber auch zu Missverständnissen führen. Umso mehr dann, wenn Begriffe in keiner der Disziplinen eindeutig

definiert sind.¹⁷ Das Kapitel 2.1.1 gibt zur Annäherung an das Problemfeld zunächst einen Einblick in allgemeine Definitionen und Beispiele. Auf die Verwendungen im Kontext der Erklärungen zur Evolution der Kooperation gehen nach der Erarbeitung der Grundlagen der Übertragungen (Kapitel 3) und Konzeptualisierungen (Kapitel 4) die Kapitel 5.1 *Sprechweisen über Kooperation als „Problem im Problem der Kooperation“* und 5.2 *Paradoxien, Fehlkonzepte, Missverständnisse und Äquivokationen im Fokus* ein. Sie zeigen auf, welche Probleme in den Verständigungen über die Evolution der Kooperation auftreten und wie diese den Weg zur Lösung des Rätsels verstellen.

2.1.1 Kooperation in der Biologie: Allgemeine Definitionen und Beispiele

Der Begriff Kooperation findet in der Biologie vielfach Verwendung, wird oft aber nicht eigenständig definiert oder in Stichwortverzeichnissen geführt. Häufig dient er als Überbegriff zur Beschreibung von Verhaltensweisen oder deren evolutiver Entstehung. Kooperation wird als Überbegriff für verschiedene Formen des Zusammenwirkens verwendet. Es existiert eine Vielzahl von Termini wie *Allianz*, *Koalition*, (*reziproker*) *Altruismus*, *Mutualismus*, *Arbeitsteilung* oder *Symbiose*, die teilweise zu den kooperativen Verhaltensweisen im weiteren Sinne gezählt werden oder synonym für Kooperation stehen. Die Tabelle 1 gibt eine Übersicht verschiedener Definitionen der Kooperation deutsch- und englischsprachiger Autoren.

Autor	Definition
TRIVERS 1985	Eine Handlung, häufig zwischen zwei Individuen, mit jeweiligen Kosten und Nutzen über eine gewisse Zeitspanne hinweg.
McFARLAND 1987	Verhalten, bei dem sich Artgenossen zu einer koordinierten Handlung zusammenschließen zu ihrem gegenseitigen Nutzen. Findet dieses zwischen verschiedenen Arten statt, wird es als Symbiose bezeichnet.
FRANCK 1997	Aktivität, die nicht nur einem Tier, sondern auch den Kooperationspartnern zugutekommt.
DUGATKIN 1997	Kooperation ist ein Ergebnis, das – ungeachtet der potenziell möglichen relativen Kosten für das Individuum – in einem gewissen Sinn 'gut' für die Mitglieder einer Gruppe ist; das Erreichen erfordert kollektives Handeln.
LINCOLN U.A. 1998	Koordiniertes Verhalten, bei dem sich Artgenossen zu einer Handlung zusammenschließen zu ihrem gegenseitigen Nutzen.

¹⁷ In ihrer Dissertation im Fachbereich Politik- und Sozialwissenschaften mit dem Thema *Nachgründungsdynamik neu gegründeter Unternehmen in Berlin im interregionalen Vergleich* kommt Christa Etter im Kontext der Grundlagen der Kooperationsforschung zu folgendem Schluss: „Der Terminus der Kooperation hat bis heute in Theorie und Praxis keine einheitliche Definition erfahren. Dieser Umstand hat mehrere Ursachen. Zum einen gehört die Kooperation zu den Begriffen, die sowohl im allgemeinen Sprachgebrauch, als auch in der Fachsprache Verwendung finden. Zum anderen liegt eine weitere Ursache darin begründet, dass sich unterschiedliche Disziplinen mit dem Phänomen der Kooperation beschäftigen und diese mit divergierendem Bedeutungsgehalt belegen. Selbst innerhalb einzelner Fachrichtungen konnte sich kein einheitliches Kooperationsverständnis durchsetzen. Darüber hinaus existiert eine Vielzahl an deutsch- und englischsprachigen Termini, wie z. B. strategische Allianz, Joint Venture, Netzwerk, Global Strategic Partnership, Koalition, Collaborative Agreements, die je nach Autor unterschiedlich definiert werden.“ Christa Etter: *Nachgründungsdynamik neugegründeter Unternehmen in Berlin im interregionalen Vergleich: Interaktionseffekte zwischen Unternehmen, unternehmerischem Umfeld, Kooperationsbeziehungen und unternehmerischem Erfolg*, 2004, S. 40.

CAMPBELL 2000	Verhaltensreaktion, durch welche die Umgebung durch kooperatives Verhalten modifiziert werden kann. [...] Teil des Sozialverhaltens, wenn ein bestimmtes Verhalten in der Gruppe erfolgreicher ist als bei einem Einzeltier
LAWRENCE UND HENDERSON 2000	Die Aufgabenteilung zwischen verschiedenen Tieren.
MEDICUS, UHL, ANHÄUSER 2002	Mutualistische Verhaltensweisen zwischen Mitgliedern einer Art, die den Beteiligten Vorteile bringen.
ILLIES 2006	Wechselseitige Hilfe, bei der sich zwei Artgenossen gleichzeitig helfen.
JUNKER 2006	Bei vielzelligen Tieren und Pflanzen die perfekte Arbeitsteilung und Zusammenarbeit von Einzelorganismen (Zellen).
KAPPELER, VAN SCHAİK 2006	Eine Verhaltensweise oder ein anderes Merkmal, die einem Artgenossen einen Nutzen verschaffen.
NOWAK 2006	Kooperation bedeutet, dass egoistische Replikatoren auf einen Teil ihrer reproduktiven Möglichkeiten verzichten, um einander zu helfen.
NOWAK 2013a	Kooperation bedeutet, dass zwei Individuen, die im Prozess der natürlichen Selektion Konkurrenten sind, einander helfen.

Tabelle 1: Ausgewählte Definitionen von Kooperation in der biologischen Fachliteratur¹⁸

Die Mehrzahl der Autoren definiert Kooperation als eine gemeinschaftliche Handlung von Artgenossen (McFarland 1987, Medicus, Uhl, Anhäuser 2002, Kappeler und van Schaik 2006, Illies 2006). Wesentliche Merkmale sind hierbei der jeweilige Nutzen für die Beteiligten (McFarland 1987, Medicus, Uhl, Anhäuser 2002) und die Koordination der Handlungen (McFarland 1987). Nicht immer werden diese Kriterien explizit genannt (vgl. Definition Campbell 2000) und zuweilen werden nur Beispiele für kooperatives Verhalten genannt, wie eine gemeinsame Jagd, die Aufzucht der Jungen durch ein Elternpaar und das kooperative Brüten. Doch nicht alle Definitionen implizieren ein solch enges Verständnis einer Kooperation als Zusammenarbeit zwischen Artgenossen. Als Kooperation wird ebenso das Zusammenwirken von Organismen verschiedener Arten beschrieben, wie die Interaktion von Zellen oder Molekülen innerhalb eines Organismus.¹⁹

¹⁸ Im Original: Robert L. Trivers: *Social Evolution*, 1985, S. 57, David McFarland (Hrsg.): *The Oxford Companion to Animal Behaviour*, 1987, S. 102, Dierk Franck: *Verhaltensbiologie*, 1997, S. 106 f., Lee A. Dugaktin: *Cooperation Among Animals: An Evolutionary Perspective*, 1997, S. 14, Roger L. Lincoln, Geoffrey A. Boxshall und Paul F. Clark: *A dictionary of ecology, evolution and systematics*, 1998, S. 98, Neil A. Campbell *Biologie*, 2000, S. 1168, Eleanor Lawrence und Isabelle F. Henderson: *Henderson's Dictionary of Biological Terms*, 2000, S. 132, Gerhard Medicus, Gabriele Uhl und Marcus Anhäuser: Kooperation, in: *Lexikon der Biologie*, 2002, Bd. 8, S. 168, Christian Illies: *Philosophische Anthropologie im biologischen Zeitalter: zur Konvergenz von Moral und Natur*, 2006, S. 123, Thomas Junker: *Die Evolution des Menschen*, 2006, S. 84 f., Peter M. Kappeler und Carel P. van Schaik: *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution*, 2006, Vorwort, Martin A. Nowak (2006) Five Rules for the Evolution of Cooperation, in: *Science* 314(5805), S. 1560, Martin A. Nowak (2013a) Natural cooperation, in: *Neurosciences and the Human Person: New Perspectives on Human Activities*, Pontifical Academy of Sciences, *Scripta Varia* 121, S. 237.

¹⁹ „Weniger häufig und störungsanfälliger, aber durchaus nicht ungewöhnlich ist die Zusammenarbeit zwischen Organismen, die nicht näher miteinander verwandt sind. Alle Formen von Symbiosen zwischen verschiedenen Arten sind hier zu erwähnen.“ Junker 2006, S. 85. So auch McFarland: „Cooperation between members of a different species is usually called symbiosis“. McFarland 1987, S. 102. Eine Symbiose wird bei Junker, aber auch bei McFarland, im Sinne der deutschen Terminologie verstanden und umfasst nicht den Parasitismus, der in der angloamerikanischen Literatur oftmals zu den Symbiosen gezählt wird.

Während weitgehend Einigkeit darin besteht, dass eine Kooperation allen Beteiligten Vorteile bringt, führen Autoren wie Kappeler auch Formen auf, die keinen direkten gemeinschaftlichen Nutzen erkennen lassen: „Wenn dadurch [durch Kooperation] für den Akteur Kosten entstehen, liegt Altruismus vor; wenn die beiden Individuen miteinander verwandt sind, spricht man von Nepotismus. Kooperation ist dabei der übergeordnete Begriff für alle Merkmale und Verhaltensweisen, die für andere vorteilhaft sind.“²⁰ Kappelers abschließende Definition des Überbegriffs der Kooperation beinhaltet demnach nicht den Aspekt eines gemeinschaftlichen Nutzens und deckt sich vielmehr mit der geläufigen Definition von Altruismus. Dem Altruismus kommt insofern eine besondere Stellung bei der Definition der Kooperation zu, da die Interpretation dieses Phänomens unmittelbaren Einfluss auf die Einordnung des Begriffs innerhalb der kooperativen Verhaltensweisen hat. Illies bezeichnet das altruistische Verhalten als einen „besondere[n] Fall“ der Kooperation, da anders als bei der „gewöhnlichen Kooperation, nicht alle Beteiligten unmittelbar von dem Handeln profitieren.“²¹ Hier wird deutlich, dass sich die Frage, ob der Altruismus eine kooperative Verhaltensweise ist oder nicht, in erster Linie daran bemisst, welche Bedeutung der Reziprozität zugesprochen wird. In der neueren Literatur wird der Altruismus häufig im Sinne eines *reziproken Altruismus* verstanden, der als kooperative Verhaltensweise betrachtet und synonym mit dem Begriff *reziproke Kooperation* verwendet wird²². Das Verhältnis von Kooperation und Altruismus ist in der Literatur umstritten.²³

Innerhalb eines Organismus bezeichnet der Begriff Kooperation das Zusammenwirken von Nukleinsäuren und Proteinen oder zwischen verschiedenen Proteinen. Nah verwandt ist der Begriff der *Kooperativität*. Damit werden Wechselwirkungen zwischen Untereinheiten eines Proteins bei Konformitätsänderungen bezeichnet.

²⁰ Peter M. Kappeler: *Verhaltensbiologie*, 2006, S. 544.

²¹ Illies 2006, S. 123

²² Vgl. auch Illies 2006, S. 129. Auf Missverständnisse beim Verständnis und der Abgrenzung von reziprokem Altruismus und Reziprozität geht Kapitel 5.2.1.3 *Missverständnisse am Beispiel von Reziprozität* ein.

²³ Siehe beispielweise David McFarland: *Animal behaviour. Psychobiology, ethology and evolution*, 1999, S. 120 und Gerhard Medicus, Gabriele Uhl und Marcus Anhäuser: Kooperation, in: *Lexikon der Biologie*, 2002, Bd. 8, S. 168. Während McFarland anführt, dass Kooperationen meist eine Form des Altruismus beinhalten, betonen Medicus, Uhl und Anhäuser, dass Kooperation keine altruistische Komponente voraussetzt. Es gibt in der Literatur auch Abgrenzungen von Kooperation zu Altruismus, bei denen Altruismus als etwas angesehen wird, das an einem Organismus für etwas selektiert wird, das einem anderen einen Fitnessgewinn verschafft und für den Verhaltensträger kostspielig ist. Stuart A. West, Ashley S. Griffin und Andy Gardner definieren Altruismus wie folgt: „A behaviour which is costly to the actor and beneficial to the recipient.“ Kooperation definieren die Autoren wie folgt: „A behaviour which provides a benefit to another individual (recipient), and which is selected for because of its beneficial effect on the recipient.“ Stuart A. West, Ashley S. Griffin und Andy Gardner (2007a) Social semantics: altruism, cooperation, mutualisms, strong reciprocity and group selection, in: *Journal of Evolutionary Biology* 20(2), S. 416. Kooperatives Verhalten verschafft nach diesem Verständnis somit einem anderen einen Vorteil und wird dafür ausgelesen, ist aber – anders als beim Altruismus – nicht zwingend mit Kosten für den Verhaltensträger verbunden. Vom Mutualismus wird Kooperation insofern abgegrenzt, als eine Selektion zum Vorteil eines anderen angenommen wird. Die mit diesem Ansatz verbundenen Schwierigkeiten werden in Kapitel 5.2.1.2 *Fehlkonzepte im Augenmerk der Fachliteratur* besprochen. Debatten über die Stellung von Altruismus und Kooperation berühren auch die Bewertung von inklusiver Fitness. Das Konzept der inklusiven Fitness stellt Kapitel 3.2.1 *Verwandtenselektion* vor. Im Kapitel 5.2.1.3 *Missverständnisse am Beispiel von Reziprozität* werden die teils scharfen Debatten um die inklusive Fitness gestreift.

Kooperation und verwandte Begriffe

Die Stellung von Kooperation zu verwandten Begriffen wie Arbeitsteilung, Mutualismus oder Symbiose ist nicht eindeutig. Im Folgenden werden der Kooperation nahestehende Begriffe näher klassifiziert. Tabelle 2 gibt eine Unterscheidung nach dem Kriterium, *wer* zusammenarbeitet, wofür der Begriff verwendet wird und wie lange die Zusammenarbeit erfolgt. Die Darstellung orientiert sich am Gros einschlägiger Lehrbuchdefinitionen.

Begriff	Organismen	Bezeichnung/Verwendung	Dauer
Kooperation	artgleich	mutualistisches Zusammenarbeiten, Reziprozität	ohne Angabe
Allianz	artgleich	Form der Kooperation als Koalition	ohne Angabe
	artverschieden	mutualistisches Zusammenleben	oft dauerhaft
Arbeitsteilung	artgleich	dauerhaftes Zusammenleben z. B.: Tierstock, Insekten, manche Wirbeltiere (Eusozialität) nur für eine kurze Zeit bei zahlreichen Wirbeltieren	impliziert Dauer
Symbiose	artverschieden	Form der Vergesellschaftung/des Zusammenlebens Lebensgemeinschaften zum gegenseitigen Nutzen	dauerhaft
Mutualismus	artverschieden	Wechselbeziehung	ohne Angabe
Altruismus	artgleich	fremddienliches Verhalten	ohne Angabe

Tabelle 2: Übersicht Kooperation und verwandte Begriffe. Eigene Darstellung in Anlehnung an geläufige Lehrbuchdefinitionen.²⁴

In der Regel wird Kooperation als Interaktion zwischen Artgenossen beschrieben, wobei zwei oder mehr Individuen für eine kurze oder längere Zeit zusammenarbeiten. Dieser eng gefasste Kooperationsbegriff unterscheidet sich insofern vom Mutualismus und der Symbiose, als dort ein für die Beteiligten vorteilhafter Zusammenschluss stattfindet, dieser jedoch nicht zwischen Artgenossen, sondern zwischen Organismen verschiedener Arten erfolgt. Altruismus wird als eine innerartliche Verhaltensweise beschrieben. Anders als die Symbiose oder der Mutualismus unterscheidet er sich von der Kooperation, insofern er nicht für alle Beteiligten vorteilhaft ist.

Arbeitsteilung ist eine weitere innerartliche Verhaltens- bzw. Lebensweise. Der Begriff findet sowohl für Tiere Verwendung, die dauerhaft zusammenleben (Eusozialität), als auch für eine Aufgabenteilung innerhalb der Kooperation. Ein Beispiel für Arbeitsteilung ist das Hetzen, Einkesseln oder Töten von Beute bei gemeinschaftlicher Jagd. Unter Eusozialität versteht man soziale Strukturen, bei denen Artgenossen verschiedene arbeitsteilige Aufgaben innerhalb einer

²⁴ Zugrunde gelegte Literatur siehe [18].

Fortpflanzungsgemeinschaft zukommen. Beispiele sind neben sozialen Insekten die Kolonien des Nacktmulls (*Heterocephalus glaber*).

Ähnlich weit gefasst ist der Begriff der Allianz. Er beschreibt Formen der Zusammenarbeit zwischen artgleichen sowie zwischen artverschiedenen Individuen. Zwischen artgleichen Individuen wird eine Allianz oft als Koalition und damit als eine Form der Kooperation betrachtet, aber auch lockere Bindungen zwischen verschiedenen Arten gelten als kooperativ.

Grad der Abhängigkeit

Die Verwendungen und Bedeutungen von Kooperation und verwandten Begriffen überschneiden sich. Das Kriterium wer kooperiert reicht für eine Einordnung und Abgrenzung allein nicht aus. Tabelle 3 unterscheidet nach der Enge der Zusammenarbeit und damit nach dem Grad der Abhängigkeit.


Bezeichnung	Phoresie	Epiphyten/ Epizoen	Inquilinen	Allianz	Mutualismus	Symbiose
Lebensform	Tiere als Transportmittel	Tier/Pflanze als Lebensraum genutzt	Bauten oder Hohlräume anderer Tiere als Wohnstätte	lockeres Zusammenleben	bestimmte Verhaltensweisen fördern Gedeihen	räumlich enges Zusammenleben
Beispiel	<i>Echeneis</i>	Orchideen, Ciliaten	<i>Gobiidae</i> , Garnele aber auch andere, z. B. <i>Carapus</i> (Entöken)	Strauße und Antilopen	Blütenpflanzen und Tiere (Blütenökologie), Ameise und Blattlaus (Trophobiose), Putzerfische, Anemone und Fisch	Einsiedlerkrebse und Aktinien (<i>Eupagurus pri-deauxi</i> und <i>A-damsia palliata</i>), Endosymbiosen von Bakterien im Darm
Wechselwirkungen	keine	keine	Ernährung selbstständig, aber auch Kooperation, z. B. Garnele und Grundel oder Kommensalismus	gegenseitige Unterstützung	wenig spezifizierte Wechselbeziehungen (z. B. Pollenblumen) bis hin zu vollständiger Abhängigkeit (z. B. <i>Angraecum</i> , <i>Ophrys</i>)	meist lebensnotwendige Bindungen
Vorteil	einseitig	einseitig	einseitig oder mutualistisch	mutualistisch	mutualistisch (oder Täuschungen)	mutualistisch
 zunehmender Grad der Abhängigkeit (Koevolution)						

Tabelle 3: Übersicht über verschiedene Lebensformen und die Enge der Zusammenarbeit²⁵

Es gibt Formen des Zusammenlebens von lockeren Verbindungen ohne gemeinschaftlichen Nutzen (Spalten 2, 3 und 4) über mutualistische Formen des Zusammenschlusses (Spalten 4 und 5) bis hin zu lebensnotwendig festen Bindungen (Spalten 6 und 7).

²⁵ Darstellung in Anlehnung an Volker Storch und Ulrich Welsch: *Kurzes Lehrbuch der Zoologie*, 2005, S. 346 ff. Eine Abgrenzung vom Mutualismus zur echten Symbiose fällt oftmals nicht leicht, zumal einige Phänomene zu einer Symbiose überleiten. Auch sie werden in der Literatur oftmals unter den Begriff Symbiose subsumiert. Vgl. Storch und Welsch 2005, S. 393.

Nutzen Tiere wie Schiffshalter (*Echeneididae*) andere Tiere, z. B. Haie, Schildkröten oder Wale als Transportmittel (Phoresie), profitiert der blinde Passagier, der andere Organismus trägt in der Regel aber keinen Schaden davon. Es handelt sich um lockere Verbindungen ohne Abhängigkeit von einem bestimmten Transportorganismus. Ähnlich verhält es sich bei Epiphyten oder Epizoen, die andere Pflanzen oder Tiere als Lebensraum nutzen. Auch hier nimmt der Träger in der Regel keinen Schaden. Es scheint keine Abhängigkeit vom Trägerorganismus zu geben, wohl aber Spezialisierungen auf bestimmte Arten.²⁶

Nutzen Tiere Bauten oder Hohlräume anderer, kann dies einseitig Vorteile bringen wie beim Kommensalismus von Ameisenfischchen (*Atelura formicaria*) in den Bauten von Ameisen, aber es gibt auch gemeinschaftliche Lebensweisen, wie bei den fast blinden, höhlengrabenden Garnelen (*Alpheus*), in denen neben der Garnele auch eine Grundel lebt (*Amblyeleotris steinitzi*) und die Garnele bei Gefahr warnt.²⁷ Letztere Lebensform zählt gemäß Tabelle 3 zu den Inquilinen; stehen die Vergesellschaftung zweier Arten und die Dauer im Vordergrund, käme aber eine Klassifizierung als Symbiose in Betracht (vgl. Tabelle 2). Unter dem Aspekt der gegenseitigen Hilfe könnte diese Partnerschaft auch als Allianz aufgefasst werden. Die Allianz ist dadurch gekennzeichnet, dass die Partner locker zusammenleben. Etwa Straußen- und Antilopenherden, die von den jeweiligen Warnungen vor Gefahren wechselseitig profitieren. Die Allianz ist kein überlebensnotwendiges Bündnis, wie es beim Mutualismus häufig und bei der Symbiose immer der Fall ist; die Abgrenzung zwischen Allianz und Mutualismus hin zur Symbiose ist dennoch nicht immer klar auszumachen.

Der Mutualismus bezeichnet zunächst allgemein einen gemeinschaftlichen Vorteil und nicht eine Abhängigkeit. Ein Beispiel hierfür ist die tiervermittelte Bestäubung von Blüten. Das Tier erhält Pollen oder Nektar, die Blüte wird effektiv bestäubt. Es haben sich Blüten entwickelt, die auf bestimmte Tierarten (meist Insekten) spezialisiert sind. So entstand ein zunehmender Grad der Abhängigkeit bis hin zu Fällen, in denen eine Pflanzenart von nur einer Insektenart bestäubt und befruchtet wird.²⁸ Die gegenseitige Abhängigkeit nimmt mit dem Grad der Koevolution der interagierenden Organismen zu; es entstehen lebensnotwendige Bindungen. Häufig werden diese Formen als Mutualismus und zu den Symbiosen im weiteren

²⁶ Die Lebensform eines Epiphyten ist nicht mit Halbparasiten und Vollparasiten zu verwechseln, die unmittelbar am Wirt schmarotzen. Ein übermäßiger Bewuchs mit Epiphyten kann dem Baum aber schaden. Schutz bieten kooperative Lebensformen mit Ameisen. Neben dem Angriff von Fraßfeinden zerkleinern Ameisen auch Schlingpflanzen und Epiphyten. Sie ernähren sich vom Nektar des Baumes und leben in speziellen Organen.

²⁷ Die Garnele nimmt über ihre Antennen Kontakt zur Grundel auf. Reagiert diese auf Gefahr, nimmt sie dies über die Antennen wahr und zieht sich gemeinsam mit der Grundel in die Höhle zurück.

²⁸ Ein Beispiel hierfür ist der Stern von Madagaskar (*Angraecum sesquipedale*) und der Schwärmer *Xanthopan morgani praedicta*. Die Blüten dieser madagassischen Orchideenart verfügen über einen Nektarsporn von bis zu 35 cm Länge, aus dem der nachtaktive Falter mit seinem circa 28 cm langen Saugrüssel Nektar entnimmt.

Sinne gezählt, wobei eine Symbiose im engeren Sinne als dauerhafte räumliche Bindung zwischen verschiedenen Arten verstanden wird. Bei Vergesellschaftungen von Akazien und Ameisen etwa deuten neuere Untersuchungen darauf hin, dass es in einigen dieser Fälle bis hin zur Symbiose reichende Abhängigkeiten gibt. So manipuliert *Acacia cornigera* die auf ihnen lebenden Ameisen der Gattung *Pseudomyrmex*. Die Ameisen können keine Saccharose verwerten, der Nektar der Akazien enthält keine Saccharose. Untersuchungen ergaben, dass im Labor aufgezogene Ameisen Saccharose verwerten können. Mit der ersten Aufnahme des Nektars der Akazie aber verlieren sie die Fähigkeit, Saccharose und damit andere Nahrungsquellen als den Akaziennektar erschließen zu können. Der Akaziennektar enthält Chitinase, dieses Enzym hemmt die zur Verdauung von Saccharose notwendige Invertase.²⁹

Mit zunehmender Abhängigkeit kann es auch zu phylogenetischen Großübergängen (*major evolutionary transitions*) und damit zu neuen Organismenformen kommen – so etwa bei der Symbiose von Pilz und Alge zur Flechte. Die Organismen verlieren ihre Autonomie und sind allein nicht lebensfähig. Grundaussage des Konzepts der phylogenetischen Großübergänge ist der Zusammenschluss ehemals selbständiger Fortpflanzungseinheiten zu komplexen Einheiten. Diese wiederum können Ausgangspunkt für neue Entwicklungslinien sein. Ein Beispiel ist die Entstehung von Vielzellern aus Einzellern. Einzelne Zellen verlieren nach Einbau in ein größeres System ihre Eigenständigkeit und werden Teil eines übergeordneten, arbeitsteiligen Funktionsgefüges. Neben dem Übergang zur Vielzelligkeit stellen Symbiosen eine weitere *major transition* dar. Eine besonders enge Verbindung ist die Endocytobiose: Artfremde Zellen werden in Wirtszellen eingebaut. Bei fakultativen Endocytobiosen können die Partner einzeln überleben, so zum Beispiel der Pilz *Geosiphon pyriformis* und das Cyanobakterium *Nostoc punctiforme*. Die fotosynthetisch aktiven *Nostoc*-Zellen können mittels Phagozytose in Blaszellen aufgenommen werden. Bei obligaten Endocytobiosen hingegen sind die Partner getrennt nicht überlebensfähig. Solch ein dauerhafter Einbau artfremder Zellen erfordert eine enge Koevolution. Startpunkt einer symbiogenetischen Entwicklung ist die *intertaxonische Kombination (ITC)*. Oft erfolgt der Transfer eines Großteils des Symbiontengenoms in den Kern der Wirtszelle und damit eine Zentralisierung der zellulären Steuerung. Die Symbionten werden reduziert zu Xenosomen, so z. B. Mitochondrien und Chloroplasten.³⁰

²⁹ Siehe Martin Heil, Alejandro Barajas-Barron, Domancar Orona-Tamayo, Natalie Wielsch, Ales Svatos und Micky Eubanks (2014) Partner manipulation stabilises a horizontally transmitted mutualism, in: *Ecology Letters* 17(2), S. 185-192. Bei *Acacia cornigera* handelt es sich um die Kugelkopf-Akazie; sie wird auch beschrieben als *Vachellia cornigera*. Für die Laboruntersuchung wurden Ameisen der Art *Pseudomyrmex ferrugineus* von Pflanzen der Kugelkopf-Akazie abgesammelt.

³⁰ Siehe Volker Storch, Ulrich Welsch und Michael Wink: *Evolutionsbiologie*, 2013, S. 236 ff. Unter einem Xenosom versteht man Kompartimente mit Genomresten aus einem anderen Organismenreich. Siehe *Spektrum*:

Unterscheidung nach Zielen der Kooperation

Neben der Unterscheidung wer kooperiert und wie eng die Bindung ist spielt auch eine zentrale Rolle, worin der Vorteil bzw. die Ziele liegen. Oftmals kann das gleiche Ziel attestiert werden, denkt man etwa an eine Gruppe von Afrikanischen Wildhunden (*Lycaon pictus*), die gemeinsam jagen, oder an Elterntiere, die gemeinsam den Nachwuchs versorgen. Auch bei einer schützenden Allianz zwischen Straußen und Antilopen handelt es sich um das gleiche Ziel. Eine Form der Schutzkooperation kann man auch bei Garnele und Grundel ausmachen. Der Unterschied der Allianz zur Kooperation zwischen den Wildhunden bei der Jagd oder dem gegenseitigen Warnen der Herdentiere besteht darin, dass zwar das Ziel mehr oder minder das gleiche ist, der Weg aber mit jeweils anderen Fähigkeiten bestritten wird. Er ähnelt eher einem Handel bzw. der Kombination von Fähigkeiten als der Vereinigung gleichförmiger Kräfte. Einem Tauschgeschäft kommt auch der Mutualismus in der Blütenökologie bzw. in der Fruchtausbreitung gleich, wobei sich nicht nur die Arten unterscheiden, sondern auch die Ziele. Während für die Pflanze die Vermehrung von Belang ist, liegt für den Bestäuber der Kooperationsgewinn im Nahrungsangebot. Erwähnung kann an dieser Stelle finden, dass es hierbei auch eine Fülle an Beispielen gibt, bei denen es zur Täuschung eines vermeintlichen Kooperationspartners kommt. Denkt man etwa an Orchideen der Gattung *Ophrys*, deren Blüten in Gestalt, Größe und Geruch weiblichen Insekten ähneln (z. B. Dolchwesen der Art *Dasyscolia ciliata*) und es zur Pseudokopulation zwischen Insekt und Pflanze kommt.

Entscheidung zur Kooperation

Zuweilen implizieren Begriffsdefinitionen der Kooperation eine mehr oder minder bewusste Entscheidung. Eine Kooperation muss aber keiner Reflexion entspringen; sie kann auch instinktiv erfolgen. Warder Clyde Allee bezeichnet eine solche Form als automatische Kooperation. Beispiele sind das Schwimmen von Fischen in einem Schwarm zum Schutz vor Fressfeinden, das gegenseitige Wärmen von Insekten oder das Aufopfern von Tieren unter schlechten Umweltbedingungen. Als Beispiel für eine Aufopferung nennt Allee einen marinen Plattwurm der Gattung *Procerodes* (Familie: Procerodidae, Stamm: Plathelminthes). Die Tiere leben in Gruppen von zehn bis fünfzig Individuen. Überführt man ein einzelnes Tier in Süßwasser, schwillt es an und zerfällt. Überführt man kleine Gruppen von Tieren, zerfällt ein gewisser Anteil ebenso schnell wie einzeln überführte Tiere; mit dem Zerfall aber ändert sich die Umgebung und die verbleibenden Tiere haben bessere Überlebenschancen. Bei der

Lexikon der Biologie unter <https://www.spektrum.de/lexikon/biologie/xenosom/71241>, zuletzt aufgerufen am: 26.05.2022.

automatischen Kooperation steht meist das Überleben in der Gruppe bzw. das Überleben der Gruppe im Fokus der Betrachtungen. Allees Ansatz war zunächst primär ökologisch, mit Sewall Wrights Konzept der Gruppenselektion rückten aber auch zunächst ausgesparte evolutionstheoretische Fragen in den Vordergrund.³¹

Allee benutzt Kooperation als Sammelbegriff für Phänomene, die heute meist als altruistisch gefasst werden. Er will zeigen, dass Kooperation allgegenwärtig und unabhängig von Verwandtschaft ist. Das Leben in Gruppen könne unter bestimmten ökologischen Bedingungen Vorteile bringen – anders als es der in den 1920er Jahren vorherrschenden Sicht auf die negativen Auswirkungen von Überbevölkerung und einem daraus resultierenden Existenzkampf entsprach. Untersuchungen hatten gezeigt, dass es negative Folgen für Tiere gibt wie Verkrüppelungen und das Sinken der Reproduktionsraten. Umso mehr müsse im Ausgleich dazu ein Zusammenleben in Gruppen Vorteile bringen. Untersuchungen an Asseln, Plattwürmern, Schnecken, Seeigeln und Protozoen brachten Allee zu dem Ergebnis, dass die Organismen mit ihrer Umwelt und nicht gegeneinander agierten und dass es nicht Verwandtschaft sei, die dieses Verhalten fördere.³²

Fälle automatischer Kooperation finden sich auch bei vielen Formen der Arbeitsteilungen. So bestehen einige Hohltierkolonien (z. B. Stachelpolyp *Hydractinia echinata*, Familie: Hydractiniidae, Stamm: Cnidaria) aus Nährpolypen, Geschlechtspolypen und Wehrpolypen. Auch die Arbeitsteilung bei sozialen Insekten in „kooperativer Anonymität“ ist genetisch programmiert³³. Innerhalb höherer Organisationsstufen wie bei Säugetieren erstarken mit der Entwicklung leistungsfähigerer Gehirne autonome Tendenzen. Neben die phylogenetische tritt die kulturelle Evolution, die von Zwängen des genetischen Programms befreit und vorausschauendes Handeln ermöglicht. Mit Wolfgang Wiesers Worten erfolgt eine „Emanzipation des Individuums von den Zwängen der Evolution“³⁴. Mit der Entwicklung der Sprache kommt schließlich ein Werkzeug hinzu, das Kooperationen erleichtert und beim Menschen eine fundamentale Rolle innerhalb der kulturellen Evolution spielt.

Der Begriff der Kooperation wurde bislang mit seinen verschiedenen Ausprägungen für die Biologie nichtmenschlicher Kooperationsphänomene erläutert. In groben Zügen soll er zum Abschluss des Kapitels 2.1 auf menschliche Erscheinungsformen ausgeweitet werden. Die

³¹ Siehe Lee Alan Dugatkin: *Wie kommt die Güte in die Welt? Wissenschaftler erforschen unseren Sinn für den anderen*, 2008, S. 61.

³² Siehe Wader C. Allee: *The social life of animals*, 1938, S. 20, 32 und S. 63 f. Siehe dazu auch Dugatkin 2008, S. 53 ff. sowie W. C. Allee (1927) *Animal Aggregations*, in: *Quarterly Review of Biologie* 2, S. 367-398.

³³ Wolfgang Wieser bezeichnet das perfekt ineinandergreifende programmierte System bei Ameisen und Termiten als „kooperative[] Anonymität“. Wolfgang Wieser: *Gehirn und Genom*, 2007, S. 118.

³⁴ a.a.O., S. 35: „Durch vorausschauendes, an virtuellen Modellen erprobtes Handeln können Individuen hoch entwickelter Tiere das Leben ihrer Nachkommen und damit auch den Verlauf der Evolution beeinflussen.“ Ebenda.

Kooperation beim Menschen ist ein überaus interessantes, notwendiges und zukunftsweisendes Thema. Schon Warder C. Allee verband 1928 mit seinen Forschungen die Hoffnung zeigen zu können, dass es Kooperation überall gebe, wo es Leben gebe. Wie Kropotkin glaubte Allee, dass die Menschen über den Nachweis verwandtschaftsunabhängiger Kooperation bei Tieren in der Lage sein sollten, diesen Zustand mit ihren moralischen Fähigkeiten zu erreichen und die Welt zu einem besseren Ort zu machen: „Um mit Sicherheit eine breitere Basis für Kooperationen – egal ob zwischen Rassen, Gruppen oder Nationen – zu schaffen, [sollte man] folgende praktische Methode anwenden [...]: [M]an bringt Kinder verschiedener Rassen ... oder auch Nationen zusammen, solange sie noch zu beeinflussen und in einem Alter sind, in dem sich ihre Denkmuster noch herausbilden. Dann werden sich, wenn sie vollkommen miteinander vertraut sind, neue kooperative Gruppen entwickeln ... In dieser Hinsicht scheint die menschliche Natur in den wesentlichen Punkten nicht so weit von der Natur einer Ameise oder ganz allgemein eines Tieres entfernt zu sein.“³⁵

2.1.2 Kooperation beim Menschen: Entstehung von Normen und Moral

Wenn auch das Hauptaugenmerk der vorliegenden Arbeit weniger im Bereich menschlicher Kooperationen liegt als vielmehr in der Rekonstruktion modellbasierter Ansätze zur Evolution der Kooperation, beschäftigt sich das folgende Unterkapitel mit der Entstehung von Normen und Moral beim Menschen und soll neben dem Einblick in biologische und sozialwissenschaftliche Klassifikationen des Kooperationsbegriffs auch einen Einblick in aktuelle Forschungen zur Evolution der Moral auf Basis der Kooperation geben – zumal sich auch hier Formen traditioneller, vertraglicher und in letzter Instanz direkter Kooperation finden. So skizziert Michael Tomasello in seiner *Naturgeschichte der menschlichen Moral* die Entstehung der Kultur aus der Kooperation. Der Ansatz will „die menschliche Moral in der menschlichen Kooperation [...] verankern, ohne sie darauf zu reduzieren.“ Ziel ist darüber hinaus, „eine evolutionäre Erklärung dafür zu liefern, wie die menschliche Spezies die strategische Kooperation der Menschenaffen in echte menschliche Moral transformierte.“³⁶ Die von Tomasello zusammen mit Alicia P. Melis, Claudio Tennie, Emily Wyman und Esther Herrmann entwickelte Interdependenzhypothese wird in die Rahmenhandlung einer möglichen naturhistorischen Geschichte der Evolution der Moral eingebettet.³⁷ Während zwar auch viele

³⁵ Warder C. Allee: *Cooperation Among Animals*, 1928, S. 424, zitiert aus Dugatkin 2008, S. 66; vgl. auch Dugatkin 2008, S. 60.

³⁶ Michael Tomasello: *Eine Naturgeschichte der menschlichen Moral*, 2016, S. 218 und S. 225.

³⁷ Zur Interdependenzhypothese siehe Michael Tomasello, Alicia P. Melis, Claudio Tennie, Emily Wyman und Esther Herrmann (2012) Two Key Steps in the Evolution of Human Cooperation: The Interdependence Hypothesis, in: *Current Anthropology* 53(6), S. 673-692.

Tierarten auf unterschiedliche Weisen voneinander abhängig seien, beruhe Tomasello zufolge die Interdependenz der Frühmenschen auf einem neuen und einzigartigen System proximaler psychologischer Mechanismen. Diese Mechanismen machen einen „pluralen Akteur“ und damit ein ‘wir’ möglich. Ein interdependentes, im Plural handelndes ‘wir’ bedeute eine Beteiligung an Akten *geteilter Intentionalität*. Dies führe den Menschen weg von rein strategischer Kooperation hin zu „echter Moral“. Die geteilte Intentionalität (*shared intentionality*) wird als allgemeine Rubrik gefasst, unter die die „einzigartigen menschlichen kognitiven Fähigkeiten [fallen], die für die Evolution der menschlichen Moral verantwortlich sind, und zwar vor allem im Hinblick auf einen Sinn für Fairneß und Gerechtigkeit.“³⁸ Bei der geteilten Intentionalität handelt es sich damit um eine biologische Fähigkeit, die eine intellektuelle Sozietät ermöglicht. Als einen ersten Schritt sieht Tomasello die gemeinsame Intentionalität (*joint intentionality*) innerhalb einer Dyade.³⁹

Für die Genese der Moral skizziert Tomasello einen möglichen Weg vom Frühmenschen hin zum zeitgenössischen Menschen, der seinen Ausgang in einem „selbstdomestizierte[n] Menschenaffen“⁴⁰ findet. Dieser zeichne sich durch Paarbindungen, Kinderbetreuung, Toleranz und Sanftheit aus. Infolge von Umweltveränderungen trete dieser in einen noch gemeinschaftlicheren Lebensweg ein. Nahrung konnte nicht mehr individuell beschafft werden. Es bildeten sich Kleingruppen zur gemeinschaftlichen Nahrungssuche. Innerhalb der Kleingruppe führte zweitpersonales soziales Engagement zu „dyadische[n] Interaktionen“⁴¹.

³⁸ Tomasello 2016, S. 82.

³⁹ Vgl. Tomasello 2016, S. 14 f. und S. 72. [Hervorhebungen im Original]

Der Begriff geteilte Intentionalität (*shared intention*) geht auf Michael Bratman zurück. Tomasello verweist an dieser Stelle auf Bratman sowie auf einflussreiche Arbeiten Margaret Gilberts. Michael Bratman (1992) *Shared co-operative activity*, in: *Philosophical Review* 101(2), S. 327-341, M. Bratman: *Shared Agency: A Planning Theory of Acting Together*, 2014, Margaret Gilbert (1990) *Walking together: A paradigmatic social phenomenon*, in: *Midwest Studies in Philosophy* 15(1), S. 1-14, M. Gilbert: *Joint commitment: How we make the social world*, 2013. Gilbert definiert geteilte Intentionalität anhand eines Beispiels: „Suppose Alice asks Ben ‘What are you doing this afternoon?’ and Ben, gesturing towards Celia, replies ‘We’re going shopping.’ If Alice were – improbably – to respond ‘I see: you intend to go shopping and Celia intends to go shopping’, Ben might irritably replay ‘No, no: we intend to go shopping!’ [...] I construe the phrase ‘shared attention’ roughly as follows: a *shared intention* is what people refer to when – as in Ben’s case – they utter everyday sentences of the form ‘We intend to do A’, ‘We both intend to do A’ or ‘We all intend to do A’ and so on.“ M. Gilbert (2008) *Two Approaches to Shared Intention: An Essay in the Philosophy of Social Phenomena*, in: *Analyse & Kritik* 30(2), S. 486. [Hervorhebungen im Original]. In Tomasellos *Naturgeschichte der menschlichen Moral* nicht dargestellt, aber in diesem Kontext erwähnenswert, ist in Teilen auch die Nähe zu Wilfrid Sellars in der Verbindung innerer Episoden (Privatheit über privilegierten Zugang zu eigenen inneren Episoden) und Intersubjektivität (im Prinzip kann jeder von den inneren Episoden der anderen wissen). Sellars will zeigen, dass es sich bei inneren Kategorien weder um Kategorienfehler handelt, noch dass sie nicht mit den Mitteln des intersubjektiven Diskurses aussprechbar wären. Siehe Wilfrid Sellars: *Der Empirismus und die Philosophie des Geistes*, 2002, S. 76 f.

⁴⁰ Tomasello 2016, S. 72.

⁴¹ a.a.O., S. 218. Im Unterkapitel *Gemeinsame Intentionalität* führt Tomasello die *Zwei-Ebenen-Struktur gemeinsamen Handelns* näher aus: „Eine gemeinschaftliche Tätigkeit, die durch gemeinsame Intentionalität strukturiert ist, besitzt eine Zwei-Ebenen-Struktur von Gemeinsamkeit und Individualität: Jedes Individuum ist sowohl das ‘wir’, das mit seinem Partner ein gemeinsames Ziel (bei gemeinsamer Aufmerksamkeit) verfolgt, als auch zugleich ein Einzelwesen, das seine eigene Rolle und Perspektive hat. [...] Die Bildung eines gemeinsamen

Partnerwahl und Partnerkontrolle generierten Gefühle von Respekt und Verdienstlichkeit. Gemeinsame Verpflichtungen stießen selbstregulative Prozesse an, eine Zusammenarbeit bis zum Erreichen des Ziels aufrechtzuerhalten.⁴² Mit zunehmenden Populationsgrößen und aufkommender Konkurrenz zwischen den Gruppen nahmen Interdependenz und Kooperation weiter zu. Kulturgruppen mit Stammesorganisation kämpften mit anderen, ihnen ähnlichen Gruppen um Ressourcen. Die Koordination neuer Kooperationsformen erforderte neue kognitive Fähigkeiten, neue sozial-interaktive Fertigkeiten und neue Prozesse sozialer Selbstregulation.⁴³

So sind es nach Tomasellos Verständnis letztlich zwei Evolutionsschritte hin zur menschlichen Moral: Der erste erfolgt durch die „gemeinsame Intentionalität“, der zweite durch die „kollektive Intentionalität“.⁴⁴ Die Zusammenarbeit und damit die Kooperation wird als primär konstituiert, die Kultur sekundär als Produkt neuer sozialer Umstände. Für den Erfolg der Individuen maßgeblich war das Erkennen der wechselseitigen Abhängigkeiten und daraus resultierend das Handeln nach „kooperativer Rationalität“.⁴⁵ Die Individuen gingen „kollektive Verpflichtungen“ gegenüber Normen und Institutionen ihrer sozialen Gruppe ein.⁴⁶

Die eingangs angesprochene Transformation einer strategischen Kooperation in echte menschliche Moral vollzog sich folglich in der Umwandlung der an der dyadischen Kooperation ausgerichteten gemeinsamen Intentionalität hin zu einer kollektiven Intentionalität, die sich an der kulturellen Kooperation orientiert: „Und so haben wir nun das Ensemble von Charakteren beisammen, das von der Kultur und der kollektiven Intentionalität

Ziels beruht auf einem wechselseitigen Gefühl von Vertrauen – allermindestens auf einem wechselseitigen Gefühl ‘strategischen Vertrauens’: daß wir beide wissen und gemeinsam wissen, daß wir wissen, welche Handlungen für jeden von uns individuell rational sind, damit wir gemeinsam Erfolg haben. [...] Wenn zwei Individuen gemeinsam handeln, richten sie, epistemisch betrachtet, ihre Aufmerksamkeit natürlicherweise gemeinsam auf Situationen, die für ihr gemeinsames Ziel relevant sind. Gemeinsame intentionale Tätigkeiten haben daher als entscheidenden Bestandteil die gemeinsame Aufmerksamkeit zwischen den Beteiligten. [...] Nach dieser Definition beteiligen sich Menschenaffen nicht an gemeinsamer Aufmerksamkeit.“ Tomasello 2016, S. 83 f.

⁴² a.a.O., S. 69. Im Original verwendet Tomasello für Verdienstlichkeit den Begriff *deservingness*. Jürgen Schöder, Übersetzer des englischsprachigen Originals *A Natural History of Human Morality*, merkt an, dass *deservingness* als Verdienstlichkeit bezeichne, was jemandem gebühre und was er dadurch verdiene, und nicht seine Verdienste und damit seine Handlungen meine. Vgl. Anmerkungen des Übersetzers in Tomasello 2016, S. 249.

⁴³ a.a.O., S. 209.

⁴⁴ a.a.O., S. 209 und S. 218.

⁴⁵ Vgl. Tomasello 2016, S. 14. Tomasello verweist in Kapitel fünf (*Menschliche Moral als Kooperation-plus*, S. 216 f.) auf einen nahestehenden Ansatz Peter J. Richersons und Robert Boyds mit Blick auf die Konkurrenz zwischen Kulturgruppen und deren unterschiedlichen Grad an interner Kooperation. Ein Selektionsdruck hin zur Imitation und Konformität innerhalb der Gruppe zeichne sich heraus. Dies gelte auch für Einwanderer. Zudem gebe es ein kostenverursachendes Bestrafungssystem für Nichtkooperierende. Peter J. Richerson und Robert Boyd: *Not By Genes Alone: How Culture Transformed Human Evolution*, 2005, Robert Boyd, Herbert Gintis und Samuel Bowles (2010) *Coordinated punishment of defectors sustains cooperation and can Proliferate when rare*, in: *Science* 328(5978), S. 617-620. Auf Aspekte der Gruppenselektion und sogenannte *trait-groups* geht Unterkapitel 3.2.5 *Gruppenselektion* näher ein.

⁴⁶ a.a.O., S. 218.

geschaffen wurde: ‘ich’, ‘du’ und ‘wir’ – begrifflich gefaßt als ‘jede rationale Person’ – die *ménage à beaucoup*, aus der die Gerechtigkeitsmoral des modernen Menschen entsprang.“⁴⁷ In Anlehnung an Jean-Jaques Rousseau sieht Tomasello im überindividuellen ‘wir’ eine Art Gesellschaftskörper mit uneingeschränkter legitimer Autorität. In diesem ‘wir’ erfolge der Schritt von einem nur strategischen Vertrauen hin zur gemeinsamen Verpflichtung: „Jeder von uns muß das Gefühl haben, daß wir konsequent an unserer Zusammenarbeit festhalten *sollten*, daß wir sie einander wirklich *schulden*.“⁴⁸ Sich selbst sieht Tomasello „im Gefolge von Gesellschaftsvertragstheoretikern wie Hobbes bis Rawls“, wenn er davon ausgeht, dass die „natürliche Heimstätte“ der menschlichen Moral in der kooperativen Tätigkeit zum gegenseitigen Nutzen liege.⁴⁹ – Oder wie Christine M. Korsgaard sagt: „Die Urszene der Moral ist keine solche, in der ich etwas für dich tue oder du etwas für mich tust, sondern eine, in der wir etwas gemeinsam tun.“⁵⁰

Eine naturhistorische Erklärung der Evolution der Moral über die Interdependenzhypothese setzt demnach an der Selektion von Individuen an, die gemeinsam als ein ‘wir’ zu handeln vermögen. Die Fähigkeit zur Perspektivenübernahme sowie zur Selbstprojektion geleiten die handelnden Agenten zu mitfühlender Anteilnahme und Hilfe und schließlich zu einer Moral des Mitgefühls und der Fairness.⁵¹

2.2 Das Problem der Kooperation: Schwierigkeiten der Erklärung

Zwar steht nicht der Mensch im Zentrum der vorliegenden Arbeit, doch nimmt das Problem der Kooperation von ihm seinen Ausgang. Nicht etwa, weil es beim Menschen abseits von Moralfragen um besondere Probleme ginge. Nein, der Grund liegt vielmehr darin, dass das Problem als solches menschengemacht ist. Kooperative Phänomene existieren. Die Natur bringt sie zuwege. Sperrig indes können Erklärung sein respektive die Einbettung eines Phänomens in eine bestehende Theorie. Michael Tomasello noch einmal aufgegriffen konstatiert:

⁴⁷ a.a.O., S. 145 und S. 150. [Hervorhebungen im Original]

⁴⁸ a.a.O., S. 102 f. Tomasello sieht in „Frühmenschen, die in gemeinsamen intentionalen Tätigkeiten zusammenarbeiten, welche durch explizite gemeinsame Verpflichtungen eingeleitet und selbstreguliert werden, [...] den ersten Evolutionsschritt in der Naturgeschichte des menschlichen Gesellschaftsvertrags“. Tomasello 2016, S. 124.

⁴⁹ Tomasello 2016, S. 67.

⁵⁰ Christine M. Korsgaard: *Creating the kingdom of ends*, 1996, S. 275, zitiert aus Tomasello 2016, S. 67.

⁵¹ Vgl. Tomasello 2016, S. 67 und S. 80 f. Tomasello spricht in diesem Zusammenhang von einer „qualitativ neuen Smithschen Empathie“. Die Bezeichnung Smithsche Empathie geht zurück auf Neil Roughley und bezeichnet ein Einfühlungsvermögen, das über ein instrumentelles Mitgefühl hinausgeht. Man versetzt sich in die Lage des anderen, nimmt gedanklich seine Stelle ein. Eine solche Empathie spricht Tomasello nur dem Menschen zu. Siehe auch Neil Roughley: *Resentment, empathy and moral normativity*, in: Neil Roughley und Thomas Schramme (Hrsg.): *Forms of Fellow Feeling: Empathy, Sympathy, Concern and Moral Agency*, 2015, S. 225-247.

„Innerhalb eines Darwinschen Rahmens erfordert die Konkurrenz natürlich keine besondere Erklärung, die Kooperation aber schon. So zu handeln, daß andere Vorteile davon haben, ist nur unter bestimmten Bedingungen eine stabile evolutionäre Strategie. [...] Die Kooperation hält für die Theorie der Evolution durch natürliche Auslese eine Vielfalt von Rätseln bereit.“⁵² (Tomasello 2016)

Der Darwinsche Rahmen umfasst die Prämisse der Konkurrenz zwischen Lebewesen. Besser angepasste Individuen setzen sich gegenüber weniger gut angepassten durch und weisen damit eine höhere Fitness auf. Fitness ist relativer reproduktiver Erfolg und so wäre zu erwarten, dass in mindestens jedem zweiten bis dritten Schritt der Evolution solche Merkmale oder Verhaltensformen an Häufigkeit gewinnen, die den reproduktiven Erfolg eines Individuums erhöhen. Das Auftreten von mit individuellen Fitnessseinbußen einhergehenden Merkmalen bzw. Verhaltensformen erzeugt einen Widerspruch. Martin A. Nowak expliziert das von Michael Tomasello angesprochene Rätsel näher:

„Evolution is based on a fierce competition between individuals and should therefore only reward selfish behavior. Every gene, every cell, and every organism should be designed to promote its own evolutionary success at the expense of its competitors. [...] The question of how natural selection can lead to cooperative behavior has fascinated evolutionary biologists for several decades.“⁵³ (Nowak 2006)

Mit dem harten Wettbewerb zeichnet Nowak ein an Thomas Henry Huxley gemahnendes Bild der Evolution als Krieg aller gegen alle und bringt mit dem Egoismus den vermeintlichen Antipoden der Kooperation ins Spiel. Zur Prämisse der Konkurrenz tritt der Primat des Egoismus. An diesem halten im Darwinschen Rahmen gefasste Untersuchungen und Theoriebildungen weithin fest. So schreibt Martin A. Nowak:

„Cooperation means that selfish replicators forgo some of their reproductive potential to help one another. But natural selection implies competition and therefore opposes cooperation unless a specific mechanism is at work.“⁵⁴ (Nowak 2006)

Das Verhältnis zwischen Kooperation und Egoismus scheint paradox: Die Selektion auf den eigenen Vorteil bedachter und andere ausnutzender Replikatoren führt über einen spezifischen Mechanismus zur Kooperation. Kooperation selbst aber ist durch den Verlust potenziell reproduktiven Erfolgs gekennzeichnet. Stuart A. West, Claire El Mouden und Andy Gardner führen dieses Paradox weiter aus:

⁵² Tomasello 2016, S. 23 f.

⁵³ Nowak 2006, S. 1560.

⁵⁴ Nowak 2006, S. 1560.

„The problem of cooperation is to explain why an individual should carry out a cooperative behaviour that benefits other individuals. Cooperation [...] reduce[s] the relative fitness of the performer of that behaviour and hence be selected against. [...] Explaining the apparent paradox of cooperation is one of the central problems of biology because almost all of the major evolutionary transitions from replicating molecules to complex animal societies have relied upon solving this problem.“⁵⁵ (West et al. 2011)

Die natürliche Selektion sollte sich also gegen Kooperation bzw. auf Egoismus hin ausrichten. Kooperation wird hier weithin als eine Art Merkmal gefasst. Dieses Merkmal kann so charakterisiert werden, dass es nicht nur quasi-neutral und nicht-egoistisch ist, sondern auch kostenintensiv für den Träger. Für die natürliche Selektion zeichnet sich ein merkwürdiges Bild: Zu erwarten wäre, dass es Selektion für das Merkmal Egoismus gibt. Setzte man die natürliche Selektion einem Magneten gleich, der das ausliest, was magnetisch ist, würde der Magnet all das von einem Gefäß in ein nächstes überführen, was eisenhaltig ist. Natürliche Auslese wirkt scheinbar nicht „gegen“ Kooperation. Im Bild des Magneten gesprochen erfolgt demnach eine Selektion für Eisenhaltiges und Nichteisenhaltiges zugleich; und fasst man Kooperation als Nichtvorhandensein von Egoismus, erfolgt gar eine Selektion von etwas, das es gar nicht gibt. Mit gutem Grund kann man das als „Problem“ ansehen – wenn auch nicht als eines, das replizierende Moleküle oder Tiersozietäten zu lösen hätten.

Ein Ansatz zur Lösung kann in der Reduktion von Kooperation auf Egoismus liegen, wie es Douglas R. Hofstadter nahelegt: „Der wahre Egoist kooperiert“⁵⁶. Hofstadter bingt zur Sprache, dass sich unter bestimmten Umständen kooperatives Verhalten lohne. Somit sei Kooperation in letzter Instanz egoistisch. Doch haben Individuen nicht die Möglichkeit, sich anders als kooperativ zu verhalten, verkommt der Begriff der Kooperation zur Worthülse, definiert er sich doch in Abgrenzung zum Egoismus. Haben Individuen aber die Möglichkeit, sich egoistisch zu verhalten, haben sie auch die Möglichkeit, andere auszunutzen und sich in einem bedeutend anderen Sinne egoistisch zu verhalten, als dies bei der Entscheidung von Kooperatoren (C) für Kooperation gegeben ist. Zumindest eine Zeit lang, wie es Nowak für

⁵⁵ Stuart A. West, Claire El Mouden und Andy Gardner (2011) Sixteen common misconceptions about the evolution of cooperation in humans, in: *Evolution and Human Behavior* 32(4), S. 231-262, Zitat S. 235. West et al. sprechen von einer „Selektion gegen“ Kooperation. Im Englischen ist dies neben „Selektion von“ (*selection of*) und „Selektion zugunsten“ bzw. „Selektion aufgrund“ (*selection for*) eine häufige, wenngleich nicht unproblematische Redeweise. Vgl. Peter McLaughlin: Selection of, for, with and against, in: Peter K. Machamer und Gereon Wolters: *Thinking about causes: from Greek philosophy to modern physics*, 2007, S. 265-283. McLaughlin zufolge kommt „Selektion gegen“ einer Dopplung gleich. Die Selektion eines Merkmals bzw. eines Organismus beinhalte durch das intransitive Verb „selected“ bereits die Bevorzugung des einen gegenüber einem anderen. Sprechen West et al. von einer anzunehmenden „Selektion gegen“ Kooperation, ist dies sprachlich die Verstärkung einer Selektion für bzw. aufgrund eines anderen Merkmals; in diesem Fall eine Verstärkung der Selektion des Merkmals Egoismus.

⁵⁶ Douglas R. Hofstadter (1983) Metamagikum. Kann sich in einer Welt voller Egoisten kooperatives Verhalten entwickeln?, in: *Spektrum der Wissenschaft* 8, S. 13.

gemischte Populationen aus Kooperatoren und Defektoren (D) zeigt. Er illustriert dies mit folgender Grafik:

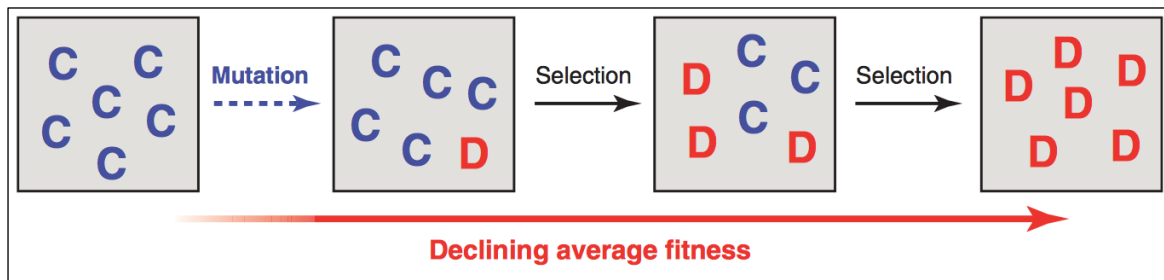


Abbildung 1: Entwicklung einer Population bei Selektion von Defektoren; aus *Science* 213, S. 1560.

In gemischten Populationen haben Defektoren eine höhere durchschnittliche Fitness als Kooperatoren. Die Selektion führt zu einem Anstieg von Defektoren, bis die Population nur noch aus Defektoren besteht. Eine rein aus Defektoren bestehende Population hat die niedrigste durchschnittliche Gesamtfitness, während eine rein aus Kooperatoren bestehende Population die höchste durchschnittliche Gesamtfitness aufweist. Die natürliche Selektion reduziert Nowak zufolge also die durchschnittliche Gesamtfitness der Population. Ronald A. Fishers Theorem gelte hier nicht⁵⁷, da die Fitness von Individuen von der relativen Häufigkeit von Kooperatoren in der Population abhängt. Nowak schlussfolgert: „Wir sehen, dass natürliche Selektion in gemischten Populationen Hilfe braucht, um Kooperation zu etablieren.“⁵⁸

Ohne „Hilfe“ für Kooperation – fortan als Mechanismus bezeichnet – erfolgt eine Selektion von Defektoren. Der „wahre Egoist“ Hofstadters kann nur dann auf Egoismus reduziert werden, wenn er die Wahl hat, sich auch defektiv zu verhalten, sich aber im Hinblick auf die Populationsentwicklung dagegen entscheidet. Dies klingt ebenso wenig realistisch, wie es der Anspruch vieler Modellbildungen im Hinblick auf die dargestellten Szenarien ist. Die Struktur von Populationen und deren Stabilität aber sind keineswegs ein rein artifizielles Bild mathematischer Simulationen. Auch bei Michael Tomasello kommen sie zur Sprache:

„Aus einer evolutionären Perspektive lassen sich Prozesse der Gegenseitigkeit leicht erklären, weil alle kooperierenden Personen einen unmittelbaren Vorteil haben (obwohl es dennoch in manchen Fällen Probleme mit Trittbrettfahrern geben kann). Aus diesem Grund wird in der theoretischen Literatur über die Evolution der menschlichen und nichtmenschlichen Kooperation der

⁵⁷ Kurz gesprochen besagt Ronald A. Fishers Fundamentaltheorem der natürlichen Auslese, dass die durchschnittliche Fitness unter konstanter Selektion proportional zur genetischen Varianz zunimmt: „The rate of increase in fitness of any organism at any time is equal to its genetic variance in fitness at that time.“ Ronald A. Fisher: *The Genetical Theory of Natural Selection*, 1958 [1930], S. 37.

⁵⁸ Nowak 2006, S. 1560.

Gegenseitigkeit nur wenig Aufmerksamkeit geschenkt (man konzentriert sich auf den Altruismus).“⁵⁹ (Tomasello 2016)

Alle kooperativen Populationen haben das Problem, dass Defektoren sie unterwandern können. Wie in Abbildung 1 gezeigt, führt dies zu einer Abnahme der durchschnittlichen Fitness. Es braucht einen Grundstock an Kooperatoren, an dem sich Trittbrettfahrer bereichern können. Damit sie nicht überhandnehmen, greifen Mechanismen wie Bestrafung, die wiederum mit Kosten verbunden sind. Damit rücken auch „Prozesse der Gegenseitigkeit“ die Kooperation in den Bereich, wie er meist verstanden wird: als einen den Altruismus umfassenden Überbegriff. Kooperation selbst wird dann als kostenverursachend und auch fitnesssenkend definiert und damit zuweilen dem Altruismus gleichgesetzt. Michael Tomasello ist beizupflichten, dass mutualistische Kooperationsphänomene in der Regel wenig Aufmerksamkeit finden. Sie sind im Hinblick auf die Einbettung in die Theorie auch keine Randerscheinung, wie es kooperativ-altruistische Phänomene sind. Viele Modellbildungen haben zudem nicht einzelne Organismen im Blick. Sie betrachten Merkmale oder Verhaltensstrategien losgelöst von Individuen und lassen diese in Simulationen gegeneinander antreten. Nimmt man hier gemischte Populationen von Kooperatoren und Defektoren zum Ausgang, so bieten sich spannende Ansätze, deren Modellierung und empirische Überprüfung das Verständnis über die zugrunde liegenden Mechanismen erweitert.

Angesichts der „Myriaden von Formen“, in denen Kooperation Gestalt annehmen kann, und ihrer weiten Verbreitung in der Natur aber fragen Peter Kappeler und Carel P. van Schaik nach Erklärungen für die Aufrechterhaltung und nach Erklärungen für den Ursprung.⁶⁰ Neben das Problem der Etablierung der Kooperation in gemischten Populationen tritt das Problem der Evolution von Kooperation in einer Gruppe reiner Defektoren. In Abgrenzung zum „Problem der Kooperation“ wurde dieses bereits in der Einleitung als das „harte Problem der Kooperation“ eingeführt. Diese Bezeichnung ist einer Arbeit des Sozialpsychologen Kimmo Eriksson und des Soziologen Pontus Strimling mit dem Titel *The hard problem of cooperation* (2012) entlehnt.⁶¹ Wie zuvor beschrieben, ist in der hier vorliegenden Arbeit mit dieser Bezeichnung die Frage nach der Entstehung der physischen Voraussetzungen eines Organismus zur Teilhabe an einer Kooperation gemeint – in Abgrenzung zum „Problem der Kooperation“ mit der Frage nach der Etablierung.

⁵⁹ Tomasello 2016, S. 27.

⁶⁰ „Cooperative acts come in a myriad of forms. Nevertheless, they all share a central problem: the vulnerability of the cooperator to be exploited by selfish partners. [...] Cooperation is rife in nature, and an explanation for its origin and maintenance is therefore needed.“ Kappeler und van Schaik 2006, S. 4.

⁶¹ Siehe Eriksson und Strimling 2012 sowie [11].

Wenn Robert Axelrod fragt, unter welchen Bedingungen Kooperation in einer Welt von Egoisten ohne zentralen Herrschaftsstab entstehe, so liegt für ihn „der Anfang der Geschichte“ genau hier, dass Kooperation nämlich „selbst in einer Welt unbedingter Defektion in Gang gesetzt werden kann.“⁶² Ausgehend von einem kleinen Cluster an Kooperatoren kann diese dann über den Mechanismus der Reziprozität⁶³ und die „evolutiven Mechanismen der Genetik und durch das Überleben des Tüchtigsten“⁶⁴ in einem Feld von Defektoren Fuß fassen:

„Ein Individuum, das eine günstige Antwort bei einem anderen erreicht, hat mit höherer Wahrscheinlichkeit Nachkommen, die überleben und das Verhaltensmuster fortsetzen, das die günstigen Reaktionen hervorrief. Also kann sich auch in der biologischen Welt unter geeigneten Bedingungen auf Gegenseitigkeit gegründete Kooperation stabilisieren.“⁶⁵ (Axelrod 2005)

Noch nicht beantwortet ist damit die Frage nach dem Ursprung der Kooperation. So bezeichnet etwa Michael Tomasello es als Problem, „daß der reziproke Altruismus überhaupt keine Erklärung für den allerersten altruistischen Akt hat, der dieser Darstellung zufolge auf blindem Optimismus oder Zufall beruhen muss“ und konstatiert: „Zweifellos sind reziproke Verhaltensmuster in der Natur weit verbreitet. Das Problem sind die proximalen Mechanismen, die ihnen zugrunde liegen.“⁶⁶

Tatsächlich ist Axelrods Ansatz primär strategisch auf die „anfängliche Lebensfähigkeit einer Strategie in einer von nicht kooperierenden Individuen beherrschten Umgebung“⁶⁷ ausgerichtet. Völlig unbeantwortet bleibt die Frage nach dem Ursprung jedoch nicht. Sehr vage schreibt er: „Sobald die Gene für Kooperation existieren, wird die Selektion Strategien fördern, die Kooperation auf Anhaltspunkte in der Umwelt stützen.“⁶⁸ Axelrods Antwort buchstabiert keine Lösung der Frage nach dem Ursprung aus, sein Ansatz gleicht in gewissem Maße aber dem Tomasellos. Axelrods „Gene für Kooperation“ können Tomasellos „proximale[] Mechanismen“ sein.⁶⁹ Es ist eine fast schon bezeichnende Gemeinsamkeit innerhalb der Kooperationsforschung, dass Kooperation unterschiedlich gefasst wird. In seiner Redeweise von Genen für Kooperation verwendet Axelrod den Begriff populationsgenetisch als

⁶² Vgl. Axelrod 2005, S. 18.

⁶³ Die Reziprozität stellt einen Mechanismus zur Evolution der Kooperation dar. Martin A. Nowak führt fünf Mechanismen an: die Verwandtenselektion, die direkte Reziprozität, die indirekte Reziprozität, die räumliche Selektion und die Verwandtenselektion. Eine detaillierte Darstellung erfolgt in Kapitel 3.2 *Erklärungsansätze für Kooperation: Kategorien und Mechanismen*.

⁶⁴ Axelrod 2005, S. 19.

⁶⁵ Axelrod 2005, S. 19.

⁶⁶ Tomasello 2016, S. 28 und S. 29.

⁶⁷ Axelrod 2005, S. 82.

⁶⁸ Robert M. Axelrod: *The evolution of cooperation*, 1984, S. 97.

⁶⁹ Axelrod 1984, S. 97 und Tomasello 2016, S. 29.

Differenzursache⁷⁰ – etwa so wie Richard Dawkins und John Maynard Smith in ihrer Sprechweise von einem „Gen für das Binden von Schnürsenkeln“:

„[G]eneticists are always concerned with phenotypic differences that we need not be afraid of postulating genes with indefinitely complex phenotypic effects, and with phenotypic effects that show themselves only in highly complex developmental conditions. Together with Professor John Maynard Smith, I [R. Dawkins] recently took part on a public debate with two radical critics of ‘sociobiology’, before an audience of students. A tone time in the discussion we were trying to establish that to talk of a gene ‘for X’ is to make no outlandish claim, even where X is a complex, learned behaviour pattern. Maynard Smith reached for a hypothetical example and came up with a ‘gene for skill in tying shoelaces’.“⁷¹

In Anlehnung an Dawkins und Maynard Smith sind Gene für Kooperation und Gene für Schuhebinden Differenzursachen in einem klassischen populationsgenetischen Sinne. Sie umfassen auch Gene für Verhalten, so sie mit Verhaltensunterschieden korreliert sind. Die Sprechweise von einem ‘Gen für X’ führt innerhalb von Untersuchungen zur Evolution aber zu Missverständnissen, wenn Gene für Kooperation nicht als Differenzursache, sondern beispielsweise als konkreter DNA-Abschnitt verstanden werden. Neben Genen werden zudem auch Merkmalen, Strategien, Funktionen oder ganzen Individuen die Eigenschaft „Kooperation“ zugeschrieben. Dies kann bei den Lösungen des Problems der Kooperation selbst zum Problem werden und den Blick in ähnlicher Weise verstellen, wie es Peter McLaughlin im Kontext der Konzeptualisierung des Selektionsbegriffs anmerkt: „Philosophers and scientists often talk past each other, not only when they disagree but also when they agree.“⁷² Für die Beantwortung von Fragen nach der Evolution der Kooperation macht es einen Unterschied, ob konkrete Gene als DNA-Abschnitte gesucht werden, oder ob einem Gen oder einem konstatierten Verhalten ein weithin metaphorischer Informationsbegriff zugrunde gelegt wird. Ähnlich verhält es sich bei Sprechweisen über kooperative Merkmale, Strategien, Funktionen oder Individuen. Bedeutsam im Hinblick auf mögliche Missverständnisse innerhalb der Konzeptualisierungen ist damit auch die Frage nach dem „Angriffspunkt“ der natürlichen Selektion. Je nach Kooperationsträger unterscheidet sich dadurch das Problem der Kooperation. So lohnt ein Blick auf die Konzeptualisierungen und etwaige Missverständnisse.

Mit den der Konzeptualisierung von Kooperation zugrunde liegenden Begriffen und Konzepten befasst sich Kapitel 4. Wie im Unterkapitel 2.4 *Survival of the fittest* –

⁷⁰ Zur Betrachtung von Genen als Differenzursachen siehe auch Kapitel 4.1.1 *Gene als physische Entitäten und Differenzursachen*.

⁷¹ Richard Dawkins: *The extended phenotype: The long reach of the gene*. [1982] 2016, S. 34.

⁷² Peter McLaughlin: *The Arrival of the Fittest: what natural selection explains*, in: Dennis Dieks, Wenceslao J. Gonzalez, Stephan Hartmann, Thomas Uebel, und Marcel Weber (Hrsg.): *Explanation, Prediction, and Confirmation*, 2011, S. 203-222; Vorbemerkungen (unveröffentlicht).

Reformulierung als Lösungsansatz für das Problem der Kooperation näher ausgeführt wird, ist es vor allem Martin A. Nowaks Frage, wie natürliche Selektion zu kooperativem Verhalten führe („the question of how natural selection can *lead to* cooperative behaviour“⁷³) und weniger, wie natürliche Selektion Kooperation in Form eines Gens, Merkmals, einer Strategie oder einer Funktion ausliest, die zusammen mit einem Lösungsansatz für das harte Problem der Kooperation in Unterkapitel 2.5 *Arrival of the fittest – Natürliche Selektion als Lösung für das harte Problem der Kooperation* einen Ausweg aus möglichen Missverständnissen bietet. Die Lösung des Problems der Kooperation liegt weniger im Aufdecken der Evolution der Kooperation als im Aufdecken von Gemeinsamkeiten und Gesetzmäßigkeiten der Mechanismen der Evolution der Kooperation. Eine Selektion von Mechanismen ist es auch, die das harte Problem lösen kann. So wie der Kooperation eine kreative Kraft beigemessen wird, kann auch Selektion kreativ wirken. Die beiden Probleme der Kooperation (Selektion für Kooperation respektive Finesseinbußen sowie die Entstehung von Kooperation aus einer Population von Defektoren und damit das harte Problem) stehen nicht separat nebeneinander. Sie finden ihre Verbindung in ein und demselben Prozess – der natürlichen Selektion. Dieser Prozess ist es, der Mechanismen sowohl hervorbringen als auch etablieren kann.

2.3 Kooperation als Komplement: Klassenbildung und philosophische Überlegungen

Kooperation nimmt nach Peter M. Kappeler und Carel P. van Schaik Gestalt „in Myriaden von Formen“⁷⁴ an. Interessant dabei ist die Frage, was diese Formen gemeinsam haben. Mit Blick auf die geläufigen Definitionen ist es das kostspielige Agieren. Für ein einzelnes Individuum lohnt sich Defektion, doch eine mehrheitlich aus Defektoren bestehende Population führt, wie von Nowak (Nowak 2006) gezeigt, zum Sinken der Gesamtfitness. Je nach Umgebung kann Kooperation von gegenseitigem Nutzen sein. Innerhalb des Problems der Kooperation bildet Kooperation das Antonym zum Egoismus. Das Untersuchungsfeld der Kooperation beschreibt damit über das Nichtvorhandensein von Egoismus gekennzeichnete Erscheinungsformen. Nach Definition konstituiert sich Kooperation als Komplementklasse aus der Klasse Egoismus.

Kooperation umfasst alle Verhaltensweisen, die nicht egoistisch sind. Egoistische Phänomene können im Hinblick auf eine angegebene Gleichheit als Klasse betrachtet werden. Die Klasse wird definiert über die Eigenschaft F , mit F ist egoistisch. Ein Phänomen x ist genau dann Element der Klasse Egoismus, wenn es F hat. Die Komplementklasse einer Klasse

⁷³ Nowak 2006, S. 1560. [Hervorhebung durch den Verfasser]

⁷⁴ Kappeler und van Schaik 2006, S. 4.

umfasst alle Elemente, die kein Teil der Klasse sind.⁷⁵ Im Falle von Kooperation damit alle Phänomene, die nicht *F* haben. Zuweilen tragen Negationen (*nicht F*) einen eigenen Namen; dieser aber hat logisch keine Bedeutung. Im Falle der aus der Eigenschaft *nicht F* gebildeten Komplementklasse trägt diese den Eigennamen Kooperation. Auch die Klasse Egoismus ist begrifflich und metaphorisch nicht unproblematisch gebildet. Egoistisch meint fitnesssteigernd beziehungsweise das, was wir für fitnesssteigernd halten. Die Elemente der Klasse Egoismus haben *F* durch Zuschreibung. Das Vorhandensein von *F* scheint vor dem Hintergrund evolutionärer Erklärungen plausibel; *nicht F* zu haben indes verlangt nach einer Begründung.

Das Unterkapitel 2.3 geht der Frage nach, welche Probleme der Kooperation durch die Klassenbildung über ein Komplement bereits auf logischer Ebene beginnen. Eine Reduktion von Kooperation auf Egoismus, wie sie in Hofstadters „Der wahre Egoist kooperiert“⁷⁶ anklingt, wird dabei als nicht zielführend verworfen. Eine Lösung des Problems liegt vielmehr in Nowaks Frage beinhaltet, wie natürliche Selektion zu kooperativem Verhalten führe⁷⁷ und weniger darin, wie natürliche Selektion Kooperation ausliest. In Anlehnung an eine Argumentation Willard Van Orman Quines in *Natural Kinds* (1969) sollen die mit einer Komplementklasse einhergehenden logischen Probleme aufgezeigt werden. Quine argumentiert unter Rekurs auf Nelson Goodman und Carl Gustav Hempel, dass die Komplementklasse eines *natural kinds* immer eine disjunkte Klasse sei. Nur aus einer Klasse mit speziellem Inhalt, nicht aber aus deren Komplement, ließen sich induktive Schlüsse ableiten. Darauf aufbauend kann argumentiert werden, dass die Komplementklasse einer natürlichen Klasse (so es sie gibt) nicht selbst ein *natural kind* ist.⁷⁸

Die Übertragung der Argumentation Quines auf das Problem der Kooperation wird anhand eines analogen Bildes verschiedenfarbiger Objekte und einer möglichen Klassenbildung nach Farbe veranschaulicht: Aus einem Objektfeld farbiger Gegenstände kann eine Klasse roter

⁷⁵ Vgl. Ansgar Beckermann: *Einführung in die Logik*, 2003, S. 275 ff., Kuno Lorenz: „Klasse (logisch)“, in: Jürgen Mittelstraß (Hrsg.): *Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie*, 2004, Bd. 2, S. 403-305, Prechtel und Burkard 1999, S. 282.

⁷⁶ Siehe [56].

⁷⁷ Siehe Nowak 2006, S. 1560.

⁷⁸ Der Argumentation Quines folgend ergäbe sich das Problem, dass Kooperation eine disjunkte Klasse ist, auch wenn Egoismus eine natürliche Klasse wäre. In seinem Aufsatz *Natural Kinds* passt Quine das Hempelsche Rabenparadoxon an die Goodmansche Paradoxie grüner und großer Smaragde unter Verwendung des von Goodman eingeführten Begriffs der vorhersagbaren Eigenschaft (*projectible predicate*) an: „Now I propose assimilating Hempel’s puzzle to Goodman’s by inferring from Hempel’s that the complement of a projectible predicate need not be projectible.“ Weiter stellt Quine die Frage, ob es irgendeine vorhersagbare Eigenschaft gebe, deren Komplement ebenfalls vorhersagbar sei und antwortet bereits im nächsten Satz: „I can conceive that there is not, when complements are taken strictly.“ Willard Van Orman Quine: *Ontological Relativity and Other Essays*, 1969, S. 115 und S. 116, Nelson Goodman: *Fact, Fiction, and Forecast*, 1955, S. 82 f., Carl Gustav Hempel: *Aspects of Scientific Explanation and Other Essays*, 1965, S. 15. Gibt es mehr als zwei Klassen, ist die Komplementklasse einer Klasse immer eine disjunkte Klasse. Dies würde nur dann nicht der Fall sein, wenn die Klassenbildung nicht strikt erfolgen würde. So etwa bei einer Klasse „Säugetiere ohne Tiger“ und „Säugetiere“.

Objekte und eine Klasse nichtroter Objekte gebildet werden – die Komplementklasse. Ähnlich verhält es sich mit dem Gegenstandsbereich evolutiver Strategien. Aus diesem kann eine Klasse egoistischer Strategien und deren Komplementklasse nichtegoistischer Strategien gebildet werden. Auf logischer Ebene besteht kein Unterschied zwischen farbigen Objekten und evolutiven Strategien, doch zeigt sich ein Unterschied in der Benennung der Komplemente und damit in der Konstitution des Gegenstandsbereichs. Nichtrot trägt keinen Eigennamen, nichtegoistisch indes hat einen Namen: Kooperation. Kooperation erhält dadurch mindestens sprachlich den Status eines Merkmals, das ausgelesen werden kann. Dies führt zurück zu den in Kapitel 2.2 dargestellten Problemen der Kooperation und den benannten Schwierigkeiten einer Selektionsvorstellung für dieses Merkmal. In diesem Unterkapitel nun sowie in Kapitel 2.4 wird gezeigt, dass im Verschieben des Fokus von einer Selektion von Kooperation hin zu einer Selektion von Mechanismen für Kooperation die mit der Komplementklasse einhergehenden logischen Probleme umgangen werden können. Nur wenn Kooperation – genauer Mechanismen für Kooperation – als Klassen mit speziellem Inhalt gefasst werden, können Gemeinsamkeiten der „Myriaden von Formen“ beschrieben und allgemeine Schlüsse zur Evolution der Kooperation abgeleitet werden.

Zur Verdeutlichung der Analogie des Arguments zeigt Abbildung 1 verschiedene Gegenstände unterschiedlicher Formen und Farben. Will man Ordnung hineinbringen, könnte man wie folgt sortieren:



Aus dem ungeordneten Objektfeld (Abb. 1) werden alle roten Objekte über die definierende Eigenschaft F ist rot in die Klasse „rote Objekte“ überführt – ungeachtet der Form des Farbträgers (Abb. 2). Die Wahl der charakterisierenden Eigenschaft erfolgt nach Interesse des Klassenbildners; er hätte auch nach Geometrie oder nach materieller Beschaffenheit sortieren können. Genau betrachtet ist dieses Objektfeld selbst schon eine Teilmenge und das Ergebnis einer vorausgegangenen Klassenbildung. Diese Klasse umfasst alle farbigen Objekte, nicht alle Dinge überhaupt. Nur Dinge mit einer Oberfläche können farbig sein. Sie bilden die Teilmenge bzw. das in Abbildung 1 dargestellte Objektfeld, die nun nach einem Farbmerkmal sortiert wird. Nach Überführen der Objekte mit Eigenschaft F aus der Teilmenge farbiger Objekte in die

Klasse „rote Objekte“ bleiben Objekte mit der Eigenschaft *nicht F* übrig und damit alle Objekte mit anderen Farben als rot (Abb. 3). Auch diese Objekte bilden eine Klasse: die Komplementklasse. Das Einigende dieser Elemente liegt nicht im Besitz eines gemeinsamen Merkmals, sondern in dessen Nichtbesitz (*F* ist nichtrot). Die Elemente der Klasse mit speziellem Inhalt definieren sich über eine gemeinsame Eigenschaft, die als konstitutiv für die Klasse betrachtet wird. Untereinander haben sie die Farbe gemein und sind in dieser Eigenschaft gleich oder zumindest ähnlich (auch verschiedene Rottöne sind rot). Zwischen den Elementen der Komplementklasse hingegen besteht keine solche Beziehung. Sie haben untereinander nicht mehr gemein als mit jeweils einem Element der Klasse der rotfarbigen Objekte. Rotfarbige Objekte bilden ein *kind*, nichtrotfarbige Objekte hingegen nicht⁷⁹.

Die Asymmetrie zwischen einer Klasse und deren Komplement hat Auswirkungen auf die logische Struktur von Erklärungen. Eine Übertragung des Bildes der roten Klasse und der nichtroten Komplementklasse auf das Problem der Kooperation soll dies verdeutlichen und die Schwierigkeiten zugleich sichtbar und fruchtbar machen: Analog zur Auslese roter Objekte und dem Bild einer Klasse mit speziellem Inhalt kann aus dem Objektfeld evolutiver Strategien die Klasse Egoismus extrahiert werden mit *F* ist egoistisch. Kooperation definiert sich über das Nichtvorhandensein von *F* und bildet sich als Komplement. Betrachtet man Egoismus wie Rotsein als instanziiertes Merkmal, bereitet die Vorstellung einer Selektion roter Objekte zunächst keine Schwierigkeiten. Anders bei der Komplementklasse und dem Nichtvorhandensein eines Merkmals. Übertragen auf eine Selektionsvorstellung, bei der Phänotypen ausgelesen und potenziell reproduziert werden, erfolgt im Beispiel des Objektfeldes eine künstliche Selektion von roten Objekten und damit eine „Auslesezücht“ von

⁷⁹ In einem *kind* besteht zwischen den Elementen eine zweistellige Beziehung aufgrund von Ähnlichkeit der Elemente untereinander. So schreibt Willard Van Orman Quine: „The notion of a kind and the notion of similarity or resemblance seem to be variants or adaptations of a single notion. Similarity is immediately definable in terms of kind; for, things are similar when they are two of a kind.“ Quine betont an dieser Stelle die mit den definierenden Eigenschaften einhergehenden logischen Schwierigkeiten. Dies ist vor allem die Bestimmung, was als Eigenschaft (property) zählt. Quine zeigt dies an der Mengenlehre auf: „Things are viewed as going together into sets in any and every combination, describable and indescribable. Any two things are joint members of any number of sets. Certainly then we cannot define ‘*a* is more similar to *b* than to *c*’ to mean that *a* and *b* belong jointly to more sets than *a* and *c* do. If properties are to support this line of definition where sets do not, it must be because properties do not, like sets, take things in every random combination. It must be that properties are shared only by things that are significantly similar. But properties in such a sense are no clearer than kinds.“ Ähnlichkeit auf Basis von Eigenschaften zu bestimmen ist nach Quine nicht besser, als auf eine Definition von Ähnlichkeit zu verzichten. Während Eigenschaften intensional seien, seien Mengen extensional. Eigenschaften können individuiert betrachtet werden, auch wenn sie gänzlich mit den Dingen zusammenfallen, die sie tragen. Quine folgert: „There is no call to reckon kinds as intensional. Kinds can be seen as sets, determined by their members. It is just that not all sets are kinds.“ W. V. Quine, 1969, S. 117 f.

Objekten mit der Eigenschaft F ist rot.⁸⁰ Die „Fitness“ roter Objekte begründet sich nicht im Rotsein. Rotsein muss keinen funktionalen Beitrag leisten. Die Fitness roter Objekte ist die Tatsache, vom Züchter ausgelesen zu werden. Rote Objekte sind erfolgreicher als andersfarbige und was sie erfolgreich gemacht hat führt dazu, dass es mehr von ihnen gibt. So könnte man sich in der Fortführung der Analogie vorstellen, dass ein Auslesezüchter die roten Objekte auf eine irgendwie geartete Weise zur Vermehrung bringt. Dabei vermehrt er rote Objekte, nicht Objekte unabhängig von Eigenschaften oder Eigenschaften unabhängig von Objekten. Fitnessrelevant ist das rote Objekt. Im Falle der natürlichen Selektion entspräche dies einem adaptiven Merkmal.⁸¹

Dieses adaptive Merkmal ist es zugleich, das innerhalb des Problems der Kooperation Schwierigkeiten bereitet. Siedelt man das Phänomen auf Ebene der Logik an, kann man analog zur Klasse roter Objekte eine Klasse egoistischer Strategien bzw. Organismen bilden. Die Eigenschaft F ist egoistisch steht in keinem Widerspruch zur Rahmentheorie und eine Selektion von F bzw. eine Selektion von x für oder aufgrund von F scheint weder semantisch noch logisch widersinnig. Anders verhält sich dies bei der Vorstellung einer Selektion von *nicht* F bzw. einer Selektion von x für oder aufgrund von *nicht* F . Rot ist an ein Objekt gebunden, und rote Objekte können ausgelesen werden. Egoistisch kann als Merkmal instanziiert gedacht werden und damit können egoistische Organismen ausgelesen werden. Kooperativ geht indes entweder mit der Abwesenheit eines Merkmals oder mit der Anwesenheit eines individuell abträglichen Merkmals einher. Die Auslese von *nicht* F bzw. von x für oder aufgrund von *nicht* F ist nicht analog zu einer Selektion von Objekten bzw. Organismen mit instanziierten Merkmalen. Wollte man es analog betrachten, würden entweder Organismen ohne Merkmal ausgelesen und Organismus wäre das Äquivalent zum adaptiven Merkmal rotes Objekt bzw. egoistischer Organismus oder es würden Organismen mit einem instanziierten Merkmal für individuell abträgliches Verhalten ausgelesen, was das Problem der Kooperation eher verschärfen als lösen würde. So sollten innerhalb von Erklärungsansätzen zur Lösung des Problems der Kooperation folgende Fragen beantwortet werden: Wie sind F (egoistisch) und *nicht* F (nichtegoistisch) als adaptive Merkmale instanziiert? Welche induktiven Schlüsse lassen sich aus einer Komplementklasse für die Evolution der Kooperation ableiten? Wie könnte eine Klasse mit

⁸⁰ Als künstlich ist sie hier nicht nur aufgrund des Objektfeldes unbelebter Gegenstände anzusehen, sondern auch, weil die definierende Eigenschaft durch den Sortierenden festgelegt wird – so wie der Züchter bei Darwin Tiere interessegeleitet ausliest und weiterzüchtet oder kombiniert und weiterzüchtet.

⁸¹ Ein adaptives Merkmal ist das, was ausgelesen wird, aber nicht unabhängig vom Organismus ist: „It is organisms that are selected, and they are selected for their reproductively relevant traits. Neither nature nor Darwin’s pigeon breeder can select traits; they can select only whole organisms.“ Peter McLaughlin: *What Functions Explain: Functional Explanation and Self-Reproducing Systems*, 2001, S. 159 f.

speziellem Inhalt aussehen, die Verallgemeinerungen und Voraussagen zur Evolution der Kooperation zulässt?

Bevor zur Beantwortung der letztgenannten Frage in Unterkapitel 2.4 ein möglicher Lösungsansatz zur Neukonzeption der Klassen Egoismus und Kooperation vorgestellt wird, soll das mit der Komplementklasse einhergehende Induktionsproblem unter Rückgriff auf die Klassenbildung roter Objekte weiter veranschaulicht werden: Ein Sortierer bzw. Züchter liest aus einem Objektfeld rote Objekte aus. Hinsichtlich der Klasse mit speziellem Inhalt und der definierenden Eigenschaft F ist rot kann man zwei Fragen stellen: Warum sind alle Objekte rot? Wie wird gewährleistet, dass auch in Zukunft alle Objekte rot sind?⁸² Man kann plausible Geschichten erzählen, warum alle Objekte rot sind. Rotsein muss nicht notwendig fitnesssteigernd sein. Die Auslese roter Objekte durch den Züchter ist der Erfolg der roten Objekte. Interessanter ist die Frage, was mit dieser Klasse in der Zukunft geschieht. Für das Beispiel ist die Antwort fiktional, nicht aber für die Induktion. Wie auch immer der Züchter den Erhalt oder die Replikation der Elemente der Klasse bewerkstelligt, sie tragen alle das Merkmal F . Rote Objekte sind eine Klasse mit vorhersagbarer Eigenschaft speziellen Inhalts.

Anders verhält sich das bei der Komplementklasse und den analogen Fragen: Warum sind alle Objekte nichtrot? Wie wird gewährleistet, dass auch in Zukunft die Objekte nichtrot sind? Während die erste Frage mit dem Bilden eines Komplements beantwortet werden kann, zeigt sich bei Beantwortung der zweiten Frage, dass *nicht* F zu sein nicht die gleichen Prognosen zulässt wie F zu haben. Das Nichtrotsein kann im Kontext der Klassenbildung als Merkmal betrachtet werden, ist aber keine vorhersagbare Eigenschaft. Den Gemeinsamkeiten der „Myriaden von Formen“ der Kooperation kommt man in einer Komplementklasse nicht bei. Man kann über das Fehlen eines Merkmals eine Klasse bilden, doch gibt es keine gemeinsame Eigenschaft speziellen Inhalts im Sinne einer vorhersagbaren Eigenschaft. Hinzu kommt die Schwierigkeit der Instanziierung eines Merkmals wie nichtegoistisch am Objekt als Gegenstand der Selektion; dem Objekt fehlt die Eigenschaft. Zwischen der Auslese eines Objekts ohne Eigenschaft und einem Objekt besteht logisch kein Unterschied. Adaptive Merkmale aber sind fitnessrelevant. Will man Kooperation als Ergebnis der natürlichen Auslese betrachten, bereitet die Nichtexistenz eines Merkmals innerhalb einer Komplementklasse Probleme.

⁸² Die Frage erfolgt in Anlehnung an Goodman, der grüne Smaragde als *kind* betrachtet. Quine schreibt: „To get back to the emeralds, why do we expect the next one to be green rather than grue? [...] Green things, or at least green emeralds, are a kind. A projectible predicate is one that is true of all and only the things of a kind.“ Quine 1969, S. 116.

2.4 Survival of the fittest – Reformulierung als Lösungsansatz für das Problem der Kooperation

Zum Ende von Kapitel 2 soll nun eine Alternative zum Fassen der Kooperation, anders als in einer Komplementklasse, angeboten werden. Diese Alternative deckt sich mit den Definitionen der Kooperation und nimmt das „Problem der Kooperation“ in den Blick. Der Fokus aber liegt nicht auf einer Selektion von x für beziehungsweise zugunsten von Kooperation, sondern auf einer Selektion von x für beziehungsweise zugunsten einer Selektion eines Mechanismus für Kooperation. Über die Instanziierung eines Mechanismus lässt sich eine Klasse mit speziellem Inhalt mit F als Vorhandensein eines Mechanismus bilden. Kooperation wird zur Eigenschaft zweiter Ordnung. In den „Myriaden von Formen“ der Kooperation kann es verschiedene Mechanismen $\{F_1, \dots, F_n\}$ für Kooperation geben. Diese Klassen müssen kein *natural kind* sein, bilden gleichwohl Klassen als *kind* und erlauben induktive Schlüsse. Sie haben damit einen größeren Erklärungswert als eine Komplementklasse oder eine Reduktion von Kooperation auf Egoismus.

Wie in Kapitel 4 noch zu zeigen ist, beschreibt Kooperation eine Funktion. Kooperation ist wie Egoismus eine funktionale Kategorie. Ein einzelner Organismus ist weder kooperativ noch egoistisch. Auch hat ein einzelner Organismus keine Fitness (gegeben Fitness ist relativer reproduktiver Erfolg). Kooperation und Egoismus stehen in einer dreistelligen Relation mit Fitness. Folgte man Hofstadters Worten „Der wahre Egoist kooperiert“, reduzierte man Kooperation auf Egoismus. Reduziert man Egoismus auf Fitness, reduziert man damit zugleich Kooperation auf Fitness. In letzter Instanz sind Kooperation und Egoismus damit dann Fitnessmetaphern. Die Begriffe sind funktional plausibel, haben als solche aber wenig Erklärungsgehalt. Je nach Umfeld kann es vorteilhaft sein, sich egoistisch oder kooperativ zu verhalten, und ein Beobachter mag einem Organismus dieses oder jenes Verhalten zuschreiben. So stehen auch Pjotr Aljeksjejevič Kropotkins und Thomas Henry Huxleys Beobachtungen in keinem Widerspruch zueinander. Während Kropotkin keinen Ressourcenmangel wahrnimmt und sich kooperativ verhaltende Tiere beobachtet, beschreibt Huxley das Leben als Blutbad im Kampf um Ressourcen.⁸³ Egoismus mag individuell vorteilhaft erscheinen, noch besser aber scheint die Möglichkeit, sich je nach Umfeld sowohl kooperativ als auch egoistisch verhalten zu können. Diese Verhaltensweise aber ist weder Funktion noch Metapher, sondern im Lebewesen als Konglomerat von Merkmalen instanziiert. Ein sich sowohl egoistisch als auch kooperativ verhalten könnendes Lebewesen hätte demnach einen Mechanismus für eine

⁸³ Pjotr A. Kropotkin: *Mutual Aid: A Factor of Evolution*, 1902, Thomas H. Huxley (1888) *The struggle for Existence: A Programme*, in: *Nineteenth Century* 23, S. 163-165.

Strategiemenge (S) mit zwei Elementen: a_1 (defektieren) und a_2 (kooperieren). Unter Aufhebung der Klassen Egoismus und Kooperation in Reduktion auf Fitness kann man eine Klasse mit speziellem Inhalt F mit dem Merkmal des Vorhandenseins eines Mechanismus für beziehungsweise zugunsten einer solchen Strategiemenge $S = \{(a_1), (a_2)\}$ bilden.

Nowak beschreibt fünf Mechanismen für die Evolution der Kooperation (siehe Kapitel 3.2 *Erklärungsansätze für Kooperation: Kategorien und Mechanismen*). Davon ausgehend werden fünf Klassen mit speziellem Inhalt F gebildet: Verwandtenselektion (F_1), direkte Reziprozität (F_2), indirekte Reziprozität (F_3), Netzwerkreziprozität (F_4) und Gruppenselektion (F_5). Für das Untersuchungsfeld der Kooperation ergibt sich daraus eine Disjunktion von fünf Klassen speziellen Inhalts. Innerhalb dieser Klassen kann es Organismen mit rein defektierendem Verhalten (a_1), mit rein kooperativem Verhalten (a_2) und mit der Möglichkeit für a_1 sowie für a_2 geben. Auch sich rein defektiv oder kooperativ verhaltende Organismen haben streng genommen eine Strategie. Ist aber in der vorliegenden Arbeit fortan von strategischen Organismen die Rede, sind auf biologischer Ebene Individuen gemeint, die sich sowohl kooperativ als auch defektiv verhalten können.

Die Elemente der fünf Klassen bilden jeweils kein *natural kind*, sie gleichen sich funktional. Elemente der einzelnen Klassen haben adaptive Merkmale – funktional gefasst als Mechanismen für Kooperation. Natürliche Selektion begünstigt Organismen mit der Fähigkeit zur strategischen Interaktion. Der Mechanismus wird zum Gegenstand respektive zum Ansatzpunkt für Erklärungen zur Evolution der Kooperation. Kooperation wird zur „Eigenschaft“ zweiter Ordnung (in Kapitel 4 wird gezeigt, dass es sich bei Kooperation nicht um eine Eigenschaft, sondern um eine Funktion handelt). Dabei können sich auch Mechanismen verschiedener Klassen ähneln oder gleich sein. Klassifizierungen erfolgen relativ zu bestimmten Kontexten und ein strategischer Organismus kann Element zweier Klassen sein.

Nimmt man zur Verdeutlichung Robert Trivers berühmtes Beispiel für reziproken Altruismus und damit einen Menschen, der einen anderen mit einem gewissen Risiko aus dem Wasser zieht und dem vielleicht in ähnlicher Situation dafür selbst das Leben gerettet wird⁸⁴, entspräche der selektierte Mechanismus den biologischen Voraussetzungen für direkte Reziprozität (F_2) und damit einem Merkmal mit speziellem Inhalt. Die Verhaltensweisen a_1 und a_2 innerhalb einer Verhaltensstrategie können als egoistisch und als kooperativ gedeutet werden. Handelte es sich um einen Verwandten, könnte die Rettungsaktion auch als Verwandtenselektion (F_1) verstanden werden. Bedeutsam für die Charakterisierung eines

⁸⁴ Siehe Trivers 1971, S. 35. Für eine nähere Beschreibung des Beispiels siehe auch Kapitel 3.2.2 *Direkte Reziprozität*.

strategischen Organismus ist vielmehr, dass er sich in beiden Fällen mit a_1 gegen eine Rettung entscheiden oder mit a_2 einen Ast reichen und Arbeit und Risiko auf sich nehmen kann. Die in der Strategiemenge abgebildeten Verhaltensakte a_1 und a_2 fußen auf Körpermerkmalen wie Armen, Beinen und Muskelkraft. Und auch das Vorhandensein der Entscheidungsmöglichkeit ist ein im Organismus instanziiertes körperliches Merkmal. Das Verhalten muss nicht Ergebnis rationaler Entscheidung sein. Viele Simulationen zur Evolution der Kooperation agieren allein mit Strategien und nicht mit Modellen von Lebewesen und Entscheidungspfaden. So spielt es innerhalb von Simulationen zumeist keine Rolle, ob ein Agent innerhalb eines Lebenszyklus sein Verhalten anpassen kann, oder ob es die nächste Generation ist, die über eine in die Simulation eingebrachte Mutation das Verhalten ändert. Für die Deutungen von Simulationen, Experimenten und Beobachtungen zur Evolution der Kooperation für die Lösung des Problems der Kooperation kommt es vielmehr darauf an, Klassen mit speziellem Inhalt als Grundlage für Erklärungen auf Basis von Selektion zu bilden. Dabei gilt es, besonders auch den Blick auf Äquivokationen und Missverständnisse zu richten, die innerhalb der Erklärungen zu vermeintlichen Fehlkonzepten und Paradoxien führen können.

Kooperation ist, wie in dieser Arbeit zu zeigen sein wird, kein körperliches Merkmal. Die Reformulierung des Problems der Kooperation fußt darauf, Kooperation als Funktion zu verstehen. In der Literatur zur Evolution der Kooperation werden oftmals Merkmale, Eigenschaften oder Strategien als Kooperation und damit mindestens implizit als das zu erklärende Phänomen bestimmt. Dies kann den Blick für die Lösung des Problems der Kooperation verstellen. Wenn Kooperation nicht als Beschreibung eines individuell abträglichen Merkmals gefasst wird, löst sich bereits eine der Paradoxien der Evolution der Kooperation: Nicht Kooperation wird ausgelesen, sondern strategische Organismen. Kooperation kann sich etablieren, weil sich strategische Organismen etablieren. Und nicht nur das: Die Selektion eines Organismus für beziehungsweise aufgrund eines instanziierten Mechanismus beinhaltet auch eine Lösung für das „harte Problem“ der Kooperation. Die Selektion führt nicht nur zur Etablierung von Kooperation respektive von strategischen Organismen, sie bringt sie auch hervor. Sie stabilisiert einen Mechanismus wie F_2 nicht nur, sie verursacht F_2 auch. Durch Rekombination als Teil der natürlichen Selektion kann das adaptive Merkmal strategischer Organismus auch unabhängig von Mutation entstehen und ausgelesen werden. Was Kooperation mittels der Selektion strategischer Organismen etabliert, ist damit das Gleiche, was den strategischen Organismus hervorbringt. Das „Problem der Kooperation“ und das „harte Problem der Kooperation“ bedürfen keiner voneinander unabhängigen

Erklärung. Kooperation wird weder durch Emergenz noch über eine Makromutation hervorgebracht. Natürliche Selektion kann die Entstehung ebenso wie die Etablierung erklären.

2.5 Arrival of the fittest – Natürliche Selektion als Lösung für das harte Problem der Kooperation

Mit der unter 2.4 dargestellten Reformulierung des Problems der Kooperation können die Schwierigkeiten einer Konzeptualisierung der Evolution der Kooperation über natürliche Auslese im Rahmen einer Erklärung der Etablierung umgangen werden. Kooperation wird als Funktion verstanden. Sie existiert nur durch Interaktion mindestens zweier Organismen. Das Untersuchungsfeld der Evolution der Kooperation kann als Disjunktion von fünf Klassen mit speziellem Inhalt gefasst werden. Kooperatives Verhalten wird zur Eigenschaft zweiter Ordnung. Ein strategischer Organismus hat Merkmale für einen oder mehrere Mechanismen. Diese Merkmale sind Körpermerkmale. Sie ermöglichen kooperatives Verhalten. Die Selektion strategischer Organismen entspricht einem „survival of the fittest“ unter spezifischen ökologischen Bedingungen. Es bleibt aber die Frage nach der Entstehung eines solchen Mechanismus in und aus einer Population von Defektoren (so die Prämisse) und damit das harte Problem der Kooperation des „arrival of the fittest“.

In diesem Unterkapitel wird in Anlehnung an McLaughlin (2011) dafür argumentiert, dass sich auch das harte Problem der Kooperation über natürliche Selektion lösen lässt. Die unter 2.4 dargestellte Reformulierung fasst den Gegenstand neu: Selektion begünstigt nicht unmittelbar Kooperation, sondern spezifische Mechanismen für Kooperation. Es soll im Folgenden gezeigt werden, dass neben der Begünstigung eines Mechanismus die natürliche Selektion auch das Hervorbringen eines Mechanismus erklären kann. Die Konzeptualisierung fußt auf Darwins Modell der Tierzucht:

„Wenn es sich bei der Wahl nur darum handelte, irgend welche sehr auffallende Varietät auszusondern und zur Nachzucht zu verwenden, so wäre das Prinzip so handgreiflich, dass es sich kaum der Mühe lohnte, davon zu sprechen. Aber seine Wichtigkeit besteht in dem großen Erfolge einer durch Generationen fortgesetzten Häufung dem ungeübten Auge ganz unkenntlicher Abänderungen in einer Richtung hin: Abänderungen, die ich z. B. vergebens herauszufinden versucht habe. Nicht ein Mensch unter tausend hat ein hinreichend scharfes Auge und Urteil, um ein ausgezeichneter Züchter zu werden. Ist er mit diesen Eigenschaften versehen, studiert er seinen Gegenstand Jahre lang und widmet ihm seine ganze Lebenszeit mit unbeugsamer Beharrlichkeit, so wird er Erfolg haben und große Verbesserungen bewirken. Mangelt ihm aber eine jener Eigenschaften, so wird er sicher nichts ausrichten. Es haben wohl nur wenige davon eine

Vorstellung, was für ein Grad von natürlicher Befähigung und wie viele Jahre Übung dazu gehören, um nur ein geschickter Taubenzüchter zu werden.“⁸⁵

Ginge es nur darum, etwas auszuwählen und zu erhalten, lohne es Darwin zufolge kaum, davon zu sprechen. Der Züchter indes betreibt nicht nur Auslese, er kombiniert auch. Der Züchter operiert als Holist; er manipuliert Merkmale, indem er ganze Organismen manipuliert. Es werden dabei nicht nur Merkmale durch andere ersetzt oder liegen in folgenden Generationen nebeneinander vor; aus der Kombination von Merkmalen entstehen auch neue Merkmale in den Filialgenerationen. Mutation spielt eine Rolle, doch über Rekombination kann auch davon unabhängig Neues entstehen. Darwins Züchter kann Merkmale kombinieren oder hervorbringen, indem er Organismen rekombiniert. Er kann nicht Chromosomen auseinandernehmen und wieder zusammensetzen. Anders der Gentechniker. Während Darwins Züchter Merkmale über die Manipulation ganzer Organismen verändert, manipuliert der Gentechniker Merkmale, indem er DNA verändert. Der Gentechniker verändert Organismen, indem er Teile eines Organismus manipuliert, der Züchter verändert Teile, indem er ganze Organismen manipuliert. Darwins Züchter ist Holist.

Natürliche Selektion ist eine phänotypische Theorie. Für die Konzeptualisierung von Selektion ist es wichtig zu betrachten, zwischen welchen Prozessen Abhängigkeiten bestehen: Mutation ist unabhängig von vergangener und zukünftiger Selektion. Rekombination ist unabhängig von zukünftiger Selektion, aber abhängig von vorausgegangener Selektion. Damit ist Rekombination in gewissem Sinne ein Ergebnis von Selektion.⁸⁶ Fasste man Variation und Selektion als Prozesse der Evolution, liefe die Position Gefahr, inkonsistent zu sein. Wenn Rekombination selektionsabhängige Variation ist, sind Variation und Selektion keine voneinander unabhängigen Prozesse. Triebfedern der Evolution sind McLaughlin zufolge demnach Mutation und Selektion:

„If evolution is to be reduced to two independent processes, then these must be mutation and selection, whereby selection includes all (non-accidental) biasing processes including recombination.“⁸⁷

In einem negativen Verständnis von Selektion hingegen, wie etwa bei Hugo de Vries, Thomas Hunt Morgan und Elliott Sober, entsteht Variation primär durch Mutation.⁸⁸ Die Selektion hat

⁸⁵ Charles Darwin: *Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder die Erhaltung der begünstigten Rassen im Kampfe um's Dasein*, [1859] 2002, S. 49.

⁸⁶ Siehe McLaughlin 2011, S. 207 f.

⁸⁷ a.a.O., S. 208.

⁸⁸ Siehe Hugo de Vries: *Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung von Arten im Pflanzenreich*, Band II, 1903, S. 667, Hugo de Vries: *Species and Varieties. Their Origin by Mutation* [1904] 1906, S. 6 f., Thomas Hunt Morgan: *The Scientific Basis of Evolution*, 1932, S. 130 f., Elliott Sober: *The Nature of*

in dieser Konzeptualisierung nichts mit der Hervorbringung von Merkmalen zu tun, sie agiert eliminativ. Die Gewinner werden „ausgesiebt“. Bei de Vries wird das ausgesiebt, was im Sieb hängen bleibt. In Sobers Siebmetapher fallen die Gewinner gleichsam unberührt durch alle Filter hindurch und bleiben am Boden liegen. Die Schwierigkeiten in eliminativen Konzeptualisierungen von Selektion liegen McLaughlin zufolge weniger darin, dass Variation auf Mutation reduziert und Rekombination nicht als Art von Variation betrachtet wird, als vielmehr darin, dass Selektion auf das Aussortieren von Individuen reduziert und Rekombination nicht als Aspekt von Selektion verstanden werde.⁸⁹ Das Bild des Züchters werde nicht konsequent weitergeführt. Der Züchter mag Tiere aussortieren und damit von der Reproduktion ausschließen, aber was macht er mit den verbleibenden Tieren? Also mit denen, die Sobers Bild zufolge durch das Sieb gefallen sind?

Sober will im Rahmen seiner Siebmetapher deutlich machen, dass Selektion keinen kausalen Einfluss auf die durch das Sieb gefallenen und damit erhalten gebliebenen Individuen habe und stellt die Frage, wie das Töten eines Organismus mit Eigenschaft *B* dazu führen könne, dass nachfolgende Generationen Eigenschaft *G* besäßen.⁹⁰ McLaughlin macht deutlich, dass ohne Rekombination die Eigenschaft *G* tatsächlich nur durch Mutation oder Vererbung in einer nachfolgenden Generation auftreten könne. Werde ein Merkmal als phänotypische Ausprägung einer Mutation verstanden, könne natürliche Selektion die Entstehung nicht erklären, weil natürliche Selektion nicht erklären könne, warum eine Mutation entsteht. Sober bekomme genau die Antwort auf seine Frage, die er hineingesteckt habe. Betrachte man aber Merkmale nicht als unmittelbar im Phänotyp instanziiert (wie im Falle dessen, dass Mutation *G* den Phänotyp *G* bewirke) und erkenne zusammengesetzte Merkmale als Merkmale an, laute die Antwort auf Sobers Frage anders:

„Let’s say that *A* is a trait and *B* is a trait and that *AB* is also a trait, not just the coexistence of distinct traits *A* and *B* in an organism. Call the new trait *Q*. Can killing an organism with some trait not-*A* in the F_1 generation cause an organism in F_2 to have the property $Q (=AB)$? Well, let’s take a concrete example. Assume a population of 200 sheep in which one ram is *A* but not *B*, all the other sheep are not-*A*, and the ewes are also more or less evenly *B*, *C*, *D*, *E*, or *F*: Can a breeder by applying selection *cause* all sheep to be *Q* in the F_2 or F_3 or sometime later? Well, yes. If I kill (or otherwise exclude from reproduction) the 99 rams in the population that bear trait not-*A*, preserving only one ram with trait *A*, and breed this ram with all the ewes, then I will probably get a few rams and ewes with the new compound property *Q* even in the first season. Note that $Q (=AB)$ did not yet exist in the F_1 population: it was not hidden from sight, it was not written in invisible ink, it was

Selection, 1984, S. 97 ff., Elliott Sober (1995) *Natural Selection and Distributive Explanation: A Reply to Neander*, in: *British Journal for the Philosophy of Science* 46(3), S. 384-397.

⁸⁹ Siehe McLaughlin 2011, S. 208.

⁹⁰ Siehe Sober 1995, S. 387.

not there. Depending on how drastic I make selection for the compound trait, I will soon have a whole flock of *Q* sheep, whose identifying trait *Q* is a product of selection. The trait did not exist in the original population; the *Q* type was not instantiated. I have created it by recombination.“⁹¹

Selektion wird hier nicht als rein eliminierend gefasst. Es werden nicht nur Tiere von der Reproduktion ausgeschlossen; es werden die verbleibenden Tiere vermehrt. In Weiterführung von Darwins Modell der künstlichen Zuchtwahl ist alles, was der Züchter tut, Teil der Selektion. McLaughlin resümiert: „Recombination is part of selection as long as selection is conceptualized on the model of animal breeding.“ Der Züchter verursache keine Mutation, aber er könne rekombinieren.⁹²

Die Abhängigkeit der Rekombination von der Selektion zeigt sich in der Parentalgeneration. Die Elterntiere sind Ergebnis der Selektion.⁹³ Sie wurden ausgelesen und gelangten zur Reproduktion. Ihre Selektion hat Geschichte und so die in ihnen instanziierten adaptiven Merkmale. Sie sind die „single steps of evolution“, für die de Vries abstreitet, die natürliche Selektion habe mit ihnen zu tun. Er konstatiert: „The problem, as how the individual steps are brought about, is quite another side of the question.“⁹⁴ Auf die Abhängigkeit einer Merkmalskombination von der Genfrequenz in der elterlichen Population verweist hingegen George G. Simpson: „Selection [...] plays an essential part in determining what combinations of genes will be incorporated in individual organisms and so in the actual origin of new variant sorts of organisms.“⁹⁵ François Jacob hebt auf die Komplexität ab: „It is natural selection that gives direction to changes, orients change, and slowly, progressively produces more complex structures, new organs, and new species.“⁹⁶ Es ist der Weg, den Darwin seinem Taubenzüchter in der „durch Generationen fortgesetzten Häufung dem ungeübten Auge ganz unkenntlicher Abänderungen in einer Richtung hin“⁹⁷ attestiert. Er sieht darin den Erfolg des Prinzips der Zuchtwahl und damit die Gültigkeit des Prinzips der natürlichen Selektion. Aufbauend auf Darwins Züchtermodell und in Anlehnung an Simpson und Jacob fasst McLaughlin zusammen: „If to create is to recombine and if selection recombines, then selection creates.“⁹⁸

Dieses kreative Vermögen der Selektion weist auch den Weg aus dem harten Problem der Kooperation und damit der Frage, wie in einer Population von Defektoren Kooperation entsteht. In dieser Arbeit soll die Konzeptualisierung von natürlicher Selektion als kreativem Prozess

⁹¹ McLaughlin 2011, S. 218 f. [Hervorhebungen im Original]

⁹² a.a.O., S. 218 und S. 219.

⁹³ Es mag zuweilen auch Drift geben, doch kann der Faktor in seiner Bedeutung hier vernachlässigt werden.

⁹⁴ de Vries 1904, S. 6 f.

⁹⁵ George Gaylord Simpson: *The Meaning of Evolution*, 1967, S. 225.

⁹⁶ François Jacob (1977) *Evolution and Tinkering*, in: *Science* 196, S. 1163.

⁹⁷ Darwin [1859] 2002, S. 49.

⁹⁸ McLaughlin 2011, S. 207.

starkgemacht werden. Die Reformulierung des Problems der Kooperation weist Mechanismen für Kooperation als zentral für Erklärungen zur Etablierung über natürliche Selektion aus („survival“). Die Entstehung eines solchen Mechanismus („arrival“) wird in dem hier zugrunde liegenden Ansatz nicht als „völlig andere Seite der Frage“ betrachtet. Das muss sie auch nicht, fasst man Mutation und Selektion (mit Rekombination) als unabhängige Prozesse der Evolution und nicht Variation und Selektion. Das Neue – Kooperation in und aus einer Population von Defektoren – müsste nach einem negativen Selektionsverständnis primär durch Mutation entstehen.⁹⁹ Umfasst die Selektion auch Rekombination, kann sie die Etablierung und die Entstehung erklären. Konkreter: die Etablierung von Mechanismen sowie die Entstehung von Mechanismen. Und im Hinblick auf den Angriffspunkt der Selektion noch genauer: die Etablierung strategischer Organismen und die Entstehung strategischer Organismen.

Eine solche Konzeptualisierung trägt auch dem Aspekt der Komplexität Rechnung. Eine rekombinationsunabhängige Entstehung über Mutation müsste dem Zufall hohen Tribut zollen. In diese Richtung zielt auch Michael Tomasello bereits in Kapitel 2.2 angesprochene Kritik am theoretischen Konzept des reziproken Altruismus:

„Die klassische Wie-du-mir-so-ich-dir-Reziprozität [...] stellt man sich häufig als eine Art von Gesellschaftsvertrag vor, bei dem wir im voraus darüber übereinkommen, uns auf einen zukünftigen Handlungsverlauf zu verpflichten. Obwohl niemand ernsthaft einen Gesellschaftsvertrag für nichtmenschliche Tiere vorschlagen würde, ist es nur schwer zu verstehen, wie Reziprozität ohne so einen Vertrag funktionieren könnte. Das erste Problem ist, daß der reziproke Altruismus überhaupt keine Erklärung für den allerersten altruistischen Akt hat, der einer solchen Darstellung zufolge auf blindem Optimismus oder Zufall beruhen muß. [...] Zweifellos sind reziproke Verhaltensmuster in der Natur weit verbreitet. Das Problem sind die proximalen Mechanismen, die ihnen zugrunde liegen.“¹⁰⁰

Schließt man blinden Optimismus als adaptives Merkmal aus, bliebe nur der Zufall. In der Tat scheint die Vorstellung wenig eingängig, dass in natürlichen Systemen durch Mutation aus Defektoren strategische Organismen mit proximalen Mechanismen entstehen. Und das gleich mehrfach, denn Kooperation erfordert nicht nur das Zusammenwirken mehrerer Organismen,

⁹⁹ Ein negatives Verständnis von Selektion muss im Hinblick auf Variation entweder ohne Rekombination operieren oder es handelt sich nicht um unabhängige Prozesse. Eine negative Konzeptualisierung von Selektion steht Rekombination als Ursache für Variation zwar nicht entgegen, doch wird die Variation innerhalb dieser Konzeptualisierung nicht in den Kontext der Selektionsgeschichte gestellt. Dadurch ergibt sich das von McLaughlin beschriebene Problem der Inkonsistenz. Siehe McLaughlin 2011, S. 208.

¹⁰⁰ Tomasello 2016, S. 28 f. Als zweites Problem charakterisiert Tomasello den Impuls nach Erhalt des eigenen Vorteils abtrünnig zu werden. Ohne Übereinkunft besitze die Reziprozität „keine wirkliche rationale oder emotionale Kraft, um zu altruistischem Handeln zu motivieren.“ Ebenda. Er plädiert für eine in psychologischer Hinsicht realistischere Theorie, wie sie etwa Frans de Waal mit der Unterscheidung zwischen kalkulierter und emotionaler Rationalität leistet. Frans B. M. de Waal (2000) Attitudinal reciprocity in food sharing among brown capuchin monkeys, in: *Animal Behaviour* 60(2), S. 253-261.

Kooperation braucht auch einen Grundstock an Kooperatoren, um sich gegenüber Defektion behaupten zu können. Eine selektionsabhängige Rekombination kann eine solche Basis sowohl auf Ebene der Population als auch individuell deutlich schneller und gleichhin effektiver hervorbringen als Mutation. Der fortlaufende Prozess von rekombinanter Entstehung und Etablierung markiert die „single steps“ der Evolution. Die Schritte laufen indes auf keine Richtung hin zu. Es gibt kein Gerüst, nur situationsabhängige Funktionalität.

Kooperation wird in der Reformulierung des Problems der Kooperation als Funktion verstanden. Wie in Kapitel 2.3 gezeigt wurde, muss innerhalb der Erklärungen zur Evolution der Kooperation die Paradoxie aufgelöst werden, dass ein für einen Merkmalsträger abträgliches Merkmal selektiert würde. Die Reformulierung löst die Paradoxie um die Annahme einer Selektion abträglicher Merkmale ebenso wie das harte Problem der Kooperation. Aus der Komplementklasse Kooperation werden über das Bilden von Klassen mit speziellem Inhalt fünf Klassen F_1 - F_5 . Die Mitglieder der Klassen sind strategische Organismen. Ein strategischer Organismus ist gekennzeichnet durch das Vorhandensein eines Mechanismus; er kann Mitglied mehrerer Klassen sein. Wie in den Kapiteln 2.4 und 2.5 besprochen, können die Etablierung eines Mechanismus ebenso wie die Entstehung eines Mechanismus über die natürliche Selektion erklärt werden. Die natürliche Selektion liest nicht nur strategische Organismen aus, sie bringt sie auch hervor. So gelte in Anlehnung an McLaughlin für einen Mechanismus, Q zu sein. Der Mechanismus Q entsteht durch Rekombination von A und B . Aufgrund vorausgegangener Selektion von beziehungsweise für A und B kann bereits nach einer Generation ein Grundstock auch von nicht näher verwandten Organismen mit Q in einer Population entstehen. Attestiert man Q , ein Ergebnis „kumulativer Selektion“ (McLaughlin 2011, S. 215) sein zu können, braucht es weder blinden Optimismus noch Zufall, um Q zu erklären. Der Ansatz ist synthetisch: Nicht erklärt Mutation die Entstehung und Selektion die Häufigkeit – Selektion erklärt beides. Auf Ebene der Etablierung von Q gibt es Selektion für Q . Die Antwort auf die Frage nach der Entstehung von Q – und damit auf die Frage nach dem harten Problem der Kooperation – ist Selektion von Q aufgrund vorangegangener Selektion für A und für B .

Im folgenden Kapitel 3 werden nun die Grundlagen der Modellbildung für Erklärungen zur Evolution der Kooperation bestimmt und die Mechanismen F_1 - F_5 vorgestellt. In Kapitel 4 werden die hinter den Begriffen Gen, Merkmal, Eigenschaft und Funktion stehenden Konzepte geklärt. Die Kapitel 3 und 4 bilden damit die Grundlage der in Kapitel 5 erfolgenden Rekonstruktion und Reformulierung des Problems der Kooperation.

Kapitel 3: Grundlagen der Spieltheorie und Erklärungsansätze für die Evolution der Kooperation

Kooperation ist ein Begriff der Alltagssprache. Auch ohne theoretischen Überbau hat man eine durchaus gute Vorstellung von seiner Bedeutung. Wie in Kapitel 2 herausgestellt, meint Kooperation im engeren Sinne unter Aufwand von Kosten einem anderen einen Nutzen zu verschaffen. Ein nicht unmittelbar am individuellen Fortpflanzungserfolg ausgerichtetes Verhalten ist innerhalb der theoretischen Biologie allerdings ein erklärungsbedürftiges Phänomen. Das Phänomen der Kooperation wird zum Problem. Schon Charles Darwin wählte in den sterilen Kasten der Honigbiene eine Unvereinbarkeit mit der Theorie der natürlichen Selektion.¹⁰¹ Eine Erklärung sah Darwin in der Verwandtschaft. Dieser Ansatz wurde in den 1950er Jahren aufgegriffen und 1963 von William D. Hamilton formalisiert. Mit der Einführung von Kosten- und Nutzenvariablen übertrug Hamilton einen Ansatz der Wirtschaftswissenschaften auf ein Evolutionsproblem. Lee Alan Dugatkin bewertet dies als „Moment der Erkenntnis“, „sowohl für Hamilton als auch für das gesamte Gebiet der Evolutions- und Verhaltensforschung“.¹⁰²

Seit den 1980er Jahren hat dann das Gefangenendilemmaspiel Einzug in die theoretische Biologie gehalten. Vom „Lieblingsartisten“ der Spieltheoretiker, die es für ihre „Kunststücke“ auf die Bühne holten¹⁰³, wurde es zu einem unverzichtbaren Modell für die Kooperationsforschung. So konstatieren Martin A. Nowak und Karl Sigmund: „The prisoner’s dilemma was devised by game theorists barely 50 years ago. Today it seems difficult to conceive how moral philosophers, political thinkers or evolutionary biologists could ever have managed without it.“¹⁰⁴

Kapitel 3 stellt mit der Verwandtenselektion, der direkten und der indirekten Reziprozität, der Netzwerkreziprozität sowie mit der Gruppenselektion gängige Ansätze zur Erklärung der Evolution der Kooperation vor. In der Reformulierung des Problems der Kooperation bilden diese die Klassen F_1 - F_5 mit den Mechanismen der Kooperation, die in Kapitel 2 eingeführt wurden. Forschungen zur Evolution der Kooperation basieren zu einem großen Teil auf mathematischen Simulationen. Daher werden in Unterkapitel 3.1 zunächst die

¹⁰¹ „I allude to the neuters or sterile females in insect communities: for these neuters often differ widely in instinct and in structure from both the male and fertile females, and yet from being sterile they cannot propagate their kind.“ Darwin 1985 [1859], S. 257.

¹⁰² Dugatkin 2008, S. 106.

¹⁰³ Vgl. Gernot Sieg: *Spieltheorie*, 2005, S. 4.

¹⁰⁴ Nowak und Sigmund 1999, S. 367.

spieltheoretischen Grundlagen der Modellbildung behandelt, bevor in Unterkapitel 3.2 die Darstellung der genannten Erklärungsansätze erfolgt.

3.1 Grundlagen der Spieltheorie

Die Spieltheorie untersucht Entscheidungen in Konfliktsituationen. Sie ist eine normative Theorie über das Verhalten rationaler, nutzenmaximierender Akteure in Situationen strategischer Interaktion ohne Gleichsinnigkeit der Einzelinteressen. Dabei übt keine Entscheidungseinheit die vollkommene Kontrolle über eine andere Entscheidungseinheit aus. Die Spieltheorie richtet damit ihren Blick auf Interaktionen, die Konflikt, Kooperation oder beides mit sich bringen. Kooperation und Konflikt können dabei – wie von Ken Binmore formuliert – als „zwei Seiten derselben Medaille“ betrachtet werden.¹⁰⁵

Begründer der Spieltheorie sind der Mathematiker John von Neumann und der Ökonom Oskar Morgenstern.¹⁰⁶ Von Neumann und Morgenstern drangen auf eine stärkere Mathematisierung der Wirtschaftswissenschaften und die Formalisierung ökonomischer Theorien. Das Forschungsprogramm betraf zudem die Bereicherung der ökonomischen Theorie durch strategische Kalküle zugunsten von Optimierungskalkülen. So ging man etwa im theoretischen Rahmen des vollkommenen Wettbewerbs von vielen Konsumenten und großen Märkten aus. Akteure wie Haushalte oder Firmen konnten sich primär als Preisanpasser verhalten; die Zielgrößen waren allein abhängig von den eigenen Entscheidungsvariablen. Von Neumann und Morgenstern argumentierten für das Einbinden auch der Aktionen der anderen Akteure in die Entscheidungen. Die meisten ökonomischen Probleme sind gemäß von Neumann und Morgenstern strategische Probleme.¹⁰⁷

Die Spieltheorie kann man in die allgemeinere nichtkooperative Spieltheorie und in die kooperative Spieltheorie unterteilen. Die nichtkooperative Spieltheorie ist ein Teilgebiet der Mikroökonomik. Die Akteure führen Handlungen in (teilweiser) Kenntnis ihrer Umwelt aus und verfolgen bestimmte Ziele. Während die nichtkooperative Spieltheorie der Frage nachgeht,

¹⁰⁵ Siehe Martin Shubik (Hrsg.): *Sozialtheorie und Sozialwissenschaften*, 1965, S. 18, Ulrich Mueller: *Evolution und Spieltheorie*, 1990, S. 1 sowie Ken Binmore: *Spieltheorie*, 2013, S. 16. Binmore erläutert das Verhältnis der beiden Seiten zueinander wie folgt: „Man versteht keine von beiden richtig, wenn man nicht auch die andere berücksichtigt. Indem man ein Spiel des reinen Konflikts [...] betrachtet, behauptet man nicht, dass sämtliche zwischenmenschliche Interaktionen auf bloßem Konkurrenzdenken basieren. Ebenso wenig behauptet man, dass sämtliche zwischenmenschliche Interaktionen kooperativ sind, wenn man ein reines Koordinierungsspiel [...] betrachtet. Man unterscheidet schlichtweg zwei verschiedene Aspekte menschlichen Verhaltens, so dass jeweils einer von ihnen untersucht werden kann.“ Binmore 2013, S. 16.

¹⁰⁶ John von Neumann und Oskar Morgenstern: *Theory of Games and Economic Behavior*, 1953 [1944].

¹⁰⁷ Ein weiteres Anliegen von Neumanns und Morgensterns war die Befruchtung der Mathematik durch die Spieltheorie. Im Gegensatz zur Formalisierung der Theorien sowie dem Präferieren strategischer Kalküle gegenüber Optimierungskalkülen (wie in der modernen Industrieökonomik, der Kontrakttheorie und in policy games) hat sich dies bisher nicht realisiert. Siehe Siegfried K. Berninghaus, Karl-Martin Ehrhart und Werner Güth: *Strategische Spiele: Eine Einführung in die Spieltheorie*, 2010, S. 1 ff.

mit welchen Strategien rationale Egoisten in ein optimales Gleichgewicht treten, beinhaltet die kooperative Spieltheorie bindende Kontrakte.¹⁰⁸ Die nichtkooperative Spieltheorie ist strategieorientiert, die kooperative Spieltheorie auszahlungsorientiert.¹⁰⁹

Die Spieltheorie definiert für soziale Konfliktsituationen das individuell rationale Entscheidungsverhalten. Die soziale Konfliktsituation wird als strategischer Konflikt, als strategische Interaktion, als strategisches Spiel oder kurz als Spiel bezeichnet. Es beschreibt eine Entscheidungssituation, in der mindestens zwei vernunftbegabte Agenten, die sogenannten Spieler, Einfluss auf das Resultat haben und ihre eigenen, auch divergierenden Interessen verfolgen.¹¹⁰ Nach Werner Güth erweist sich die Spieltheorie als normative Teildisziplin aller Sozialwissenschaften. Sie sei keine ausschließlich ökonomische Disziplin; das Grundproblem der Spieltheorie mit der Frage nach rationalem Verhalten in strategischen Spielen sei vielmehr „philosophischer Natur“. So habe „die Spieltheorie auch in der Philosophie Fuß gefasst“.¹¹¹

In einem Spiel hängt der Erfolg für einen Spieler von seiner Umgebung respektive von den Entscheidungen seiner Mitspieler ab. So auch im ökologischen Rahmen einer Interaktion zwischen Tieren, denen die Eigenschaft zugeschrieben wird, auf den eigenen Vorteil bedacht zu sein. Unter der Bezeichnung *Evolutorische Spieltheorie* bzw. *Evolutionäre Spieltheorie* hielt die Spieltheorie Einzug in die Biologie. Sie wurde von Forschern wie John Maynard Smith, George R. Price und Reinhard Selten durch ihr Interesse an spieltheoretischen Erklärungsansätzen für Phänomene wie Partnersuche und Revierkampf angestoßen und wird bis heute weiterentwickelt. Berninghaus, Ehrhart und Güth bezeichnen die evolutionäre Spieltheorie als Teilphase innerhalb der Entwicklung der Spieltheorie seit den 1970er Jahren.¹¹²

¹⁰⁸ Vgl. Mueller 1990, S. 1.

¹⁰⁹ Handlungen werden in der kooperativen Spieltheorie nicht direkt modelliert. Siehe Harald Wiese: *Kooperative Spieltheorie*, 2005, S. 8 ff. Wiese definiert die kooperative Spieltheorie als die „axiomatische Theorie der Koalitionsfunktion“ und betont, dass die Unterscheidung, die kooperative Spieltheorie zeichne sich im Gegensatz zur nichtkooperativen Spieltheorie durch verbindliche Absprachen aus, nicht zielführend sei. Absprachen zu treffen sei eine Handlung und die komme „wie alle anderen Handlungen auch“ in der kooperativen Spieltheorie nicht vor. Wiese führt diese teilweise in den Status einer „Definition“ erhobene Abgrenzung „dogmenhistorisch“ auf die Deutung einer Passage bei von Neumann und Morgenstern zurück, in der die Koalitionsfunktion aus einem nichtkooperativen Spiel hergeleitet wird. (J. von Neumann und O. Morgenstern 1953 [1944], S. 240.). Er spricht sich zudem dafür aus, die „kooperative und nichtkooperative Spieltheorie nicht als Spezialfälle einer einzigen Spieltheorie anzusehen, sondern von zwei eigenständigen Spieltheorien auszugehen“. Wiese 2005, S. 9 f.

¹¹⁰ Vgl. Werner Güth: *Spieltheorie und ökonomische (Bei)Spiele*, 1992, S. 1 f. sowie Christian Rieck: *Spieltheorie – eine Einführung*, 2007, S. 21.

¹¹¹ Güth 1992, S. 1 f.

¹¹² Genauer als zweite Teilphase innerhalb der dritten Phase der Spieltheorie. Die erste Phase markiert die Entwicklungen bis zur Mitte der 1950er Jahre mit Pionierarbeiten zur Theorie der Normalformspiele, der Extensivformspiele und der Spiele in charakteristischer Funktionen-Form mit Schwerpunkt auf Nullsummenspielen. Die zweite Phase bis zur Mitte der 1970er Jahre richtete das Augenmerk auf die kooperative Spieltheorie. Die dritte Phase reicht bis in die Gegenwart hinein und hat neben der evolutiven Spieltheorie das Interesse an Extensivformspielen und die Weiterentwicklung der Industrieökonomik zum Inhalt. Siehe Berninghaus, Ehrhart und Güth 2010, S. 3 ff. Grundlegend für die Übertragung der Spieltheorie in die Biologie:

In der evolutionären Spieltheorie wird das Verhalten von Tierpopulationen als Spiel interpretiert. Ein Spieler wird als ein kleiner Teil einer großen Population von Konkurrenten betrachtet. An die Stelle der Rationalität tritt die Selektion: Bestimmte Strategien setzen sich gegenüber anderen durch. Der Erfolg einer Strategie bemisst sich an der Höhe der Nachkommen in möglichst kurzer Zeit. Selektion ist dabei kein genetischer Ansatz, sondern beschreibt das Weiterverwenden erfolgreicher Strategien. Das Weiterverwenden kann dazu führen, dass sich der Anteil einer Strategie innerhalb einer Population erhöht; weniger erfolgreiche Strategien werden aufgegeben und sterben aus. Dies entspricht einer Weitergabe von „Genen“ an nachfolgende Generationen und wird analog zur Beschreibung auf organismischer Ebene als Fitness bezeichnet.¹¹³ Tierische Agenten handeln nicht rational im Sinne eines bewussten Handelns. Sie agieren instinktbestimmt. Was dereinst Skeptiker dieser Forschungsrichtung auf den Plan rief, führte in Weiterentwicklung des Ansatzes zum Aufweichen des Konzepts der individuellen Rationalität hin zum Konzept des Lernens und der beschränkten Rationalität einhergehend mit einem zunehmenden Interesse an spieltheoretischen Experimenten. So zeigt sich in der Anwendung der Spieltheorie auf Phänomene der Biologie auch eine Befruchtung grundlegender Konzepte der Spieltheorie in Gebieten mit bewusst handelnden, aber nicht vollständig rationalen Spielern.¹¹⁴

3.1.1 Zentrale Begriffe der Spieltheorie

In den folgenden Unterkapiteln wird das Augenmerk auf einige zentrale Begriffe der Spieltheorie gerichtet, die im Rahmen der evolutionären Spieltheorie und für Betrachtungen zum Problem der Kooperation von Bedeutung sind. Ziel ist neben einer knappen Darstellung spieltheoretischer Grundlagen die Vorstellung des in der Spieltheorie verwendeten Vokabulars. Mit der Übertragung der Spieltheorie auf Erklärungen natürlicher Phänomene in der Biologie werden auch Begriffe übertragen. Zusammen mit den Begriffen der Biologie und den dahinterstehenden theoretischen Konzepten bilden sie das Gerüst für Erklärungen der Evolution der Kooperation. Um Paradoxien herauszuarbeiten, die auf begrifflicher Ebene liegen – etwa durch Überlagerungen von Bedeutungen – oder auf einem missverständlichen metaphorischen Gebrauch beruhen, bildet die Darlegung von Begriffen der Spieltheorie zusammen mit der in Kapitel 4 erfolgenden Darlegung von Begriffen und Konzepten der Biologie (Gen, Merkmal,

John Maynard Smith und George R. Price (1973) The Logic of Animal Conflict, in: *Nature* 246(5427), S. 15-18. Siehe auch Unterkapitel 3.2.2 *Direkte Reziprozität*.

¹¹³ Siehe Sieg 2005, S. 54 ff.

¹¹⁴ Vgl. Berninghaus, Ehrhart und Güth 2010, S. 7 und S. 280.

Eigenschaft und Funktion) die Grundlage für die Rekonstruktion und Reformulierung des Problems der Kooperation.

3.1.1.1 Spieler, Spiele und Regeln

Ein *Spieler* ist eine autonome Entscheidungseinheit. Es muss sich bei einem Spieler nicht um eine Einzelperson handeln, auch ein Land, eine politische Partei, eine Firma oder eine Gruppe von Einzelpersonen können Spieler sein. Ein Spiel wird über die Spieler, die Auszahlungen und die Regeln beschrieben. Ein Spieler verfolgt ein Ziel und handelt bei der Wahl seiner Aktionen nach eigenen Richtlinien. Er verfügt über Hilfsmittel. Die Regeln eines Spiels setzen fest, wie die Hilfsmittel eingesetzt werden können.¹¹⁵ Werner Güth weist darauf hin, dass die Frage, wer ein Spieler sei, in der Spieltheorie traditionell kaum aufgegriffen werde, sie ergebe sich implizit durch die Darstellungsform und das Lösungskonzept eines Spiels. Die in einem sozialen Konflikt involvierten unabhängigen Entscheidungen müssen dabei auch nicht notwendig mehrere Personen und damit Entscheider sein; auch eine einzelne Person könne in einem Interessenkonflikt zwischen Gegenwart und Zukunft stehen, wenn gegenwärtige Verhaltensabsichten nicht bindend für die künftige Person sind.¹¹⁶

Das *Spiel* beschreibt eine Entscheidungssituation, in der das Ergebnis einer Entscheidung nicht allein vom Entscheider selbst, sondern auch von den Entscheidungen anderer anhängt. Nachdem sich erste Untersuchungen solcher Entscheidungssituationen auf Gesellschaftsspiele bezogen, wird bis heute der Begriff Spiel für die Darstellung eines solchen sozialen Konflikts verwendet. Anlehnungen an Gesellschaftsspiele wie Schere, Stein, Papier oder Schach sind in erster Linie Coverstories für die dahinterstehenden mathematisch-abstrakten Überlegungen und Modellierungen.¹¹⁷ Die Aufgabe der Spieltheorie liegt in der Prognose, welche Strategien die Spieler in einem Spiel wählen. Diese Prognose ist die Lösung eines Spiels. Sie kann eindeutig sein, aber auch unterschiedliche Strategiekombinationen und damit eine Menge von Lösungen umfassen.¹¹⁸

Bei der Darstellung eines Spiels kann man zwischen der Extensivform und der Normalform unterscheiden. Beide Spieldarstellungen gelten als mathematisch äquivalent, stellen aber verschiedene Ansätze für die Konstruktion von Modellen dar. Reinhard Selten zufolge liefert die Extensivform Einsichten in die Natur von strategischen Problemen, die in der Normalform

¹¹⁵ Vgl. Shubik 1965, S. 21 f.

¹¹⁶ Vgl. Güth 1992, S. 34.

¹¹⁷ Vgl. Rieck 2007, S. 21.

¹¹⁸ Vgl. Sieg 2005, S. 7.

verloren gehen.¹¹⁹ Während die Normalform ein Spiel auf kompakte Weise darstellt und statisch ist, ist die extensive Form detaillierter, anschaulicher und schließt dynamische Eigenschaften mit ein. In der extensiven Form werden auch die Zugfolge oder der Informationsstand beschrieben. In der Normalform ist ein Spiel so dargestellt, als würden die Spieler gleichzeitig ziehen. Tatsächlich steht hinter einem Zug aber eine Strategie.¹²⁰ Die extensive Form wird dargestellt im Konzept eines Spielbaums. Formal kann ein Spielbaum als zusammenhängender Graph beschrieben werden. Ein Graph ist zusammenhängend, wenn je zwei Knoten durch einen Streckenzug verbunden sind. Ein zusammenhängender Graph ohne Kreis ist ein Baum. Bei einem Spielbaum handelt es sich um einen zusammenhängenden, schleifenlosen, endlichen Baum mit einem Ursprung und damit mit einer Ausgangssituation. Eine Kette vom Ursprung bis zu einem Endpunkt ist eine Partie.¹²¹ Die Knoten beschreiben die Entscheidungs- und Endsituationen, die Kanten die Aktionen, die ein Spieler durchführen kann, wenn er am Zug ist. Die Reihenfolge der am Zug befindlichen Spieler wird explizit formuliert. Auf jeder Stufe kann ein Spieler unterschiedlich über die Züge des Gegenspielers auf den vorherigen Stufen informiert sein.¹²² Nach Werner Güth müssen folgende Aspekte genau spezifiziert werden, um die extensive Form eindeutig festzulegen: Die Reihenfolge der Züge, der jeweils entscheidende Akteur, sein Informationsstand bei seiner Entscheidung, die Menge seiner Zugmöglichkeiten, die Wahrscheinlichkeiten von Zufallszügen sowie die Bewertung der Partien durch die verschiedenen Akteure.¹²³ Die Spielbaumdarstellung ermöglicht eine Hintereinanderschaltung gleichzeitiger und unabhängiger Züge. Die extensive Form könne Güth zufolge aber überspezifiziert sein, da sie bei gleichzeitigen und unabhängigen Entscheidungen willkürliche sequenzielle Reihenfolgen erzwingt. Ein individuell rationales Entscheidungsverhalten sollte nicht von der willkürlichen Auswahl einer möglichen sequenziellen Reihenfolge abhängen und ein sinnvolles Lösungskonzept auf ein solches Detail der extensiven Form nicht reagieren. Die Lösung eines Spiels sollte also unabhängig von einer

¹¹⁹ Entscheidende Arbeiten Reinhard Selten dazu: Reinhard Selten (1965) Spieltheoretische Behandlung eines Oligopolmodells mit Nachfrageträgheit, in: *Zeitschrift für die gesamte Staatswissenschaft* 12, S. 301-324, R. Selten (1975) Reexamination of the Perfectness Concept for Equilibrium Points in Extensive Games, in: *International Journal of Game Theory* 4, S. 25-55, R. Selten (1978) The chain store paradox, in: *Theory and Decision* 9, S. 127-159. Gleichwohl scheint dies nicht unumstritten, worauf Berninghaus, Ehrhart und Güth 2010, S. 91 mit Verweis auf Elon Kohlberg und Jean-François Mertens (1986) On the strategic stability of equilibria, in: *Econometrica* 54, S. 1003-1039 hinweisen.

¹²⁰ Siehe Shubik 1965, S. 25 und S. 29.

¹²¹ Vgl. Ulrike Leopold-Wildburger, Reinhard Selten und Werner Güth: *Mathematische Theorie strategischer Spieler oder kurz nichtkooperative Spieltheorie* [Manuskript] sowie Güth 1992, S. 35 f.

¹²² Vgl. Berninghaus, Ehrhart und Güth 2010, S. 91 f.

¹²³ Siehe Güth 1992, S. 34 f.

willkürlichen Festlegung der Regeln erfolgen und auf bestimmte Details der extensiven Form nicht reagieren.¹²⁴

Die *Regeln* eines Spiels legen nach Shubik die von den Spielern kontrollierten Variablen fest und geben Auskunft über das Nutzen von Hilfsmitteln. Shubik gibt einige Beispiele: Karten und Geld beim Pokerspiel, Figuren im Schach, Kriegsmaterial, Menschen und volkswirtschaftliche Güter in Schlachten, Geld, Presse und Kontrolle über Organisationen und Institutionen.¹²⁵ Die Regeln eines Spiels gehen mit der Beschreibung der Spielform einher. Rieck macht dies in seiner Definition der Regeln am Beispiel eines Spiels der extensiven Form deutlich: Spielermenge, Zeitpunkt der Züge, Zugmöglichkeiten und Informationszustand an Entscheidungspunkten, Auszahlungen, Wahrscheinlichkeitsverteilungen und Korrelationen bei Zufallszügen. Zusammengenommen ergäben dies die Regeln des Spiels. Die Abfolge der Entscheidungen müsse dabei nicht dem zeitlichen Ablauf entsprechen. Werde ein Spielbaum nicht als zeitliche Abfolge interpretiert, könne es angebracht sein, Angaben darüber in die Regeln aufzunehmen.¹²⁶

Auch eine Angabe über die Selbstbindungskraft kann Eingang in die Regelbeschreibung finden. Die Selbstbindungskraft beschreibt die gleichsam selbst auferlegte vertragliche Bindung eines Spielers an eine bestimmte Strategie. Die Normalformdarstellung eines Spiels unterstellt eine solche Form der Selbstbindung. Man spricht in diesem Zusammenhang auch von einem zentralisierten Spieler im Gegensatz zu einem dezentralisierten Spieler, der nur lokale Verhaltensweisen wählt.¹²⁷ Eine adäquate Spieldarstellung für Spieler ohne Selbstbindungskraft ist die Agentennormalform. Die Agentennormalform trägt dem Umstand Rechnung, dass Perturbationen (über ein Spiel gelegtes Rauschen bzw. Zittern und damit „Fehler“) in der Normalform miteinander korreliert sind, in der extensiven Form dagegen nicht. In der Normalform geht ein Rauschen in der Entscheidung eines Spielers mit der Möglichkeit eines Fehlers einher, in der extensiven Form indes mit der Möglichkeit zweier Fehler. So irrt sich der Spieler in der Normalform an seinen beiden Informationsbezirken gleichzeitig, in der extensiven Form würde man es als zwei Fehler beurteilen, wenn ein Spieler gegen seinen Willen einen Informationsbezirk erreicht, an dem er dann erneut zittert. Um dem entgegenzuwirken, wird über das Umschreiben eines extensiven Spiels in die Agentennormalform erreicht, dass Fehler an jedem Informationsbezirk unabhängig erfolgen. In

¹²⁴ Siehe Güth 1992, S. 124.

¹²⁵ Siehe Shubik 1965, S. 22.

¹²⁶ Siehe Rieck 2007, S. 120.

¹²⁷ Begriff des dezentralisierten Spielers nach Werner Güth (1991) *Game Theory's Basic Question – Who is a Player? Examples, Concepts and Their Behavioral Relevance*, in: *Journal of Theoretical Politics* 3, S. 403-435.

der Agentennormalform zerfällt ein Spieler in Agenten. Jeder Agent verwaltet einen Informationsbezirk und spielt jeweils ein Ein-Zug-Spiel. Die Strategiemengen der Agenten werden einander als Normalformspiel gegenübergestellt.¹²⁸

3.1.1.2 Strategie, Strategiemenge und Zug

Eine *Strategie* ist ein System von Instruktionen. Die Instruktionen geben im Vorhinein für die gesamte Spieldauer an, wie ein Spieler unter Berücksichtigung der Informationen zum tatsächlichen Zeitpunkt der Wahl jeden Zug zu wählen beabsichtigt.¹²⁹ Zu beachten ist, dass der spieltheoretische Strategiebegriff durch seine rigorose Vollständigkeitsforderung von der umgangssprachlichen Verwendung stark abweicht.¹³⁰ Eine Strategie ist damit ein vollständiger Verhaltensplan, der für jeden Informationsbezirk des betreffenden Spielers genau vorschreibt, welche Alternative zu wählen ist. Die *Strategiemenge* als Gesamtheit aller möglichen Strategien eines Spielers gibt dabei an, welche Strategien zur Verfügung stehen. Die Strategiemenge besteht aus Tupeln. Jeder Tupel listet für einen Spieler so viele Einzelentscheidungen auf, wie der Spieler Informationsbezirke hat. Rieck weist darauf hin, dass es sich strenggenommen auch dann bei den Elementen einer Strategiemenge um Tupel handelt, wenn der Spieler nur einen Informationsbezirk besitzt. Es läge dann ein 1-Tupel vor. Für einen Spieler etwa, der an einem Entscheidungsknoten entweder a_1 oder a_2 wählen kann, stellt sich die Strategiemenge S wie folgt dar: $S = \{(a_1), (a_2)\}$. Die Angaben a_1 und a_2 ohne Klammern geben die Entscheidungen an einem Entscheidungsknoten an, (a_1) und (a_2) in Klammern bezeichnen die Strategien, am entsprechenden Entscheidungsknoten a_1 oder a_2 zu wählen.¹³¹

Bei einer Strategie handelt es sich um eine flexible Planung. Sie hält für alle möglichen zukünftigen Entwicklungen entsprechende Maßnahmen bereit. Dies steht im Gegensatz zu einer starren Planung, die immer die gleichen Maßnahmen vorsieht, unabhängig von der tatsächlichen Entwicklung. Auch enthält eine Strategie kontrafaktische Überlegungen, die einem ersten einen zweiten Informationsbezirk an die Seite stellen.¹³² Der kontrafaktische Teil einer Strategie kann nach Ariel Rubinstein (1991) als die Vermutung des Gegenspielers darüber interpretiert werden, was der andere Spieler tun würde, sollte er von seinem Plan abkommen.

¹²⁸ Vgl. Rieck 2007, S. 120, S. 317 sowie S. 241.

¹²⁹ Siehe Shubik 1965, S. 22.

¹³⁰ Vgl. Leopold-Wildburger, Selten und Güth: Manuskript [121].

¹³¹ Vgl. Rieck 2007, S. 145. Rieck verwendet den Begriff „Strategiemenge“.

¹³² Siehe Rieck 2007, S. 145 ff.

In perturbierenden Spielen wählt ein Spieler mit „zitternder Hand“ falsche Alternativen und erreicht unerwartete Informationsbezirke; es müssen daher Pläne für alle Fälle vorliegen.¹³³

Von der Strategie zu unterscheiden ist der *Zug*. Während eine Strategie den vollständigen Verhaltensplan angibt, beschreibt ein Zug eine einzelne Aktion im Spiel. Je nach Darstellungsform verschwindet der einzelne Zug aus dem Fokus der Betrachtungen, wenn ein Spiel in der Normalform dargestellt wird. Hier sind Züge und Strategien nicht voneinander zu unterscheiden. Die Normalformdarstellung unterschlägt den eigentlichen Spielverlauf. Wird eine Strategie in ihrer extensiven Form abgebildet, so ist die Vorstellung möglich, dass Spieler interaktiv reagieren, sobald sie am Zug sind. Die Normalform indes reduziert das Spiel auf die Wahl der Strategie und lässt Strategien gegeneinander antreten.¹³⁴

3.1.1.3 Auszahlungsfunktion: Nutzentheorie und Präferenzordnung

Eine spieltheoretische Auszahlungsfunktion drückt ein Spielergebnis in Zahlen aus. Die Regeln eines Spiels beinhalten dabei die Bewertung von Partien. Das Spielergebnis ist Resultat der Strategiewahlen aller Spieler und damit der Strategiekonfiguration. Durch die Strategiekonfiguration wird ein Spielergebnis herbeigeführt. Jeder Partie entspricht ein Endpunkt. Einem Endpunkt kann ein Auszahlungs- bzw. Nutzenvektor zugewiesen und darüber die Bewertung spezifiziert werden. Die Abbildung, die jedem Endpunkt einen Auszahlungsvektor zuordnet, bezeichnet man als Auszahlungsfunktion. Jeder Spieler bewertet das Spielergebnis (*outcome*) individuell nach seiner Auszahlungsfunktion (*payoff function*).¹³⁵ Es kann sich dabei auch um subjektive Beurteilungskriterien handeln. Ein Remis zwischen einem Schachanfänger und Schachmeister etwa führt zu unterschiedlichen subjektiven Bewertungen. Die subjektiven Bewertungskriterien können die Beurteilung eines Spielergebnisses beeinflussen.¹³⁶ Mit den Auszahlungsfunktionen gehen daher auch Präferenzordnungen und Nutzenfunktionen einher. Im Ganzen ist die hinter dem Nutzen stehende Nutzentheorie ein noch recht offenes Gebiet. Die Bewertung von Nutzen ist ein Problem. Welche Alternative ein Spieler einer anderen vorzieht, kann mit den Mitteln der Ökonomie allein nicht vollständig geklärt werden. Interdisziplinäre Ansätze sind notwendig. In der Zukunft könnten hier neurobiologische Erkenntnisse Nutzenbewertungen transparent machen und Erklärungen liefern.

¹³³ a.a.O., S. 147 und S. 238 sowie Ariel Rubinstein (1991) Comments on the Interpretation of Game Theory, in: *Econometrica* 59, S. 909-924. Zum Einbau und zur spieltheoretischen Berücksichtigung von Fehlern siehe Selten 1975.

¹³⁴ Vgl. Rieck 2007, S. 152 ff.

¹³⁵ Vgl. Güth 1992, S. 42 f. und Berninghaus, Ehrhart und Güth 2010, S. 12.

¹³⁶ Vgl. Leopold-Wildburger, Selten und Güth: Manuskript [121].

In der Spieltheorie werden Spielergebnisse üblicherweise in Form von Auszahlungen notiert. Die Auszahlungen werden angegeben in Einheiten kardinalen Nutzens. Spieler bewerten Spielausgänge und damit Situationen. Bevor ein Spieler sein Verhalten in einer Entscheidungssituationen bestimmen kann, muss er sich über die aus seinen Handlungen resultierenden Bewertungen im Klaren sein: Der Spieler bewertet die Alternativen.¹³⁷ Legt eine Nutzenfunktion die Rangordnung von Wahlmöglichkeiten fest, spricht man von einer ordinalen Nutzenfunktion. Bei kardinaler Nutzenfunktion sind die Verhältnisse von Nutzendifferenzen hingegen eindeutig bestimmt.¹³⁸ Hinter der Konzeption einer ordinalen Nutzenfunktion steht die Ansicht, es sei weder möglich noch notwendig, einen Nutzen als Zahl anzugeben, deren absolute Größe eine Aussage hätte. Ein Zahlenwert sage also nichts über die absolute Höhe einer Nutzenempfindung aus. Möglich sei aber der direkte Vergleich verschiedener zu bewertender Situationen. So könne man etwa keinen Wert für eine Situation A angeben, gleichwohl aber, dass einem Situation A lieber ist als Situation B. Komplexe Bewertungsprobleme werden auf diese Weise in einfachere Elementarurteile zerlegt. In der Konzeption einer ordinalen Nutzenfunktion löst man sich von der Vorstellung, ein Nutzen habe einem Gut wie eine physikalische Eigenschaft an; es gibt nur Präferenzen. Gleichwohl werden auch in einer ordinalen Nutzenfunktion den zu bewertenden Alternativen Nutzen-Zahlenwerte zugeordnet. Ihre Bedeutung aber ist eine andere: Die Zuordnung dient der Vereinfachung der Darstellungsweise mit Angabe einer Präferenzordnung. Ein solcher Nutzenindex bildet ab, dass ein Spieler eine Spielsituation einer anderen vorzieht. Formal wird die Bevorzugung eines Spielausgangs x_1 gegenüber einem Spielausgang x_2 mit dem Zeichen \succ dargestellt und bedeutet „wird bevorzugt gegenüber“. Anders die Darstellung $x_1 > x_2$ mit der Bedeutung eines messbar größeren Wertes x_1 gegenüber x_2 . In ordinaler Nutzenfunktion wird x_1 nicht gegenüber x_2 vorgezogen, weil es einen größeren Nutzen hat; x_1 hat einen größeren Nutzen, weil es vorgezogen wird. Ein Nutzenindex repräsentiert die Präferenzordnung. Die Präferenzen werden auf eine Ordinalskala abgebildet. In dieser kommt es auf die Reihenfolge der Zahlenwerte und nicht auf deren Abstände zueinander an; Zahlenwerte auf Ordinalskalen sind zudem invariant gegenüber monotonen Transformationen.¹³⁹ Stellt ein Spieler eine Präferenzordnung auf, dürfen beim Zusammensetzen der Elementarurteile keine Widersprüche auftreten. Es gelten die Gesetze der Asymmetrie und der Transitivität. Es handelt sich bei der Asymmetrie und der Transitivität um zwei Minimalanforderungen. Die

¹³⁷ Vgl. Rieck 2007, S. 160.

¹³⁸ Vgl. Güth 1992, S. 9 und S. 11.

¹³⁹ Vgl. Rieck 2007, S. 165 ff.

Asymmetrie sagt über Präferenzen x_1 und x_2 : Wenn $x_1 \succ x_2$, darf nicht gleichzeitig $x_2 \succ x_1$ gelten. Die Transitivität sagt über die Präferenzen von x_1, x_2 und x_3 : Wenn $x_1 \succ x_2 \succ x_3$, dann $x_1 \succ x_3$. Es handelt sich bei diesen Gesetzen um Minimalanforderungen für normative Axiome. In der Praxis kann sich ein Spieler jedoch inkonsistent verhalten.¹⁴⁰

In der Spieltheorie unterscheidet man Bewertungsprobleme unter Sicherheit und Bewertungsprobleme unter Unsicherheit. Die Ausführungen oben betrafen Bewertungsprobleme unter Sicherheit. Bei Bewertungsproblemen unter Unsicherheit spielt das Risiko mit. Während sich die Nutzentheorie unter Sicherheit mit der Bewertung von Elementarergebnissen beschäftigt, umfasst die Nutzentheorie unter Unsicherheit auch zu Lotterien zusammengefasste Alternativen. Bei Bewertungsproblemen unter Sicherheit können Präferenzen auf einer Ordinalskala angegeben werden. Bewertungsprobleme unter Unsicherheit erfordern eine axiomatisch begründete bzw. auf Axiome zurückführbare Nutzenfunktion.¹⁴¹

Die axiomatische Begründung einer speziellen Nutzendarstellung der Präferenzordnung zwischen Wahrscheinlichkeitsverteilungen ist ein Hauptanliegen der Neumann-Morgenstern-Nutzentheorie. Interpretiert man Auszahlungen als Nutzen der Ergebnisse von Strategiekombinationen, entscheidet ein Spieler nach dem Erwartungsnutzenkriterium. Angenommen für ein Spiel gibt es über die Strategiekonfiguration generierte Geldauszahlungen, und ist die Geldnutzenfunktion für einen Spieler linear in Geld, kann über eine Transformation der Nutzenfunktion eine Auszahlung als reine Geldauszahlung interpretiert werden.¹⁴² Im Kontext von Auszahlungsfunktionen wird für Spieler von einer *Neumann-Morgenstern-Nutzenfunktion* ausgegangen, sodass über diese Vereinfachung zwischen Geldauszahlung und Nutzen kein Unterschied gemacht wird.¹⁴³ Gleiches gilt für die Vereinfachung von Gefängnisstrafen und Nutzen im Spiel des Gefangenendilemmas. Dieses Spiel wird vielen Untersuchungen zur Evolution der Kooperation zugrunde gelegt (siehe 3.1.3.1).

3.1.1.4 Rationalität

Mit Hilfe der Neumann-Morgenstern-Nutzenfunktion kann jedem möglichen Ergebnis eines Spiels ein Zahlenwert zugeordnet werden. Die Zahlenwerte bilden die Präferenzen ab, leisten aber keine Aussage über die motivationalen Gründe für das Verhalten. Ken Binmore sieht das

¹⁴⁰ Vgl. Rieck 2007, S. 168 ff.

¹⁴¹ Vgl. Rieck 2007, S. 163 und S. 171.

¹⁴² Siehe Berninghaus, Ehrhart und Güth 2010, S. 447 f.

¹⁴³ Vgl. Leopold-Wildburger, Selten und Güth: Manuskript [121].

Ziel der Spieltheorie in der Beobachtung von Entscheidungen. Die Spieltheorie stütze sich dabei nicht auf psychologische Annahmen darüber, was in den Köpfen der Spieler vorgehe. Es handle sich vielmehr um eine beschreibende und nicht um eine erklärende Theorie. So ist auch Rationalität für Binmore ausschließlich ein „Instrument zur Vermeidung von inkonsistentem Verhalten“. ¹⁴⁴ Nicht seien manche Präferenzen rationaler als andere, vielmehr könne jegliches konsistente Verhalten als rational angesehen werden. Letztlich entspreche widerspruchsfreies Handeln dem einen bestimmten Wert maximierenden Verhalten und damit der Maximierung des Nutzens. ¹⁴⁵

Der Begriff der Rationalität ist in der Spieltheorie und in der Verhaltensökonomie nicht eindeutig definiert, wird aber durch Rationalitätskriterien näher umrissen. Eine Konkretisierung von Rationalität erfolgt über die von Binmore angesprochene Widerspruchsfreiheit und damit durch die Konsistenz, aber auch durch prozedurale Rationalität und damit der zur Entscheidung führenden Prozedur in Entscheidungsproblemen. So sollte der Entscheider das richtige Problem in den Blick nehmen, den angemessenen Aufwand in die Informationsbeschaffung und Informationsverarbeitung investieren, relevante Daten für Erwartungen über die Zukunft in Betracht ziehen und sich über die eigenen Ziele und Präferenzen im Klaren sein. Das Ziel für den Entscheider liegt in der klassischen Spieltheorie ebenso wie in der Verhaltensökonomie nicht zwingend in der Gewinnmaximierung oder in der Kostensenkung. Der Nutzen kann je nach Zusammenhang auch anders bestimmt sein. ¹⁴⁶

In komplexen Entscheidungssituationen gibt es dabei eine Fülle von Informationen und Einflussfaktoren, die vom Entscheider kaum gänzlich beschafft und verarbeitet werden können. Zudem sind die Erwartungen und Präferenzen subjektiv, müssen aber konsistent mit den vom Entscheider anerkannten Axiomen sein. So können in einer äußerlich gleichen Entscheidungssituation zwei Personen zu unterschiedlichen Entscheidungen kommen und doch beide rational handeln; sie haben lediglich unterschiedliche Ziele oder schätzen die Zukunft unterschiedlich ein. Im Kontext der prozeduralen Rationalität kommt hier auch die bereits unter 3.1.1.1 angesprochene Selbstbindung ins Spiel und damit die Frage, ob es rational ist, sich gegenwärtig an eine Strategie für Entscheidungen in der Zukunft zu binden. In manchen Fällen mag dies sinnvoll sein, in anderen wiederum hat der Entscheider zu einem späteren Zeitpunkt eine bessere Einsicht. ¹⁴⁷

¹⁴⁴ Binmore 2013, S. 18.

¹⁴⁵ Siehe Binmore 2013, S. 16 f. und S. 82.

¹⁴⁶ Siehe Franz Eisenführ und Martin Weber: *Rationales Entscheiden*, 1993, S. 5 und S. 10.

¹⁴⁷ Vgl. Eisenführ und Weber 1993, S. 10 f.

An dieser Stelle aber soll der Blick wieder mehr auf die klassische Spieltheorie gelenkt werden, wiewohl sich die Grundproblematik, in der sich ein Spieler in einem Spiel befindet, in der Situation rationaler Entscheidungen spiegelt: Entscheidungen sind abhängig von Informationen. Bei großer Informationsmenge kann diese vom Entscheider nicht vollständig verarbeitet werden, um ein komplexes Problem in absehbarer Zeit zu lösen (eine maximale Entscheidungsvorbereitung ist nicht möglich) und Entscheidungen können abhängig vom Verhalten anderer sein.¹⁴⁸ Die Abhängigkeit der Entscheidung vom Verhalten anderer beschreibt die Situation in einem Spiel. Soziale Interaktionen machen den Entscheider zum Spieler.

Mit der *Theory of Games and Behavior* (1944) haben John von Neumann und Oskar Morgenstern wesentlich zu einer Revolution im Leitbild des klassischen *Homo oeconomicus* beigetragen. Dem klassischen *Homo oeconomicus* werden drei Eigenschaften zugeschrieben: eine wohldefinierte substantielle Zielvorstellung, ein mit der Nutzenmaximierung formal und prozedural definiertes Verhalten sowie ein System situativer Rahmenbedingungen (z. B. die vollkommene Voraussicht in die Zukunft). Es handelt sich dabei um idealtypische Verhaltensannahmen und um präskriptive Postulate. Unterstellt wird dem *Homo oeconomicus* zudem, dass er eine souveräne Entscheidungseinheit ist, zu konsistenten Urteilen fähig und im Zeitablauf gegenüber seinen Urteilen in früheren Entscheidungen konsistent ist. In all seinen Entscheidungen denkt der *Homo oeconomicus* wirtschaftlich: Er macht das Beste aus einer Sache, was sich formal als Maximierung einer Nutzenfunktion beschreiben lässt. Die heutige Spieltheorie aber hat den *Homo oeconomicus* gewissermaßen vom Sockel gestoßen. Soziale Interaktionen erfordern Konfliktlösungen. Durch die Abhängigkeit der Entscheidung von denen der Mitspieler beruhen auch die Auszahlungen eines Spielers nicht allein auf eigenen Dispositionen, sondern auch auf denen der Mitspieler. Eine Maximierungsregel allein nach größtem Nutzen anzuwenden hilft dabei nicht. Die soziale Interaktion macht den Entscheider zum Spieler auf der Suche nach den besten Antwortstrategien. Während nach traditionellem Leitbild das Handlungsziel für den *Homo oeconomicus* in der Maximierung einer allein von Strukturkonstanten und selbst kontrollierbaren Variablen abhängigen Zielfunktion besteht, liegen im Spiel einige der Variablen unter der Kontrolle der Gegenspieler. Je nach Spielsituation führt dies zu Interessenkonflikten. Ein typischer Interessenkonflikt besteht, wenn die Maximierung der Auszahlungsfunktion des einen Spielers zur Minimierung der Auszahlungsfunktion eines anderen Spielers führt. Können kooperative Lösungen realisiert

¹⁴⁸ a.a.O., S. 5.

werden, etwa durch Verhandlungen, muss daraus kein Kampfspiel entstehen und die Ratio kann zu konfliktfreien und machtangemessenen Lösungen führen.¹⁴⁹

Für die Anwendung der Spieltheorie auf die Biologie und speziell die Evolutionstheorie aber bildet nicht die kooperative, sondern die nicht-kooperative Spieltheorie die Grundlage. In nicht kooperativen Spielen führt oben beschriebener Interessenkonflikt typischerweise zu Sattelpunktlösungen der Auszahlungsfunktion in Zwei-Personen-Nullsummenspielen. In einem Zwei-Personen-Nullsummenspiel entspricht der Gewinn des einen Spielers dem Verlust des anderen Spielers. Die Auszahlungen für jedes Ereignis addieren sich zu null. Erhält ein Spieler eine Auszahlung, wurde diese vom Gegenspieler entrichtet. Das Spiel beschreibt damit eine Situation antagonistischer Interessen. In einer Matrix für ein Zwei-Personen-Nullsummenspiel ist die Sattelpunktlösung abgebildet in der Zelle mit dem Zeilenminimum des einen Spielers und dem Spaltenmaximum des anderen Spielers. Unter einem Sattelpunkt versteht man demnach die Strategiekombination, die aus der Maximierung des jeweils Schlechtesten für den Gegenspieler entsteht. Man spricht in diesem Kontext von Minimax-Strategien, in denen ein Spieler dem Gegenüber die schlimmste Gegenstrategie unterstellt und für sich versucht, das Beste daraus zu machen. Eine Minimax-Lösung beinhaltet die Annahme, dass ein Spieler seine Auszahlung auf Kosten des Gegenübers erhöht. Im Umkehrschluss bedeutet dies, dass es einen Minimax-Wert gibt, der die maximale Auszahlung beschreibt, wenn der Gegenspieler versucht, dessen Auszahlung zu minimieren und der Spieler die Strategie des Gegenspielers kennt. Mit einer Minimax-Strategie kann ein Gegenspieler maximal bestraft werden. Der Minimax-Wert zeigt zudem das Minimum einer zu akzeptierenden Auszahlung an. Nur mindestens gleich hohe Auszahlungen wie den Minimax-Wert nennt man individuell rational.¹⁵⁰

In Nullsummenspielen sind Minimax-Lösungen und Nash-Gleichgewichte identisch. Nach dem Minimax-Theorem von John von Neumann (1928) gilt, dass Nullsummenspiele mit endlicher Anzahl von Strategien mindestens ein Gleichgewicht in reinen oder gemischten Strategien haben, dass bei mehreren Gleichgewichten die Gleichgewichtsstrategien austauschbar sind und die Gleichgewichte den gleichen Wert haben.¹⁵¹ John Nash (1950, 1951) schließlich hat den Begriff des Gleichgewichts über Nicht-Nullsummenspiele hinaus auf alle Spiele der nicht-kooperativen Spieltheorie erweitert und bewiesen, dass alle Spiele mit

¹⁴⁹ Vgl. Otwin Becker: *Der Homo oeconomicus als Homo ludens*. Vortrag am 30. Juni 1996 anlässlich des 125-jährigen Stiftungsfestes der Studentenverbindung Leonensia. [Vortragsskript]

¹⁵⁰ Siehe auch Sieg 2005, S. 26 f. und S. 50 f. sowie Andreas Diekmann: *Spieltheorie: Einführung, Beispiele, Experimente*, 2010, S. 90 f. und S. 234.

¹⁵¹ Vgl. Diekmann 2010, S. 101 f., John von Neumann (1928) Zur Theorie der Gesellschaftsspiele, in: *Mathematische Annalen* 100, S. 295-320.

endlicher Anzahl reiner Strategien mindestens ein Gleichgewicht in reinen oder gemischten Strategien haben.¹⁵²

Ein Spiel und dessen Regeln sind in der klassischen Spieltheorie ohne anderslautende Aussage gemeinsames Wissen: Jeder weiß, dass jeder weiß und so fort. Dementsprechend geht mit dem Begriff der Rationalität einher, dass alle Spieler gleichermaßen vernünftig handeln – wenn auch nach jeweils eigenen Zielen. Zuweilen aber unterlaufen auch rationalen Spielern Fehler und sie spielen mit „zitternder Hand“. Um zu verdeutlichen, dass diese Fehler nur vereinzelt vorkommen und es sich damit um vorübergehende Irrtümer der Spieler ohne Implikationen für zukünftige Fehler handelt, spricht Binmore in diesem Kontext von Tippfehlern: „Ihre Hände zittern, als sie den rationalen Knopf drücken wollen, und sie drücken versehentlich auf den irrationalen Knopf.“¹⁵³ In einem Spiel mit gemeinsamem Wissen müssten auch irrationale Züge und damit kontrafaktische Situationen als rational interpretiert werden. Mit dem Ansatz Reinhard Seltens (1975) kann eine solche Interpretation umgangen werden und damit die beim Gegenüber ausgelöste Überzeugung, einen unerklärlichen Spielzug erklären zu müssen.¹⁵⁴ Mit der Aufnahme einer kleineren Anzahl von Zufallszügen in die Spielregeln und damit der zitternden Hände konvergieren Nash-Gleichgewichte von Spielen mit Missgriffen auf teilspielperfekte Gleichgewichte desselben Spieltyps ohne Missgriffe.¹⁵⁵ Bei der Teilspielperfektheit handelt es sich um eine Verfeinerung des Nash-Gleichgewichts. Ein Teilspiel beginnt an einem beliebigen Knoten eines Spielbaums. Es stellt in extensiver Form für sich allein genommen ein vollständiges Spiel dar. Ist es für keinen Spieler rational, bei einem Teilspiel von der Gleichgewichtsstrategie abzuweichen, ist ein Nash-Gleichgewicht teilspielperfekt.¹⁵⁶

Mit Rekurs zum Anfang dieses Unterkapitels bleibt festzuhalten, dass mit Rationalität im Sinne der Spieltheorie und Verhaltensökonomie kein substanzieller Rationalitätsbegriff gemeint ist. Rationalität beschreibt nicht ein metaphysisches Vernunftverständnis, sondern das Verfügen eines Menschen über ein Verfahren der Geltungsfundierung.¹⁵⁷ Das Minimalkriterium für Rationalität bedeutet demnach, dass ein Entscheider bzw. Spieler angesichts zweier Alternativen eine Präferenz hat ($x_1 > x_2$), dass Präferenzen konsistent und Präferenzordnungen transitiv sind ($x_1 > x_2 > x_3$, dann $x_1 > x_3$). Die Beurteilung dessen, was

¹⁵² Siehe Sieg 2005, S. 25, Diekmann 2010, S. 90 f., John F. Nash (1950) Equilibrium Points in N-Person Games, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 36, S. 48-49, John F. Nash (1951) Non-Cooperative Games, in: *Annals of Mathematics* 54, S. 286-295.

¹⁵³ Binmore 2013, S. 86.

¹⁵⁴ Siehe Selten 1975 [119].

¹⁵⁵ Siehe Binmore 2013, S. 86 ff.

¹⁵⁶ Siehe Sieg 2005, S. 38 f., Rieck 2007, S. 217.

¹⁵⁷ Siehe Karl F. Gethmann: „Rationalität“, in: Mittelstraß 2004, Bd. 3, S. 468.

rational ist, bemisst sich allein an formalen Kriterien und nicht an einem substanziellen oder mentalistischen Verständnis von Rationalität.

3.1.2 Evolutionäre Spieltheorie

An einen rationalen Spieler richtet sich das Postulat, die beste Antwort auf eine antizipierte Strategie des Gegenübers zu finden respektive zu errechnen. Die Suche nach dieser optimalen Strategie aber ist mit Kosten verbunden. Ein rationaler Spieler sollte auf der Suche nach der optimalen Strategie diese Kosten so gering wie möglich halten, um den maximalen Nutzen zu erzielen.¹⁵⁸ Kurz gesagt: Er sollte nicht zu viel Energie in die Suche investieren, wenn der Aufwand nicht im Verhältnis zum Nutzen steht. Diese Problematik zeigt sich bereits außerhalb einer Spielsituation beim rationalen Entscheiden. Nehmen wir an, jemand möchte einen Sekretär oder eine Sekretärin einstellen und könnte 5000 Bewerbungsgespräche führen, der Nutzen der Gespräche 21 bis 5000 stünde aber womöglich nicht im Verhältnis zum Aufwand, noch tausende Gespräche zu führen. Neben mehr oder minder alltäglichen Problemen rationalen Entscheidens erweist sich die Suche nach der besten Strategie insbesondere in komplexen Entscheidungssituationen sozialer Interaktion als problematisch – und damit innerhalb eines Spiels. Bedeutsam ist hier der Ansatz der beschränkten Rationalität, der auch besonders in der evolutionären Spieltheorie (synonym: evolutorische Spieltheorie) Einzug gehalten hat.¹⁵⁹

Der grundlegende Unterschied von evolutionärer Spieltheorie und klassischer Spieltheorie liegt in der Wahl der Strategien. Während in der klassischen Spieltheorie Strategien bewusst gewählt werden, erfolgt die Strategiewahl in evolutorischen Spielen nicht in Form strategischer Entscheidungssituationen und damit als interdependente Entscheidung (also in Abhängigkeit von den Entscheidungen anderer). Ein Spieler in einem evolutorischen Spiel wird nicht durch seine Strategiemenge charakterisiert, sondern durch eine ihn repräsentierende Strategie. Strategien und Spieler werden (zumindest oftmals) gleichgesetzt. Demnach wählt ein Spieler in einem evolutorischen Spiel keine Strategie – er ist sozusagen die Strategie. In evolutorischen Spielen entspricht der *Auszahlung* an einen Spieler die *Fitness* einer Strategie. Diese bemisst sich am Durchsetzungsvermögen und damit in der Regel an der Zahl der Nachkommen. Sind Spieler und Strategien gleichgesetzt, können sich somit Spieler respektive Strategien beständig

¹⁵⁸ Vgl. Manfred J. Holler, Gerhard Illing und Stefan Napel: *Einführung in die Spieltheorie*, 2019, S. 117.

¹⁵⁹ Siehe Holler et al. 2019, S. 367. Folgt man Holler, Illing und Napel, so scheinen die Bezeichnungen evolutionäre und evolutorische Spieltheorie synonym verwendet zu werden. Ebenda.

und damit stabil in einer Population halten, sich vermehren beziehungsweise replizieren, aber auch aussterben und aus der Population verschwinden.¹⁶⁰

Die Nähe der evolutionären Spieltheorie zur biologischen Evolution zeigt sich neben der Zuschreibung einer Fitnessfunktion in der Annahme einer *Population* von Spielern sowie in der Zuschreibung von *Merkmalen* und in der Einführung von *Mutanten*. Die Parallele zur natürlichen Evolution ergibt sich aus der Nichtabgeschlossenheit des Strategieraums einer Population¹⁶¹. So können innerhalb einer Population neue Strategien auftreten und sich mit den etablierten Strategien auseinandersetzen. Eine Population im Rahmen der evolutionären Spieltheorie beschreibt eine große Grundgesamtheit von Spielern. Spieler besitzen Merkmale. Ohne Spezifikation in der Spielbeschreibung wird eine Zufallsverteilung entscheidungsrelevanter Merkmale unterstellt.¹⁶² In einer Population gibt es etablierte Spieler, die eine bestimmte Strategie spielen. Bei Gleichsetzung von Spieler und Strategie kann man also von etablierten Strategien sprechen, die miteinander spielen. Realisiert wird dies im Spielverlauf in Form paarweiser Begegnungen, der sogenannten Matching-Regel. Über die Matching-Regel können auch komplexe Entscheidungssituationen als Zwei-Personen-Spiele dargestellt werden.¹⁶³ Kommt nun zu etablierten Spielern respektive Strategien eine andere Strategie hinzu, spricht man von einem Mutanten. Dieser Mutant kann von außen zur Population hinzutreten oder sich aus einem Spieler innerhalb einer Population entwickeln.

Bedeutsam für die Dynamik innerhalb eines evolutorischen Spiels ist neben der Zusammensetzung der Population und damit dem Strategieraum zudem die Möglichkeit des Lernens. In der Vergangenheit liegende Strategieentscheidungen werden zu einem Zeitpunkt t summiert und bestimmen über die Realisierung der Strategien zum Zeitpunkt t .¹⁶⁴ Wie eingangs betont, kommt hierbei innerhalb von evolutorischen Spielen der beschränkten Rationalität eine bedeutende Rolle zu und begründet zugleich eine Übertragung von Erkenntnissen aus der evolutionären Spieltheorie auf sozioökonomische Prozesse. In evolutionären Spielen reicht der Erfolg einer Strategie aus, um diese beizubehalten. Deutlich wird dies auch in Simulationen zur

¹⁶⁰ a.a.O., S. 368 f.

¹⁶¹ Der Strategieraum leitet sich aus den Strategiemengen der einzelnen Spieler ab. Ist eine Strategiemenge eines Spielers kompakt (beschränkt und abgeschlossen) und konvex (jede Verbindungslinie zwischen zwei Elementen der Menge ist in der Menge enthalten), ist der Strategieraum das kartesische Produkt aus den Strategiemengen der einzelnen Spieler. Siehe Holler et al. 2019, S. 25 f. und S. 370.

¹⁶² a.a.O., S. 369 f. Beispiele für Spezifikationen finden sich auch in Simulationen zur Evolution der Kooperation, wie etwa bei räumlichen Spielen (*spatial games*). Siehe Unterkapitel 3.2.4 *Netzwerkreziprozität* dieser Arbeit.

¹⁶³ Innerhalb des Grundmodells evolutorischer Spiele geht man davon aus, dass sich Spieler nicht optimierend verhalten und es deshalb nicht zu einer strategischen Interaktion kommt. Wenn Koalitionsüberlegungen ausscheiden, bietet die Erweiterung auf mehr als zwei Personen keine zusätzliche Qualität. Siehe Holler et al. 2019, S. 370. Für N-Personenspiele siehe auch Unterkapitel 3.1.3.2 *Das N-Personen-Gefangenendilemma (N-GD) als Spiel um Kollektivgüter*.

¹⁶⁴ Holler et al. 2019, S. 368 f.

Evolution der Kooperation, wenn sich beispielsweise eine Strategie wie *Win Stay, Lose Shift* zeigt, die besagt, einen erfolgreichen Zug zu wiederholen und bei Misserfolg den Zug zu wechseln (siehe auch Kapitel 3.2.2 *Direkte Reziprozität*). Ein Spieler braucht dabei nicht zu wissen, warum eine Strategie erfolgreich ist. Er braucht nur zu wissen, dass sie erfolgreich ist. Zu wissen, warum eine Strategie erfolgreich ist, würde bedeuten, die Strategiemengen und Auszahlungsfunktionen zu kennen. Dies ist bei einer großen Anzahl von Spielern, selbst bei rationalen Spielern, unrealistisch und würde auch bei einer geringen Anzahl von Spielern keine eindeutige Antwort liefern, wenn ein Spiel mehrere Nash-Gleichgewichte hat. In solchen Fällen führt oft die Imitation erfolgreicher Strategien zum Erfolg – und damit eine Heuristik. Erfolgreiche Heuristiken führen im Kontext evolutorischer Spiele zum „Überleben“ und zur „Ausbreitung“ von Strategien.¹⁶⁵

Die Spieltheorie fußt also inzwischen auf interdisziplinären Ansätzen. Nicht nur fand eine Übertragung der Spieltheorie auf natürliche Prozesse statt, wie sie besonders durch John Maynard Smith und George R. Price (1973) in der Biologie nachhaltig angestoßen wurde, auch kommt es zu einem Reimport von Erkenntnissen der evolutorischen Spieltheorie für sozioökonomische Betrachtungen und die Anwendung der evolutorischen Spieltheorie auch in den Wirtschafts- und Sozialwissenschaften. Dieser Reimport zeigt sich auch sprachlich: So ist im Kontext der evolutorischen Spieltheorie und der Übertragung von Erkenntnissen der evolutionären Spieltheorie auf ökonomische Prozesse auch von Mutation und Selektion die Rede. Mutation und Selektion sind dabei Teil von Strategieanpassungsprozessen. Berninghaus, Ehrhart und Güth (2010) sprechen von drei Prinzipien, nach denen innerhalb einer endlichen Population die Spieler ihre Strategien von einer Periode zur nächsten ändern können und stellen diese in den Kontext möglicher Aspekte beschränkt rationalen Verhaltens: 1. *Inertia* (Trägheit): An einer in der Vergangenheit gewählten Strategie wird festgehalten, auch wenn sie gegenwärtig nicht vorteilhaft ist. 2. *Myopia* (Kurzsichtigkeit): Bei der Festlegung der Strategie betrachtet ein Spieler nur die unmittelbar folgende Periode. 3. *Mutation*: Eine Strategieverteilung kann sich innerhalb einer Population aufgrund des durch den biologischen Alterungsprozess bedingten Ersetzens alter Spieler durch neue Spieler spontan ändern. Einzelne Spieler können spontan und ohne Rücksichtnahme auf die Auszahlungssituation ihre Strategie ändern. Letzteres wäre auch als Experimentieren mit neuen Strategien interpretierbar. *Inertia*, *Myopia* und *Mutation* werden oft als formale Präzisierung der Annahme beschränkt rationalen Verhaltens aufgefasst. So haben Spieler beispielweise in einer komplexen Umwelt nicht

¹⁶⁵ a.a.O., S. 395.

genügend Informationen oder zu viele nicht zu verarbeitende Informationen, um die beste Antwort zu errechnen.¹⁶⁶

Evolutorische Spiele leisten somit auch über die Simulation biologischer Prozesse hinaus grundlegende Beiträge für die Theorie der beschränkten Rationalität. In Anlehnung an biologische Prozesse wird etwa infolge von Imitationen erfolgreicher Strategien ein Imitationsgleichgewicht diskutiert und auf einen oligopolistischen Markt angewendet (Selten und Ostmann 2001).¹⁶⁷ Die Übernahme von Elementen evolutorischer spieltheoretischer Modelle spielt besonders bei der Modellierung des Lernens in Spielen eine Rolle. Die evolutorische Spieltheorie durchdringt damit zusehends auch Gebiete mit bewusst handelnden, aber nicht immer vollständig rationalen Spielern.¹⁶⁸ So leistet die Interdisziplinarität wichtige Ergebnisse auch im Bereich der beschränkten Rationalität: Wird über die Ergebnisse der evolutionären Spieltheorie die Theorie der beschränkten Rationalität bestätigt, kann auf strikere Formulierungen rationalen Verhaltens verzichtet werden.¹⁶⁹

3.1.2.1 Die Evolutionär Stabile Strategie

Eine Evolutionär Stabile Strategie (ESS) beschreibt eine gegen das Eindringen von kleinen Mutantengruppen stabile Strategie. Die ESS generiert bei ihren Trägern eine höhere Fitness als die Mutantenstrategie der in eine Population eindringenden Mutantengruppe.¹⁷⁰ An der Möglichkeit des Eindringens von Mutanten in eine Population wird deutlich, dass mit dem Konzept der ESS implizit auch dynamische Annahmen verbunden sind. Auf die dynamischen Prozesse geht Unterkapitel 3.1.2.2 mit der Replikatordynamik in gebotener Kürze ein. An dieser Stelle soll die ESS zunächst in ihrer primär statischen Natur vorgestellt werden. So handelt es sich wie Berninghaus, Erhart und Güth betonen bei der ESS formal nur um eine Verschärfung des Nash-Gleichgewichts für symmetrische Zwei-Personen-Spiele. Das ESS-Konzept kann dabei über die Annahme des paarweisen Aufeinandertreffens auf N-Personenspiele ausgeweitet werden.¹⁷¹

Im häufigsten Fall betrachtet man im Konzept der Evolutionär Stablen Strategie eine monomorphe Population (d. h. alle Organismen haben die gleichen Merkmale) mit Agenten, die eine gemischte Strategie p spielen. Man unterscheidet etablierte Spieler von Mutanten.

¹⁶⁶ Siehe Berninghaus et al. 2010, S. 330 f.

¹⁶⁷ Siehe Reinhard Selten und Axel Ostmann (2001) Imitation Equilibrium, in: *Homo Oeconomicus* 18, S. 111-150.

¹⁶⁸ Vgl. Berninghaus et al. 2010, S. 280.

¹⁶⁹ Vgl. Holler et al. 2019, S. 395. Gleichwohl bedeutet dies nicht zwingend, dass sich mit Informationen über die Mitspieler ein an der Maximierung des Erwartungsnutzens orientiertes Verhalten nicht auch durchsetzen würde. Ebenda.

¹⁷⁰ Vgl. Berninghaus et al. 2010, S. 285.

¹⁷¹ a.a.O., S. 297.

Mutanten wählen eine andere Strategie m als die Etablierten. Ist die Auszahlung an einen Mutanten kleiner als die an einen Etablierten, stirbt der Mutant aus. Eine gemischte Strategie p in einem symmetrischen Zwei-Personenspiel ist dann evolutionär stabil, wenn kein Mutant eine höhere Auszahlung gegenüber einem Etablierten erhält als die Etablierten untereinander. Erhält m in Spiel gegen p die gleiche Auszahlung wie p gegen p , ist p nicht eindeutig besser und m kann sich gegenüber p behaupten. Von Bedeutung für den evolutorischen Erfolg von m sind die Auszahlungen von m gegen m . Sind diese höher als p gegen m , sterben die Etablierten aus. Sind sie geringer als p gegen m , stirbt der Mutant aus. Bei gleicher Auszahlung ist der Effekt nicht vorhersagbar.¹⁷² Eine Population mit Spielern einer Evolutionär Stablen Strategie ist dadurch gekennzeichnet, dass kein Mutant in sie eindringen und sich in ihr gegenüber Etablierten behaupten kann. Auch Sieg betont, dass die Definition einer Evolutionär Stablen Strategie eine rein statische Definition sei und eine Verfeinerung des statischen Nash-Gleichgewichts darstelle. Ökonomisch gesehen seien die im Konzept der Evolutionär Stablen Strategie gemachten Annahmen sehr eng: Es gäbe sehr viele Spieler, die Population sei monomorph, die Spieler würden unendlich oft zum paarweisen Spiel gegeneinander zufällig ausgewählt, gemischte Strategien seien möglich, die Spieler hätten kein Gedächtnis (der Gegner bzw. dessen Strategie werde nicht wiedererkannt), es gäbe immer nur genau eine Mutation, deren Erfolg erst dann festgestellt werde, wenn die Spieler unendlich oft gegeneinander gespielt hätten. Neue Erkenntnisse erhalte man nur, wenn ein Spiel mit mehreren Nash-Gleichgewichten vorläge und das Konzept der Evolutionär Stablen Strategie als Gleichgewichtsauswahlkriterium herangezogen werde. Der eigentliche evolutionäre Prozess liege vielmehr in der Dynamik.¹⁷³

3.1.2.2 Die Replikatorodynamik

Wie in 3.1.2 besprochen, ist die Evolutionäre Spieltheorie nicht nur unmittelbar durch die Spieltheorie beeinflusst. Auch finden Gedanken und Argumente der Evolutionären Spieltheorie Einzug in ökonomische Modellierungen. Dabei geht es insbesondere um die Dynamik von Populationen und damit um die Idee einer evolutorischen Entwicklung innerhalb ökonomischer Prozesse. Besondere Bedeutung kommt dabei der Replikatorodynamik zu.¹⁷⁴

¹⁷² Eine evolutionär stabile Strategie erfüllt die Gleichgewichtsbedingung sowie die Stabilitätsbedingung. Strategie p ist die beste Antwort auf sich selbst; (p, p) ist also ein Nash-Gleichgewicht. Strategie p ist evolutionär stabil, wenn (p, p) ein striktes Gleichgewicht ist. Spiele ohne strikte Gleichgewichte indes besitzen nicht immer evolutionär stabile Strategien. Nur Nash-Strategien können evolutionär stabile Strategien sein. Ist (p, p) ein Nash-Gleichgewicht, ist p ein dynamisches Gleichgewicht. Die Umkehrung indes gilt nicht. Vgl. Sieg 2005, S. 58 f., S. 61 und S. 67.

¹⁷³ Siehe Sieg 2005, S. 63.

¹⁷⁴ Siehe Berninghaus, Erhart und Güth 2010, S. 314.

Mit der Replikatorodynamik werden zunächst evolutorische Prozesse in der Biologie beschrieben. Grundlage der Betrachtung sind Populationen und deren dynamische Veränderungen. Dringt ein Mutant in eine Population von Spielern ein, also etwa ein Spieler mit Strategie m in eine Population von Spielern mit Strategie p (d. h. Strategie m dringt in eine Population von p ein), stellt sich die Frage, ob sich ein Mutant in einer Population halten kann, sich vermehrt oder ggf. ausstirbt. Die Ausdrucksweise analog zu biologischen Abläufen macht die hinter der Frage stehende Annahme eines dynamischen Anpassungsprozesses deutlich. Dabei nimmt die Replikatorodynamik einen, wie Berninghaus, Erhart und Güth (2010) es formulieren, makroskopischen Standpunkt ein: Die Änderung von Strategiehäufigkeiten innerhalb einer Population wird nicht durch die individuelle Anpassung einzelner Spieler erklärt. Die Autoren weisen darauf hin, dass die Replikatorodynamik keine individuelle Verhaltenshypothese ist, aber mit unterschiedlichen Verhaltensweisen auf der individuellen Ebene verträglich sein könne.¹⁷⁵

Der dynamische Anpassungsprozess wird auf Basis der Replikatorodynamik modelliert. Ohne näher auf die Form der Modellierung einzugehen, soll an dieser Stelle lediglich betont werden, dass ein Strategienanpassungsprozess der Replikatorodynamik nicht immer auf eine als ESS interpretierbare Strategieverteilung hinausläuft. Das ESS-Konzept selbst ist wie in 3.1.2.1 beschrieben statisch. Um das Konzept der ESS als einen Zustand evolutionärer Stabilität und als Resultat eines dynamischen Anpassungsprozesses zu beschreiben, sind weitergehende Annahmen und Erweiterungen des Grundmodells nötig.¹⁷⁶

3.1.3 Modelle

Spiele können der Klärung von Grundsatzfragen und der Entwicklung von Methoden dienen oder auf anwendungsorientierte Fragen gerichtet sein. Mit Blick auf Grundsatzfragen und Methoden sind Spiele Rieck zufolge „lediglich Beispiele für abstrakte Entscheidungssituationen, die keinerlei reale Entsprechung haben müssen.“ Es gehe dann um die Methode, nicht um die Interpretierbarkeit. Richte sich der Fokus aber auf anwendungsorientierte Fragen, hoffe man durch die Modellierung, „den wesentlichen Gehalt der realen Situation ein[zuf]angen.“ Dann wird ein Spiel zur „Abstraktion eines Sachverhalts auf seinen wesentlichen Gehalt.“ Die Qualität einer Modellierung hänge dabei aber nicht „von der puren Anzahl der ins Modell übertragenen Sachverhalte ab.“¹⁷⁷

¹⁷⁵ a.a.O., S. 297.

¹⁷⁶ Siehe Berninghaus et al. 2010, S. 300 ff. Berninghaus, Erhart und Güth zeigen, dass für generisch symmetrische 2x2-Personenspiele eine Strategieverteilung innerhalb einer Population nur gegen eine ESS konvergieren kann.

¹⁷⁷ Rieck 2007, S. 40.

Modelle und damit der Modellbegriff finden sich in der Alltags- und in der Wissenschaftssprache. Allgemein umschreiben lässt sich ein Modell mit Gereon Wolters als „konkrete, wegen idealisierender Reduktion auf relevante Züge, faßlichere oder leichter realisierbare Darstellung unübersichtlicher oder abstrakter Gegenstände oder Sachverhalte.“ Die „Darstellung der objekthaften Bestandteile tritt [dabei] hinter die Darstellung ihrer relational-funktionalen Beziehungen (Struktur) zurück.“¹⁷⁸ Modelle sind von zentraler Bedeutung in vielen Wissenschaftsbereichen. Neben der Widerspiegelung von Realität können Modelle heuristische Hypothesen darstellen. Sie können theorieerweiternd sein oder als logische Instrumentarien verwendet werden, um die Konsistenz einer Theorie zu prüfen.¹⁷⁹ So gehen mit Modellbildungen immer auch zentrale Fragen zu Wesenseigenschaften von Modellen einher. Fragen zur Semantik: Wie (wenn überhaupt) repräsentieren Modelle? Fragen zur Ontologie: Welche Art von Dingen sind Modelle? Fragen zur Epistemologie: Wie können wir aus Modellen lernen und mit Modellen erklären?¹⁸⁰

Lange galt für naturwissenschaftliche Modelle die Grundannahme, dass es Theorien und nicht Modelle seien, die die Wirklichkeit beschreiben. Mit Daniela Bailer-Jones hat sich diese Sichtweise entscheidend geändert. So vermitteln Modelle nach den Vorstellungen neuerer Ansätze zwischen Theorien und empirischer Welt.¹⁸¹ Die grundsätzliche Erkennbarkeit der Struktur der Welt vorausgesetzt, könne man erwarten, „daß die Struktur naturwissenschaftlicher Modelle Aussagen über die ontologische Beschaffenheit der Welt nahelegt, weil sich Modelle auf Phänomene der empirischen Welt beziehen.“¹⁸² Bailer-Jones betont: „Eine Hypothese wäre also, daß man aufgrund von Modellen, weil sie epistemologisch bedeutsam sind, ontologische Aussagen über die modellierte Welt ableiten kann.“¹⁸³ Gesteht man naturwissenschaftlichen Modellen Bedeutung in der Wirklichkeitsbeschreibung zu, seien dabei typische inhärente Modelleigenschaften zu beachten: Ungenauigkeit, Inkonsistenz, Aspekthaftigkeit. Diese Eigenschaften verleiten zur Einschätzung, dass Modelle einer realistischen Wirklichkeitsbeschreibung nicht genügen. Einer Abhilfe komme dann die

¹⁷⁸ Gereon Wolters: „Modell“, in: Mittelstraß 2004, Bd. 2, S. 911.

¹⁷⁹ a.a.O., S. 912.

¹⁸⁰ Roman Frigg und Stephan Hartmann: *Models in Science*, in: *Stanford Encyclopedia of Philosophy*, 2020 unter: <https://plato.stanford.edu/entries/models-science/#OntoWhatMode>, zuletzt aufgerufen am: 10.01.2021.

¹⁸¹ Siehe Daniela M. Bailer-Jones: Naturwissenschaftliche Modelle: Von Epistemologie zu Ontologie, in: Ansgar Beckermann und Christian Nitz (Hrsg.): *Argument und Analyse – Sektionsvorträge*, 2002, GAP4 e-Proceedings unter: <http://www.gap4.de/pdf/6%20WT01%20Bailer-Jones.pdf>, S. 1, zuletzt aufgerufen am: 30.05.2022.

¹⁸² Bailer-Jones 2002, S. 2.

¹⁸³ Ebenda.

sprachliche Wendung gleich, dass Modelle nicht die Wirklichkeit abbilden, sondern sich auf die Wirklichkeit beziehen bzw. die Wirklichkeit repräsentieren.¹⁸⁴

Wie Bailer-Jones herausstellt, sind viele Modelle im Rahmen einer Interpretation der Wahrheit und Falschheit von Propositionen auf verschiedene Arten weder wahr noch falsch. Dennoch können Modelle empirische Gegenstände repräsentieren und gültige Aussagen über die empirische Wirklichkeit machen. Die Arten selbst gäben aber keinen Hinweis darauf, wie dies geleistet würde. Es seien vielmehr folgende Charakteristika ausschlaggebend: Funktion, Selektion und Übereinstimmung mit empirischen Daten. Die Qualität der Repräsentation wird beurteilt in Abhängigkeit von der Funktion des Modells. Selektion bezieht sich auf die selektive Auswahl bestimmter Aspekte und das Ausnehmen anderer. Mit der Übereinstimmung mit empirischen Daten kommt zudem eine zeitliche Dimension bzw. Gebundenheit ins Spiel: Ein Phänomen wird nicht in einem absoluten Sinn in einem Modell repräsentiert, sondern mit Bezug auf die zu einem bestimmten Zeitpunkt vorhandenen Daten.¹⁸⁵ Die Repräsentation steht also in Abhängigkeit von Funktion, Selektion und Übereinstimmung mit empirischen Daten. Eine solche Repräsentation erfordere ein die Repräsentation leistendes Subjekt. Die Fundierung von Phänomenen in Modellen ist damit abhängig vom Modellbenutzer und die auf Modellbildungen gründenden ontologischen Annahmen abhängig von den pragmatischen Entscheidungen der Erkennenden: Der Sprung von Epistemologie zu realistischer Ontologie bleibe bei naturwissenschaftlichen Modellen schwierig.¹⁸⁶

Auf Konzeptualisierungen des Modellbegriffs und damit verbundene epistemologische Schwierigkeiten soll an dieser Stelle nicht weiter eingegangen werden. Deutlich sollte aber geworden sein, dass mit Modellbildungen per se Schwierigkeiten im Hinblick auf den Erkenntnis- und Abbildcharakter einhergehen. Auch weist Bailer-Jones darauf hin, dass Modelle als vorläufig angesehen und als Reaktion darauf Modifikationen und Erweiterungen erfahren können, „um nachfolgenden empirischen Tests und Experimenten gerecht zu werden.“¹⁸⁷

Solche Erweiterungen und Spezifikationen finden sich auch in den Arbeiten zur Evolution der Kooperation, wie beispielweise in Form von ZD-Strategien in Anwendung des Gefangenendilemmaspiels.¹⁸⁸ Spezifikationen in den Arbeiten gehen oft mit dem Ziel einer

¹⁸⁴ Bailer-Jones 2002, S. 3.

¹⁸⁵ Bailer-Jones 2002, S. 5 f.

¹⁸⁶ a.a.O., S. 7 f. sowie S. 9. Bailer-Jones kommt zu dem Schluss, dass ein rein propositionaler Repräsentationsbegriff der Funktionsweise von Modellen nicht gerecht werde; vielmehr brauche es eine Analyse des Übergangs eines traditionellen Realismusbegriffs hin zu einem für Modelle entwickelten Repräsentationsbegriff. Ebenda.

¹⁸⁷ Ebenda.

¹⁸⁸ Zur Modellbildung über ZD-Strategien siehe Anhang Punkt 2.2 *Bildung von Siderophoren bei Vibrionaceae und die Evolution von ZD-Strategien*.

Annäherung an die Realität einher. In ihnen spiegelt sich die Hoffnung Lee Alan Dugatkins, dass der empirische Test und mit ihm die Anwendung des Modells auf die Realität „zu einem vollständigen Bild der Evolution der Kooperation führe“, lägen solche Einzelstudien nur in ausreichender Zahl vor.¹⁸⁹ Als Beispiel für diesen Forschungsansatz können die immer weiter verfeinerten Modellansätze zum Feindschauverhalten bei Fischen dienen (siehe Anhang Unterpunkt 3).

Dugatkin spricht davon, ein bestehendes Modell in der Natur zu testen. Für Erklärungen zur Evolution der Kooperation gibt es aber auch den Weg, die Natur im Modell nachzubauen und eine Erklärung für die Evolution der Kooperation über das Modell zu liefern. Ein solcher Ansatz wird in vielen der computerbasierten Simulationen verwendet, in denen beispielweise Strategien in einem Gefangenendilemmaspiel gegeneinander antreten und in denen untersucht wird, unter welchen Bedingungen diese Strategien erfolgreich sind (siehe Kapitel 3.2.2 und 3.2.4 für Modellierungen). Beide Ansätze können fruchtbar nebeneinander bestehen. Es kann aber auch zu Missverständnissen und Fehldeutungen darüber kommen, ob ein natürliches Phänomen in einem Modell abgebildet wird, oder ob eine aus einem Phänomen abgeleitete Frage modelliert wird. Die von Frigg und Hartmann angeführte Frage nach der semantischen Wesenseigenschaft eines Modells „Wie (wenn überhaupt) repräsentieren Modelle?“ (Frigg und Hartmann 2020) muss für den Gegenstand der Evolution der Kooperation um die Frage erweitert werden: „Was (wenn überhaupt) repräsentieren Modelle?“ Geht es beispielsweise um die theoretische Ausbreitung von Genen, Merkmalen oder Strategien in einer Simulation oder um einen Labortest auf eine *Tit-for-Tat*-Strategie bei der Feindschau von Stichlingen? Darüber hinaus muss berücksichtigt werden, ob die Entstehung oder die Etablierung von Kooperation in den Blick genommen wird und was hierbei jeweils den Ansatzpunkt für Kooperation und deren Konzeptualisierung markiert. Kooperation kann als Verhaltensakt, Strategie oder als Auszahlung repräsentiert sein. Will man nach Bailer-Jones (Bailer-Jones 2002) die Qualität einer Repräsentation in Abhängigkeit von der Funktion eines Modells beurteilen, muss der Blick auf die Semantik des Modells gerichtet werden. In einem solch breiten Untersuchungsfeld wie dem der Kooperation können Äquivokationen und uneindeutige Konzeptualisierungen von Genen, Merkmalen und Funktionen den Blick auf wesentliche funktionale Unterschiede in der Anwendung, Übertragung und Bewertung von Modellen verstellen. Aus ihnen resultieren Missverständnisse, vermeintliche Fehlkonzepte und Paradoxien. Wie sich dies in der Praxis

¹⁸⁹ Dugatkin 1997, S. 164: „We have a long way to go. Despite interest that can be traced back to at least the time of Darwin and although hundreds of models have been constructed and empirical work has begun testing some of these models, we have only just begun a journey that may bring us, at the end, to a complete picture of how cooperation evolves.“

zeigt, ist Gegenstand von Kapitel 5.1 *Sprechweisen über Kooperation als „Problem im Problem der Kooperation“*. Dort werden die vielfältigen Verwendungen des Begriffs Kooperation und verwandter Ausdrücke in Anwendung auf das Problem der Kooperation herausgearbeitet und die Sprechweisen über das Problem als eine der zentralen Ursachen für das Bestehen des Problems der Evolution der Kooperation identifiziert.

3.1.3.1 Das Gefangenendilemmaspiel als 2-GD

Das Gefangenendilemmaspiel (auch Prisoner's Dilemma, PD) ist eines der bekanntesten Spiele der Spieltheorie. Es findet vielfach Anwendung als Erklärungsmodell innerhalb ökonomischer Entscheidungssituationen und bei der Übertragung auf biologische Sachverhalte.

Beim Gefangenendilemmaspiel handelt es sich um ein Zwei-Personen-Spiel der nichtkooperativen Spieltheorie, das um 1950 von Mitarbeitern der RAND Corporation in Santa Monica, Kalifornien, entwickelt und formalisiert wurde.¹⁹⁰ In Abgrenzung zu einem N-Personen-Gefangenendilemma (N-GD) spricht man bei einem Zwei-Personen-Gefangenendilemma von einem 2-GD. Es beschreibt ein soziales Dilemma mit folgender Ausgangssituation: Zwei mutmaßliche Verbrecher werden festgenommen, ohne dass man ihnen das Verbrechen nachweisen kann. Sie werden in zwei separate Zellen verbracht. Absprachen untereinander sind nicht möglich. Jedem Häftling wird folgendes Angebot gemacht: Er kann gestehen oder leugnen. Leugnen beide, reichen die Indizien, beiden Insassen eine Haftstrafe von jeweils einem Jahr aufzuerlegen oder sie aufgrund eines minder schweren Vergehens wie unerlaubten Waffenbesitzes zu belangen. Gesteht der eine und der andere leugnet, gilt für den Geständigen die Kronzeugenregelung. Er kommt frei, der Nicht-Geständige erhält eine Gefängnisstrafe von fünf Jahren. Gestehen beide, werden beide bestraft, wobei sich ihr Geständnis strafmildernd auswirkt und sie für jeweils vier Jahre inhaftiert werden.¹⁹¹ Nach der Spielbeschreibung eines klassischen Gefangenendilemmaspiels von Robert Duncan Luce und Howard Raiffa (1957) laufen die Spielzüge synchron. Es handelt sich um eine nicht-kooperative Spielsituation und so wissen die Spieler nicht, wie sich der Mitspieler entscheiden wird. Grundlegend für die Entscheidung ist das Aufklären beider Spieler über ihre Möglichkeiten: Die Spieler kennen die Auszahlung und verhalten sich rational (siehe Unterkapitel 3.1.1.4 *Rationalität*).

¹⁹⁰ Das Spiel wurde von Merrill M. Flood und Melvin Dresher entwickelt, die Rahmenhandlung stammt von Albert W. Tucker. Vgl. Peter Kollock (1998) *Social Dilemmas – The Anatomy of Cooperation*, in: *Annual Review of Sociology* 24(1), S. 185. Siehe auch Robert Duncan Luce und Howard Raiffa: *Games and Decisions*, 1957.

¹⁹¹ Für die Beschreibung des Spiels gibt es verschiedene Rahmenhandlungen und unterschiedlich hohe Haftstrafen, z. B. Sieg 2005: 10 bis 15 Jahre (spricht von einem Verbrechen), Rieck 2007: 1 bis 5 Jahre (spricht von Raub). Für die Grundannahmen des Modells ist es unerheblich, solange die Zahlen in einem jeweils symmetrischen Verhältnis zueinander stehen. Zuweilen wird auch ein Gefängnisdirektor explizit genannt, der die Verhöre leitet.

Trägt man die Möglichkeiten in eine Matrix ein, kann man aus der Kombination der Entscheidungen eine *Ereignismatrix* erstellen:

		Spaltenspieler	
		Nicht gestehen	Gestehen
Zeilenspieler	Nicht gestehen	1,1	5,0
	Gestehen	0,5	4,4

Tabelle 1: Ereignismatrix: Haftstrafe in Jahren. Die erste Zahl gibt die Dauer der Haftstrafe des Zeilenspielers an, die zweite Zahl die des Spaltenspielers.

Geht man davon aus, dass die Spieler eine kürzere Haftstrafe einer längeren vorziehen, sind die Ereignisse mit einer Nutzenbewertung verbunden, mit den Auszahlungen (*payoffs*) an die Spieler.¹⁹² Die *Auszahlungsmatrix* gibt die Nutzenwerte an, die ein Spieler infolge eines bestimmten Ereignisses erreicht:

		Spaltenspieler	
		Nicht gestehen	Gestehen
Zeilenspieler	Nicht gestehen	4,4	0,5
	Gestehen	5,0	1,1

Tabelle 2: Auszahlungsmatrix: Gewinnpunkte.¹⁹³

Jeder der Spieler hat zwei Entscheidungsmöglichkeiten: Er kann schweigen und damit *Nicht gestehen* (oft auch als *Kooperation* oder als *kooperieren* bezeichnet) oder *Gestehen* (oft auch als *Defektion* oder als *defektieren* bezeichnet). Bei *Nicht gestehen* und bei *Gestehen* handelt es sich um reine Strategien. Aus der Wahl der Strategien ergibt sich eine von vier möglichen Strategiekombinationen.

Errechnet sich der Spieler seine Gewinnmöglichkeiten, also die Vermeidung einer ihm abträglichen Gefängnisstrafe oder abstrakter formuliert das Erreichen eines maximal möglichen Gewinns, sieht seine Präferenzordnung wie folgt aus: **T** (*Temptation* = Versuchung zu Defektieren, 5 Gewinnpunkte) > **R** (*Reward* = Belohnung für wechselseitige Kooperation, 4 Gewinnpunkte) > **P** (*Punishment* = Strafe für wechselseitige Defektion, 1 Gewinnpunkt) > **S**

¹⁹² Vgl. Sieg 2005, S. 5.

¹⁹³ Die Zahlen orientieren sich an Rieck. Die Auszahlungsmatrix wird ermittelt, indem die jeweiligen Gefängnisstrafen von der Höchststrafe von 5 Jahren abgezogen werden. Ein Freispruch entspricht 5 - 0 = 5 Gewinnpunkten, ein Jahr Gefängnis 5 - 1 = 4 Gewinnpunkten. Vgl. Rieck 2007, S. 45.

(*Sucker's Payoff* = Auszahlung des gutgläubigen Opfers, 0 Gewinnpunkte). Kurz: $T > R > P > S$.¹⁹⁴ Dies gilt für beide Spieler und so entsteht ein Dilemma. Unabhängig vom Verhalten des anderen führt *Gestehen* zu einer höheren Auszahlung, doch wird gegenseitige Defektion bestraft. In einem einmal durchgeführten Spiel ist der Defektion der Vorrang einzuräumen. Sie verspricht insgesamt eine höhere Auszahlung. *Gestehen* ist strikt dominant¹⁹⁵. Bei einmaligem Spiel besteht die Lösung für beide Spieler in der Wahl der strikt dominanten Strategie. Die Kombination aus *Gestehen* des Zeilenspielers und *Gestehen* des Spaltenspielers, also das Strategienpaar (*Gestehen, Gestehen*), ergibt ein Gleichgewicht in dominanten Strategien. Auch eine Überführung in die Form eines kooperativen Spiels mit der Möglichkeit Absprachen zu treffen würde nichts an der strikten Dominanz von *Gestehen* ändern, so es keine bindende Abmachung und damit keine dritte Partei gibt, die diese durchsetzt.¹⁹⁶ Für Untersuchungen zur Evolution der Kooperation bzw. für deren Modellierungen stellt die Entstehung von Kooperation aus einem System ohne zentralen Herrschaftsstab die zentrale Fragestellung dar (siehe Kapitel 2.2 *Das Problem der Kooperation: Schwierigkeiten der Erklärung*).¹⁹⁷ Die Versuchung zu betrügen und die Kooperationsbereitschaft anderer auszunutzen sind dabei zentrale Elemente vieler Simulationen zur Evolution der Kooperation im Allgemeinen und zu Investitionen in Kollektivgüter im Speziellen.

In einem einmaligen Gefangenendilemmaspiel ist *Gestehen* als strikt dominante Strategie immer zu spielen. Spielen aber beide Spieler *Gestehen*, erhalten sie eine deutlich geringere Auszahlung als im Falle von allgemeinem *Nicht gestehen*. Allgemeines *Nicht gestehen* auszahlungsdominiert allgemeines *Gestehen*. Unter Auszahlungsdominanz versteht man einen Gleichgewichtspunkt mit höheren Auszahlungen für alle Spieler als an einem anderen Gleichgewichtspunkt. So zeigt sich im Gefangenendilemma ein Konflikt zwischen Gleichgewichtigkeit und Effizienz von Strategienvektoren.¹⁹⁸ Ein solches Gleichgewicht bezeichnet man als ineffizient beziehungsweise als nicht pareto-optimal. Das individuell rationale Verhalten und damit das Strategienpaar (*Gestehen, Gestehen*) führt zu einem schlechteren Ergebnis als das Strategienpaar (*Nicht gestehen, Nicht gestehen*).¹⁹⁹ Die

¹⁹⁴ Berechnung für Person A (gilt umgekehrt auch für B): Erste Möglichkeit: A schweigt. Schweigt B auch, muss A ein Jahr in Haft. Gesteht B, muss A für fünf Jahre in Haft. Es ergeben sich damit für »Nicht gestehen« entweder ein Jahr oder fünf Jahre Haft. Zweite Möglichkeit: A gesteht. Schweigt B, kommt A frei (0 Jahre Haft), gesteht B auch, muss A für vier Jahre in Haft. Es ergeben sich damit für »Gestehen« null Jahre oder vier Jahre Haft. Es lohnt sich also, die Tat zu gestehen, da die Haftstrafe durchschnittlich geringer ausfällt. Gestehen ist die dominante Strategie.

¹⁹⁵ Die strikte Dominanz beinhaltet den Vergleich von Auszahlungsvektoren. Siehe Holler et al. 2019, S. 284.

¹⁹⁶ Siehe auch Holler et al. 2019, S. 6.

¹⁹⁷ Siehe Axelrod 2005 [1984], S. 3.

¹⁹⁸ Siehe Güth 1992, S. 168 und S. 95.

¹⁹⁹ Siehe Holler et al. 2019, S. 7.

Gefangenen befinden sich in einem Dilemma. Sollte der Mitspieler aufgrund der Auszahlungsdominanz *Nicht gestehen* wählen, könnte für einen Spieler über die Versuchung zu *Gestehen* eine individuell noch bessere Lösung gefunden werden und er straffrei ausgehen beziehungsweise die höchste Auszahlung erhalten. Die strikte Dominanz von *Gestehen* wird ihn die Kronzeugenregelung in Anspruch nehmen lassen – er und sein Mithäftling kommen für jeweils vier Jahre in Haft.

Eine Kronzeugenregelung und damit die Entscheidung der Spieler ist im Szenario des Gefangenendilemmaspiels zunächst ein singuläres Ereignis. Als Instrument der Modellierung sozialer Interaktion, und damit auch der Evolution der Kooperation, kann ein Gefangenendilemma aber auch als wiederholtes Spiel gespielt werden. Es handelt sich dann um ein IPD, ein iteriertes Prisoner's Dilemma. Die gleichen Spieler spielen das gleiche Spiel mehrfach. Ein IPD kann als endliches und als unendliches Spiel konzipiert werden. Während die Präferenzordnung in einem einmaligen Gefangenendilemmaspiel *Gestehen* als dominante Strategie ausweist, hängt in einem wiederholten Gefangenendilemmaspiel eine sinnvolle Strategiewahl von den Entscheidungen der Mitspieler ab und wie das Spiel im Detail modelliert wird. Gerade im Kontext der Modellierungen verschiedener Mechanismen für die Erklärung der Evolution der Kooperation erfährt das klassische Gefangenendilemmaspiel zahlreiche Abwandlungen. Evolutive Fragestellungen haben wie viele ökonomische Fragestellungen eine dynamische Struktur. Ein Spiel mit nur einmaliger Durchführung ist ein statisches Modell. Die aus einem statischen Modell gewonnenen Aussagen sind nicht eins zu eins in dynamische Modelle übertragbar und dynamische Spiele revidieren auch Grundaussagen der statischen Spieltheorie. Zur reinen Strategiewahl nach Präferenzordnung treten Prozesse hinzu wie: Lernen, implizite Vereinbarungen, Abschreckung, Drohung, Vergeltung – und nicht zuletzt Kooperation.²⁰⁰

Die Darstellung dynamischer Spiele ist anspruchsvoll. Man nutzt die extensive Spielform, um dynamische Entscheidungssituationen zu fassen, doch sind Darstellung und Lösung mit zunehmender Verästelung eines Spielbaums schwierig. Zur Vereinfachung kann die Annahme dienen, dass Spieler in jeder Periode ein sogenanntes Stufenspiel bzw. in anderer Bezeichnung ein Basisspiel spielen. Die Wiederholung des Stufenspiels ergibt das Gesamtspiel. Bei unendlicher Wiederholung spricht man von einem Superspiel.²⁰¹ Bezüglich der Auszahlungen

²⁰⁰ a.a.O., S. 147 ff.

²⁰¹ Im deutschen fachsprachlichen Gebrauch werden die Begriffe Stufenspiel, Basisspiel oder Ursprungsspiel verwendet. Im englischen fachsprachlichen Gebrauch base game, stage game oder constituent game. Siehe Berninghaus et al. 2010, S. 347. Auch wird die Bezeichnung Superspiel nicht eindeutig verwendet, worauf Holler, Illing und Napel hinweisen. Siehe Holler et al. 2019, S. 148. Auch Berninghaus, Ehrhart und Güth geben an, dass

geht man von einer zeitinvarianten stationären Struktur aus: Die sich aus den Strategiekombinationen ergebenden Auszahlungen ändern sich im Spielverlauf nicht. Wohl aber können die Entscheidungen eines Spielers Einfluss auf Entscheidungen der Mitspieler in darauffolgenden Spielperioden haben.²⁰²

Strategien können unbedingt sein und damit ohne Reaktion auf die Strategie des anderen oder bedingt und damit mit Reaktion auf die Strategie des anderen. Weiterhin spielt in wiederholten Spielen der Diskontfaktor eine Rolle beziehungsweise, ob die Spieler ihre Auszahlung diskontieren. Ein Spieler kann frühere und spätere Auszahlungen im Spielverlauf unterschiedlich bewerten.²⁰³ Eine der Interpretationen des Diskontfaktors ist die Wahrscheinlichkeit ($0 < p \leq 1$), mit der die Erwartung der Fortsetzung eines Spiels angenommen wird. Eine andere Interpretation ist der „Gegenwartswert zukünftiger Auszahlungen“, so Andreas Diekmann. Man spricht bei der Diskontierung von einer Abzinsung. Dies bedeutet, dass etwa bei großen Zeitabständen zwischen Aktion und Auszahlung ein zukünftiger Gewinn als weniger wertvoll angesehen werden kann als ein unmittelbarer Gewinn. Der Gewinn wird „abdiskontiert“.²⁰⁴ Rechnerisch unterscheidet man Diskontrate und Diskontfaktor. Für die Darstellung an dieser Stelle genügt aber der Hinweis, dass die Bewertung der Zukunft in der Höhe des Diskontfaktors abgebildet wird. Liegt der Diskontfaktor nahe Null, fällt ein Superspiel mit einem Basisspiel zusammen. Liegt der Diskontfaktor nahe Eins, gewinnen Maßnahmen der Belohnung und Vergeltung an Bedeutung. Unter anderem diese beiden Maßnahmen sind es auch, die Kooperation ohne bindende Vereinbarungen und ohne die Durchsetzung durch Dritte ermöglichen und stabilisieren können.²⁰⁵

Verschiedene Modellbildungen iterierter Gefangenendilemmaspiele und mögliche Lösungsstrategien werden in den Unterkapiteln 3.2.2 *Direkte Reziprozität* und 3.2.4 *Netzwerkreziprozität* besprochen. In dem in Unterkapitel 3.2.3 *Indirekte Reziprozität* dargestellten Modell tritt an die Stelle der Iteration die Reputation als vermittelnder Mechanismus für die Evolution von Kooperation.

nicht nur unendliche Spiele als Superspiele bezeichnet werden, sondern mitunter alle wiederholten Spiele, unabhängig davon, ob endlich oder unendlich wiederholt. Siehe Berninghaus et al. 2010, S. 348.

²⁰² Siehe Holler et al. 2019, S. 147 ff.

²⁰³ Siehe Berninghaus 2010, S. 348.

²⁰⁴ Siehe Diekmann 2010, S. 149.

²⁰⁵ Siehe Holler et al. 2019, S. 147.

3.1.3.2 Das N-Personen-Gefangenendilemma (N-GD) als Spiel um Kollektivgüter

Bei Kollektivgütern handelt es sich um öffentliche Güter, von denen niemand ausgeschlossen werden kann. Sie können von mehreren Personen gleichzeitig genutzt werden. Es besteht das Prinzip der Nichtrivalität: Die Nutzung des Kollektivguts durch Spieler i beeinträchtigt nicht die Nutzung durch Spieler j . Alle Spieler haben ein Gruppeninteresse an dem Kollektivgut, individuell aber gibt es einen Anreiz zum Trittbrettfahren. Ein Trittbrettfahrer (Free Rider) zu sein, ist ein im spieltheoretischen Sinn rationales Verhalten.²⁰⁶

Der individuelle Anreiz zum Trittbrettfahren und der Umgang mit Kollektivgütern führen zu Kollektivgutproblemen. Kollektivgutprobleme gibt es in allen Gesellschaften. Dies zeigt sich beispielsweise in Steuerhinterziehungen, in der Ausbeutung von Ressourcen für individuelle Zwecke oder im Nutznießen von Herdenimmunität durch Impfungen. Eine Kooperation kann je nach Kollektivgutproblem im aktiven Beitrag zum Kollektivgut bestehen, wie etwa bei der Impfung, sie kann aber auch in der Unterlassung liegen, wie bei der Vermeidung einer Übernutzung von Ressourcen oder auch in der Einhaltung von Kontaktbeschränkungen wie in Zeiten der Corona-Pandemie.

Formal können Spiele um Kollektivgüter in der Struktur eines N-Personen-Gefangenendilemmas (N-GD) dargestellt werden. Wie Andreas Diekmann formuliert, handelt es sich beim N-GD um „eine spezielle spieltheoretische Formalisierung eines Kollektivgutproblems“.²⁰⁷ In Anlehnung an Anatol Rapoport (1998) stellt Diekmann ein Beispiel für die Darstellung eines solchen Spiels als vereinfachtes N-Gefangenendilemma vor. Die Spieler wählen in einer Entscheidungssituation zwischen den Strategien C (= Kooperation) und D (= Defektion).²⁰⁸ Auch hier ist Defektion die dominierende Strategie und die Nash-Gleichgewichtsstrategie. Gleichwohl ist dieses Gleichgewicht kein Pareto-Optimum, wie auch im 2-GD. Eine Vertragslösung für wechselseitige Kooperation brächte Spielern höhere Auszahlungen als die Wahl der dominierenden Strategie, doch wechselseitige Kooperation ist kein Nash-Gleichgewicht. Den nun im N-GD rechnerisch größten individuellen Gewinn erzielt ein Spieler, wenn alle außer ihm zum Kollektivgut beitragen und er der einzige Trittbrettfahrer ist. Folgen aber alle dieser Logik, führt dies zu wechselseitiger Defektion und zu niedrigen Auszahlungen. Bei $N = 2$ entsprechen die Auszahlungen der Auszahlungsmatrix des 2-GD. Anders als in einem 2-GD kommt es in einem N-GD mit einer Anzahl von mehr als zwei

²⁰⁶ Siehe Holler et al. 2019, S. 8 sowie Diekmann 2010, S. 116.

²⁰⁷ Diekmann 2010, S. 116 mit Verweis auf Russell Hardin (1971) *Collective Action as an Agreeable N-Prisoner's Dilemma*, in: *Behavioral Science* 16, S. 472-481.

²⁰⁸ Diekmann weist darauf hin, dass bei Rapoport anstelle von C und D die Wahl zwischen X und Y erfolgt, um Wertungen zu vermeiden. Siehe Diekmann 2010, S. 114 und A. Rapoport: *Decision Theory and Decision Behaviour*, 1998.

Spielern hingegen zu einer Veränderung des Allgemeinguts mit jedem C-Spieler, denn jeder C-Spieler trägt zum Kollektivgut bei (ein D-Spieler trägt nichts bei).²⁰⁹ Die Veranschaulichung einer solchen Auszahlungsmatrix zeigt Tabelle 3 mit einem Beispiel von Diekmann:

andere C-Wähler	0	1	2	3	...	98	99
C	2	4	6	8	...	198	200
D	3	6	9	12	...	297	300

Tabelle 3: Matrix eines N-Gefangenendilemmas mit linearer Auszahlungsfunktion.²¹⁰

Die Auszahlungen A für die Strategien C und D mit einer Anzahl von Spielern x sind $A_C = 2x$ und $A_D = 3x + 3$. Ist ein Spiel symmetrisch, kann es in Form einer zweidimensionalen Matrix dargestellt werden. Zeilenspieler ist ein beliebiger Spieler i , die Spalten geben die Anzahl der anderen Spieler an.

Es sei angemerkt, dass nicht alle Kollektivgutprobleme der Struktur eines N-GD folgen. Zur strikt monoton wachsenden Produktionsfunktion abhängig von der Anzahl an C-Spielern tritt als weitere Generalisierung in einem N-GD hinzu, dass die Spieler nur über Kooperation und Defektion entscheiden können, nicht aber über das Ausmaß an Kooperation. Anders ist dies in einem Öffentliche-Güter-Spiel (ÖGS). Ein Öffentliche-Güter-Spiel kann als ein spezielles N-Personen-Gefangenendilemmaspiel interpretiert werden. In einem ÖGS erhalten Spieler zu Beginn einen Beitrag zur Investition. Davon kann alles, ein Teil oder nichts in einen öffentlichen Fonds einbezahlt werden. Der Fond erzielt eine an alle Spieler ausgeschüttete Rendite. Es gelten die Parameter des oben beschriebenen N-GD mit einem Nash-Gleichgewicht von Defektion als dominierender Strategie und einer höheren Auszahlung durch wechselseitige Kooperation als durch die Nash-Gleichgewichtsstrategie. Anders als im zuvor beschriebenen N-GD kann in einem ÖGS ein Spieler aber über die Höhe seines Beitrags und damit über das Ausmaß an Kooperation entscheiden.²¹¹

In ökonomischen Zusammenhängen steht das Problem mit Kollektivgütern in engem Zusammenhang mit dem Problem der Allmende und der fortschreitenden Privatisierung von

²⁰⁹ Vgl. Diekmann 2010, S. 114 f.

²¹⁰ Siehe Diekmann 2010, S. 115 sowie S. 113.

²¹¹ Siehe Diekmann 2010, S. 120. Untersuchungen der experimentellen Wirtschaftsforschung zeigen, dass Probanden nicht primär als Trittbrettfahrer agieren, sondern verschieden hohe Beiträge in einen Fond einzahlen. Im Hinblick auf experimentelle Untersuchungen spricht Diekmann überdies auch von der „experimentellen Spieltheorie“, da nicht nur ökonomische Probleme Gegenstand des Forschungsprogramms sind. Das Programm sei vielmehr interdisziplinär in seiner Betrachtung von Altruismus, Reziprozität und sozialen Normen. Siehe Diekmann 2010, S. 122 sowie S. 203.

Gütern wie Land und Wasser. In biologischen Zusammenhängen sind es nicht im strengen Sinne marktwirtschaftlich geleitete Interessen, die Kollektivgutprobleme und damit Modelle in Form eines N-GD oder eines ÖGS zur Anwendung bringen lassen. Wohl aber bildet etwa ein Modell wie das N-GD über die N-personale Struktur das Verhalten respektive die aus dem Verhalten resultierenden Folgen in einer Population von Agenten mit reinen Spielstrategien wie C oder D ab. In besonderer Weise gilt dies für Simulationen bei niederen Lebensformen wie Bakterien, Hefen oder auch bei Viren. Weder Viren noch Organismen wie Bakterien oder Hefen (und man darf annehmen neben Pilzen und Pflanzen auch der größte Teil der Tiere) spielen ein 2-GD mit der Wahlmöglichkeit zweier verschiedener Züge. Dafür fehlen ihnen nicht einmal primär die geistigen als vielmehr die morphologischen Voraussetzungen. Ein N-GD und damit eine Modellierung einer eher wahllosen und sozusagen unpersönlichen Interaktion von Spielern sowie die Abhängigkeit einer stabilen Kooperation von einem Grundstock an Kooperatoren kann aber ein probates Modell biologischer Simulationen sein.

Ein interessanter und vergleichsweise wenig beleuchteter Aspekt in N-Gefangenendilemmaspielen sowie in Öffentliche-Güter-Spielen sind die neben die Bestrafungs- und Belohnungsmechanismen eines IPD hinzutretenden Mechanismen der Bestrafung von Free Ridern durch Mitglieder der Gruppe. Während bei einem iterierten 2-GD die Bestrafung eines Zeilenspielers i unmittelbar über das Verhalten des Spaltenspielers j erfolgt, und er damit gegebenenfalls selbst für eine Spielrunde eine höhere Auszahlung erhält, weil i wieder kooperiert und j defektiert, leisten in einem N-GD oder in einem ÖGS sich kooperierend verhaltende Spieler Bestrafungen, die Abtrünnige wieder in den Grundstock der Kooperatoren überführen können. Nicht nur nutzen diese Spieler andere nicht aus, sie investieren zusätzlich in Bestrafungen. Ein solches Verhalten kann mit einigem Recht als über Kooperation hinausgehend und damit als altruistisch bewertet werden. Dies wiederum stellt eine Herausforderung für die Erklärung der Entstehung und Stabilisierung eines solchen Verhaltensmerkmals dar. Ein Öffentliche-Güter-Spiel mit Sanktionsmöglichkeit wird als ÖGSS bezeichnet in Abgrenzung zu einem Öffentliche-Güter-Spiel ohne Sanktionsmöglichkeit. Ein als ÖGSS konzipiertes Spiel gewinnt über die Bestrafung der Abtrünnigen eine weitere Dimension. In einer Population von Spielern gibt es nun C-Spieler und D-Spieler und solche C-Spieler, die D-Spieler bestrafen. Es gibt aber auch die C-Spieler, die sich an den Bestrafungen nicht beteiligen und damit sogenannte *Second-Order Free Rider* sind. In evolutiven Modellen ergibt sich mit dem Second-Order-Free-Rider-Problem das erklärungsbedürftige Phänomen, dass im Falle höherer Kosten für die Bestrafung als für die Auszahlungen die eine Bestrafung leistenden C-Spieler aus der Population im Spielverlauf

verschwinden (müssten). Die hohen Kosten für die Bestrafung senken zudem den Schnitt der Auszahlungen im Ganzen im Vergleich zu Populationen ohne Bestrafungen von Abtrünnigen. Man hat also das Problem zu erklären, wie und unter welchen Bedingungen solche Spieler in einer Population mit Second-Order Free Riders entstehen und sich halten können.²¹²

Für menschliche Sozietäten kann eine Erklärung in Prozessen der Koordination liegen und in der Anbindung der Bestrafungen an bestimmte Bedingungen. Für die meisten Tiergesellschaften oder für Gruppen von Viren ist dies nicht gegeben. In diesen Fällen ist ein N-GD aber insbesondere dann ein interessantes Modell, wenn Organismen nur eine Strategie haben und damit Strategien und Züge zusammenfallen. Ein Bakterium etwa, das einen Beitrag zu einem Allgemeingut leistet wie etwa durch Ausbildung von Filamentstrukturen zur Bewegung (siehe Anhang Unterpunkt 2.1 *Bewegungsverhalten von Myxococcus xanthus*), hat nicht die Möglichkeit, sein Verhalten zu ändern. Das Verhalten ist starr und ungerichtet. Jeder Spielzug gleicht der reinen Strategie. Ein N-GD bietet hier oftmals bessere Möglichkeiten, die Entwicklung einer Population abzubilden, als dies in einem klassischen Gefangenendilemma oder in einem iterierten Gefangenendilemma gegeben ist.

3.2 Erklärungsansätze für Kooperation: Kategorien und Mechanismen

In der Evolutionsforschung existiert zur Frage nach der Evolution der Kooperation eine schier unzählige Fülle von Artikeln in Fachzeitschriften mit jeweils fachspezifischem Schwerpunkt. Kooperationsforschung versteht sich immer mehr als interdisziplinärer Prozess und so steigt auch die Anzahl an Sammelbänden, die dem Problemfeld aus unterschiedlicher Perspektive begegnen. Die Interdisziplinarität mag auch ein Grund dafür sein, dass es kaum Monographien zur Kooperation gibt. Zwei besonders wichtige Überblicksarbeiten sind Lee Alan Dugatkins *Cooperation Among Animals* (1997) und Martin A. Nowaks *SuperCooperators* (2011).²¹³ Dugatkin unterteilt die Modelle der Kooperation in vier Kategorien: Verwandtenselektion, Gruppenselektion, Reziprozität und Nebenproduktmutualismus. Zudem stellt er mit dem Cooperator's Dilemma Game ein sie verbindendes Rahmenkonzept vor. Nowak diskutiert in

²¹² Für die Sozialwissenschaften wenden sich dem Phänomen u.a. zu: Samuel Bowles und Herbert Gintis (2002) Homo reciprocans, in: *Nature* 415(6868), S. 125-127, Robert Boyd, Herbert Gintis, Samuel Bowles und Peter J. Richerson (2003) The evolution of altruistic punishment, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100, S. 3531-3535, Robert Boyd und Peter J. Richerson (2009) Culture and the evolution of human cooperation, in: *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364, S. 3281-3288, Robert Boyd, Herbert Gintis, Samuel Bowles (2010) Coordinated Punishment of Defectors Sustains Cooperation and Can Proliferate When Rare, in: *Science* 328, S. 617-620.

²¹³ L. A. Dugatkin: *Cooperation Among Animals: An Evolutionary Perspective*, 1997, M. A. Nowak: *SuperCooperators*, 2011. In deutscher Fassung: *Kooperative Intelligenz: Das Erfolgsgeheimnis der Evolution*, 2013c.

SuperCooperators fünf Mechanismen bzw. Regeln für die Evolution der Kooperation: Verwandtenselektion, direkte Reziprozität, indirekte Reziprozität, Netzwerkreziprozität und Gruppenselektion. Die Einteilung in fünf Kategorien als „Lösungswege“ geht auf den 2006 in *Science* erschienenen Artikel zurück: *Five Rules for the Evolution of Cooperation*.²¹⁴

Der Einteilung Martin A. Nowaks folgend werden die Kategorien und die zugrunde liegenden Mechanismen für die Evolution der Kooperation in gebotener Kürze dargestellt. Die Orientierung an Nowak begründet sich neben der Überschneidung mit Dugatkin in dem Umstand, dass die Reformulierung des Problems der Kooperation auf der Frage Nowaks aufbaut, wie natürliche Selektion zu kooperativem Verhalten führe.²¹⁵ Zudem wird der Nebenproduktmutualismus in der vorliegenden Arbeit nicht als eine Kategorie von Kooperation angesehen. Die Begründung dafür baut auf der Konzeptualisierung der Kooperation als Funktion auf und wird in Kapitel 4.3.7 *Zufall und Nebenproduktmutualismus* dargelegt. Das Kapitel 3.2 zielt im Ganzen auf einen theoretischen Überbau der Erklärungsansätze sowie in Ansätzen auch auf deren historische Verortung ab.

3.2.1 Verwandtenselektion

Um die Entstehung der Verwandtenselektion rankt sich die Legende, John Burdon Sanderson Haldane habe 1955 in einer Bar auf die Frage, ob er sein eigenes Leben in Gefahr bringen würde, um das Leben eines anderen zu retten, geantwortet: „Nein, aber ich würde es für zwei Brüder oder acht Cousins riskieren.“²¹⁶ Dahinter steht der Gedanke, Eltern kümmern sich um den Nachwuchs, um den Fortbestand ihrer Gene zu sichern. Hätten Individuen hauptsächlich die Aufgabe, in einem Konkurrenzkampf den Fortbestand ihrer Gene zu sichern, so zahlten sie nicht nur einen Preis in der Fürsorge für die unmittelbaren Nachkommen, sondern auch einen Preis für die Unterstützung von Verwandten.

Erste Hinweise für Haldanes Gedanken zum Zusammenhang von Verwandtschaft und der Evolution altruistischen Verhaltens finden sich 1932 in *The Causes of Evolution*. Hier kam er auf das Thema zu sprechen, als er nach dem Sinn von Genen suchte, die bei einem Träger der Gene die Fitness verringern, gleichzeitig aber die Fitness bei anderen Trägern in der Gemeinschaft erhöhen. Diese Gene müssten nach seinem Evolutionsverständnis aufgrund der natürlichen Selektion verloren gehen.²¹⁷ Haldane führt seinen Ansatz in *Population Genetics*

²¹⁴ Dugatkin 1997, S. 15 ff. sowie zum Cooperator's Dilemma Game S. 34 ff., Martin A. Nowak (2006) *Five Rules for the Evolution of Cooperation*, in: *Science* 314, S. 1560-63; Nachdruck in Martin A. Nowak und Sarah Coakley (Hrsg.): *Evolution, Games, and God: The Principle of Cooperation*, 2013b, S. 99-114.

²¹⁵ Nowak 2006, S. 1560 sowie auch Kapitel 2.2 *Das Problem der Kooperation: Schwierigkeiten der Erklärung*.

²¹⁶ Zitiert aus Nowak 2013c, S. 116 f.

²¹⁷ Vgl. L. A. Dugatkin 2008, S. 83. John Burdon Sanderson Haldane: *The Causes of Evolution*, 1932.

(1955) genauer aus und hebt auf die Anzahl von Genen ab, die etwa durch das Retten eines Kindes aus einem reißenden Fluss erhalten blieben.²¹⁸ Neben Haldane finden sich auch bei Ronald Aylmer Fisher in *The Genetical Theory of Natural Selection* (1930) und in Sewall Wrights Artikel *Coefficients of Inbreeding and Relationship* (1922) Gedanken zur Beziehung von Altruismus und Verwandtschaft. So befasste sich Fisher mit dem Ausscheiden abstoßender Geschmacksstoffe bei Tieren. Er kommt zu dem Ergebnis, dass auch im Falle dessen, dass ein Tier beim Angriff durch einen Fressfeind stürbe, die natürliche Selektion das Vorhandensein eines Merkmals wie das Ausscheiden abstoßender Geschmacksstoffe begünstigen könne, wenn die das Tier umgebenden Artgenossen (besonders, wenn diese genetisch verwandt sind) durch das Abschrecken des Fressfeindes dann geschützt wären.²¹⁹ Auf Wright geht die Einführung des Verwandtschaftskoeffizienten r zurück, der angibt, mit welcher Wahrscheinlichkeit zwei Verwandte das gleiche Gen besitzen.²²⁰

Für Haldanes Ansatz lieferte William D. Hamilton 1963/64 eine mathematische Formalisierung und führte das Konzept der inklusiven Fitness ein. Eigenen Aussagen zufolge habe Hamilton weder Fishers noch Haldanes Evolutionsmodell vor Augen gehabt, als er mit der Entwicklung seiner Vorstellungen begann; beide hätten mit ihren Arbeiten aber sicher Spuren hinterlassen.²²¹ Dugatkin hebt in seinen Ausführungen über Hamilton und die Genese des mathematischen Modells der inklusiven Fitness darauf ab, dass in Cambridge weithin ein anderes Verständnis vom Wirken der natürlichen Selektion bestand, als es Hamilton von Darwin oder Fisher kannte. Die meisten Dozenten hätten in altruistischem bzw. kooperativem Verhalten ein Merkmal gesehen, das ausgelesen würde, weil es dazu beitrage, die Spezies zu erhalten. Dies habe Hamilton dazu angeregt, eine mathematische Theorie für die Evolution von Altruismus zu entwickeln.²²²

Das Konzept der inklusiven Fitness beruht darauf, dass es zwei Möglichkeiten gibt, die Häufigkeit eigener Allele in der nächsten Generation zu erhöhen: die direkte Fortpflanzung (direkte Fitness) und die Fortpflanzung von Verwandten mit gleichen Allelen (indirekte Fitness). Aus der Summe der direkten und der indirekten Fitness ergibt sich die genetische Gesamtfitness – die *inklusive Fitness*. Hamiltons Formulierung der Verwandtenselektion sagt

²¹⁸ John Burdon Sanderson Haldane (1955) *Population Genetics*, in: *New Biology* 18, S. 34-51.

²¹⁹ Vgl. Dugatkin 2008, S. 90 mit Verweis auf Ronald Aylmer Fisher: *The Genetical Theory of Natural Selection*, [1930] 1999, S. 158 ff.

²²⁰ Siehe Sewall Wright (1922) *Coefficients of Inbreeding and Relationship*, in: *The American Naturalist* 56(645), S. 330-338.

²²¹ William D. Hamilton (1963) *The Evolution of Altruistic Behavior*, in: *The American Naturalist* 9 (896), S. 354-356. Vgl. W. D. Hamilton: *Narrow Roads of Gene Land: The Collected Papers of W. D. Hamilton*, 1996, Bd. 1, S. 22.

²²² Siehe Dugatkin 2008, S. 101.

aus, dass sich Gene für altruistisches Verhalten entwickeln können, wenn der Nutzen für die Weitergabe größer ist als die Kosten, die dafür aufgebracht werden. Hamiltons Regel $r > c/b$ sagt aus, wie viel Kooperation in Abhängigkeit vom Verwandtschaftsgrad zu erwarten ist.²²³ Sind die Kosten c ($c = cost$) geteilt durch den Nutzen b ($b = benefit$) für den Nutznießer geringer als der Verwandtschaftskoeffizient r ($r = relatedness$) beider Individuen, können sich Gene für Kooperation entwickeln.²²⁴ Während Hamilton den Begriff der genetischen Gesamtfitness prägte, ist die Theorie auch unter der Bezeichnung Verwandtenselektion (*kin selection*) bekannt. Diese wurde 1964 von John Maynard Smith in seinem in *Nature* erschienenen Artikel *Group Selection and Kin Selection* eingeführt, in dem er ähnliche Gedanken wie Hamilton formuliert.²²⁵ Maynard Smith setzt sich dabei kritisch mit Vero Wynne-Edwards Vorstellungen von Gruppenselektion auseinander und definiert Verwandtenselektion als „die Evolution von Merkmalen, die das Überleben enger Verwandter des betroffenen Individuums begünstigen.“²²⁶

Mit der Betrachtung der genetischen Gesamtfitness erweitert sich der klassische Fitnessbegriff. Fitness ist dann nicht nur der relative reproduktive Erfolg, den ein Lebewesen zu Lebzeiten hat, sondern berücksichtigt auch die Anzahl identischer Gene in der nächsten Generation. Dieser Ansatz erfuhr insbesondere durch Edward O. Wilsons *Sociobiology: The New Synthesis* (1975) und Richard Dawkins' *The Selfish Gene* (1976) Bekanntheit und Erweiterung. In *The Extended Phenotype: The Gene as the Unit of Selection* erfuhr der Ansatz wiederum durch Dawkins eine Erweiterung (Dawkins 1982).²²⁷

Mit der Verwandtenselektion, so schien es, können zahlreiche Beispiele für altruistisches bzw. kooperatives Verhalten erklärt werden. Die Mathematik hinter dem Modell der inklusiven Fitness bzw. der Verwandtenselektion überzeugt. So konstatierte George R. Price (Price 1970), dass das Modell „bis auf einige kleine Unstimmigkeiten“ korrekt sei, Edward O. Wilson (1994)

²²³ William D. Hamilton (1964) The genetical evolution of social behavior I und II, in: *Journal of Theoretical Biology* 7, S. 1-16 und S. 17-52.

²²⁴ Vgl. Nowak 2013c, S. 120. Dugatkin spricht innerhalb der Darstellung seiner vier Kategorien nicht wie Nowak von „Genen für Kooperation“, sondern von einem Gewinn „associated with the trait the genes codes for“ oder von Kosten „accrued by manifestation of this trait“. Dugatkin 1997, S. 15. Auf Unterschiede in Sprechweisen und deren Bedeutungen innerhalb von Konzeptualisierungen des Begriffs der Kooperation und verwandter Ausdrücke geht Kapitel 5.1 *Sprechweisen über Kooperation als „Problem im Problem der Kooperation“* ein.

²²⁵ John Maynard Smith (1964) Group selection and kin selection, in *Nature* 201, S. 1145-1147. Die Arbeiten Hamiltons und Smiths überschneiden sich zeitlich. Hamilton war im Begriff, seine 1963 in *The American Naturalist* erschienene Arbeit für eine umfangreiche Veröffentlichung im *Journal of Theoretical Biology* vorzubereiten und einer der beteiligten Gutachter war John Maynard Smith.

²²⁶ Zitiert aus Dugatkin 2008, S. 109. Vero C. Wynne-Edwards: *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*, 1962.

²²⁷ Der Blick der Verhaltensbiologen wurde durch Hamiltons Arbeiten auf die Gene gelenkt. George C. Williams führt mit *Adaption and Natural Selection* (1966) diesen Ansatz weiter und wird zu einem starken Einflussgeber für Richard Dawkins und die sogenannte „zweite [...] Phase der Ethologie“. Vgl. Christian Illies: *Philosophische Anthropologie im biologischen Zeitalter: zur Konvergenz von Moral und Natur*, 2006, S. 97 f.

fand keinen „schweren Fehler“ darin und „gab [sich] ganz in Hamiltons Hand“²²⁸. George R. Price, von Hamiltons Artikeln inspiriert, entwickelte eine Erweiterung von Hamiltons Regel. Mit dem erweiterten Modell könne nicht nur altruistisches Verhalten, sondern auch die Evolution boshafte Verhaltens erklärt werden. Über eine Kovarianz-Analyse erstellte er ein Modell zur Berechnung evolutionären Wandels. Betrachtet wird der Zusammenhang zwischen einem Allel oder einer Genvariante eines Individuums und der Anzahl seiner Nachkommen. Bei positiver Kovarianz zwischen einem „Gen für Altruismus“ und der Anzahl seiner Nachkommen könne sich Altruismus entwickeln. Ist der durchschnittliche Verwandtschaftsgrad in den Gruppen geringer als innerhalb der Population, sind also einzelne Individuen negativ verwandt, könne sich niederträchtiges Verhalten entwickeln.²²⁹

Viele Fälle von Kooperation zeigen sich bei miteinander verwandten Tieren und mathematisch lässt sich Verwandtenselektion im Modell simulieren, doch scheinen die empirischen Fundamente des Konzepts zu bröckeln. Die Kritik bemisst sich weniger an der durchaus eingängigen Vorstellung, man helfe nahen Verwandten als vielmehr daran, dass die Bedingungen nur selten erfüllt sind, diese überhaupt zu erkennen. Nowak betont, es sei darüber hinaus in der Praxis kaum möglich, eine Gesamtfitness zu ermitteln. Für die Wirksamkeit der Theorie müssten zudem sämtliche Interaktionen additiv und paarweise erfolgen. Auch gelte die Theorie nur dann, wenn in einer Population Fastneutralität und damit nahezu keine Selektion herrsche und die Fitness aller Individuen nahezu identisch sei.²³⁰ Schon J. B. S. Haldane hebt darauf ab, dass sich „Gene, die für ein Verhalten dieser Art sorgen, [...] nur dann in vergleichsweise kleinen Populationen ausbreiten können, wenn die meisten Kinder relativ eng mit dem verwandt sind, der sein Leben riskiert.“²³¹

Neben Schwierigkeiten in der Erfassung von Daten zu Kosten, Nutzen und genetischer Gesamtfitness eines Akteurs wirft auch der Selektionsmechanismus Fragen auf. Nowak betont, dass anders als oft dargestellt die Verwandtenselektion bzw. Gesamtfisestheorie kein um das Gen zentrierter Ansatz sei. Das Individuum stünde im Zentrum der Betrachtungen. Zudem würde gar bei einem um das Gen zentrierten Ansatz die Frage der Begünstigung allein mit der Standardtheorie der natürlichen Auslese beantwortet werden können.²³² Ein im Jahr 2010 in *Nature* erschienener Artikel von Corina E. Tarnita, Edward O. Wilson und Martin A. Nowak

²²⁸ W. D. Hamilton: *Narrow Roads*, Bd. 1, S. 173 und Edward O. Wilson: *Naturalist*, 1994, S. 120; zitiert aus Dugatkin 2008, S. 119 und S. 128.

²²⁹ Siehe George R. Price (1970) Selection and Covariance, in: *Nature* 227, S. 520-52, sowie Dugatkin 2008, S. 119 f.

²³⁰ Siehe Nowak 2013c, S. 129 f.

²³¹ Haldane 1955, S. 44 (zitiert nach Dugatkin 2008, S. 84).

²³² Vgl. Nowak 2013c, S. 126 und S. 130 f.

mit einer alternativen Erklärung zur Evolution der Eusozialität löste Kontroversen aus.²³³ Es zeigt sich, dass innerhalb der Erklärungen zur Verwandtenselektion Konzepte von Genselektion, Individualauslese und Gruppenselektion zum Teil als deckungsgleich betrachtet, aber auch als völlig disparat angesehen werden.

Nichtsdestotrotz erklärt Nowak die Verwandtenselektion bzw. Gesamtfisnesstheorie keinesfalls für tot, so man ihren Begriff richtig definiere. Hamiltons Regel nennet er eine „wertvolle Heuristik“. Sie könne in den Fällen Anwendung finden, in denen es ein bedingtes Verhalten gebe, das auf Erkennen von Verwandtschaft beruhe. So bleibt die Verwandtenselektion auch für Martin Nowak „ein Mechanismus der Evolution der Kooperation“ und er führt $r > c/b$ als eine von fünf Regeln an.²³⁴

3.2.2 Direkte Reziprozität

Für viele Phänomene der Kooperation gibt es auf der Ebene von Verwandtschaft zufriedenstellende Erklärungen. Die Betrachtung inklusiver Fitness liefert jedoch keine Antwort darauf, wie Kooperation zwischen nicht verwandten Individuen oder gar zwischen verschiedenen Spezies erklärt werden kann. Ein Versuch dieses Problem zu lösen, öffnet gleichzeitig die Grundlagen dessen, worauf sich viele Modelle zur Evolution der Kooperation stützen: die Reziprozität. Als wegbereitend gilt Robert Trivers 1971 erschienener Aufsatz *The Evolution of Reciprocal Altruism*.²³⁵

Trivers Modell beruht auf der Annahme, dass sich eine für einen Akteur zunächst kostspielige Handlung lohne, wenn die Rückzahlung höher sei als der zuvor geleistete Einsatz. Er macht dies – wie Haldane – am Bild eines Ertrinkenden fest: Ein Mensch springt ins Wasser, um einen anderen zu retten, der nicht näher mit ihm verwandt ist. Die Rettung birgt Gefahren, diese sind jedoch gering verglichen mit der Gefahr für den Ertrinkenden. Auch ist die Rettung mit Kosten verbunden, im Verhältnis zur Überlebenschance sind diese aber vernachlässigbar. Hierbei könne es sich, Trivers zufolge, um Altruismus handeln. Wollte der Altruismus aber über die natürliche Selektion erklärt werden, brauche man ein Modell, das den „Altruismus“ aus dem Altruismus herauslöse. Für den Ertrinkenden und seinen Retter stellt sich dies wie folgt dar: Handelt es sich um die einzige Begegnung, sollte sich der Retter nicht um den Ertrinkenden bemühen. Kehrt sich die Situation eines Tages um, würde sich das Risiko gelohnt haben. In Robert Trivers Worten: „Models that attempt to explain altruistic behavior in

²³³ Corina E. Tarnita, Edward O. Wilson und Martin A. Nowak (2010) The evolution of eusociality, in: *Nature* 466(7310), S. 1057-1062. Die Reaktionen auf den Artikel werden in Nowak 2013a, S. 129 f. umrissen.

²³⁴ Vgl. Nowak 2013b, S. 100.

²³⁵ R. Trivers (1971) The Evolution of Reciprocal Altruism, in: *The Quarterly Review of Biology* 46, S. 35-57.

terms of natural selection are models designed to take the altruism out of altruism.“²³⁶ Trivers argumentiert, dass Gene für altruistisches Verhalten ausgelesen werden können, wenn diese dem „Altruisten“ auf längere Sicht nützlich sind.²³⁷ Die wichtigsten Parameter lägen in der Anzahl und in der Symmetrie altruistischer Situationen. Trivers nennt drei Bedingungen einer Selektion altruistischen Verhaltens: 1) viele altruistische Situationen im Leben eines Altruisten, 2) ein Altruist interagiert dauerhaft mit dem gleichen kleinen Kreis von Individuen und 3) es gibt Paare von Altruisten in symmetrischen Situationen. Relevante biologische Parameter seien z. B. die Lebensdauer, die Verbreitungsrate, der Grad mutualistischer Abhängigkeit, die Brutpflege, die Dominanzhierarchie und die Unterstützung bei Kämpfen. Er merkt an, dass im Hinblick auf diese umfassenden Bedingungen nur beim Menschen eine Vorhersage getroffen werden könne. Im spieltheoretischen Modell sieht er die Möglichkeit, die Herausbildung eines solchen Verhaltens zu modellieren; die Beziehung der Akteure zueinander sei exakt analog zu der in einem Prisoner's Dilemma.²³⁸

Die Einführung der Spieltheorie in das Gebiet der Evolutionsbiologie geht neben Robert Trivers in erster Linie auf George R. Price und John Maynard Smith zurück. Price entwickelte in den 1960er Jahren ein spieltheoretisches Aggressionsmodell. Sein Manuskript reichte er 1968 bei *Nature* ein. Es sollte gekürzt werden, Price nahm die Kürzung zunächst aber nicht vor. Einer der Gutachter des Artikels war John Maynard Smith, der nunmehr selbst begann, die Anwendungsmöglichkeiten der Spieltheorie zu erkunden und ein spieltheoretisches Modell des Kämpfens zu entwickeln. Er nahm Kontakt zu Price auf und in Zusammenarbeit wurden die Ergebnisse 1973 unter dem Titel *The Logic of Animal Conflict* veröffentlicht.²³⁹

Beim Prisoner's Dilemma handelt es sich, wie in Kapitel 3.1.3.1 *Das Gefangenendilemma als 2-GD* beschrieben, um ein Zwei-Personen-Spiel der nicht-kooperativen Spieltheorie. Das Dilemma besteht darin, dass im Hinblick auf die dem Spiel zugrunde liegende Auszahlungsmatrix der für jeden Spieler größtmögliche Gewinn darin liegt, sich nicht kooperativ zu verhalten und zu defektieren. Obwohl gegenseitige Defektion bestraft wird, führt sie unter Berücksichtigung der Auszahlungen alternativer Züge zum höchsten Gewinn. Dies

²³⁶ Trivers 1971, S. 35.

²³⁷ Trivers macht seine Argumentation an folgenden Zahlenbeispielen fest: Die Chance zu sterben liegt für den Ertrinkenden ohne Retter bei 1:1, für den Retter liegt die Gefahr bei 1:20. Dies sei nicht unrealistisch, wenn der Ertrinkende beispielsweise einen Krampf habe oder der Retter einen Ast vom Rand reichen könne. Der Ertrinkende wird immer gerettet, wenn der Retter überlebt und stirbt immer, wenn der Retter ertrinkt. Im Falle einer exakt reziproken Situation ergibt sich damit für beide Akteure eine Wahrscheinlichkeit zu ertrinken von 1:10. Trivers 1971, S. 35 f.

²³⁸ Siehe Trivers 1971, S. 37 f.

²³⁹ John Maynard Smith und George R. Price (1973) *The Logic of Animal Conflict*, in: *Nature* 246(5427), S. 15-18. Siehe auch Dugatkin 2008, S. 122 f.

gilt, wenn das Spiel einmalig gespielt wird – so wie es Robert Trivers für den Fall darstellt, dass es sich um die einzige Begegnung zwischen Retter und Ertrinkendem handle. Treffen die Spieler im Prisoner's Dilemma wiederholt aufeinander, führt gegenseitige Defektion nicht zu den höchsten Gewinnen, Kooperation zahlt sich aus. Ähnlich wie im Fall des Retters, dessen „Altruismus“ durch reziprokes Verhalten vergolten wird.

Robert Trivers hat mit seiner Arbeit zum reziproken Altruismus einen theoretischen Ansatz vorgestellt, mit dem er die Evolution dieses Verhaltens modellieren will und den er auch für Tiere anwendbar sieht. Doch erst die Arbeit des Politologen und Spieltheoretikers Robert Axelrod sollte sich als bahnbrechend erweisen, um den einst angelegten Rahmen zu erweitern und auf Phänomene von Kooperationen zwischen Bakterien bis hin zu menschlichen Staaten auszuweiten. Axelrods Untersuchungen zur *Evolution der Kooperation* (1984) werden von der zentralen Frage geleitet, „unter welchen Bedingungen [...] Kooperation in einer Welt von Egoisten ohne zentralen Herrschaftsstab [entsteht]“²⁴⁰. Der Ansatz verfolgt den Weg, über die Entwicklung und Etablierung von Kooperationen beim Menschen allgemeine Rückschlüsse auf die Evolution der Kooperation als strategische Verhaltensweise zu ziehen, die durch die natürliche Selektion begünstigt wird und sich auch bei nicht-rationalen Lebewesen durchsetzen kann.

Den Ausgangspunkt für Axelrods Untersuchungen bildeten die zu Beginn der 1980er Jahre durchgeführten Gefangenendilemmaturniere, aus denen der Beitrag des Mathematikers und Spieltheoretikers Anatol Rapoport mit der Strategie *Tit for Tat* (TFT) als Sieger hervorging.²⁴¹ Die Strategie läuft wie folgt: Im ersten Zug wird Kooperation gewählt, anschließend das, was der andere im Zug zuvor gewählt hat. Auf eine Defektion reagiert TFT mit Vergeltung, doch vergibt TFT die Defektion und kehrt zur Kooperation zurück, so das Gegenüber im vorangegangenen Zug kooperiert hat. Der Erfolg dieser einfachen Strategie ließ Axelrod vermuten, sie habe Eigenschaften, die sie auch in der wirklichen Welt erfolgreich mache. Zusammen mit William D. Hamilton untersucht Axelrod die Evolution der Kooperation in biologischen Systemen und kommt zu dem Schluss, dass Kooperation auch ohne Voraussicht entstehen könne aufgrund der „evolutionären Mechanismen der Genetik und durch das

²⁴⁰ Axelrod 2005 [1984], S. 3.

²⁴¹ In einer ersten Turnierrunde traten 14 Programme gegeneinander an, wobei Beiträge von Spieltheoretikern aus den Bereichen der Psychologie, Ökonomie, Politologie, Mathematik und Soziologie eingereicht wurden, zudem eine von Robert Axelrod eingebrachte Zufallsregel (RANDOM). In einer zweiten Turnierrunde traten 62 Programme und RANDOM gegeneinander an. Unter den eingereichten Programmen waren nun auch Beiträge von Spieltheoretikern aus den Bereichen Physik, Informatik und Biologie. Das Programm TFT erzielte in fünf von sechs hypothetischen Turnieren die höchsten Punktzahlen. Vgl. Axelrod 2005, S. 42 ff.

Überleben des Tüchtigsten“.²⁴² Den Arbeiten Axelrods und Hamiltons folgten Untersuchungen zur Robustheit von TFT im Gefangenendilemmaspiel und zahlreiche Erweiterungen und Abwandlungen des Modells zielen auf eine lebensnähere Darstellung ab. Einen wichtigen Beitrag leistete Robert May, der auf den Einfluss von Fehlern im wiederholten Gefangenendilemma hinwies.²⁴³ Während Computerprogramme im deterministischen Fall reibungslos funktionieren, machen Tiere und Menschen Fehler. Ein Fehler kann bei TFT-Spielern zur dauerhaften Defektion führen. Ein solcher Fehler kann ein versehentlich falscher Zug durch „zitternde Hände“ sein oder aus „unscharfer Wahrnehmung“ resultieren, etwa wenn ein Akteur fälschlicherweise davon überzeugt ist, der andere habe im vorausgegangenen Zug defektiert.²⁴⁴

In mathematischen Simulationen untersuchten Martin A. Nowak und Karl Sigmund, wie sich die Evolution der Kooperation bei Störungen verhält. Deterministische Strategien werden dabei durch probabilistische ersetzt. Nach dem Zufallsprinzip werden Strategien „per Mutation generiert und anhand der natürlichen Selektion evaluiert“²⁴⁵. Siegreiche Strategien vermehren sich, andere gehen unter. Nowak und Sigmund konnten zeigen, dass sich unter rein zufallsbedingten Strategien zunächst *Always Defekt* durchsetzt, anschließend kommen *Tit-for-Tat*-Spieler auf, die untereinander erfolgreicher sind als *Always-defekt*-Spieler und *Always Defect* vollständig verdrängen. Doch bleibt *Tit for Tat* nicht die beherrschende Strategie; nach einiger Zeit setzt sich *Generous Tit for Tat* durch. Bei dieser Strategie handelt es sich um eine Strategie mit einem höheren Grad an Vergebung. Sie läuft wie folgt: Kooperation wird niemals vergessen, Defektion wird dann und wann vergeben.²⁴⁶ Für lange Zeit dominiert *Generous Tit-for-Tat* das Spiel, am Ende aber wird die Strategie von einer sich uniform kooperativ verhaltenden Population abgelöst. Rein kooperative Spieler jedoch können von Defektoren

²⁴² Axelrod 2005 [1984], S. 19. Siehe auch R. Axelrod und W. D. Hamilton (1981) The evolution of cooperation, in: *Science* 211, S. 1390-1396.

²⁴³ Robert M. May (1987) More evolution of cooperation, in: *Nature* 327, S. 15-17. Siehe auch Reinhard Selten und Peter Hammerstein (1984) Gaps in Harley's argument on evolutionarily stable learning rules and in the logic of "tit for tat", in: *Behavioral and Brain Sciences* 7(1), S. 115-16, Robert Sugden: *The economics of rights, cooperation and welfare*, 1986, Robert Boyd (1989) Mistakes allow evolutionary stability in the repeated Prisoner's Dilemma game, in: *Journal of Theoretical Biology* 136, S. 47-56, Drew Fudenberg und Eric Maskin (1990) Evolution and Cooperation in Noisy Repeated Games, in: *The American Economic Review* 80(2), S. 274-79. Eine Übersicht modifizierter Modelle zur Reziprozität von 1981 bis 1996 gibt Dugatkin 1997, S. 25 ff.

²⁴⁴ Vgl. Nowak 2013c, S. 51 f.

²⁴⁵ Nowak 2013c, S. 53.

²⁴⁶ Anders verhält es sich bei *Tit-for-two-Tats*, einer Strategie, die John Maynard Smith beim zweiten von Axelrods Turnieren eingereicht und die Platz 24 belegt hat. *Tit-for-two-Tats* kooperiert, bis das Gegenüber zweimal nacheinander defektiert. Die Strategie kann ausgenutzt werden, da zwischen Kooperation und Defektion abgewechselt wird. Bei *Generous Tit-for-Tat* folgt die Vergebung dem Zufall und ist damit Glückssache. Siehe Nowak 2013b, S. 50, 55, M. A. Nowak und Karl Sigmund (1992) Tit for Tat in heterogenous populations, in: *Nature* 355, S. 250-253 sowie Loren A. Imhof, Drew Fudenberg und M. A. Nowak (2005) Evolutionary cycles of cooperation and defection, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102(31), S. 10797-10800.

ausgenutzt werden. Kommen in der Simulation durch Mutation Defektoren auf, bricht die Kooperation zusammen und der Zyklus beginnt von vorn.²⁴⁷

Ähnlich verhält es sich bei zwei weiteren realistischen Annäherungen, die Nowak und Sigmund dem Gefangenendilemma hinzufügten: Zum einen die Berücksichtigung des eigenen letzten Zuges bei der Entscheidung, zum anderen das alternierende Entscheiden im Gegensatz zum konventionellen Spielaufbau mit simultanen Zügen. Zunächst testeten Nowak und Sigmund Strategien, bei denen ein Spieler nicht allein den letzten Zug des Gegenübers berücksichtigt, sondern auch seinen eigenen. Im Ergebnis ähneln die Zyklen den oben beschriebenen, doch zum Zeitpunkt des Übergangs von Kooperation zur Unterwanderung durch Defektoren kommt eine neue Strategie zum Tragen: *Win Stay, Lose Shift*. Die Strategie bedeutet, einen erfolgreichen Zug zu wiederholen und bei Misserfolg den Zug zu wechseln. Sie tritt auf, wenn freundliche Strategien im Überfluss vorhanden sind. Bei *Win Stay, Lose Shift* handelte es sich um keine bis dahin unbekannte Strategie. Anatol Rapoport hatte ihr den Namen Simpleton gegeben, bei David Kraines und Vivian Kraines lief sie unter dem Namen Pavlov. Zudem hatten Drew Fudenberg und Eric Maskin für deterministische Versionen gezeigt, dass sie ein gewisses Maß an evolutionärer Stabilität erreichen kann.²⁴⁸ Nowak sieht nicht in *Tit for Tat* den Sieger des iterierten Gefangenendilemmas, vielmehr sei *Win Stay, Lose Shift* die erfolgreichere Strategie. Sie sei einfacher als *Generous Tit for Tat* und komme mit geringeren kognitiven Fähigkeiten aus: Bei *Win Stay, Lose Shift* müssen die Züge des Gegenübers weder im Gedächtnis behalten noch interpretiert werden.²⁴⁹ Anders ist die Situation gelagert, wenn das Spiel nicht simultan gespielt wird und den Spielern der Zug des Gegenübers bekannt ist. In Spielen eines alternierenden Gefangenendilemmas wurden die gleichen Zyklen von Kooperation und Defektion beobachtet, doch erwies sich hier *Generous Tit for Tat* über weite Strecken als erfolgreich.²⁵⁰

Theoretisch gibt es eine unbegrenzte Anzahl von Strategien für das iterierte Prisoner's Dilemma, doch zeigt sich für Martin A. Nowak eine Regel: Direkte Reziprozität führt nur dann zur Evolution von Kooperation, wenn die Wahrscheinlichkeit w eines erneuten Aufeinandertreffens zweier Individuen größer ist als das Kosten-Nutzen-Verhältnis des

²⁴⁷ Vgl. Nowak 2013c, S. 55.

²⁴⁸ Siehe Nowak 2013c, S. 60 ff. und M. A. Nowak und K. Sigmund (1993) A strategy of win-stay, lose-shift that outperforms tit-for-tat in the prisoner's dilemma game, in: *Nature* 364, S. 56-58. Vgl. Nowak 2013c, S. 63 f. sowie A. Rapoport und Albert M. Chammah: *Prisoner's Dilemma*, 1965, David Kraines und Vivian Kraines (1989) Pavlov and the prisoner's dilemma, in: *Theory and Decision* 26, S. 47-79, Fudenberg und Maskin 1990.

²⁴⁹ Hinweise für die Realisierung von *Win Stay, Lose Shift* sieht Nowak auch in Versuchen Manfred Milinskis an Stichlingen. Zu Versuchen an Stichlingen siehe Anhang Punkt 3: *Feindschauverhalten bei Fischen*.

²⁵⁰ M. A. Nowak und K. Sigmund (1994) The alternating prisoner's dilemma, in: *Journal of Theoretical Biology* 168, S. 219-226.

altruistischen Akts. Somit gilt für Nowak $w > c/b$.²⁵¹ Robert Axelrod nennt dies den „Schatten der Zukunft“ und betont, dass „der Diskontparameter w mit anderen Worten groß genug sein [müsse], um der Zukunft große Bedeutung bei der Berechnung der gesamten Auszahlung zu geben.“²⁵²

3.2.3 Indirekte Reziprozität

Der Diskontparameter spielt eine tragende Rolle für die Herausbildung von Kooperation auf Basis direkter Reziprozität. Eine Rückzahlung kann aber auch indirekt erfolgen, wenn ein Verhalten durch Dritte vergolten wird. Im Bild des Ertrinkenden stellt sich dies wie folgt dar: Mit überschaubarem Aufwand und geringem Risiko für das eigene Leben wird jemand zum Retter. Das Verhalten zahlt sich aus, kehrt sich die Situation eines Tages um. Es zahlt sich aber auch dann aus, wenn Dritte von dem kooperativen Akt erfahren und deshalb in einer Notlage bereitwilliger zum Helfer werden.

Martin A. Nowak und Karl Sigmund konnten in mathematischen Modellierungen den Einfluss der Reputation auf das Verhalten eines potenziellen Helfers zeigen. In randomisierten Interaktionen war jeweils ein Spieler ein potenzieller Helfer, der andere ein möglicher Empfänger. Der potenzielle Helfer hat die Wahl, unter Aufwand von Kosten c zu helfen oder nicht. Durch die Hilfe gewinnt der Empfänger einen Nutzen b , wobei $b > c$. In einem ersten Schritt untersuchten Nowak und Sigmund Strategien, bei denen sich das Verhalten des potenziellen Helfers allein am Imagewert des Empfängers orientiert. Entscheidet sich der potenzielle Helfer dafür, nicht zu helfen, erhalten beide die Auszahlung 0. Jeder Spieler hat einen Imagewert s [gleichbedeutend mit Reputation], der jedem Spieler bekannt ist. Kooperiert ein potenzieller Helfer, erhöht sich sein Imagewert um eine Einheit und er verringert sich um eine Einheit, wenn er defektiert. Der Imagewert des Empfängers verändert sich nicht. Zunächst wurden Strategien untersucht, bei denen der potenzielle Helfer seine Entscheidung nach dem Imagewert des Empfängers richtet. Ein Spieler i einer Strategie mit Wert k wird zum Helfer, wenn der Imagewert des Empfängers j mindestens k beträgt: $k_i \leq s_j$. Nach jeder Generation reproduziert sich ein Spieler relativ zu seiner Fitness. Nach vielen Generationen wird die Population uniform. Ist $k \leq 0$ etabliert sich Kooperation, bei $k \geq 1$ setzt sich Defektion durch.²⁵³ Es zeigte sich, dass sich Kooperation durchsetzt, wenn die Anzahl an Interaktionen pro Generation hoch ist. In einem zweiten Schritt wurden Mutationen eingeführt, sodass

²⁵¹ Nowak 2013b, S. 102.

²⁵² Axelrod 2005, S. 11 und S. 13.

²⁵³ Siehe M. A. Nowak und K. Sigmund (1998) Evolution of indirect reciprocity by image scoring, in: *Nature* 393, S. 573-577.

verschiedene Strategien existierten. Nach einigen Runden pro Generation konnte sich auch hier Kooperation durchsetzen. Wie in anderen Langzeitsimulationen unter Einführung von Mutationen zeigten sich Zyklen. In diesem Fall dringen Diskriminatoren in eine Gruppe von Defektoren ein. Ein Diskriminator zu sein bedeutet, nur Spielern zu helfen, deren Reputation über einem gewissen Wert liegt. Diese wiederum werden von bedingungslosen Kooperatoren unterwandert. Ein Übergewicht an bedingungslosen Kooperatoren lässt wiederum Defektoren aufkommen. In Populationen reiner Diskriminatoren besteht Kooperation länger als in gemischten Populationen aus Diskriminatoren und bedingungslosen Kooperatoren.²⁵⁴

Kooperation auf Basis indirekter Reziprozität hängt entscheidend davon ab, die Reputation des Gegenübers einschätzen zu können. Den Simulationen liegt die Annahme zugrunde, jeder kenne die Reputation aller anderen Spieler. Nowak und Sigmund führten in einem nächsten Schritt die Annahme in das Modell ein, eine Interaktion zwischen einem potenziellen Helfer und einem Empfänger würde realiter nur von einer kleinen Gruppe von Spielern beobachtet werden, den sogenannten *onlookers*. In diesem Modell wird die Reputation eines potenziellen Helfers nur durch den Empfänger und die Gruppe der Zuschauer bewertet.²⁵⁵ Mit der Annahme unvollständiger Information geht einher, dass ein Spieler je nach Beobachter verschiedene Reputationswerte haben kann. Eine größere Anzahl an Interaktionen ist erforderlich, bis sich Kooperation durchsetzt. In größeren Gruppen ist zudem der Anteil an über einzelne Interaktionen informierten Individuen kleiner; das Ausmachen von Defektoren bedarf einer höheren Zahl an Interaktionen. In einem letzten Schritt erweiterten Nowak und Sigmund das Modell, indem neben dem Imagewert des potenziellen Helfers auch der des Empfängers berücksichtigt wurde. Nowak und Sigmund untersuchten zwei Strategien: eine *Und-Strategie* und eine *Oder-Strategie*. Und-Strategien führen zur Kooperation, wenn der Imagewert des Empfängers über *und* der des potenziellen Helfers unter einem bestimmten Wert liegt. Dahinter steht die Überlegung, dass ein Spieler mit hoher Reputation seinen Imagewert nicht noch erhöhen muss. Oder-Strategien führen zur Kooperation, wenn der Imagewert des Empfängers über *oder* der des potenziellen Helfers unter einem bestimmten Wert liegt. Hinter dieser Strategie steht die Überlegung, dass es für den potenziellen Helfer nützlich sein kann, auch einem Gegenüber mit niedrigem Imagewert zu helfen, um die eigene Reputation zu erhöhen.²⁵⁶

²⁵⁴ Ebenda S. 575. Es gibt keine Selektion „gegen“ bedingungslose Kooperatoren; sie können sich durch Drift ausbreiten.

²⁵⁵ Das so erweiterte Modell basiert auf der Wahrscheinlichkeit der Beobachtung einer Interaktion. Untersucht wurden Populationen der Größe $n = 20$, $n = 50$ und $n = 100$ mit einer Generationszeit von 10^7 . Durchschnittlich zeigte sich, dass sich kooperative Strategien bei einer Gruppengröße von $n = 20$ zu 90% durchsetzen, bei $n = 50$ zu 47% und bei $n = 100$ zu 18%. Nowak und Sigmund schließen auf einen eindeutigen Effekt der Gruppengröße. Für die den Simulationen zugrunde liegende Matrix siehe M. A. Nowak und K. Sigmund 1998, S. 575.

²⁵⁶ Siehe M. A. Nowak und K. Sigmund 1998, S. 575.

Die Ergebnisse zeigen ein hohes Maß an Kooperation, während Strategien, die nur den eigenen Imagewert berücksichtigen, nicht zur Kooperation führen. Ein interessanter Effekt ist, dass potenzielle Helfer, die aufgrund eines niedrigen Imagewertes des Empfängers defektieren, selbst einen Preis durch die Verringerung ihrer Reputation zahlen.

Auch wenn es einfache Formen indirekter Reziprozität bei Tieren zu geben scheint, kommt ihr hauptsächlich in menschlichen Gesellschaften Bedeutung zu.²⁵⁷ Nowak betont, man brauche eine *Theory of Mind* und zahlreiche Arbeiten zur indirekten Reziprozität berühren ethische und moralische Fragen.²⁵⁸ Ein wesentlicher Unterschied liegt neben den Möglichkeiten der Bewertung eines Verhaltens in den Möglichkeiten der sprachlichen Vermittlung. Auch Unbeteiligte können erfahren, ob jemand zum Retter eines Ertrinkenden wurde oder Hilfe verweigert hat. So wirft „die Gegenwart einen Schatten auf die Zukunft“ und Martin M. Nowak und Karl Sigmund kommen in ihren Untersuchungen zu dem Ergebnis, die natürliche Auslese fördere diskriminierende Strategien, bei denen sich das Verhalten auf den Ruf des Empfängers stützt.²⁵⁹ Die Evolution von Kooperation könne stattfinden, wenn die Wahrscheinlichkeit q jemandes Reputation zu kennen das Kosten-Nutzen-Verhältnis des altruistischen Aktes übersteige. Somit wird von der Annahme $q > c/b$ ausgegangen.²⁶⁰

3.2.4 Netzwerkreziprozität

In gleichförmigen Populationen treffen Spieler mit gleicher Wahrscheinlichkeit aufeinander; Defektoren sind Kooperatoren überlegen. Da sich eine Population realiter aber weniger durch gleichförmige Verteilung denn durch Räumlichkeit und Struktur auszeichnet, wirft Martin A. Nowak die Frage nach der Auswirkung der räumlichen Struktur einer Population auf die Lösung eines Spiels auf.²⁶¹ Eine Methode zum Erfassen solcher Effekte ist die evolutionäre

²⁵⁷ Siehe Redouan Bshary und Alexandra S. Grutter (2006) Image Scoring Causes Cooperation in a Cleaning Mutualism, in: *Nature* 441, S. 975-978. Meist sind empirische Untersuchungen am Menschen ausgerichtet, z. B. Claus Wedekind und Manfred Milinski (2000) Cooperation through Image Scoring in Humans, in: *Science* 288, S. 850-852, Karthik Panchanathan und Robert Boyd (2004) Indirect Reciprocity Can Stabilize Cooperation without the Second-Order Free Rider Problem, in: *Nature* 432, S. 499-502.

²⁵⁸ Nowak 2013a, S. 74. Geprägt wurde der Begriff der indirekten Reziprozität von Richard D. Alexander in *The Biology of Moral Systems* (1987). Auf die Bedeutung des *Standings* geht Robert Sugden in *The economics of rights, cooperation and welfare* (1986) ein. Eine mathematische Darstellung gesellschaftlicher Normen liefert Michihiro Kandori (1992) Social norms and community enforcement, in: *The Review of Economic Studies* 59, S. 63-80.

²⁵⁹ Vgl. Nowak 2013c, S. 73 und S. 78.

²⁶⁰ Siehe Nowak 2013b, S. 103 und 2013c, S. 81.

²⁶¹ Siehe Nowak 2013c, S. 87 und 93 sowie Nowak 2013b, S. 103 f. Klassische Ansätze der evolutionären Spieldynamik basieren auf gleichförmigen Populationen, z. B. John Maynard Smith: *Evolution and the Theory of Games*, 1982, Josef Hofbauer und Karl Sigmund: *Evolutionary Games and Population Dynamics*, 1998, J. Hofbauer und K. Sigmund (2003) Evolutionary Game Dynamics, in: *Bulletin of the American Mathematical Society* 14, S. 479-519, M. A. Nowak und K. Sigmund (2004) Evolutionary Dynamics of Biological Games, in: *Science* 303, S. 793-799.

Graphentheorie²⁶². In einem Graphen besetzen die Individuen einer Population die Ecken, die Kanten bestimmen, wer mit wem interagiert. Ein räumliches Spiel ist angelehnt an einen zellulären Automaten. Aufbauend auf John von Neumanns selbstreproduzierenden Automaten zeigte Stanislaw Ulam auf, wie sich Neumanns Automaten als „Parkettierungsroboter“ aus reiner Logik aufbauen lassen. John von Neumanns in den 1950er Jahren entwickelte selbstreproduzierende Automaten bauen auf Alan Turings universeller Turingmaschine auf und basieren auf Stanislaw Ulams in den 1940er Jahren entwickelten zellulären Automaten. Ulam wiederum gab von Neumann Hinweise zur einfacheren Gestaltung der selbstreproduzierenden Automaten durch das Ersetzen der treibenden Automaten durch Parkettierungsroboter.²⁶³

Ein Parkettierungsroboter ist ein zellulärer Automat mit einer Anordnung von Zellen ähnlich der Anordnung auf einem Schachbrett. Die Zeit in einem Automaten schreitet diskret voran und jede Zelle befindet sich zu jedem gegebenen Zeitpunkt in einem bestimmten Zustand. Dies kann eine Farbe wie Rot, Grün oder Blau, ein Zahlenwert oder eine Zuschreibung wie An oder Aus sein. Der Zustand bzw. dessen Veränderung hängt von Regeln ab, die sowohl den eigenen Zustand als auch den der Nachbarzellen umfassen. Weitergeführt wurde die Arbeit an zellulären Automaten maßgeblich von John Conway in seinem *Game of Life* (1970). Der Physiker, Mathematiker und Informatiker Stephen Wolfram sieht gar Komplexität, Zufälligkeit und letztlich das ganze Universum als Ergebnis eines räumlichen Spiels zellulärer Automaten an.²⁶⁴ In Anlehnung an die Muster zellulärer Automaten simulierte Nowak ein heterogenes Ökosystem in Form eines räumlichen Gefangenendilemmas, in dem reine Kooperatoren und reine Defektoren mit ihren jeweiligen Nachbarn wie auf einem Schachbrett interagieren. Ein Kooperator bringt Kosten c auf zum Nutzen b eines Nachbarn. Ein Defektor bringt keine Kosten auf und die Nachbarn haben keinen Nutzen. In jeder Runde spielt jeder mit seinen unmittelbaren Nachbarn. Wer den höchsten Gewinn erzielt, der besetzt die Felder. Mit reinen Kooperatoren und reinen Defektoren ist das Spiel einfach angelegt. Es beinhaltet kein *Tit for Tat*, keine Reputation und kein bedingtes Verhalten.²⁶⁵

²⁶² Siehe Richard Durrett und Simon A. Levin (1994) The Importance of Being Discrete (and Spatial), in: *Theoretical Population Biology* 46, S. 363-394, Hugh N. Comins, Robert M. May und Michael P. Hassell (1994) *Species Coexistence and Self-Organizing Spatial Dynamics*, in: *Nature* 370, S. 290-292, Michael Doebeli und Christoph Hauert (2004) Spatial Structure often Inhibits the Evolution of Cooperation in the Snowdrift Game, in: *Nature* 428, S. 643-646, Erez Lieberman, C. Hauert und M. A. Nowak (2005) Evolutionary dynamics on graphs, in: *Nature* 433, S. 312-316, R. M. May (2006) Network Structure and the Biology of Populations, in: *Trends in Ecology and Evolution* 21, S. 394-399.

²⁶³ John von Neumann: *Theory of Self-Reproducing Automata*, 1966. [Nach von Neumanns Tod herausgegeben von Arthur W. Burks.]. Vgl. Nowak 2013c, S. 89 f. sowie Itzhak Benenson und Paul M. Torrens: *Geosimulation: Automata-based Modeling of Urban Phenomena*, 2004.

²⁶⁴ Siehe Nowak 2013c, S. 90 ff. und Stephen Wolfram: *A new kind of science*, 1995.

²⁶⁵ Siehe Nowak 2013c, S. 94 sowie M. A. Nowak und R. M. May (1992) Evolutionary Games and Spatial Chaos, in: *Nature* 359, S. 826-829.

Die Ergebnisse zeigen eine Vielfalt von Mustern mit einer Koexistenz von Kooperatoren und Defektoren. Manche Muster sind stabil, andere schwanken zyklisch. Startet man mit symmetrischen Mustern oder lässt sie dadurch entstehen, dass ein Defektor in eine Gruppe von Kooperatoren eindringt, folgt ein Endlosfilm, den Nowak und Hamilton in Anlehnung an eine fraktale Geometrie ein „dynamisches Fraktal“ nennen. Das Gemeinsame der Muster im Hinblick auf Kooperation innerhalb räumlicher Spiele liegt in der relativen Häufigkeit von Kooperation bei 31,78 Prozent.²⁶⁶ Dieser Wert zeigt für Nowak, dass Kooperation auch dann „entstehen und erblühen“ kann, wenn komplizierte Strategien fehlen. In einer strukturierten Welt werde dafür kein „kluges Denken“ oder „überhaupt ein Gehirn“ gebraucht.²⁶⁷ Was es aber braucht, ist ein Cluster oder ein Netzwerk an Kooperatoren, in dem Kooperatoren trotz Belagerung von Defektoren die Oberhand gewinnen.

Was Martin A. Nowak und Robert M. May in Generalisierung der räumlichen Reziprozität als Netzwerkreziprozität bezeichnen, ist damit ein Mechanismus für die Evolution der Kooperation. Formen räumlicher Spiele sind durch die hohe Anzahl möglicher Konfigurationen schwer zu analysieren, doch sollte Netzwerkreziprozität Kooperation begünstigen, zeigt sich für Nowak eine einfache Regel: Für jedes Individuum muss das Kosten-Nutzen-Verhältnis b/c die durchschnittliche Anzahl von Nachbarn k übersteigen. So gilt $b/c > k$.²⁶⁸

3.2.5 Gruppenselektion

So wie sich ein Cluster von Kooperatoren gegenüber Defektoren durchsetzen kann, können sich auch Gruppen von Kooperatoren gegenüber Defektoren behaupten. Selektion wirkt nicht nur auf Individuen, sondern auch auf Gruppen und auf Teilgruppen von Gruppen. Während die Theorie der Gruppenselektion lange abgelehnt wurden, erfährt sie mit der Multilevel-Selektionstheorie eine Renaissance.²⁶⁹

²⁶⁶ Siehe Nowak 2013c, S. 97 sowie Nowak und May 1992, S. 826.

²⁶⁷ Vgl. Nowak 2013c, S. 98.

²⁶⁸ Nowak 2013b, S. 104. Den keinesfalls einfachen mathematischen Beweis innerhalb der Untersuchungen zur evolutionären Graphentheorie erbrachten Hishashi Ohtsuki, Christoph Hauert, Erez Liebermann und Martin A. Nowak (2006) A simple rule for the evolution of cooperation on graphs and social networks, in: *Nature* 441, S. 502-505. Auch weiterführende Arbeiten zur evolutionären Mengenlehre sind durch komplexe mathematische Beweisführung gezeichnet. Die evolutionäre Mengenlehre untersucht den Einfluss einer vorgegebenen festen Populationsstruktur. Während Graphen fixe Gebilde sind, untersucht die evolutionäre Mengenlehre sich verändernde Netzwerke und Zugehörigkeiten. Siehe M. A. Nowak, Corina E. Tarnita und Tibor Antal (2010) Evolutionary dynamics in structured populations, in: *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365, S. 19-30. Die Ergebnisse zeigen, dass sich Kooperation umso besser entwickelt, je mehr Mengen es gibt, und dass Individuen dann mit anderen in Interaktion treten, wenn sie gemeinsam mehreren Mengen angehören. Zudem gibt es einen optimalen Grad an Mobilität. Bei niedriger Mobilitätsrate ist die Population statisch und kann von Defektoren ausgenutzt werden, bei hoher Mobilitätsrate sind die Bindungen instabil. Bei mittlerer Mobilitätsrate aber können Kooperatoren voneinander profitieren, Defektoren ausweichen und neue Mengen besiedeln. Vgl. Nowak 2013c, S. 286 f.

²⁶⁹ Vgl. Nowak 2013b, S. 104 und Nowak 2013c, S. 102.

Eingeführt wurde das Konzept von David Sloan Wilson 1975 über die *trait group* und zusammen mit Elliott Sober erweitert zur Multilevel-Selektionstheorie.²⁷⁰ Vorstellungen von Gruppenselektion finden sich aber bereits bei Charles Darwin.²⁷¹ Ronald A. Fisher, John Burdon Sanderson Haldane und Sewall Wright waren sich über die Bedeutung uneins. Während Wright die Gruppenselektion als wichtige Kraft ansah, erachteten Fisher und Haldane ihren Einfluss als gering. Eine intensive Debatte über Gruppenselektion wurde angestoßen durch Vero C. Wynne-Edwards *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior* (1962). Anders als Darwin sah Wynne-Edwards nicht ein Bestreben von Tieren nach Vermehrung der Bestandszahlen, sondern nach Regulation. Wynne-Edwards führte ein breites Spektrum von Verhaltensweisen auf das Wirken der Gruppenselektion zurück. Gegen Wynne-Edwards wurde u. a. durch George C. Williams ins Feld geführt, dass es keine gruppenbezogenen Anpassungen gäbe. So widmet er in *Adaption and Natural Selection* (1966) die Kapitel fünf bis acht der Verteidigung dieser These. Die Argumentation beruht auf zwei Prämissen: Auch wenn Selektion auf höherer Ebene theoretisch denkbar sei, könne ihr Effekt aufgrund der im Vergleich zu Individuen langsamen Reproduktion nur gering sein. Zudem gäbe es keine Fälle, die nicht dem Sparsamkeitsprinzip folgend über Individualselektion erklärt werden könnten.²⁷² Gegen Wynne-Edwards erarbeiteten John Maynard Smith (1964) das Konzept der Verwandtenselektion und William D. Hamilton (1964a, b) die Theorie der inklusiven Fitness.²⁷³ Wie in Kapitel 3.2.1 *Verwandtenselektion* beschrieben, erfahren aber gerade auch diese Ansätze Kritik und die Gruppenselektion rückt wieder verstärkt ins Interesse der Forschung zur Evolution der Kooperation.

Martin A. Nowak und Arne Traulsen beschreiben in einem stochastischen Modell eine einfache Form von Gruppenselektion, bei der Selektion gleichzeitig auf Individuen und auf Gruppen wirkt: Eine Population wird in m Gruppen unterteilt. Individuen einer Gruppe interagieren mit anderen Mitgliedern der Gruppe in einem evolutionären Spiel. Auszahlungen werden als Fitnessseinheiten interpretiert. Nach jeder Runde wird mit einer Wahrscheinlichkeit proportional zur Auszahlung ein Individuum der Gesamtpopulation zur Reproduktion gebracht. Nachkommen werden der gleichen Gruppe hinzugefügt. Gruppen mit fitteren Individuen wachsen schneller und erreichen eher die Maximalgröße einer Gruppe n . Bei Erreichen von n teilt sich die Gruppe mit Wahrscheinlichkeit q . Die Individuen werden per Zufall auf die beiden

²⁷⁰ David S. Wilson (1975) A general theory of group selection, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 72, S. 143-146 sowie Elliott Sober und D. S. Wilson: *Unto others. The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*, 1999.

²⁷¹ Charles Darwin: *The Descend of Man, and Selection in Relation to Sex*, 1871.

²⁷² George C. Williams: *Adaption and Natural Selection*, 1966.

²⁷³ Vgl. Sober und Wilson 1999, S. 35 ff., Dugatkin 1997, S. 17 sowie zur Verwandtenselektion das Kapitel 3.2.1.

neu entstehenden Gruppen verteilt. Bei jeder Aufteilung „stirbt“ eine andere zufällig ausgewählte Gruppe.²⁷⁴ Dies dient der Beschränkung der Gesamtzahl der Gruppen und entspräche in der Natur einer Begrenzung von Raum oder Ressourcen.²⁷⁵ Im Modell helfen Kooperatoren anderen Kooperatoren; Defektoren helfen nicht und erhalten keinen Vorteil. Sie profitieren von Kooperatoren ihrer Gruppe. Kooperatoren zahlen Kosten c für den Nutzen b eines anderen Mitglieds der Gruppe. In gemischten Gruppen haben Defektoren eine höhere Auszahlung als Kooperatoren, in homogenen Gruppen haben Kooperatoren eine höhere Auszahlung als Defektoren. Dieses ermöglichen Traulsen und Nowak zufolge die Evolution von Kooperation.²⁷⁶

Auch wenn sich nur Individuen reproduzieren, beinhaltet das Modell eine Auslese von Gruppen, wobei die auf der höheren Ebene angesiedelte Gruppenselektion durch Fortpflanzung auf der unteren Ebene der Individuen entsteht.²⁷⁷ Gruppenselektion ist ein Ergebnis der Individualauslese: „The higher-level selection emerges from lower-level reproduction.“²⁷⁸ Selektion agiert auf zwei Ebenen: Neben der Individualauslese gibt es Wettkampf zwischen den Gruppen. Manche wachsen schneller und splitten sich schneller auf. Aus Kooperatoren bestehende Gruppen wachsen schneller als Gruppen von Defektoren, während sich in gemischten Populationen Defektoren schneller vermehren als Kooperatoren. Auch können die beiden Ebenen der Selektion gegenläufig wirken: Individualselektion innerhalb der Gruppe kann Defektoren begünstigen, Selektion zwischen Gruppen kann zum Verdrängen von Defektoren führen. Entstehen homogene Gruppen von Kooperatoren, arbeitet die Selektion auf höherer Ebene für Gruppen von Kooperatoren und gegen Defektoren.²⁷⁹

Traulsen und Nowaks Modell kann auf mehr Ebenen erweitert und um den Faktor Migration ergänzt werden. Untersuchungen zeigen, dass die Migration von Defektoren Kooperation erschwert. Doch fördert Gruppenselektion auch unter Migration die Kooperation, wenn das Kosten-Nutzen-Verhältnis den negativen Effekt der Migration ausgleicht. So brauchen Gruppen Nowak zufolge „Mechanismen, die Individuen daran hindern, sich zwischen

²⁷⁴ Siehe Arne Traulsen und Martin A. Nowak (2006) Evolution of cooperation by multilevel selection, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103(29), S. 10952 f. Mit Wahrscheinlichkeit $1 - q$ teilt sich die Gruppe nicht, doch ein Individuum der Gruppe wird zufällig eliminiert. So gleicht n der maximalen Anzahl von Individuen einer Gruppe bei konstanter Größe m , der Anzahl der Gruppen.

²⁷⁵ Siehe Nowak 2013c, S. 107 f.

²⁷⁶ Siehe Traulsen und Nowak 2006, S. 10952.

²⁷⁷ Nowak 2013c, S. 108.

²⁷⁸ Traulsen und Nowak 2006, S. 10952.

²⁷⁹ Vgl. Nowak 2013c, S. 108 und Nowak 2013b, S. 104 f. Nowak fügt hinzu: „This model is based on ‘group fecundity selection’, which means groups of cooperators have a higher rate of splitting in two. We can also imagine a model based on ‘group viability selection’, where groups of cooperators are less likely to go extinct.“ Nowak 2013b, S. 105.

ihnen und anderen Gruppen freizügig hin und her zu bewegen: also so etwas wie eine Stammestreue oder ein Festhalten an der Gruppe.“²⁸⁰ Im Kontext schwacher Selektion und bei geringem Splitting zeigt sich für Nowak ein einfaches Ergebnis: Bei einer maximalen Gruppengröße n und einer Anzahl von Gruppen m ermögliche Gruppenselektion die Evolution von Kooperation, wenn gilt: $b/c > 1 + n/m$.²⁸¹

²⁸⁰ Nowak 2013c, S. 108.

²⁸¹ Nowak 2013b, S. 105. Eine hohe Anzahl kleiner Gruppen begünstigt Gruppenselektion, sie funktioniert weniger gut bei nur wenigen großen und schwerfälligen Gruppen. Vgl. Nowak 2013c, S. 108. Zudem braucht es eine Mindestgröße von $m = 3$, damit sich Kooperation etablieren kann. Siehe Traulsen und Nowak 2006, S. 10953 sowie die ergänzenden Informationen unter www.pnas.org/content/103/29/10952/tab-figures-data#F4, zuletzt aufgerufen am: 29.08.2019. Bei höheren Werten von q führen schon geringere Werte von b/c zur Evolution der Kooperation und es reicht $m = 2$, da sich bei höheren Werten von q die Gruppen schneller aufteilen und homogene Gruppen von Kooperatoren entstehen. Unter Berücksichtigung von Migration lautet die Bedingung $b/c > 1 + z + n/m$, wobei z die durchschnittliche Anzahl von Migranten innerhalb der Lebenszeit (Gründung bis Eliminierung auf Grund der Auftrennung einer anderen Gruppe) einer Gruppe beschreibt. Siehe Traulsen und Nowak 2006, S. 10953.

Kapitel 4: Gen, Merkmal und Funktion – Grundlagen der Reformulierung

Die vorliegende Arbeit nimmt sich zum Ziel, einen Beitrag zum Auflösen von Paradoxien zu leisten, die aus Klassenbildungen, Äquivokationen und Missverständnissen resultieren. Als zentrales vermeintliches Problem der Evolution der Kooperation gilt die Frage, wie Selektion Kooperation ausliest. Die in dieser Arbeit vorgeschlagene Reformulierung trennt die Ebenen von Organismus und Funktion: Nicht Kooperation wird ausgelesen, sondern Organismen mit Mechanismen für die Evolution der Kooperation. Die rahmengebenden Überlegungen für die Reformulierung wurden in Kapitel 2 besprochen. Dort lag der Fokus auf der Klassenbildung: Nicht eine Komplementklasse ist Gegenstand der evolutionären Erklärung, sondern eine Klasse mit speziellem Inhalt. In Untersuchungen zur Evolution der Kooperation zeigt sich eine sprachlich wenig eindeutige Praxis. Dies geht mit dem Alltagsverständnis von Kooperation einher, mit der Übertragung von spieltheoretischem Vokabular in die Biologie und mit den hinter den Begriffen stehenden Konzepten in der Biologie und in der Philosophie. Um vermeintliche Paradoxien zu erkennen und zu vermeiden, müssen die der Reformulierung des Problems der Kooperation zugrunde liegenden Begriffe und Konzepte aufgeschlüsselt und für den Gegenstand der Kooperation auf ihre Verwendung hin geprüft werden. Kapitel 4 nimmt die Bedeutungsvielfalt der Begriffe Gen, Merkmal und Funktion in den Blick.

Das Unterkapitel 4.1 richtet den Blick auf den Begriff des Gens. Herausgestellt wird, dass dem Untersuchungsgegenstand der Evolution der Kooperation eine differenzmarkierende und funktionale Verwendung des Genbegriffs am dienlichsten ist. Unterkapitel 4.2 bespricht die Konzepte von Merkmal, Eigenschaft und Form. Grundlegende Schwierigkeiten von Klassenbildungen werden vor dem Hintergrund von Äquivokationen thematisiert. Zudem wird deutlich gemacht, dass in natürlichen Systemen die Einheiten der Selektion nicht einzelne Gene oder dekomponierte Merkmale, sondern Organismen sind. Für die Evolution der Kooperation ist eine solche Einheit der strategische Organismus. Unterkapitel 4.3 beleuchtet den Begriff der Funktion in Verbindung mit Funktionstheorien. Ein Mechanismus für Kooperation ist eine als Merkmal klassifizierte, physisch materialisierte Eigenschaft des Organismus. Kooperation aber ist auf einer supraorganismischen Ebene verortet. Sie ist nicht Teil eines Organismus, sie ist ein Mittel in einem Handlungssystem. Es zeigt sich für die funktionale Beschreibung von Kooperation die Nähe zur Systemtheorie, die als brauchbares Instrument für Untersuchungen zur Evolution der Kooperation bewertet wird. Eine systemtheoretische Betrachtung kann zweierlei leisten: Für die Evolution verbindet sie die Ebenen von Organismus und Funktion durch Interdependenz, für die Analyse der Systeme trennt sie die Ebenen voneinander ab. Die Grundlagen der Reformulierung werden sichtbar.

4.1 Gen

Der Begriff Gen geht zurück auf den dänischen Botaniker Wilhelm Johannsen (1909). Als Gene bezeichnet Johannsen die vormals als Anlagen, Zustände oder Grundlagen beschriebenen Einheiten der Vererbung.²⁸² Das Wesen der Gene bleibt dabei unbestimmt. Johannsen konstatiert: „Es genügt, daß es sicher festgestellt ist, daß solche ‘Gene’ vorhanden sind.“ In den Gameten sei „etwas“, das zu einer Eigenschaft eines sich entwickelnden Organismus werde, eine Eigenschaft bedinge oder mitbestimme.²⁸³ Distinkte Eigenschaften eines Organismus, wie etwa die von Gregor Mendel beschriebenen Blütenfarben der Saaterbse oder die Beschaffenheit der Fruchthülle, sind damit auf Gene zurückführbare Merkmale.

Johannsen prägte auch den Begriff Genotyp als „Summe aller ‘Gene’ in einem Gameten oder einer Zygote“²⁸⁴. Er präferierte um Vorstellungen einer Verdinglichung entgegenzuwirken aber die Rede von „genotypischen Unterschieden“ oder von „Genodifferenzen“. Zuvor hatte schon Carl Correns zwischen Anlagen und Merkmalen unterschieden und damit Johannsens Unterscheidung von Gen(otyp) und Phän(otyp) gleichsam vorweggenommen.²⁸⁵ Johannsen vertrat nicht die Auffassung, alle organismischen Merkmale sowie die grundlegenden Organisationseigenschaften seien auf die Wirkung besonderer Gene zurückzuführen. Die Rede von ‘Genen für Eigenschaften’ sah er vielmehr als problematisch an, könne doch ein Gen das gesamte Erscheinungsbild eines Organismus verändern.²⁸⁶ Weder Johannsen noch Correns begriffen den Organismus als reines Mosaik von Merkmalen resp. von Genen. Hans-Jörg Rheinberger und Staffan Müller-Wille betonen in diesem Zusammenhang, dass die Reproduktion von Lebewesen analytisch habe konfiguriert werden können, sich deren Organisation aber einem mendelschen Zugriff entzogen hätte.²⁸⁷

²⁸² Auch als Gemmule (C. Darwin 1868), Stirps (F. Galton 1876), Micellen bzw. Idioplasma (C. von Nägeli 1884), Pangen (H. de Vries, 1889), Bioblast (R. Altmann 1890), Biophoren (A. Weismann 1892), Idioblast (O. Hertwig 1897), Biogen (M. Verworn 1895). Der Ausdruck ‘Gen’ ist eine Abwandlung von de Vries Begriff ‘Pangen’ und Charles Darwins Ausdruck ‘Pangeneses’. Siehe Georg Toepfer: *Historisches Wörterbuch der Biologie: Geschichte und Theorie der biologischen Grundbegriffe*, Band 2, 2011, S. 15 sowie S. 18 ff.

²⁸³ Wilhelm Johannsen: *Elemente der exakten Erblchkeitslehre: mit Grundzügen der biologischen Variationsstatistik; in dreißig Vorlesungen*, 1909, S. 124.

²⁸⁴ Wilhelm Johannsen (1911) *The genotype conception of heredity*, in: *The American Naturalist* 45, S. 133.

²⁸⁵ Siehe dazu Hans-Jörg Rheinberger und Staffan Müller-Wille: *Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts*, 2009, S. 184, S. 186 sowie Johannsen 1911, S. 133 und S. 150. Rheinberger und Müller-Wille heben darauf ab, dass Johannsen und Correns hinsichtlich der materiellen Konstitution der Erbinheiten primär chemischen Konzepten zuneigten und den Erbinheiten damit das Leben austrieben, das sie als Gemmule, Pangene oder Biophoren noch hatten. Siehe Rheinberger und Müller-Wille 2009, S. 188. Siehe dazu auch Christophe Bonneuil: *Producing identity, industrializing purity: Elements for a cultural history of genetics*, in: *Conference: Heredity in the Century of the Gene (A Cultural History of Heredity IV)*. Preprint 343, 2008, S. 81-110.

²⁸⁶ Siehe Toepfer 2011, Bd. 2, S. 22. Toepfer zitiert Johannsen: „The segregation of one sort of ‘gene’ may have influence upon the whole organization. Hence the talk of ‘genes for any particular character’ ought to be omitted.“ Johannsen 1911, S. 147.

²⁸⁷ Vgl. Rheinberger und Müller-Wille 2009, S. 190.

4.1.1 Gene als physische Entitäten und Differenzursachen

Im mendelschen Experiment wurde mit den Erbanlagen gleichsam atomistisch umgegangen. Der Organismus wurde als Aggregat isolierbarer und frei kombinierbarer Merkmale betrachtet.²⁸⁸ Im Fokus des Forschungsinteresses stand dereinst weniger ein holistisches Ganzes als vielmehr dessen Zergliederung in Teile und Teilprozesse.²⁸⁹ Die Organisation des Organismus vermutete Correns im Cytoplasma, Johannsen währte sie in einem „zentralen Etwas“ als Ausdruck des Genotyps.²⁹⁰ Gegen skeptische Haltungen im Hinblick auf eine Redeweise von Genen für Eigenschaften konstatiert indes der Protozoologe Herbert Spencer Jennings: „Diese Dinge, wie immer wir sie nennen, sind konkrete Realitäten – Realitäten so solide wie die getrennte Existenz von Hunden, Katzen und Pferden.“²⁹¹

Experimentelle Ansätze in Nachfolge Gregor Mendels im 20. Jahrhundert zielten darauf ab, aus dem Verhalten beobachtbarer Merkmale Rückschlüsse auf das Verhalten der ihnen zugrunde liegenden unsichtbaren Anlagen zu ziehen.²⁹² Dabei fußte die sich neu formierende Disziplin der Genetik auf Formen von in der Natur nicht auffindbaren Organismen genetischer Homogenität. Diese neue Disziplin wurde dementsprechend als „formale Genetik“ charakterisiert²⁹³. In ihr kam der Zucht reiner Linien und darauf aufbauenden Kreuzungsexperimenten besondere Bedeutung zu. So waren Modellorganismen wie die Schwarzbäuchige Taufliege (*Drosophila melanogaster*), Mais (*Zea mays*) oder die Hausmaus (*Mus musculus* f. *domestica*) in Reinzuchten dadurch charakterisiert, sich in genau definierten Merkmalen voneinander zu unterscheiden – und so vermutlich in ihrer genetischen Konstitution.

Mit der Herstellung von Modellorganismen erschloss sich auch ein industrieller Zweig der Genetik. Modellorganismen wie *Drosophila* wurden Rheinberger und Müller-Wille zufolge zum Untersuchungs- und Präzisionsinstrument zugleich.²⁹⁴ Die Autoren halten fest: „Solche Reinzuchten wurden zu wichtigen materiellen Voraussetzungen biologischer

²⁸⁸ Atomistisch im mendelschen Experiment sind dabei die Merkmale, nicht die Faktoren: Im Hinblick auf die Ausprägung eines Merkmals homozygote Individuen (AA bzw. aa) haben nur eine Potenzialität (entweder A oder a) im Vergleich zu heterozygoten Individuen (Aa) mit zwei Potenzialitäten (A oder a).

²⁸⁹ Vgl. Toepfer 2011, Bd. 2, S. 18. Toepfer beschreibt den aus der merkmals- und genzentrierten Sicht resultierenden „Struktur- und Funktions-Atomismus“ im Zusammenhang mit der Fokussierung auf die Fortpflanzung als „Gegenentwurf zu dem durch Selbstorganisation und Selbstregulation als Einheit stabilisierten Organismus.“ Ebenda.

²⁹⁰ Vgl. Rheinberger und Müller-Wille 2009, S. 191; Wilhelm Johannsen (1923) Some remarks about units in heredity, in: *Hereditas* 4, S. 137.

²⁹¹ Herbert S. Jennings (1911) „Genotype“ and „pure line“, in: *Science* 34(885), S. 841-842. Zitiert nach Rheinberger und Müller-Wille 2009, S. 195.

²⁹² Vgl. Rheinberger und Müller-Wille 2009, S. 186.

²⁹³ a.a.O., S. 191.

²⁹⁴ a.a.O., S. 202 sowie S. 194.

Experimentalkulturen. Mit ihrer Hilfe konnten dem ‘Gen’ Konturen einer handhabbaren epistemischen Sache verliehen werden.“²⁹⁵ Die genetisch homogenen Populationen in der Zucht reiner Linien bildeten dabei die Grundlage für Zuordnungen von Genen zu Merkmalen. Deutlich wird dies an den Versuchen mit *Drosophila*. Dem Forschungsprogramm um Thomas Hunt Morgan lag die Vorstellung von auf den Chromosomen linear angeordneten Genen zugrunde.²⁹⁶ Die Frequenz der Rekombination zwischen homologen Chromosomen (durch Crossing-over in der Metaphase I der Meiose) erlaubt dann über die Unterbrechung etablierter Kopplungsgruppen Rückschlüsse auf die relative Entfernung und damit auf die Lage von Genen auf einem Chromosom. Im Jahr 1913 wurde durch den Morgan-Schüler Alfred H. Sturtevant eine Genkarte für das Geschlechtschromosom von *Drosophila* erstellt – und die Annahme eines materiellen Charakters der Gene manifest. Gene wurden nun als lineare, auf den Chromosomen angeordnete physische Entitäten charakterisiert. Ihre chemische Beschaffenheit indes blieb weiter unbestimmt.²⁹⁷

Innerhalb der Transmissionsgenetik (Betrachtung der Weitergabe von Merkmalen von Eltern an Nachkommen) herrschte ein instrumentalistisches Verständnis von Genen: Gene bzw. Allele wurden als das angesehen, was den Unterschied zwischen zwei Organismen (aus)macht. Die Zuordnung von Genen zu Merkmalen erfolgte im experimentellen Verfahren in Anlehnung an Mendel weitgehend atomistisch. Gegen ein Genkonzept in Form von Genen als isolierte Einheiten wandte sich neben Johannsen auch der Zoologe und Genetiker Edmund B. Wilson, der betonte, der ganze Komplex des Keims sei direkt oder indirekt bei der Ausgestaltung eines jeden Merkmals beteiligt.²⁹⁸ Gleichsam als Antwort auf Wilson liefert Sturtevant eine für die Transmissionsgenetik programmatische Definition des Genkonzepts: „All what we mean when we speak of a gene for pink eye is, a gene which differentiates a pink eyed fly from a normal one – not a gene which produces pink eyes per se, for the character pink eyes is dependent upon the action of many other genes.“²⁹⁹ Sturtevant's Definition richtet sich dabei gegen Vorstellungen, Merkmale in einem Organismus würden allein durch die Gesamtheit aller Gene

²⁹⁵ Siehe Rheinberger und Müller-Wille 2009, S. 191. Ein Beispiel für kommerzielle Mauseuchten ist etwa das 1929 von Clarence C. Little in Pearl Harbor gegründete *Jackson Memorial Laboratory*. Vgl. Rheinberger und Müller-Wille 2009, S. 195.

²⁹⁶ Thomas Hunt Morgan und Clara J. Lynch (1912) The linkage of two factors in *Drosophila* that are not sex-linked, in: *The Biological Bulletin* 23, S. 174-182.

²⁹⁷ Siehe Toepfer 2011, Bd. 2, S. 20; Alfred H. Sturtevant (1913) The linear arrangement of six sex-linked factors in *Drosophila*, as shown by their mode of association, in: *Journal of Experimental Zoology* 14, S. 43-59.

²⁹⁸ Edmund B. Wilson (1912) Some aspects of cytology in relation to the study of genetics, in: *The American Naturalist* 46, S. 57-67, S. 60; zitiert aus Toepfer: „The entire germinal complex [...] is directly or indirectly involved in the production of every character.“ Toepfer 2011, Bd. 2, S. 22.

²⁹⁹ Alfred H. Sturtevant (1915) The behavior of the chromosomes as studied through linkage, in: *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* 13, S. 234-287 und S. 265.

und nicht auch durch einzelne Gene ausgebildet. Demgemäß sieht Sturtevant im Zusammenwirken von Genen bei der Merkmalsausprägung auf organismischer Ebene keinen Widerspruch zum Konzept eines Gens als unabhängige physische Einheit. Wilsons Einwand zeige, so Sturtevant, vielmehr eine Vermengung der Konzepte von Gen und Merkmal.³⁰⁰ Ein solches Verständnis des Genbegriffs wie das Sturtevents kann mit Sara Schwartz als „differenzielles Genkonzept“ beschrieben werden; es beinhaltet neben einem deterministischen Verhältnis von Gen und Merkmal auch Polygenie und Polyphänie³⁰¹. So ist nach Sturtevant für die Bestimmung einer Einheit als Gen einzig relevant, dass die Veränderung dieses physischen Elements eine Veränderung im Sinne eines Merkmalsunterschiedes bewirkt – so wie die roten Augen einer Fruchtfliege im Vergleich zur Augenfarbe des Wildtyps.³⁰²

Die der Transmissionsgenetik zugrunde liegende Definition eines Gens als Differenzursache basiert in hohem Maße auf den mit den Modellorganismen einhergehenden experimentellen Möglichkeiten, ist sich dabei aber auch ihres formalen Charakters bewusst. Morgan erklärt in seinem Nobelpreisvortrag: „Auf der Ebene genetischer Experimente spielt es keine Rolle, ob das Gen eine hypothetische Einheit ist oder ein materielles Partikel.“³⁰³ Rheinberger und Müller-Wille klassifizieren die klassische Genetik im Ganzen als „phänomenologische Wissenschaft“, die vom Phänotyp auf den Genotyp schloss. Zugleich habe sie über den Phänotyp hinausgedrängt, „indem sie beständig auf ihr ‘eigentliches’ Objekt verwies, aber weder in der Kreuzungstechnik noch in der experimentellen Zytologie die Werkzeuge fand, um es auch *materialiter* zu einem epistemischen Objekt zu verdichten.“³⁰⁴ So lässt sich der Genbegriff der klassischen Genetik Rheinberger und Müller-Wille zufolge nicht auf einen Nenner bringen. Je nach experimentellem Kontext war das Gen „nicht nur als Einheit der Transmission, sondern zugleich als Einheit der Mutation und der Rekombination definiert“.³⁰⁵

³⁰⁰ Siehe Toepfer 2011, Bd. 2, S. 22.

³⁰¹ Sara Schwartz: The differential concept of the gene: past and present, in: Peter J. Beurton, Raphael Falk und Hans-Jörg Rheinberger (Hrsg.): *The Concept of the Gene in Development and Evolution. Historical and Epistemological Perspectives*, 2000, S. 26-39.

³⁰² Vgl. Toepfer 2011, Bd. 2, S. 22.

³⁰³ Thomas Hunt Morgan (1935) The relation of genetics to physiology and medicine, in: *Scientific monthly* 41(1), S. 8; zitiert aus Rheinberger und Müller-Wille 2009, S. 202.

³⁰⁴ Rheinberger und Müller-Wille 2009, S. 203 f. [Hervorhebung im Original]

³⁰⁵ a.a.O., S. 192 sowie S. 203. Die Autoren betonen zudem, dass sich trotz Johannsens Widerstand gegen eine Auffassung der Vererbung als Transmissionsgeschehen der Begriff der Transmissionsgenetik für die klassische Genetik durchsetzte. Die so verstandene Vererbungs-forschung habe sich dadurch von Fragen der Evolution der Organismen ebenso wie von Fragen nach deren Embryonalentwicklung distanziert: „Transmission, Evolution und Entwicklung blieben zwar aufeinander bezogen, waren aber als drei organische Dynamiken getrennt, die jeweils für sich erforscht werden konnten.“ Siehe Rheinberger und Müller-Wille 2009, S. 191 f.

4.1.2 Beschaffenheit und Konturen von Genen

Experimentell waren seit dem ersten Jahrzehnt des 20. Jahrhunderts radioaktive Stoffe eingesetzt worden um Mutationen zu erzeugen (v. a. Radium, seit den 1920er Jahren auch Röntgenstrahlung). Der Morgan-Schüler Hermann Joseph Muller generierte an *Drosophila* experimentell verwertbare Mutanten und verband mit seiner genetischen Treffertheorie die Hoffnung, die molekulare Beschaffenheit von Genen zu ergründen, die er im Chromatin vermutete.³⁰⁶ Sollte es sich bei Genen um physikalisch und chemisch charakterisierbare und abgrenzbare Moleküle handeln, folgerte Muller, müssten sie über die folgenden Fähigkeiten verfügen: die Fähigkeit zur Autokatalyse (Fähigkeit, Kopien ihrer selbst zu erstellen), die Fähigkeit zur mutativen Autokatalyse (Mutationen werden mitkopiert) sowie die Fähigkeit zur Heterokatalyse (den ganzen Organismus in seiner Individualentwicklung hervorzubringen).³⁰⁷ Mullers Thesen waren gleichsam visionär, die stoffliche Grundlage der Gene aber konnte auch er zeitlebens nicht klären. Dies gelang erst der sich in den 1930er Jahren etablierenden Molekularbiologie.

Als Substanz der Vererbung wurde 1943 die Desoxyribonukleinsäure durch Oswald Avery, Colin McLeod und Maclyn McCarty identifiziert. Entdeckt worden war das „Nuclein“ bereits 1869 durch den Schweizer Biochemiker Friedrich Miescher. Der litauisch-amerikanische Arzt und Biochemiker Phoebus Levine hatte 1909 die Ribose und 1929 die Desoxyribose beschrieben. Er war es auch, der den Begriff Nukleotid für die Bausteine der DNA aus stickstoffhaltigen Basen, Zucker und Phosphat einführte und mit dem Tetranukleotid-Modell eines der ersten Modelle der DNA entwarf³⁰⁸. Erst 1953 aber gelang James D. Watson und Francis H. C. Crick, unter Rückgriff u. a. auf die Untersuchungen Erwin Chargaffs zu zahlenmäßigen Basenanteilen der DNA sowie auf Röntgenstrukturanalysen Rosalind Franklins und Maurice Wilkins, die Entschlüsselung der Struktur der DNA.

Toepfer hebt in diesem Kontext die „doppelte Konzipierung“ von Genen als Merkmalsträger hervor. Merkmale sind an Gene und damit an besondere Teile des Organismus gebunden; sie werden vererbt. Zugleich zeigen sich Merkmale in exprimierter Form am entwickelten Organismus. In der Trennung der Aspekte der Weitergabe von Merkmalen und der Exprimierung von Merkmalen habe sich um die Jahrhundertwende die Differenzierung zwischen Genetik und Entwicklungsbiologie vollzogen. Siehe Toepfer 2011, Bd. 2, S. 17.

³⁰⁶ Vgl. Rheinberger und Müller-Wille 2009, S. 195. Begründet wurde die Treffertheorie durch Friedrich Dessauer. Mathematisch beschreibt die Treffertheorie biologische Effekte von Strahlenwirkung. Auf die Genetik angewandt, wird mit der Treffertheorie eine Mutation als ein „Ein-Treffer-Ereignis“ beschrieben. Der Treffer ist bedingt durch einen einzigen strahlenbedingten Effekt. Siehe Heinz Bielka: *Geschichte der Medizinisch-Biologischen Institute Berlin-Buch*, 2002, S. 53.

³⁰⁷ Vgl. Peter Beurton: Genbegriffe, in: *Philosophie der Biologie: eine Einführung*, Ulrich Krohs und Georg Toepfer (Hrsg.), 2005, S. 197 sowie Staffan Müller-Wille und Hans-Jörg Rheinberger: *Das Gen im Zeitalter der Postgenomik. Eine wissenschaftshistorische Bestandsaufnahme*, 2009, S. 63. Die Heterokatalyse fügte Muller einige Jahre später den 1922 besprochenen autokatalytischen Fähigkeiten ergänzend hinzu. Hermann J. Muller (1922) *Variation due to change in the individual gene*, in: *The American Naturalist* 56, S. 32-50.

³⁰⁸ Levene war Schüler Albrecht Kossels. Kossel und seine Schüler hatten in Nachfolge von Mischers Arbeiten die Eigenschaften und die Konstitution der Nukleinsäuren erforscht.

Watson und Crick sahen im Bau der DNA auch einen Hinweis auf den Mechanismus der Replikation³⁰⁹. Der Mechanismus der DNA-Replikation war seit den 1940er Jahren intensiv beforscht worden und konnte 1958 durch Experimente Matthew S. Meselsons und Franklin W. Stahls an *Escherichia coli* aufgeklärt werden. Die von Muller vermutete Autokatalyse mitsamt der mutativen Autokatalyse bestätigte sich im Prozess der semikonservativen Replikation. Mit der Identifizierung der Messenger-RNA als Überträger der genetischen Information vom Zellkern zu den Ribosomen und der Aufklärung des genetischen Codes wurde schließlich auch die von Muller prognostizierte Fähigkeit zur Heterokatalyse bestätigt.

Das Programm der Genetik schien sich Mitte der 1960er Jahre erfüllt zu haben: „Gene“, so Toepfer, „können als Abschnitte der DNA bestimmt werden, die in der Sequenz ihrer Bestandteile die Träger der vererbten ‘Information’ bilden.“³¹⁰ Die Grenzen einer solchen Definition offenbarten jedoch die Arbeiten an den modernen Modellorganismen des zwanzigsten Jahrhunderts wie Bakterien, allen voran *E. coli*, und anderen Mikroorganismen. Umso tiefer man in die molekularen Prozesse vordrang, umso mehr verschwammen die Konturen eines Gens. Dies zeigt insbesondere die Unterscheidung von Struktur- und Regulatorgenen (François Jacob und Jaques Monod 1961), gefolgt von der Entdeckung überlappender Gene (Bart Barrell, Gillian Air und Clyde Hutchinson 1976) und der Entdeckung von Introns und Exons bei Eukaryoten (Walter Gilbert 1978) verbunden mit dem Prozess des Spleißens. Die Entdeckung des alternativen Spleißens bei Eukaryoten in den 1980er Jahren und die zum Teil weit von Strukturgenen entfernt liegenden Enhancersequenzen zeigen den immer stärkeren Verlust scharfer Konturen. So scheint bei den Enhancersequenzen nicht einmal sichergestellt, dass es sich überhaupt um lokalisierbare DNA-Abschnitte handelt.³¹¹ Beim alternativen Spleißens werden Exons einer prä-mRNA in unterschiedlichen Kombinationen miteinander verbunden. Dementsprechend stammen zwei oder mehr mRNAs von einem Gen. Von der gleichen prä-mRNA werden demnach unterschiedliche Proteine synthetisiert. Beim Menschen hatte man aufgrund der Größe des Proteoms (Reihe funktioneller in einer lebenden Zelle zu einem bestimmten Zeitpunkt und unter definierten Bedingungen synthetisierte Proteine) eine Zahl von 80.000 bis 100.000 Gene erwartet, doch scheint der Mensch nur ca. 30.000 Gene zu haben. Man geht heute davon aus, dass mindestens 35 % der Gene einem alternativen Spleißens unterliegen. Unter einem Enhancer versteht man eine regulatorische

³⁰⁹ Watson und Crick schreiben in ihrem berühmten Nature-Aufsatz: „It has not escaped our notice that the specific pairing we have postulated immediately suggests a possible copying mechanism for the genetic material.“ James D. Watson und Francis H. Crick (1953) A structure for deoxyribose nucleic acid, in: *Nature* 171, S. 737.

³¹⁰ Toepfer 2011, Bd. 2, S. 27.

³¹¹ Vgl. Peter Beurton 2005, S. 198 ff.

Sequenz, die die Transkriptionsrate eines oder mehrerer Gene erhöht. Das Enhanceosom (Komplex aus Enhancer und Transkriptionsfaktoren) enthält an der Aktivierung des RNA-Polymerase-II-Transkriptionsinitiationskomplexes beteiligte Proteine. Es wird gebildet durch *DNA-bending* (durch ein bindendes Protein vermittelte Konformationsänderung der DNA).³¹² Müller-Wille und Rheinberger beschreiben diese Entwicklung im Ganzen als „molekulare[n] Dekonstruktionsprozess“, der „an Mullers beiden Definitionsfronten“ vonstatten gegangen sei.³¹³ Wie Toepfer schreibt, führte gerade der Fortschritt in der Molekulargenetik weg von einem Bild eines Gens als Abfolge einer Nukleotidsequenz und „macht schließlich eine einfache Definition der Gene unmöglich.“³¹⁴

4.1.3 Funktionaler und gemischt-funktionaler Genbegriff

Seit den 1950er Jahren gab es Versuche, den klassischen und den molekularen Genbegriff zu vereinen oder ihn gänzlich zu verwerfen. Ein materialistisch-substanzieller Genbegriff wurde von einem gemischt-funktionalen oder rein funktionalen Genbegriff letztlich weithin abgelöst.³¹⁵ Gemischt-funktionale Definitionen eines Gens finden sich etwa bei C. Kenneth Waters oder bei Raphael Falk. Waters „molekulares Genkonzept“ bestimmt Gene als strukturelle Entitäten (DNA-Abschnitte) sowie als funktionale Einheiten (definiert über die kausale Rolle innerhalb des biologischen Systems). Ähnlich Raphael Falk, der ein Gen als die Art und Weise eines Genoms betrachtet, ein Merkmal oder eine Funktion zu erzeugen.³¹⁶

³¹² Siehe Terence A. Brown: *Genome und Gene. Lehrbuch der molekularen Genetik*, 2007, S. 185, 390 und S. 724, 722.

³¹³ Müller-Wille und Rheinberger, 2009, S. 86.

³¹⁴ Toepfer 2011, Bd. 2, S. 28.

³¹⁵ Siehe Toepfer 2011, Bd. 2, S. 29. Versuche zur Herstellung einer Korrespondenz zeigen sich 1957 bei Seymour Benzers „Muton“ als die kleinste genetische Einheit der Bewirkung einer Veränderung, dem „Recon“ als kleinste Einheit der Rekombination und dem „Cistron“, einer mittels Komplementationstest identifizierten Einheit. Beim Komplementationstest (cis-trans-Test) handelt es sich um ein molekularbiologisches Testverfahren um zu prüfen, ob zwei Mutationen dasselbe Gen betreffen. Auch wurde der Versuch unternommen, die Einheit der Selektion abzugrenzen. Richard Dawkins bezeichnet sie 1978 als „Optimon“. Ernst Mayr bezeichnet sie in den frühen 1980er Jahren als „Selektion“ und sieht darin die Antwort auf Elliott Sobers Frage „Selection of?“. Nach diesem Muster, so betont Toepfer, ließen sich je nach Subdisziplin weitere Genbegriffe wie „Genon“ innerhalb der Entwicklungsbiologie oder „Allelon“ für die wechselseitigen Abhängigkeiten innerhalb physiologischer Betrachtungen bilden. Vgl. Toepfer 2011, Bd. 2, S. 27 f. Ein Ersetzen des Genbegriffs aus evolutionstheoretischer Perspektive schlagen 1992 Jürgen Brosius und Stephen J. Gould vor. Mit „Nuon“ würde dann eine Nukleotidsequenz einer DNA oder RNA bezeichnet. Ein Nuon ist nicht funktional bestimmt; jedes Polynukleotid kann ein Nuon sein. Ein verändertes Nuon als potenzieller Funktionsträger ist ein „Protonuon“. Liegt eine Anpassung durch Selektion vor, handelt es sich um ein „Aptonuon“. Ein Protonuon kann zu einem „Naptionuon“ dissipieren. Erwirbt die Struktur eine neue Funktion, wird diese als „Xaptionuon“ bezeichnet. Vgl. Toepfer 2011, Bd. 2, S. 35 sowie Müller-Wille und Rheinberger 2009, S. 87. Jürgen Brosius und Stephen J. Gould (1992) On „genomenclature“: a comprehensive (and respectful) taxonomy for pseudogenes and other „junk DNA“, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 89, S. 10706-10710.

³¹⁶ Siehe Toepfer 2011, Bd. 2, S. 31. Toepfer zitiert Waters: „[A] gene g for linear sequence l in product p synthesized in a cellular context c is a potentially replicating nucleotide sequence, n , usually contained in DNA, that determines the linear sequence l in product p at some stage of DNA expression. When I say that a nucleotide sequence, n , is a gene I mean that the sequence is a gene for l in p synthesized in c .“ C. K. Waters (2000) *Molecules*

Folgt man einem funktionalen Genbegriff, ist ein Gen nicht eine körperliche Einheit, sondern ein Element komplexer Prozesse von Gestaltbildung und Vererbung. Das Gen ist eingebettet in Prozesse der Bildung von Strukturen und der Genbegriff insofern funktional, als er seinen Ausgang von den Produkten der Prozesse nimmt.³¹⁷ Der französische Biologe François Gros resümiert 1991: „Was heute das Gen am besten charakterisiert, [ist] nicht seine physische und chemische Materialität auf der Ebene der DNS [...], sondern die Produkte, die aus seiner Aktivität resultieren.“³¹⁸ Bedeutsam für funktionale Charakterisierungen von Genen ist auch, dass ein Gen zwar als vererbare Struktur angesehen werden kann (im einfachsten Fall für ein Protein), es aber keine materiell zusammenhängende Einheit bilden muss (ein Gen kann diskontinuierlich vorliegen und auch andere Elemente als Nukleotide umfassen). Toepfer zufolge wird ein Gen durch die funktionale Definition „zu einem *Organ* eines Organismus“. Dabei sei es nicht nur durch sein determinierendes Endprodukt funktional bestimmt, vielmehr sei das Endprodukt selbst funktional für die Arbeitsweise des Organismus.³¹⁹ Auch evolutionstheoretischen Überlegungen liegt meist ein nicht materiell-substanzieller Genbegriff zugrunde. So definiert der Evolutionsbiologe George C. Williams ein Gen als jede einer Selektion unterliegende erbliche Information. Das Gen wird dabei nicht als chemische Einheit, sondern als „kybernetische Abstraktion“ betrachtet. Die Einheitlichkeit eines Gens begründet sich nicht aus seiner physischen Struktur, sondern aus der Perspektive der Selektion.³²⁰

Einen darauf aufbauenden, gleichsam gemischt-funktionalen Weg (funktional und materiell) beschreitet Peter Beurton mit seinem Versuch, die „Realität“ von Genen evolutionstheoretisch zu begründen und zu einem einheitlichen Genbegriff zu gelangen. In Anlehnung an die Genetik der Morgan-Schule definiert Beurton ein Gen zunächst als Differenzursache: „*A gene is what makes a difference.*“ Dieser Definition aber wohnt in Beurtons Betrachtung keine instrumentalistische Perspektive inne, sondern eine „ontologische Dimension“³²¹, in der Gene zu Entitäten werden. Beurton stellt das Gen dafür in den Kontext seiner Genese und zeichnet die Entstehung entwicklungsbiologisch nach. Gene entstehen in der

made biological, in: *Revue Internationale de Philosophie* 52, S. 544. Toepfer zitiert Falk (2004): „A gene is a genome’s way of making a trait (or function).“ R. Falk (2004) Long live the genome! So should the gene, in: *History and Philosophy of the Life Sciences* 26, S. 108.

³¹⁷ Vgl. Toepfer, Bd. 2, S. 29 f. Toepfer führt in Analogie zu den Organen eines Organismus weiter aus: „Ebenso wie andere Organe müssen Gene [...] nicht als diskrete materielle Körper vorliegen, sondern können räumlich disparat existieren; ihre Einheit besteht allein im funktionalen Zusammenwirken der Teile.“ Ebenda. Toepfers Funktionsbegriff wird in Kapitel 4.3 aufgegriffen.

³¹⁸ François Gros: *Les secrets du gène*, 1991, S. 297, zitiert nach Müller-Wille und Rheinberger 2009, S. 86.

³¹⁹ Toepfer 2011, Bd. 2, S. 31.

³²⁰ Siehe Toepfer 2011, Bd. 2, S. 32. Williams spricht im Rahmen der Definition eines Gens von „any hereditary information for which there is a favorable or unfavorable selection“. George C. Williams: *Adaptation and Natural Selection*, 1996, S. 25 und S. 33.

³²¹ Beurton 2005, S. 209. [Hervorhebung im Original]

Evolution und können vergehen. In einer Population gibt es Unterschiede im Fortpflanzungserfolg. Ursache seien genetische Differenzen durch ererbtes genetisches Material. Dieses genetische Material sei ein (noch) nicht in Gene untergliedertes Genom. Das Gen gliedere sich erst durch Selektion. Dabei stünden genetische Varianten an unterschiedlichen Orten des Genoms unter dem gleichen Selektionsdruck, so sie an der Ausbildung des adaptiven Merkmals beteiligt sind. Es komme zu einer Zusammenführung von Fragmenten. Die Reproduktion im Sinne natürlicher Selektion bewirke schließlich eine Fragmentierung von Genomen in Gene. Als entwicklungsgeschichtlich bezeichnet Beurton seinen Ansatz insofern, als ein Gen als Einheit der Selektion dem Gen als physikalischer Einheit zeitlich vorausgehe. Die „Realität“ von Genen begründe sich erst über die Generationenfolge.³²² Beurton schreibt: „Diese allgemeine Definition setzt in Eins die Geschichte (das in-Existenz-Treten, das Werden) des Gens mit dem, was seit Mendel und Johannsen – rechtens – unter einem Gen verstanden wurde.“ In einer solchen Konzeptualisierung sieht Beurton die Möglichkeit eines einheitlichen Genbegriffs gegeben.³²³ Kurz gefasst fußt die Argumentation dabei auf drei Prämissen: 1. Ein disloziert vorliegendes Gen ist Einheit der natürlichen Selektion. 2. Über die natürliche Selektion finden sich DNA-Variationen zusammen zur Vermeidung von Fragmentierung durch Crossing-over (wenn dies auch nur in den wenigsten Fällen realisiert sei). 3. Es gibt keine Selektion einzelner Mutationen. Die Redeweise einer Selektion von Mutationen sei zwar gebräuchlich, doch handele es sich immer um Gene als kleinste Einheiten der natürlichen Selektion, denen das jeweilige „selektive Schicksal“ zuteilwerde. Eine Mutation könne von der natürlichen Auslese immer nur als veränderte Eigenschaft „wahrgenommen“ werden.³²⁴

An diesem Punkt wird der Unterschied zur instrumentellen Gendefinition der Morgan-Schule besonders deutlich (wenn letztere auch mehr im Kontext eines Experimentalsystems geleistet wurde als im Anspruch einer vollständigen epistemischen Beschreibung eines Gens, so wie dies Beurtons „ontologische Dimension“ zum Ziel hat). Im Experimentalsystem der Morgan-Schule wurde – um mit Hans-Jörg Rheinberger zu sprechen – vielmehr „ein Repräsentationsraum für Sachverhalte aufgespannt, die auf andere Weise nicht als Objekte des epistemischen Vorgehens dingfest gemacht werden k[o]nnten.“³²⁵ Eine Definition eines Gens wie die Sturtevant's betrachtet Gene als Differenzmerkmale – basierend auf Mutationen. Eine

³²² Vgl. Toepfer 2011, Bd. 2, S. 32.

³²³ Beurton 2006, S. 210. Gleichwohl hebt Beurton darauf ab, dass sich der Nutzen einer solchen Definition im Einzelnen erst noch erweisen müsse.

³²⁴ Beurton 2006, S. 208 f.

³²⁵ Hans-Jörg Rheinberger: *Experimentalsysteme und epistemische Dinge*, 2006, S. 134.

durch Mutation erzeugte rotäugige Fruchtfliege unterscheidet sich von einer Fruchtfliege mit schwarzen Augen. Ein 'Gen für rote Augen' meint damit ein Gen, das einen Unterschied ausmacht. Die frühe Transmissionsgenetik ist eine am Phänotyp orientierte Theorie. Sie trifft keine Aussagen über die biochemische Ursache einer Mutation innerhalb eines Organismus. Ermittelt werden phänotypisch ausgeprägte Unterschiede von Organismen relativ zu standardisierten Bezugsobjekten. Repräsentiert werden die Sachverhalte der Zuordnung von Genen zu Merkmalen in den Modellorganismen. Ein Modellorganismus gerät dabei im doppelten Sinne zum „ideale[n]“ Wissenschaftsobjekt: Er eignet sich zur Manipulation und stellt durch Standardisierung eine reduzierte Entität dar. Das Modell verkörpert somit „wissenschaftliche Fragen in einer Form, die im Laboratorium beantwortet werden können.“³²⁶ Nach diesem Rekurs von modernen Genkonzepten über die Transmissionsgenetik zurück zu den Experimentalsystemen soll nun ein Bogen zu Betrachtungen des Genbegriffs auf evolutionstheoretischer Grundlage geschlagen werden.

4.1.4 Evolutionstheoretischer Genbegriff

Auch für evolutionstheoretische Konzeptualisierungen des Genbegriffs ist die Mutation ein entscheidender Knotenpunkt. Der Begriff der Mutation hatte sich geschichtlich mit Hugo de Vries *Mutationstheorie* (1901-1903) für die in den Massenzuchten von *Drosophila* neben dem Einkreuzen von Merkmalen auftretenden spontanen Variationen durchgesetzt.³²⁷ Im Untertitel „Versuche und Beobachtungen über die Entstehung der Arten im Pflanzenreich“ sehen Rheinberger und Müller-Wille einen Hinweis auf die Bedeutung, die de Vries der Mutation auch für die Evolution zuschreibt, und Beurton sieht in der Zurückführung von Variationen auf Mutationen den Hintergrund für das beginnende populationsbiologische Denken: „Aus der darwinschen Variations- und Selektionstheorie [wurde] die populationsgenetisch orientierte Mutations- und Selektionstheorie“.³²⁸ So ist eng verbunden mit Fragen nach den Möglichkeiten

³²⁶ Rheinberger 2006, S. 134 f. mit Verweis auf François Jacob: *Die Innere Statue: Autobiographie des Genbiologen und Nobelpreisträgers*, 1988, S. 308.

³²⁷ Hugo de Vries: *Mutationstheorie*, 2 Bände 1901-1903. Vgl. Rheinberger und Müller-Wille 2009, S. 194 f. in Anlehnung an Robert E. Kohler: *Lords of the Fly: Drosophila Genetics and the Experimental Life*, 1994.

³²⁸ Peter Beurton 2005, S. 197. Auch Rheinberger und Müller-Wille stellen diesen Aspekt heraus: „Die wesentliche Faszination des klassisch-genetischen Arbeitens lag in der Präzision, mit der Ergebnisse erzielt werden konnten. Nicht zufällig griffen Populationsgenetiker wie Ronald Fisher, J. B. S. Haldane und Sewall Wright bei der Entwicklung elaborierter mathematischer Modelle zur Beschreibung von Mutations- und Selektionsvorgängen auf die genetische Konstitution von Populationen auf eben dieses abstrakte Gen zurück. Eine Zeit lang war, vor allem im Gefolge von De Vries' Mutationstheorie, die Mendelsche Vererbung (von Mutationen) als alternative Evolutionstheorie propagiert worden; sie sollte Darwins Selektionshypothese und damit auch den von den Biometrikern postulierten Gradualismus überflüssig machen, ob er nun einer darwinistischen oder antidarwinistischen Perspektive diene. Nun wurde Evolution genetisch neu definiert als der Wandel von Genfrequenzen im Genpool von Populationen. Den Ausgangspunkt bildete dabei die Formel eines für panmiktische Bedingungen formulierten Gleichgewichts, wie sie von Wilhelm Weinberg und Godfrey Hardy bereits 1908 bestimmt worden war.“ Rheinberger und Müller-Wille 2009, S. 202 f. Unter Panmixie versteht man

einer atomistischen Zerlegung eines Organismus in die ihn bestimmenden Teile auch die Konzeptualisierung der Evolutionstheorie. Dies betrifft sowohl Fragen nach der Entstehung des Neuen und die dabei der natürlichen Selektion zukommende Rolle als auch Fragen nach der Einheit der Selektion. Während in Kapitel 2.5 auf die Bedeutung der natürlichen Selektion für die Hervorbringung des Neuen sowie auf Mutation und natürliche Selektion als Triebfedern der Evolution eingegangen wurde, soll zum Ende dieses Unterkapitels der Fokus auf die Einheit der Selektion gerichtet werden.

Die Einheit der Selektion spielt in Kapitel 5 für die Rekonstruktion einer Evolution von Kooperation eine zentrale Rolle. Hierbei werden Sprechweisen wie beispielsweise „Gene für Kooperation“ hinsichtlich ihrer Konzeptualisierung von Kooperation analysiert. Es zeigt sich eine Bandbreite von Verwendungen und Auffassungen des Genbegriffs, die sowohl funktional als auch konkret-materiell gefasst sein können. So spiegelt sich auch in der Vielfalt der Verwendungen des Begriffs Kooperation und verwandter Ausdrücke das unklare Bild, das Toepfer im Ganzen von der Ontologie der Gene zeichnet: „[Gene] können konkrete Dinge (»tokens«), abstrakte Gegenstände (»types«), Prozesse [...], Eigenschaften oder Dispositionen sein.“³²⁹ Auch in den Untersuchungen zur Kooperation reichen die Konzeptualisierungen von Genen über materialisierte konkrete Körper bis hin zu abstrakten Trägern von Information.³³⁰ Zudem wird in modellbasierten Untersuchungen zur Evolution der Kooperation, wie etwa in den mathematischen Simulationen, mit Agenten verfahren, als ob es eine Selektion von Genen oder von Strategien gäbe. In natürlichen Systemen hingegen setzt die Selektion am Phänotyp und damit am Organismus an. Je nach Ausrichtung innerhalb der Evolutionsbiologie werden aber auch Genen selbst Fitnesswerte zugesprochen und diese damit ontologisch aufgeladen. Nach der bislang an der klassischen und molekularen Genetik ausgerichteten Darstellung des Genkonzepts soll ein nun ebenfalls geschichtlich gezeichneter Einblick in Debatten zur

zufallsbedingte Paarungen innerhalb einer Population, in der sich alle Individuen mit gleicher Wahrscheinlichkeit paaren. Es wirken keine Selektions- oder Isolierungsfaktoren. Die Definition der Evolution als Wandel von Genfrequenzen im Genpool von Populationen wurde zur Grundlage der evolutionären Synthese der 1930er Jahre und Darwins Evolutionstheorie kehrte in Form der Populationsgenetik zurück. Vgl. Rheinberger und Müller-Wille 2009, S. 203. Godfrey H. Hardy (1908) Mendelian proportions in a mixed population, in: *Science* 28(706), S. 49-50, Wilhelm Weinberg (1908) Über den Nachweis der Vererbung beim Menschen, in: *Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg* 64, S. 369-382.

³²⁹ Toepfer 2011, Bd. 2, S. 35.

³³⁰ Vgl. Toepfer 2011, Bd. 2, S. 35. Toepfer verweist im Kontext eines Verständnisses von Genen als konkrete Körper auf Elliott Sober (1981) und in Abgrenzung dazu auf George C. Williams Auffassung von Genen als „gewichtlose Informationspackung“. Toepfer zitiert Sober: „Genes are physical objects; traits are not.“ E. Sober (1981) Evolutionary theory and the ontological status of properties, in: *Philosophical Studies* 40, S. 165. Toepfer zitiert Williams: „A gene is neither an object nor a property but a weightless package of information that plays an instructional role in development.“ G. C. Williams (1986) Comments on Sober’s „The Nature of Selection“, in *Biology and Philosophy* 1, S. 121.

Konzeptualisierung des Gens innerhalb der Evolutionsbiologie dieses Unterkapitel abschließen.

Die Bedeutung der Interaktion von Genen und deren Abhängigkeit vom jeweiligen Kontext betont schon in den 1930er Jahren Sewall Wright. Einheiten der Selektion seien die Organismen in ihrer Umwelt, nicht die Gene von Organismen. Genen käme kein Fitness- oder Selektionswert zu; dieser sei vielmehr eine Funktion des gesamten Organismus: „Selection relates to the organism as a whole and its environment and not to genes as such.“³³¹ In den 1950er Jahren spricht auch Ernst Mayr Genen konstante Fitnesswerte ab³³². In einer atomistischen Zerlegung sieht er eine unrealistische Abstraktion und macht dies deutlich im Bild eines Bohnenkorb. Dieser Bohnenkorb ist gefüllt mit einer Ansammlung von Bohnen gleichsam einem Aggregat von Genen. Evolutionärer Wandel würde über das Hinzufügen oder Entfernen einzelner Bohnen dargestellt. Mayr bezeichnet diese Phase der Genetik einige Jahre später als „Bohnenkorbgenetik“; ihr steht seine „Relativitätstheorie“ der Populationsgenetik gegenüber: „A theory of relativity in the field of population genetics“.³³³ Die Bedeutung eines Gens komme ihm immer nur relativ zu anderen Genen im Genotyp zu. Das gleiche Gen könne in unterschiedlichen Genotypen einen hohen oder einen abträglichen selektiven Wert haben. Die Bezeichnung „Bohnenkorbgenetik“ richtet sich in erster Linie gegen Ronald A. Fisher. Auch Fisher aber erkennt eine Interaktion auf funktionaler Ebene an: So könne ein Gen in unterschiedlichen genetischen Kontexten durchaus unterschiedliche Fitnesswerte haben. In der Zuschreibung von mittleren Fitnesswerten sieht er dennoch ein sinnvolles Analyseverfahren zur Erklärung von Veränderungen der Genfrequenzen innerhalb einer Population.³³⁴

Auch in der Transmissionsgenetik und innerhalb eines differenziellen Genkonzepts wurden Interaktionen anerkannt. Schon Morgan hat betont, dass jedes Gen jedes Merkmal beeinflussen könne und damit das ganze Genom für die Ausbildung von Merkmalen verantwortlich sei. Als in gewissem Sinne gleichermaßen atomistisch kennzeichnet Toepfer die Ansätze Fishers wie Morgans im Versuch einer Zuordnung von Genen zu Merkmalen (Morgan) wie in der Annahme abgrenzbarer Einheiten der Vererbung (Fisher).³³⁵ Beide Forschungsansätze sind modellhaft

³³¹ Vgl. Toepfer 2011, Bd. 2, S. 24 sowie Sewall Wright (1931) *Evolution and the Genetics of Population*, in: *Genetics* 16, S. 155 und Sewall Wright: *Evolution and the Genetics of Populations*, Band 1: *Genetic and biometric foundations*, 1968, S. 419 f.

³³² Ernst Mayr (1955) *Integration of genotypes: synthesis*. *Cold Spring Harbor Symp.*, in: *Quantitative Biology* 20, S. 333: „A gene is no longer considered as having a fixed, absolute selective value. Rather its contribution to fitness is relative and may change. It depends on the nature of the genotype of which it is a component.“

³³³ Mayr 1955, S. 333, siehe Toepfer 2011, Bd. 2, S. 24 sowie Ernst Mayr (1959) *What are we? Cold Spring Harbor Symp.*, in: *Quantitative Biology* 24, S. 2.

³³⁴ Vgl. Toepfer 2011, Bd. 2, S. 24 f. sowie R. A. Fisher 1999 [1930], S. 30.

³³⁵ Siehe Toepfer 2011, Bd. 2, S. 22 ff. Thomas Hunt Morgan schreibt: „It may perhaps not be a very great exaggeration to say that every gene in the germ plasm affects every part of the body, or, in other words, that the

und experimentell. In den Modellorganismen wurden – wie der Zoologe und Genetiker Alfred Kühn es formulierte – am „Wirkgetriebe der Erbanlagen“ beteiligte Gene stillgelegt und auch die Axiome der Populationsgenetik besitzen Müller-Wille und Rheinberger zufolge einen der „Ein-Gen-Ein-Enzym“-Hypothese vergleichbaren instrumentellen Charakter. Deutlich würde dies am Hardy-Weinberg-Gesetz mit der kontrafaktischen Annahme einer Population, auf die keine Evolutionsfaktoren einwirken.³³⁶ Solche Populationen gibt es in der Natur ebenso wenig wie genetisch vollständig homogene Organismen. Beides aber sind nützliche Instrumente, um Aussagen über die Wirkung von Faktoren zu machen. Seien es Mutationen und deren Auswirkungen auf den Phänotyp oder mathematisch-statistische Aussagen über Anpassungswerte von Genen beziehungsweise Allelen. Problematisch indes kann die Übertragung der im Experimentalsystem erzielten Ergebnisse auf natürliche Phänomene sein, wenn der atomistische Charakter aus dem Blick gerät und die Sprachpraxis (etwa die Redeweise von einer „Selektion einer Strategie“ oder von einer „Selektion einer Eigenschaft“) auf Erklärungen innerhalb natürlicher Systeme unmittelbar übertragen wird. So stellt Theodosius Dobzhansky fest: „Talking about traits as though they were independent entities is responsible for much confusion in biological, and particular in evolutionary, thought.“³³⁷ Nicht Eigenschaften oder Gene sind Gegenstand der Selektion, sondern Organismen. In der Postgenomik wird im Hinblick auf die vielfältigen Interaktionen und die außergenetischen Faktoren mehrheitlich der Organismus als das Selektierte angesehen. In der Populationsgenetik hingegen wird betont, dass es bei vollständig genetischer Relativität keine Evolution auf populationsgenetischer Ebene geben könne. Für eine Evolution auf genetischer Ebene sei es notwendig, Genen konstante Fitnesswerte in verschiedenen (aber einander ähnlichen) Organismen anderer genetischer Kontexte zuzuschreiben.³³⁸ Erfüllt wäre dies in Populationen hinreichend ähnlicher Organismen – so wie in dem von Mayr beschriebenen Bohnenkorb.

4.1.5 Zwischenfazit

Zum Abschluss dieses Unterkapitels kann ein erstes Fazit über die Verwendung des Genbegriffs für diese Arbeit gezogen werden. In Anlehnung an Ronald A. Fishers Theorem und

whole germ plasm is instrumental in producing each and every part of the body.“ T. H. Morgan (1917) *The theory of the gene*, in: *The American Naturalist* 51, S. 519. Ronald A. Fisher sieht phänotypische Merkmale als Folge einer Interaktion von Genen: „The visible effect of a gene substitution depends both on the gene substitution itself and on the genetic complex, or organism, in which this gene substitution is made.“ In seiner Analyse geht Fisher aber von einer Additivität genetischer Effekte aus, die für ein Gen die Zuschreibung eines inhärenten und weitgehend kontextfreien Wertes erlaubt. Vgl. Toepfer 2011, Bd. 2, S. 24 sowie R. A. Fisher 1999 [1930], S. 54.

³³⁶ Müller-Wille und Rheinberger 2009, S. 67 ff.

³³⁷ Theodosius Dobzhansky: *Genetics of the Evolutionary Process*, 1970, S. 65.

³³⁸ Vgl. Toepfer 2011, Bd. 2, S. 25.

mit Blick auf das „Problem der Kooperation“ sind modellbasierte Untersuchungen und mathematische Simulationen ein gutes Instrument für Forschungen zur Evolution der Kooperation. Strategische Agenten sind modellhafte Spieler mit homogenen Verhaltensmustern. Anders als im Experimentalsystem sind die Organismen in der Natur indes nicht genetisch homogen. Das Verhalten kann sich funktional gleichen, genetisch aber ist es mehr in Dobzhansky stürmischem Ozean als in einem Bohnenkorb verortet: „The gene pool is in constant motion; if a simile is desired, a stormy sea is more appropriate than a beanbag.“³³⁹

Im Rahmen der Untersuchungen zur Evolution der Kooperation und der Reformulierung des Problems der Kooperation als einer Selektion von Mechanismen für Kooperation, bzw. von strategischen Organismen als deren Merkmalsträgern, wird der Genbegriff funktional verstanden. Kooperation kann zu diesem Zeitpunkt der Arbeit zunächst als zugeschriebene Eigenschaft verstanden werden. Eine Sprechweise von Genen für Kooperation ist funktional insofern, als nicht nur Organismen verschiedener Arten, sondern auch Organismen der gleichen Art gleiche Eigenschaften haben können, ohne notwendigerweise die gleichen Gene zu haben.³⁴⁰ „Gene für Kooperation“ machen einen Unterschied im klassisch-populationsbiologischen Sinne aus. Namentlich, ob ein Organismus einen oder auch mehrere Mechanismen hat, die ihn zur strategischen Interaktion befähigen. Grundlage der Mechanismen sind körperliche Merkmale respektive Gene für diese Merkmale. Ein Mechanismus wird geformt aus einem Konglomerat von Merkmalen. Es wird ihm die Eigenschaft zugesprochen, den Merkmalsträger auch zur Kooperation zu befähigen. Inwiefern Kooperation als Eigenschaft konzeptualisiert werden kann und welche Bedeutung einer funktionalen Analyse zukommt, ist Gegenstand der Kapitel 4.2 und 4.3.

4.2 Merkmal, Eigenschaft und Form

Ein Organismus ist gekennzeichnet durch seine Organisation. Die Organisation bringt in Struktur und Zeitgestalt die Form eines Organismus hervor. Die Form eines Organismus ist die Kombination seiner räumlichen und nicht-räumlichen Eigenschaften. Eigenschaften können als Merkmale gekennzeichnet werden. Über Merkmale wird der Organismus einem gewissen Typus zugeordnet oder von diesem unterschieden.³⁴¹ Das Beschreiben oder Zuschreiben von

³³⁹ Dobzhansky 1970, S. 201.

³⁴⁰ Toepfer führt gegen Konzepte von Genen als konkrete Körper deren fehlende materielle Identität an. Gene wechseln über Replikation generationenübergreifend ihre Materie und können somit nicht als konkrete physische Körper angesehen werden. Zudem hänge die Wirksamkeit einer Nukleotidsequenz vom genetischen und zellulären Umfeld ab. Vgl. Toepfer 2011, Bd. 2, S. 35. Mit Toepfer könnte man daher die Identitätsbedingungen nur in einer funktionalen Definition des Gens erfüllt sehen. Demgemäß sind Gene keine individuellen Gegenstände – sie haben Funktionen innerhalb eines Systems.

³⁴¹ Vgl. Toepfer 2011, Bd. 1, S. 558. Zur Zeitgestalt: Nicht jede Form ist statisch. Ein Gegenstand verändert sich mit der Zeit. Dies ist die Zeitgestalt eines Gegenstandes. Dynamische Muster umfassen dabei nicht nur den äußeren

Merkmalen erfolgt in biologischen Kontexten zuvörderst im Rahmen von Klassifikationen. Hierbei bilden Merkmale die Grundlage der Ordnung. Sie beziehen sich auf Morphologie, Genetik, Physiologie oder Ethologie. Nicht immer ist ein Merkmal konstitutiv für die Klassifikation. Auch kann das Beschreiben oder Zuschreiben von Merkmalen Ergebnis einer Klassifikation sein und ein Merkmal erst im Nachhinein als konstitutiv für eine Klasse angesehen werden³⁴².

Ein Merkmal kann eine unmittelbar an einem Gegenstand instanziierte Eigenschaft bezeichnen. Als Bestandteil eines Begriffs verstanden kann es aber auch einer Gruppe bzw. einer Gattung von Gegenständen zugesprochen werden. Der Ausdruck Merkmal bezieht sich demnach auf die Eigenschaft eines Einzeldings und damit auf eine Form als Entität, aber auch auf einen aus der Analyse von Einzeldingen abstrahierten Begriff und damit auf Klassen von Dingen oder Eigenschaften.

4.2.1 Gegenstandsbereiche von Merkmal und Eigenschaft

In der Biologie findet der Ausdruck Merkmal seine Entsprechung sowohl im allgemeinen Sprachgebrauch als auch in der ihm in der Philosophie zukommenden Bedeutung. Der allgemeine Sprachgebrauch kennzeichnet ein Merkmal als „eine zur Identifikation geeignete Markierung eines Individuums und damit als einen seiner bezeichnenden Teile“, der philosophische Sprachgebrauch als „den bezeichnende[n] Teil [] speziell von Begriffen.“³⁴³ In philosophischer Verwendung gehören Merkmale zur Intension oder zum Inhalt eines Begriffs. Gegenstände, die unter einen Begriff fallen, gehören zu dessen Extension oder Umfang. Jede Eigenschaft eines Gegenstandes kann als Merkmal eines Begriffs aufgefasst werden, unter den der Gegenstand fällt. In Anlehnung an eine extensionale Redeweise wird häufig auch der einen Gegenstandsbereich klassifizierende Prädikator als Merkmal bezeichnet.³⁴⁴ Im philosophischen Kontext wird als Eigenschaft die einem Gegenstand zukommende Bestimmung bezeichnet, aufgrund derer er in eine Klasse von Gegenständen eingeordnet wird. Die Bestimmung kann wesentlich (substantiell) oder zufällig (akzidentell) sein, wobei sich die Unterscheidung von wesentlichen und zufälligen Eigenschaften nicht auf einzelne Gegenstände, sondern auf Eigenschaften bezieht. Eine Eigenschaft (E) ist eine Beschaffenheit, die einem Gegenstand (x)

Formwandel, wie etwa beim Prozess der Metamorphose, sondern auch Verhaltensweisen. Irenäus Eibl-Eibesfeldt schreibt: „Verhaltensweisen sind Zeitgestalten. Jede Verhaltensforschung hat es also mit Ablaufsformen zu tun, die zum Unterschied von den körperlichen Merkmalen nicht immer sichtbar sind.“ I. Eibl-Eibesfeldt: *Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung: Ethologie*, 1980 [1967], S. 19, zitiert aus Toepfer 2011, Bd. 1, S. 572.

³⁴² Siehe Toepfer 2011, Bd. 1, S. 566.

³⁴³ Kuno Lorenz: „Merkmal“, in: Mittelstraß 2004, Bd. 2, S. 850.

³⁴⁴ Ebenda.

zu eigen ist bzw. dem durch Prädikation das Prädikat (P) zugesprochen wird (x hat Eigenschaft P ; x fällt unter Begriff P). Eigenschaften und Beziehungen sind damit Attribute im Sinne einer platonisch bestimmten Auffassung von Logik. Dabei können gleiche Abstraktionsschritte zu Eigenschaften wie zu Begriffen führen – gleichwohl die Ausdrücke Begriff und Eigenschaft nicht generell substituierbar sind.³⁴⁵ Die gegenwärtige philosophische Logik tendiert, so Kuno Lorenz, aufgrund des Bezugs auf die intensionale Bedeutung einstelliger Prädikatore zu einer Gleichbehandlung von Eigenschaft und Begriff. Die übrigbleibende Differenz und damit das ontologische und das logische Verständnis von Prädikatore ließe sich aufklären, indem sich Eigenschaft auf einen Gegenstandsbereich erster Stufe (eigenprädikative Verwendung eines apprädikativ verwendeten Prädikators) und Begriff auf den Gegenstand zweiter Stufe (gewonnen durch Abstraktion aus dem Prädikator in apprädikativer Verwendung) beziehe.³⁴⁶

Mit den Überlagerungen der Bedeutungen von Merkmal als Begriff und Merkmal als Eigenschaft gehen auch ontologische Schwierigkeiten einher. Der Mangel an Bestimmung findet seine Entsprechung in der Vielfalt von Definitionen – auch in der Biologie. Toepfer zufolge fehlt in der Biologie eine eindeutige Methodologie zur Bestimmung von Merkmalen.³⁴⁷ Diese Mehrdeutigkeit in der Verwendung des Begriffs zeigt er an folgendem Beispiel um Peter und dessen Augen: Ein Merkmal kann als materieller Teil eines Organismus verstanden werden: Peters blaue Augen. Ein Merkmal kann als Größe oder Variable verstanden werden: Peters Augenfarbe ist blau. Ein Merkmal kann als Eigenschaft verstanden werden: Peter ist blauäugig.³⁴⁸ Die verschiedenen Arten der Verwendung von ‚Merkmal‘ spiegeln sich in der Breite der Definitionen in der Biologie. Dem Wortsinn nach kann ein Merkmal als „Merk-Mal“ verstanden werden, das an einem Träger eine „gesondert erfaßbare, abgrenzbare Eigentümlichkeit oder Eigenschaft“ beschreibt (Werner 1970).³⁴⁹ Über das Aufzählen seiner Merkmale würde dann eine Form beschrieben. Durch Merkmale würden aber nicht nur konkrete Objekte, sondern auch zusammenfassende Gruppen dieser Objekte gekennzeichnet.³⁵⁰ Eine weite Definition von Merkmal geben Ernst Mayr und Peter D. Ashlock: „A taxonomic character is any attribute by which a member of a taxon differs or may differ from a member of another taxon.“³⁵¹ Diese Definition umfasst auch Eigenschaften oder Dinge außerhalb eines

³⁴⁵ Siehe Jürgen Mittelstraß: „Eigenschaft“, in: Mittelstraß 2004, Bd. 1, S. 522 f.

³⁴⁶ Siehe Kuno Lorenz: „Merkmal“, in: Mittelstraß 2004, Bd. 2, S. 850-851.

³⁴⁷ Siehe Toepfer 2011, Bd. 1, S. 571.

³⁴⁸ Toepfer 2011, Bd. 1, S. 570.

³⁴⁹ Fritz Clemens Werner: *Die Benennung der Organismen und Organe nach Größe, Form, Farbe und anderen Merkmalen*, 1970, S. 30, zitiert nach Toepfer 2011, Bd. 1, S. 570.

³⁵⁰ Ebenda.

³⁵¹ Ernst Mayr und Peter D. Ashlock: *Principles of Systematic Zoology*, 1991, S. 159, zitiert aus Toepfer 2011, Bd. 1, S. 570.

Organismus, etwa ökologische Größen wie Nahrung, Habitat, Parasiten und Wirte. Dabei gelten nur solche Eigenschaften als Merkmale, die Angehörige eines anderen Taxons nicht haben.³⁵² Liegt der Fokus auf der Variation, zählen meist nur Eigenschaften mit einander ausschließenden Werten als Merkmal: „A character is a feature of organisms that can be evaluated as a variable with two or more mutually exclusive and ordered states” (Pimentel und Riggins 1987).³⁵³ Weiterhin kann die Bestimmung eines Merkmals auch auf Ebene biologischer Prozesse erfolgen. Eine Eigenschaft wird dann über die kausale Rolle in einem System als Merkmal bestimmt: „A biological character can be thought of as a part of an organism that exhibits causal coherence to have a well-defined identity and that plays a (causal) role in some biological process” (Wagner 2001).³⁵⁴ Die kladistische Systematik hat einen theoriegebundenen Merkmalsbegriff entwickelt. Dieser spricht einem Merkmal ab, überhaupt unmittelbar selbst beobachtbar zu sein. Ein Merkmal stelle als eine das Taxon definierende Innovation einer monophyletischen Gruppe vielmehr selbst eine Theorie dar.³⁵⁵

4.2.2 Merkmale und Klassenbildung

Werden Merkmale als Variablen aufgefasst, wird häufig zwischen einem Merkmal als der Variablen und einem Merkmalszustand als dem Wert der Variablen unterschieden. In Anknüpfung an Peter und dessen blaue Augen (siehe 4.2.1) wäre das Merkmal die Variable Augenfarbe und der Merkmalszustand der Wert blau. Toepfer hebt darauf ab, dass nach einer solchen Unterscheidung ‚Merkmal‘ keine Eigenschaft, sondern als *fundamentum divisionis* eine Klasse von Eigenschaften bezeichne und verweist auf Michael T. Ghiselin's 1984 erschienenen Artikel „*Definition, „Character,“ and Other Equivocal Terms.*“³⁵⁶ Auf diesen Artikel soll an dieser Stelle genauer eingegangen werden, macht er doch mit Äquivokationen einhergehende Probleme von Klassenbildungen deutlich, u. a. im Kontext von Homologien. Ghiselin hebt auf die Doppelsinnigkeit des Begriffs Merkmal (*character*) als Teil (*part*) und als Eigenschaft (*attribute*) ab. Er zeigt dies am Beispiel eines Nervenstrangs: Ein Nervenstrang ist ein Teil eines Organismus. Seine dorsale Lage ist eine Eigenschaft. Sagt man, in Chordaten liege der Nervenstrang dorsal, gründet die Rückenlage und damit die Eigenschaft auf dem Nervenstrang. Wird beispielweise ein dorsaler Nervenstrang als nicht-adaptives Merkmal bezeichnet, macht

³⁵² Vgl. Toepfer 2011, Bd. 1, S. 570.

³⁵³ Richard A. Pimentel und Rhonda Riggins (1987) The nature of classic data, in: *Cladistics* 3, S. 201, zitiert aus Toepfer 2011, Bd. 1, S. 570 f.

³⁵⁴ Günther P. Wagner (2001) Characters, units and natural kinds: an introduction, in: *The Character Concept in Evolutionary Biology*, G. P. Wagner (Hrsg.), S. 3, zitiert aus Toepfer 2011, Bd. 1, S. 571.

³⁵⁵ Vgl. Toepfer 2011, Bd. 1, S. 571 f.

³⁵⁶ Siehe Toepfer 2011, Bd. 1, S. 570 und Michael T. Ghiselin (1984) “Definition,” “Character,” and Other Equivocal Terms, in: *Systematic Zoology* 33, S. 105.

es einen Unterschied, ob der Nervenstrang oder seine Lage gemeint sei. Zudem gebe es die Tendenz, Merkmale wie Substanzen zu behandeln. Ein Merkmal könne eine Substanz, aber auch von anderer Qualität wie Farbe, Zeit, Ort oder Funktion sein. Bedeutsam werde dies in Aussagen über Merkmalszustände, wenn Merkmale als Teile und Zustände als Eigenschaften identifiziert würden. So werde – mit den Worten Ghiselins – in einem Satz wie „Socrates being ugly-faced“ ugly-faced nicht lediglich als Adjektiv verstanden, sondern auch als Merkmal „face“ mit Zustand „ugly“. Dies werfe in Phänetik oder Kladistik Probleme bei der Hierarchisierung von Gruppen auf. Exemplarisch führt Ghiselin die Unterscheidung von Jungen und Mädchen an: Eine zwei Gruppen unterscheidende Eigenschaft wird als *differentia* bezeichnet. Geschlecht könne eine Eigenschaft meinen, aber auch als *fundamentum divisionis* angesehen werden und damit die Basis bilden, auf der die Gruppen getrennt würden. Das *fundamentum divisionis* ist dabei nicht ein Teil oder eine Eigenschaft selbst, sondern eine Klasse von Eigenschaften. Untergruppen verschiedener Ebenen seien nicht zwingend Teil höherer Gruppierungen: Kinder und Erwachsene kann man unterteilen in männlich und weiblich. Die Basis der Klassifizierung auf der höheren Ebene ist das Alter, auf der niedrigeren das Geschlecht. Während Kinder und Erwachsene auf einer übergeordneten Ebene Menschen sind, ist Geschlecht keine Untergruppe einer höheren Ebene. Eine Schwierigkeit von Hierarchisierungen im Kontext von Kladistik und Phänetik gehe nun damit einher, Taxa wie Klassen und Klassen wie Individuen zu behandeln, denen definierende Eigenschaften zugeschrieben werden. Als Individuen besitzen sie aber keine definierenden Eigenschaften: „Their names can be defined, but not in terms of defining properties. [...] The names of species are proper names, just like your name and mine. They designate ‘that thing’ and entail no properties whatsoever. That the names of organisms and species are proper, follows from the fact that individuals can change.”³⁵⁷ Die Individuen sind die sich verändernden Entitäten. Schwierigkeiten entstünden nun besonders dann, wenn Taxa wie Klassen behandelt und Aussagen über Homologien getroffen würden. Per Definition bezeichnet Homologie die Abstammung von einem gemeinsamen Vorfahren. Sollen Homologien Taxa und damit Hierarchien von Gruppen definieren, ist dies Ghiselin zufolge nur eine Umformulierung des Umstands, dass Taxa gemeinsame Vorfahren haben. Arten, Organismen und Organe können sich verändern und damit Teile eines Taxons oder eines Organismus, nicht aber Klassen. Es sei eine Sache, wie Veränderungen auf anatomischer Ebene vonstatten gingen, eine andere aber, wie dies taxonomische Ebenen charakterisiere. So beschreibe Homologie eine Beziehung

³⁵⁷ Ghiselin 1984, S. 107.

zwischen Teilen eines Ganzen und nicht eine Beziehung zwischen Mitgliedern einer Klasse, wenn auch, wie Ghiselin konstatiert, ein jeder Typologe versuche, Homologie zu einer Beziehung zwischen Klassen zu machen.³⁵⁸ Doch erklärt Homologie nicht Ähnlichkeit. Homologie ist (per Definition) Ähnlichkeit durch gemeinsame Abstammung.

Auf Merkmale und Klassenbildungen wird im Kontext funktionaler Betrachtungen später wieder eingegangen. An dieser Stelle der Arbeit soll zunächst ein kurzer Einblick in historische Entwicklungen des Merkmalsbegriffs eingeflochten werden. Insbesondere auch um zu zeigen, wie lange die mit Begriffen verbundenen Probleme schon gesehen werden – und nach wie vor Bestand haben.

Der Blick auf begriffliche Überlagerungen und Versuche einer Distinktion finden sich schon rund 250 Jahre vor Ghiselin bei Carl von Linné und dessen Unterscheidung von Merkmal (*nota*) und Kennzeichnung (*character*).³⁵⁹ Während ein Merkmal im Sinne Linnés eine einzelne Eigenschaft bezeichnet, setzt sich die Kennzeichnung aus verschiedenen Merkmalen zusammen und definiert eine Gattung oder eine andere taxonomische Einheit. Linné unterscheidet zwischen wesentlichen, natürlichen und künstlichen Kennzeichnungen. Eine Klassifikation auf Basis wesentlicher (essenzieller) Merkmale erfolgt nach Gewichtung der einem Merkmal zugesprochenen physiologischen Bedeutung. Die natürliche Kennzeichnung berücksichtigt möglichst alle oder viele Merkmale, die künstliche Kennzeichnung beruht auf nur einem Merkmal.³⁶⁰ Ein Begriffspaar findet sich implizit auch in der aus *nota specifica* (Morison 1669) und *nota speciei* (Linné 1764) abgeleiteten und im Deutschen seit Ende des 18. Jahrhunderts gebräuchlichen Bezeichnung *Artmerkmal*.³⁶¹ Parallel dazu etabliert sich im 19. Jahrhundert der Begriff *Artkennzeichen*.³⁶² Das Kompositum *Artmerkmal* (in gleicher Verwendung auch *Artkennzeichen*) bildet das Spektrum des Gemeinten ab: Gemeint können arttypische Merkmale eines Individuums, aber auch Merkmale einer Art als übergeordneter Kategorie sein. Weiter verbreitet scheint die Bedeutung von *Artmerkmal* oder auch von *Artkennzeichen* als Benennung taxonomisch relevanter Eigenschaften eines Individuums.

³⁵⁸ Ghiselin 1984, S. 108 f. Analogie indes sei eine Beziehung zwischen Mitgliedern einer Klasse und damit etwas gänzlich anderes als Homologie. Ghiselin zufolge benutze aber niemand Analogie dergestalt, sondern lediglich als Gegenbegriff zur Homologie. Siehe Ghiselin 1984, S. 109.

³⁵⁹ Vgl. Toepfer 2011, Bd. 1, S. 566, Carl von Linné (1736) *Fundamentum botanica*: 21 (§186) sowie Carl von Linné (1737) *Genera plantarum*: Rat. Op. [8] (§16).

³⁶⁰ Vgl. Toepfer 2011, Bd. 1, S. 566.

³⁶¹ Vgl. Toepfer 2011, Bd. 1, S. 567 sowie Robert Morison: *Hortus regius Blesensis auctus*, 1669, S. 231 und Carl von Linné: *Museum Ludovicae Ulricae reginae Suecorum*, 1764, S. 378.

³⁶² Siehe Toepfer 2011, Bd. 1, S. 567.

Artmerkmale können aber auch Merkmale einer Art wie phylogenetisches Alter, Verbreitungsgebiet, Individuendichte oder Variabilität meinen.³⁶³

Auch moderne Verwendungen der Begriffe Artmerkmal und Artkennzeichen bleiben ähnlich unbestimmt wie Aussagen über Homologien, wenn nicht, wie es Ghiselin für Homologien betont, für jede Aussage der Sinn festgesetzt wird.³⁶⁴ Dies gilt nicht nur für den Begriff Merkmal, sondern auch für den der Art. Eine Art wird allgemein beschrieben als „eine Menge von Organismen, die sich in einer oder mehreren Hinsichten ähneln oder die eine kohäsive Einheit bilden.“³⁶⁵ Die Definition wird spezifiziert in mindestens vier Unterkategorien: Eine Art kann sich in Gestalt und Verhalten ähneln (Morphospezies), paarweise miteinander fruchtbare Nachkommen zeugen (Syngamospezies), aufgrund ihres Ursprungs in einem nur ihnen gemeinsamen Vorfahrenorganismus einen Ausschnitt des Stammbaums bilden (Kladospesies) oder sich in ihren ökologischen Ansprüchen und Rollen ähneln (Ökospezies).³⁶⁶ Bei Aussagen über Artkennzeichen oder Artmerkmale muss zudem geklärt werden, ob Arten als logische Klassen im Sinne kohäsiver Mengen, als Individuen im Sinne strukturierter Ganzheiten oder als beides angesehen werden.³⁶⁷ Ghiselin etwa versteht Organismen nicht als Elemente von Klassen, sondern als Teile von Arten als Ganzheiten. David L. Hull wiederum bestimmt diese Ganzheiten als Abstammungslinien aufgrund des historischen Charakters dieser Linien.³⁶⁸

Der Betrachtung einer Art als Individuum steht die Betrachtung einer Art als Klasse – mindestens zunächst – gegenüber. Gegen Auffassungen von Arten als Individuen wird angeführt, das Verhältnis von Organismen zu ihrer Art entspräche nicht dem eines Teils zu einem Ganzen, sondern dem eines Elements zu einer Menge. Eines der Argumente für diese Sichtweise besteht in der Transitivität: Wäre ein Organismus Teil eines Ganzen einer Art, müssten auch die Teile eines Organismus Teile der Art sein. Widerspricht dies aber der geläufigen biologischen Sicht, bestehe eine ontologische Differenz. Organe stünden in einer *Teil-von*-Relation zu Organismen, Individuen dagegen in einer *sind-ein*-Relation zu einer Art.³⁶⁹ Auf ontologische Schwierigkeiten der Artdefinitionen wird hier aber nicht weiter

³⁶³ Ebenda.

³⁶⁴ Ghiselin schreibt: „A whole can change, a part can chance, but it may not be clear which is going on. The level at which such change occurs is one thing; the way it characterizes the taxonomic levels another. This helps us to understand why we have to stipulate the sense of each homology statement.“ Ghiselin 1984, S. 108.

³⁶⁵ Toepfer 2011, Bd. 1, S. 61.

³⁶⁶ Ebenda.

³⁶⁷ a.a.O., S. 91.

³⁶⁸ Vgl. Toepfer 2011, Bd. 1, S. 93 sowie Michael T. Ghiselin (1974) A Radical Solution to the Species Problem, in: *Systematic Zoology* 23(4), S. 536-544 und David L. Hull (1978) A matter of individuality, in: *Philosophy of Science* 45, S. 335-360.

³⁶⁹ Vgl. Toepfer 2011, Bd. 1, S. 94.

eingegangen als mit dem Vermerk zu schließen, dass sich heute Positionen formieren, die eine Betrachtung von Arten als Individuen und von Arten als Klassen für kompatibel erachten und betonen, dass je nach Fragestellung die eine oder die andere Perspektive angemessen erscheine.³⁷⁰ In diesem Sinne vermögen sich gar der Artbegriff Linnés als abstrakte Einheiten der Klassifikation und der Darwins als über Abstammungsverhältnisse verbundene genealogische Einheiten je nach Kontext der Fragestellung vereinen. Wichtig aber erscheint das Gewährsein der mit ontologischen Setzungen verbundenen Implikation und damit auch des Erklärungsgehalts möglicher Antworten.

4.2.3 Dekomponierung von Organismen und Betrachtungen auf Systemebene

Zu den bislang beschriebenen Schwierigkeiten in der Zuordnung, Kategorisierung und Zergliederung von Merkmalen – auch im Hinblick auf Definitionen von Organismen und Arten – tritt eine durch die Evolutionstheorie und das Raumgreifen der Genetik aufgekommene Praxis der Dekomponierung von Organismen in Merkmale. Anknüpfend an die Mendelgenetik (siehe 4.1) und an Darwins Evolutionstheorie erscheinen Merkmale oder Gene als abgrenzbare Einheiten. Gene können variieren, Merkmale können sich verändern. Toepfer betont, es mache den Kern der Ansätze von Genetik und Evolutionstheorie aus, Organismen konzeptionell in Merkmale zu zergliedern und deren unabhängige Variation zu untersuchen. Dergestalt wird bereits vor hundert Jahren ein Organismus mit den Worten des Biologen Julius Schaxels zu einem „Eigenschaftsaggregat“. Je nach Fragestellung würde einmal das eine Merkmal und ein andermal das andere Merkmal isoliert betrachtet.³⁷¹ Gregor Mendel untersucht voneinander unterschiedene, unvermischte und konstante Merkmale und mit William Bateson werden Allele zu ersetzbaren „Merkmalseinheiten“.³⁷²

In Darwins Evolutionstheorie nehmen Merkmale (gekennzeichnet als *character*, seltener als *traits*) eine zentrale Stellung ein, als sie es sind, die sich im Laufe der Evolution verändern und ausbreiten.³⁷³ Der Organismus werde Georg Toepfer zufolge in Darwins Evolutionstheorie als veränderbares Kompositum bzw. als „ein Flickwerk immer nur relativer Anpassungen“ begriffen. Toepfer zitiert hier Peter McLaughlin und Hans-Jörg Rheinberger.³⁷⁴ Auf den

³⁷⁰ a.a.O., S. 96 f. mit Verweis auf Oliver C. Rieppel (2007) *Species: kind of individuals or individuals of a kind*, in: *Cladistics* 23, S. 373-384.

³⁷¹ Siehe Toepfer 2011, Bd. 1, S. 569; Julius Schaxel: *Grundzüge der Theoriebildung in der Biologie*, 1922 [1919], S. 15, zitiert aus Toepfer 2011, Bd. 1, S. 569.

³⁷² Gregor Mendel: *Versuche über Pflanzenhybriden*, 1901 [1866], S. 5, W. Bateson: *The problems of heredity and their solution*, in: R. C. Punnett (Hrsg.): *Scientific Papers of William Bateson Bd. 2*, 1928, S. 22. Siehe Toepfer 2011, Bd. 1, S. 568.

³⁷³ Charles Darwin: *The Descend of Man*, Band 2 (I), 1871, S. 323, siehe Toepfer 2011, Bd. 1, S. 568.

³⁷⁴ Vgl. Toepfer, Bd. 1, S. 568 f. sowie Peter McLaughlin und Hans-Jörg Rheinberger (1982) *Darwin und das Experiment*, in: *Dialektik* 5, S. 40; überarbeitetes Manuskript 2020, S. 20.

Kontext dieser Aussage soll kurz eingegangen werden, bedarf sie doch einer Einordnung in Darwins Evolutionstheorie. McLaughlin und Rheinberger betonen, Darwin habe keinen ausgearbeiteten Organismusbegriff und auch keinen Versuch unternommen, die Evolutionstheorie vom Organismus her zu explizieren. Darwins Organismus könne als Ansammlung von im Prinzip beliebig kombinierbaren Merkmalen begriffen werden, deren verwirklichte Kombinationen die Selektionsprodukte seien. Die gestaltende Kraft und damit der „Motor der Evolution“ sei aber nicht dem Materiesystem inhärent.³⁷⁵ Die Eigenschaften eines Organismus könnten nicht vollständig aus den Eigenschaften seiner Teile erklärt werden – nur aus der Geschichte des Systems, das sie hervorgebracht hat.³⁷⁶ Evolution wird als supraorganismischer Prozess verstanden, der sich durch und an Organismen vollzieht: „Die Natur mit ihren beginnenden und vergehenden Arten hat eine historische Dimension wie diese Arten selbst, sie ist ein öko-historischer Prozess, der es stets nur zu annähernd stationären Zuständen bringt, ein selbstregulierendes System, dessen Systembedingungen das sich stets verändernde Resultat seiner eigenen Aktionen sind.“³⁷⁷ Anpassungen sind damit immer nur relativ; sie unterliegen dem Wandel des Systems. Was als annähernd stationärer Zustand ausgemacht wird, gleicht dem Abschnitt eines Stammbaums zwischen zwei Gabelungen. Die Festsetzung ist abhängig von der Klassifikationstätigkeit und unterliegt damit einer zeitlichen Komponente.³⁷⁸ Für das Evolutionsgeschehen selbst spielt Zeit für Darwin indes keine Rolle: „Das bloße Verstreichen der Zeit selbst bewirkt nichts, weder für noch gegen natürliche Selektion“. Es sind die „gegenseitigen Beziehungen aller organischen Wesen“ (Darwin 1872), die den Evolutionsgrund markieren.³⁷⁹ Indem für Darwin Anpassungen nicht Abweichungen der Organisationsform einer Art, sondern Ursache und damit Entstehungsgrund sind, wird der Typus zum Merkmalsdurchschnitt einer veränderlichen Population: „Dieser Merkmalsdurchschnitt ist mittelbar, durch Selektion bewirkte, Umweltreflexion, unter der Einschränkung organismischer Konstitutionsbedingungen.“³⁸⁰ Ein Organismus mit seinen Funktionen und Organen ist demnach ein „Flickwerk“ relativer Anpassungen, als die Struktur

³⁷⁵ Peter McLaughlin und Hans-Jörg Rheinberger (1985) Darwin und der Begriff des Organismus, in: *Organismus und Selektion – Probleme der Evolutionsbiologie: 17. Arbeitsgespräch zu Fragen der Phylogenetik und Systematik in der Außenstelle Lochmühle*, 25.-27.3.1983, Aufsätze und Reden der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft 35, S. 17.

³⁷⁶ McLaughlin und Rheinberger [1982], überarbeitetes Manuskript 2020, S. 20.

³⁷⁷ McLaughlin und Rheinberger [1982], überarbeitetes Manuskript 2020, S. 20 sowie McLaughlin und Rheinberger 1985, S. 7.

³⁷⁸ McLaughlin und Rheinberger [1982], überarbeitetes Manuskript 2020, S. 18 f.

³⁷⁹ Charles Darwin: *Origin of Species*, 6. Auflage 1901 [1872], S. 116 und 152, zitiert aus McLaughlin und Rheinberger [1982], überarbeitetes Manuskript 2020, S. 12.

³⁸⁰ Vgl. McLaughlin und Rheinberger [1982], überarbeitetes Manuskript 2020, S. 18 und S. 19 (Zitat) sowie McLaughlin und Rheinberger 1985, S. 16.

seines Wesens mit anderen Wesen in Beziehung steht. Oft bleibt diese Beziehung verborgen und so ist der Organismus nicht nur ein Flickwerk, sondern zugleich „ein Spiegel seiner Umweltanforderungen mit blinden Flecken“.³⁸¹ Die zugrunde liegenden Prozesse sucht Darwin auf experimentellem Weg zu erhellen. McLaughlin und Rheinberger heben den Stellenwert des Experiments nicht nur für die Struktur von Darwins Evolutionstheorie hervor, sondern auch für deren Gehalt. Der Prozess der Evolution werde experimentell eingeholt, indem eine „Manufaktur der Arten“ unter kontrollierbaren Bedingungen simuliert werde. Darwin leite nicht aus den Gesetzen der Physiologie die Ordnung der Natur ab, er zeige, dass die Gesetze der Ökologie die Organisation von Lebewesen mitbestimmen.³⁸² „Die Moleküle“ geraten, so McLaughlin und Rheinberger, „unter das Diktat der Ökonomie“.³⁸³ Im Ganzen zeugt Darwins Ansatz weniger von einer Praxis der Dekomponierung als von einer Betrachtung auf Systemebene. Schreibt Emanuel Rádl von „Darwins Auflösung des Organismus in Eigenschaften“³⁸⁴, muss dies vor dem Hintergrund gelesen werden, dass es Darwin um die Mechanismen der Evolution geht, nicht um die Produkte. Sein Vorhaben setzt an der morphologischen, nicht an der physiologischen Art an.³⁸⁵ Er simuliert den Vorgang der Veränderung von Organismen innerhalb eines Systems. Veränderungen und Anpassungen werden über Merkmale beschrieben. Die Merkmale allein aber sind nicht konstitutiv für den Organismus: Ein Organismus im Sinne Darwins ist Teil und Bildner seines Systems zugleich.

Wie Toepfer schreibt, fand die besonders in der Physiologie betriebene Praxis der Dekomponierung bereits im 19. Jahrhundert Kritik mit Verweis auf die Einheit von Individuen. Dem Prinzip der Geschlossenheit von Merkmalsaggregationen standen mehr ganzheitliche Betrachtungen gegenüber – eine Entwicklung, die auch heute floriert. Die Frage nach dem

³⁸¹ McLaughlin und Rheinberger [1982], überarbeitetes Manuskript 2020, S. 20.

³⁸² Vgl. McLaughlin und Rheinberger [1982], überarbeitetes Manuskript, S. 16 und S. 20.

³⁸³ McLaughlin und Rheinberger 1985, S. 20.

³⁸⁴ Emanuel Rádl: *Geschichte der Biologischen Theorien*, 1905-09/13, Bd. 2, S. 503 zitiert aus Toepfer 2011, Bd. 1, S. 569.

³⁸⁵ Thomas Henry Huxley unterscheidet morphologische Arten und physiologische Arten. Thomas H. Huxley (1860) Darwin on the origin of species, in: *Westminster Review N.S.* 17, S. 555. Physiologische Arten sind gekennzeichnet durch die Fortpflanzungsfähigkeit der ihr zugehörigen Mitglieder. Huxley sah den Schwachpunkt in Darwins Theorie darin, dass selektive Züchtung nicht das Entstehen physiologischer Spezies erklären könne. Es sei also nicht gezeigt worden, dass Auslese Unfruchtbarkeit im Sinne der Entstehung separater Arten hervorzubringen imstande sei. McLaughlin und Rheinberger weisen darauf hin, dass Huxley zwar damit richtig liege, dass Darwin nicht gezeigt habe, dass natürliche Auslese die tatsächliche Ursache für physiologische Spezies sei, der Fehler aber darin bestehe anzunehmen, dass dies überhaupt möglich wäre: „Wenn man annimmt, das grundsätzliche Resultat der Selektion sei die Adaption von Merkmalen und Eigenschaften von Organismen an deren Umwelt, dann erkennt man leicht, dass Unfruchtbarkeit keine physiologische Eigenschaft ist, die direkt selektiert werden kann. Auslese kann niemals gradweise leichte Modifikationen von Individuen hin zu Paarungsunfähigkeit mit anderen Individuen erzwingen. Reproduktive Isolation kann durch Divergenz erklärt werden, aber Unfruchtbarkeit kann nur die indirekte Folge physiologischer, morphologischer oder ethologischer Divergenz sein. Vgl. McLaughlin und Rheinberger [1982], überarbeitetes Manuskript 2020, S. 15.“

Verhältnis der Organismen zu ihrer Umwelt rückt in den Fokus des Interesses, indem dynamischen und sich gegenseitig bedingenden Interaktionen besondere Aufmerksamkeit geschenkt wird. Mit dem Konzept der *Nischenkonstruktion* etwa wird ein Organismus als Mitkonstrukteur seiner Umwelt begriffen.³⁸⁶ Ein ähnlich konstruktivistischer Ansatz liegt auch der *Theorie der Entwicklungssysteme (Developmental Systems Theory, DST)* zugrunde, derzufolge sich nicht Organismen, sondern Organismus-Umwelt-Systeme entwickeln. Das Konzept der DST wird wie folgt beschrieben: „Der Lebenszyklus eines Organismus ist durch Entwicklungsprozesse *konstruiert*, welche nicht von Genen programmiert oder präformiert sind, sondern durch die *Interaktion* des Organismus mit seiner inneren und äußeren Umwelt zustande kommen. Genetische und jede andere Information für die Entwicklung wird durch die Interaktion innerhalb des Entwicklungssystems erst konstruiert.“³⁸⁷ Evolution vollzieht sich der DST zufolge an unvorhersehbaren Zyklen von Selektion und Nischenkonstruktion und damit in einer Art „Koevolution von Organismus und Umwelt“. Die wechselseitige Konstruktion von Organismus und Umwelt wird in der DST nicht als sekundäres Problemfeld angesehen; sie bestimmt den zentralen Gegenstand der Forschung.³⁸⁸

4.2.4 Merkmale und Eigenschaften im Kontext von Form und Funktion

Nach der bislang mehrheitlich taxonomisch ausgerichteten Betrachtung von Merkmalen und Eigenschaften sollen zuletzt Merkmale und Eigenschaften im Kontext von Form und Funktion im Vordergrund stehen. Damit verbundene Schwierigkeiten werden schlaglichtartig beleuchtet, bevor in Kapitel 4.3 der Begriff der Funktion eingehend betrachtet wird.

Zunächst kann mit Toepfer resümiert werden, dass sich der Merkmalsbegriff im Ganzen als nur schwer bestimmbar erweist. Toepfer macht für die Bestimmung eines Merkmals zwei allgemeine Regeln aus. Erstens: *Ein Merkmal ist für ein Taxon kennzeichnend*. Zweitens: *Ein Merkmal ist im Vergleich von verschiedenen Taxa möglichst unabhängig von anderen Merkmalen (Separabilität)*.³⁸⁹ In der Separabilität aber liegt nun eine Problematik begründet, die besonders bei evolutionären Erklärungen zum Tragen kommt. Grob umrissen streift diese Problematik Fragen nach der kausalen Wirksamkeit von Merkmalen im Kontext der natürlichen

³⁸⁶ Manfred D. Laubichler: Systemtheoretische Organismuskonzeption, in: *Philosophie der Biologie: eine Einführung*. (Hrsg.) Ulrich Krohs und Georg Toepfer, 2005, S. 117.

³⁸⁷ Karola Stotz: Organismen als Entwicklungssysteme, in *Philosophie der Biologie: eine Einführung*. (Hrsg.) Ulrich Krohs und Georg Toepfer, 2005, S. 129 und S. 125 [Hervorhebungen im Original]. Die DST versteht sich als eine über „reine Lippenbekenntnisse“ eines „interaktionistischen Konsens“ hinausgehende Theorie. Stotz 2005, S. 126. Grundlegung findet die DST in Susan Oyama: *The Ontogeny of Information: Developmental Systems and Evolution*, 2000 [1. Aufl. 1985].

³⁸⁸ Stotz 2005, S. 135 [Zitat] und S. 140.

³⁸⁹ Siehe Toepfer 2011, Bd. 1, S. 571.

Selektion. Auch wenn ein Teil mehrere Merkmale tragen kann, geht Toepfer zufolge eine Dekomponierung häufig mit einer Korrelation einer Anzahl von Merkmalen mit einer Anzahl von Teilen und einer Korrelation der Anzahl der Art der Teile mit einer Anzahl von Funktionstypen einher. Ein komplexer Organismus habe viele Funktionen und so können viele Teile und Merkmale angegeben werden.³⁹⁰ Elliott Sober etwa argumentiert dafür, evolutionär relevante Merkmale über ihre kausale Wirksamkeit in Selektionsprozessen zu definieren. Zwei Eigenschaften wären dann unterschiedliche Merkmale, wenn sie einen unterschiedlichen selektiven Wert hätten. Merkmalen werden Fitnesswerte zugesprochen und über diese Werte Quantifizierungen und Verallgemeinerungen vorgenommen. Ein solches Konzept der Merkmalsfitness aber ist eine abstrakte Eigenschaft und so bestehe Sober zufolge die Notwendigkeit, Merkmalen einen von Individuen unabhängigen ontologischen Status zuzusprechen.³⁹¹ So haben Merkmale eine Fitness unabhängig von ihren Trägern. In Sobers Konzept der Merkmalsfitness sind Merkmale insofern abstrakte Einheiten, als für sie in einem philosophisch-technischen Sinne ein Wert angenommen werden kann, den ein Merkmal zur Fitness beiträgt, ohne dass gleichzeitig der Merkmalsträger selektiert wird. Er unterscheidet dementsprechend zwischen vorteilhaften Merkmalen (*selected-for traits*) und fitten Merkmalen (*selected traits*).³⁹² Tragen Merkmale ursächlich zur Fitness eines Trägers bei, sind sie *selected-for traits* (*selected-for* wird verstanden als transitives Verb, nicht als Präposition). Es gibt aber auch Merkmale, die selektiert werden (*selected*), ohne einen Beitrag zur Fitness zu leisten, etwa wenn sie an nützliche Merkmale gebunden sind. Dann ist ein Merkmal fitter und erfolgreicher als der Durchschnitt, ohne selbst einen Beitrag zur Fitness zu leisten. Es kann damit Selektion von fitten, aber von nicht vorteilhaften Merkmalen geben. Es gibt vorteilhafte Merkmale, die nicht fitter sind, und es gibt eine Schnittmenge von Merkmalen, die vorteilhaft sind und auch selektiert werden. Sober betont, dass es die fitteren Merkmale seien, die evolvieren, nicht zwingend die vorteilhaften. In den Fällen aber, in denen vorteilhafte Merkmale unabhängig seien, also nicht mit anderen korrelieren, seien sie auch fitter.³⁹³

³⁹⁰ a.a.O., S. 570.

³⁹¹ a.a.O., S. 570 mit Verweis auf Elliott Sober (1981) *Evolutionary theory and the ontological status of properties*, in: *Philosophical Studies* 40, S. 147-176.

³⁹² Elliott Sober: *Philosophy of Biology*, 2000, S. 79.

³⁹³ Vgl. Peter McLaughlin: What Fodor got right about Darwin and what he didn't, Manuskript 2010, S. 12 mit Verweis auf Sober 2000, S. 80. McLaughlins Artikel nimmt Bezug auf Jerry Fodor und Massimo Piatelli-Palmarini: *What Darwin Got Wrong*, 2010. McLaughlin geht dabei auf Äquivokationen des englischen Ausdrucks *selection for* ein. Im Englischen gäbe es drei Bedeutungen von *selection for*, die Fodor und Piatelli-Palmarini in ihrer Kritik am Darwinismus ohne Unterscheidung verwenden. Erstens: *Selection for* kann meinen *selection* bzw. *to select*. Zweitens: Mit *selection for* kann der Grund für die Selektion gemeint sein, z. B. „The heart was selected for pumping blood.“ Selektion hat in dieser Verwendung die Bedeutung von *selection of* ($X = \text{Entität}$) und von *selection for* ($Y = \text{Eigenschaft}$). Man kann unterscheiden zwischen einer Selektion von Entitäten und von einer Selektion der Entitäten aufgrund ihrer Eigenschaften. In dieser Verwendung von *selection for* kann aber kein

Nun sind es gerade Korrelationen von Merkmalen, die hinsichtlich der Separabilität Schwierigkeiten bereiten. Toepfer führt an, es werde dabei zwischen logisch korrelierten und empirisch korrelierten Eigenschaften unterschieden. Logisch korreliert seien Merkmale, die nicht voneinander getrennt werden könnten oder in der Natur nicht getrennt vorkämen wie rote Blutfarbe und Hämoglobin. Empirisch korreliert seien Merkmale, die meist zusammen erschienen. Auch würden manche Autoren „empirisch perfekt miteinander korrelierende Merkmale“ als ein Merkmal ansehen.³⁹⁴ McLaughlin betont, dass aus Perspektive der natürlichen Selektion zwei korrelierende Merkmale ein Merkmal seien: „If there is no variation in the population with respect to possession of the two traits, we can’t even assert that there are different ‘genes for’ the two traits in the traditional population genetics sense.“³⁹⁵ Auch gebe es aus Sicht der Natur keine Hitchhiker oder Freerider. Dies sei vielmehr Ausdruck unserer Verwunderung darüber, dass die Natur das Offensichtliche nicht sehe: „We can analyze a complex biological trait into various components, which purportedly could be (but are not) transmitted separately, but, as long as the components always occur together, selection cannot operate on them independently. There can be no selection for or against them individually.“³⁹⁶ Gegen den Anspruch kausaler Erklärungen im Rahmen der natürlichen Selektion weist McLaughlin darauf hin, dass Organismen selektiert würden und nicht Merkmale. Die Funktion eines Merkmals sei nicht, wofür es selektiert werde. Technisch betrachtet selektiere die Natur etwa Leoparden mit Flecken, nicht Leoparden aufgrund ihrer Flecken. Das Merkmal evolviere, weil es erfolgreich ist und nicht, weil es den Erfolg verursache: „It is simply not true that the function of a trait is ‘that for which’ it was selected. [...] Traits are not selected for what they

Merkmal (*Y*) selektiert werden, ohne auch den Merkmalsträger (*X*) zu selektieren. An diesem Punkt setzt die Kritik Fodors und Piatelli-Palmarinis an. Sie argumentieren, die Natur könne nicht *X* für *Y* selektieren. Allerdings – so betont McLaughlin – liege dem Argument u. a. ein Missverständnis dessen zugrunde, was *selection for* meint bzw. meinen kann. Drittens nämlich ist *selection for* ein philosophischer Fachausdruck mit technischer Bedeutung. *Selection for* kann – wie bei Sober – eine Aussage über die Selektion eines Merkmals machen, ohne eine Aussage über die Selektion eines Merkmalsträgers zu machen. Ein *selected-for trait* kann kausal zur Fitness beitragen, muss aber nicht zwingend selektiert werden. *Selected-for traits* sind nach Sobers Verständnis eine Schnittmenge von „Freeridern“ und von „Suckern“. Freerider sind fitter, weil sie selektiert werden, selbst aber nicht kausal zur Fitness beitragen, Sucker sind *selected-for traits*, aber nicht fitter, weil sie beispielweise an abträgliche Merkmale gekoppelt sind, und es gibt eine Schnittmenge von Merkmalen, die *selected-for* und fitter sind. Fodor und Piatelli-Palmarini indes sehen, so McLaughlin, *selected-for* als Spezialfall von *selection of* und damit als Unterklasse von *selected traits*. In diesem Fall würde es tatsächlich keinen Sinn machen zu sagen, es gäbe Selektion von *X* für *Y*. Mit dem von Sober eingeführten Konzept von *selection for* im Sinne von *selected-for traits* indes gibt es Selektion von *X* und Selektion von *Y*. Die Kritik Fodors und Piatelli-Palmarinis greife ins Leere. Siehe McLaughlin 2010, S. 9 ff. Für eine kritische Unterscheidung verschiedener Sprechweisen über Selektion und deren Bedeutung siehe auch Peter McLaughlin: *Selection of, for, with and against*, in: Peter K. Machamer und Gereon Wolters (Hrsg.): *Thinking about Causes: from Greek Philosophy to Modern Physics*, 2007, S. 265-283.

³⁹⁴ Toepfer 2011, Bd. 1, S. 571.

³⁹⁵ McLaughlin 2007, S. 271. Verstanden im Sinne von Differenzursachen, siehe auch Unterkapitel 4.1.1 *Gene als physische Entitäten und Differenzursachen*.

³⁹⁶ Ebenda.

do because they are not selected at all. It is organisms that are selected, and they are selected for their reproductively relevant traits. Neither nature nor Darwin's pigeon breeder can select traits; they can select only whole organisms. And whole organisms don't have functions."³⁹⁷ Die natürliche Selektion erhebe nicht den Anspruch zu erklären, warum Organismen oder Merkmale selektiert werden. Sie erklärt die Struktur der Population und die Form zukünftiger Individuen, wenn Organismen eines bestimmten Typus selektiert werden.³⁹⁸

4.2.5 Zwischenfazit

Zum Abschluss des Kapitels *Merkmal, Eigenschaft und Form* gilt es, diesen bestimmten Typus im Rahmen von Merkmal, Eigenschaft und Form für Erklärungen zur Evolution der Kooperation grob zu umreißen. Die vorliegende Arbeit fußt auf dem Versuch einer Reformulierung des Problems der Evolution der Kooperation als einer Selektion von Mechanismen für die Evolution der Kooperation. Ausbuchstabiert meint die Sprechweise einer Selektion von Mechanismen für die Evolution der Kooperation eine Selektion von Formen strategischer Organismen mit Merkmalen für die Instanziierung von Mechanismen für Kooperation. Ein solcher Mechanismus besteht aus einem Konglomerat von Merkmalen und muss auch bei Individuen der gleichen Art nicht gleich sein. Die in der Reformulierung benutzte Sprechweise einer Selektion von Mechanismen markiert das Vorhandensein eines Differenzmerkmals im populationsbiologischen Sinn. Verfügt ein Organismus über einen Mechanismus, kann er sich bewusst oder unbewusst strategisch verhalten. Ein Beobachter kann dem Verhalten die Eigenschaft zusprechen, defektiv oder kooperativ zu sein und das Verhalten entsprechend klassifizieren. Die Klassifikation erfolgt nach Beobachterinteresse. Man kann eine Klasse egoistischer Typen und eine Komplementklasse nicht egoistischer Typen bilden. Grundlage der Klassenbildung ist funktionale Ähnlichkeit, nicht Homologie. Die Klassen beinhalten keine Aussage über die Phylogenese, sie sind rein logisch. Mit der Bezeichnung Kooperation kann man der Komplementklasse einen Eigennamen geben und sie nach Erklärungsmechanismen in die Unterklassen F_1 - F_5 einteilen. Die Mitglieder der Klasse Kooperation haben miteinander aber nicht zwingend mehr gemeinsam als jeweils mit einem Mitglied der Klasse Egoismus (siehe auch Kapitel 2.3). Die Klassenbildung hat Auswirkungen auf Erklärungen zur Evolution der Kooperation. Man darf nicht den Fehler begehen, die Frage nach der Evolution der Kooperation auf logischer Ebene zu verorten. Kooperation ist eine funktionale Kategorie. Weder ganze Klassen noch deren Mitglieder haben eine Funktion. Auch

³⁹⁷ McLaughlin 2001, S. 159 f. sowie Peter McLaughlin: What Fodor got right about Darwin and what he didn't, Manuskript 2010, S. 6 ff.

³⁹⁸ Vgl. McLaughlin 2010, S. 4 ff.

haben logische Klassen keine Vergangenheit und keine Zukunft. Es sind natürliche Systeme, die evolvieren, nicht Klassen. So liegt auch die Antwort nicht auf der Ebene der Logik, gleichwohl eine Betrachtung der logischen Struktur den Blick für die Antwort schärft.

Eine Antwort auf die Frage nach der Evolution der Kooperation natürlicher Systeme muss auf empirischer Ebene mit einer Selektion der zur Kooperation befähigenden Voraussetzungen angesiedelt werden – und damit auf Ebene der Mechanismen. Die Selektion liest Organismen mit Merkmalen aus, sie schafft neue Merkmale durch Rekombination und die Mutation hält die Divergenz aufrecht. Es entstehen Konglomerate von Merkmalen, die einen Organismus zum strategischen Organismus machen. Ein solcher strategischer Organismus kann in einer Umwelt wie in der eines Gefangenendilemmas kooperativ oder defektiv agieren. Körperliche Voraussetzungen kann man ebenso wie Verhaltensformen als Merkmale kennzeichnen. Im funktionalen Zusammenhang kann man einem Verhalten die Eigenschaft zusprechen, kooperativ oder defektiv zu sein. Kooperation aber entsteht nur im Zusammenspiel mit mindestens einem anderen nicht notwendigerweise artgleichen Organismus und damit innerhalb eines überorganismischen Systems. Dementsprechend ist Kooperation kein Merkmal, keine Strategie und keine Eigenschaft. Kooperation ist eine Funktion.

4.3 Funktion

Der Begriff der Funktion spielt für die Reformulierung des Problems der Kooperation eine zentrale Rolle. Nicht bei Genen, Merkmalen, Strategien oder Spielzügen handelt es sich um Kooperation, sondern bei deren Wirkungen im Kontext ökologischer Erklärungen innerhalb eines Systems. Kooperation wird in dieser Arbeit als Funktion verstanden. Hier setzt auch die Reformulierung des Problems der Kooperation an. Die Reformulierung beschreibt eine Konzeptualisierung der Evolution der Kooperation, in der es strategische Organismen sind, die von der natürlichen Selektion ausgelesen werden und nicht etwa für das Individuum scheinbar abträgliche Gene oder Merkmale. Die strategischen Organismen sind es, die durch Interaktion in einem System Kooperation instanzieren und nutzbar machen können.

Wie in den Unterkapiteln 4.1 und 4.2 sollen auch in Unterkapitel 4.3 zunächst die mit dem Begriff verbundenen grundlegenden theoretischen Konzepte vorgestellt werden, bevor der Begriff der Funktion auf das Themenfeld der Kooperation übertragen wird. Gleichwohl erfolgt hier der erste Schritt im Vergleich zu den vorangegangenen Kapiteln weit schneller und ausführlicher, bevor dann im zweiten Schritt auf die Implikationen für das Thema eingegangen wird. Dies hat zwei Gründe: Kooperation wird als Funktion verstanden. Damit unterscheiden sich die Betrachtungen in einem wesentlichen Punkt von denen über Gene, Merkmale,

Eigenschaften und Formen. Zudem muss angesichts der seit Mitte des 20. Jahrhunderts intensiv geführten Debatte über die Bedeutung und das Verständnis des Funktionsbegriffs inhaltlich eine noch stärkere Eingrenzung erfolgen, um nicht den Umfang zu sprengen und zugleich das Thema der Arbeit zu verwässern. Neben einer allgemeinen Vorstellung des Funktionsbegriffs leistet Unterkapitel 4.3 zudem eine Entlastung für die auf der Konzeptualisierung von Kooperation aufbauende und in Kapitel 5 konkretisierte Reformulierung des Problems der Kooperation.

4.3.1 Alltagssprache, Artefakte und Biologie

Ursprünglich bezeichnet der Ausdruck Funktion die einer Person öffentlich zugewiesene Aufgabe, ein Amt mit Verpflichtungen oder allgemeine Dienstverrichtungen. Im heutigen alltäglichen Sprachgebrauch entspricht die Bedeutung des Ausdrucks Funktion in etwa den Ausdrücken Verrichtung oder Tätigkeit. Übertragen auf biologische Sachverhalte verhält es sich ähnlich in der Anwendung des Begriffs innerhalb der Physiologie, wenn Organen innerhalb eines Systems zugesprochen wird, eine Funktion zu haben oder einer Funktion zu dienen.³⁹⁹ Georg Toepfer definiert eine Funktion wie folgt: „Eine Funktion ist eine systemrelevante Wirkung einer Komponente in einem organisierten System, d. h. diejenige Wirkung in einem System von wechselseitig voneinander abhängigen Teilen (oder Prozesstypen), die zur Aufrechterhaltung der anderen Teile (Prozesstypen) des Systems und damit, wegen der wechselseitigen Abhängigkeit der Teile, auch zur eigenen Erhaltung beiträgt.“⁴⁰⁰ Toepfer weist hierbei auf die komplexen Verhältnisse zwischen morphologischen Strukturen und Funktionen hin. Viele Strukturen seien gleichzeitig in verschiedenen Funktionskreisen eingebunden: Die Hufe pferdeartiger Tiere können der Lokomotion und der Verteidigung dienen, das Maul maulbrütender Fische dient der Ernährung und der Brutfürsorge, die Legebohrer der Schlupfwespen der Fortpflanzung und der Verteidigung. Zudem könne eine Funktion von verschiedenen Strukturen ausgeführt werden, wie die Lokomotion eines Vogels von Beinen oder Flügeln, oder der Schutz eines Tieres durch seine Färbung oder durch sein Fluchtverhalten. Auch können Funktionen über Strukturen vermittelte Beziehungen zueinander haben, wenn etwa ein Dompfaffweibchen auf die rote Farbe von Nahrung, aber auch auf die rote Farbe eines vermeintlichen Geschlechtspartners reagiert. Insgesamt scheinen viele sozial wirksame Stimuli auf anderen Stimuli aufzubauen.⁴⁰¹

³⁹⁹ Vgl. Christian Thiel: „Funktion“, in: Mittelstraß 2004, Bd. 1, S. 691.

⁴⁰⁰ Toepfer 2011, Bd. 1, S. 644.

⁴⁰¹ Siehe Toepfer 2011, Bd. 1, S. 646 f.

In der Biologie findet der Funktionsbegriff vielfach Verwendung; dabei stehen einzelne Funktionsbegriffe oftmals unabhängig nebeneinander. Unterschieden werden beispielweise *Erhaltungsfunktion* (Beitrag eines Teils zur Erhaltung eines Systems), *Anpassungsfunktion* (Entstehung eines organischen Merkmals durch natürliche Selektion), *Gestaltungsfunktion* (an einem Gegenstand zu einem Zweck entworfene Merkmale) und *Gebrauchsfunktion* (Verwendung eines Gegenstandes zu einem bestimmten Zweck).⁴⁰² Auch zwischen verschiedenen Arten einer Funktion kann unterschieden werden; so etwa zwischen *Entwurfsmfunktion*, *Gebrauchsfunktion* und *Dienstfunktion*. Peter McLaughlin macht dies am Beispiel eines Artefakts deutlich: Ein Stahlrohr kann dazu *intendiert* sein, Wasser zu leiten (Entwurfsmfunktion). Vom Verbraucher kann es als Kleiderstange *gebraucht* werden (Gebrauchsfunktion). Weiterhin kann es dazu *dienen*, den Schrank bemerkbar oder unbemerkbar zu stabilisieren (Dienstfunktion). Erfüllt ein Artefakt seinen Dienst unabsichtlich, *funktioniert* es *als* Etwas.⁴⁰³ Bei einem Artefakt fällt die Funktion meist mit der intendierten Wirkung zusammen. In einem künstlichen System erklärt die Leistung eines Dings den Zweck und damit die Existenz als Mittel. In der Biologie werden als Zweck in letzter Instanz meist das Überleben oder die Fortpflanzung angesehen. Betrachtet man Dinge als Mittel zum Zweck, schreibt man ihnen Funktionen zu – so auch Organen, Merkmalen und Verhaltensweisen.⁴⁰⁴

Während die Zuschreibung als Mittel zum Zweck bei Artefakten und damit innerhalb künstlicher Systeme unproblematisch ist, bringt die Zuschreibung von Funktionen innerhalb natürlicher Systeme Intentionalität mit ein. Überträgt man Funktionszuschreibungen wie Entwurfsmfunktion, Gebrauchsfunktion oder Dienstfunktion von Artefakten auf Organe, Merkmale oder Verhaltensweisen und behandelt Organismen als wären sie Artefakte, werden Dinge als Mittel zum Zweck betrachtet. Damit wird zugleich eine Wirkung durch Endursachen (Teleologie) auf einen biologischen Sachverhalt übertragen und technische Normativität eingeführt (hat etwas eine Funktion, soll es diese auch ausführen können).⁴⁰⁵ Die Frage nach dem Verhältnis von Mittel und Zweck innerhalb eines natürlichen Systems führt mit McLaughlin gesprochen zum „zentralen philosophischen Problem“ der funktionalen Erklärung. Grob umrissen beinhaltet es die Frage, „ob wir einem Ding eine Funktion zuschreiben können, auch ohne es als Mittel zum Zweck zu betrachten.“⁴⁰⁶

⁴⁰² a.a.O., S. 647.

⁴⁰³ Siehe Peter McLaughlin: Funktion, in: *Philosophie der Biologie: eine Einführung*. (Hrsg.) Ulrich Krohs und Georg Toepfer, 2005, S. 22.

⁴⁰⁴ Vgl. McLaughlin 2005, S. 19.

⁴⁰⁵ a.a.O., S. 20 f.

⁴⁰⁶ Siehe McLaughlin 2005, S. 19 f.

4.3.2 Teleologie und technische Normativität

Toepfer hebt darauf ab, dass Funktionen in der Biologie sowohl Ereignissen als auch Strukturen zugeschrieben werden. Insofern verlaufe der Funktionsbegriff parallel zum Ursachenbegriff, als auch Ursachen Ereignisse oder Zustände sein können. Oft würden dabei physische Struktur und Ereignischarakter nicht genau unterschieden. Beispielsweise könne dem Herzen als physischem Gegenstand eine Funktion zugeschrieben werden, aber auch dem von ihm ausgehenden Ereignischarakter des Blutpumpens.⁴⁰⁷ Als eine bedeutende Unterscheidung innerhalb des Funktionsbegriffs kennzeichnet Toepfer zudem die Unterscheidung zwischen *einer* und *der* Funktion eines Merkmals. Die Unterscheidung bemesse sich daran, ob es sich um ein singuläres Ereignis handle oder ob es in charakteristischer Weise für ein System nützlich sei. Toepfer konstatiert: „Funktionsaussagen beziehen sich also (meist) nicht auf einzelne Fälle, sondern sie betreffen eine allgemeine Systematisierung eines Teils in einem System.“⁴⁰⁸ Nicht jedes einzelne Ereignis werde demnach als Funktion angesehen; ein Ereignis könne auch nur situativ *funktional* sein. Als Beispiel nennt Toepfer die Fußverletzung eines Lemmings, die einen Sturz ins Meer im Gefolge seiner Artgenossen verhindere. So könne auch eine Fehlfunktion funktional sein, ohne eine Funktion zu sein.⁴⁰⁹

Biologische Funktionszuschreibungen beinhalten Toepfer zufolge eine „holistische Note“, als Ereignisse oder Strukturen in ein ganzheitliches Gefüge integriert werden. Dies könne etwa ein Ökosystem oder ein Organismus als kausales System mit spezifischem Vermögen sein. Mit der Zuweisung einer Funktion gehe die Zuweisung einer Rolle innerhalb eines Systems einher. Mit der Systematisierung von Prozessen und Strukturen werde über die Zweckmäßigkeit „eine spezifisch biologische Perspektive“ eingenommen, die sich in anderen Naturwissenschaften nicht finde.⁴¹⁰ Die Zweckmäßigkeit aber sei kein naturgesetzlich determinierter Zusammenhang. Zustände könnten regelmäßig verknüpft sein, die Verknüpfung selbst ist dabei aber kein Naturgesetz. Vielmehr seien funktionale und teleologische Beurteilungen in der Biologie mit normativen Konzepten verbunden. Das Nichterreichen eines Ziels ändere nichts an dessen Status als Ziel: als eines, das hatte erreicht werden *sollen*.⁴¹¹

Auf den Aspekt der Normativität in der Funktionszuschreibung hebt auch McLaughlin ab und stellt die Problematik in den Kontext des Typusbegriffs, als er es sei, der Normativität ins

⁴⁰⁷ Siehe Toepfer 2011, Bd. 1, S. 648.

⁴⁰⁸ Ebenda.

⁴⁰⁹ Siehe Toepfer 2011, Bd. 1, S. 648 [Hervorhebung im Original] in Anlehnung an William A. Wimsatt (1972) *Teleology and the logical structure of function statements*, in: *Studies in History and Philosophy of Science* 3, S. 50 f.

⁴¹⁰ Toepfer 2011, Bd. 1, S. 648.

⁴¹¹ a.a.O., S. 655. Toepfer weist darauf hin, dass in rein kausalen Beschreibungen Prozesse nicht normativ vor anderen ausgezeichnet würden.

Spiel bringe. Genauer: „Der Typusbegriff selbst beinhaltet eine technische Normativität, die von der bestimmten Deutung des Begriffs der Funktion unabhängig ist; d. h. die Normativität, die dem Funktionsbegriff anzuhaften scheint, liegt darin, dass ein Individuum, das den Typus vertritt, die typischen Eigenschaften haben *soll* – ob dies funktionale, strukturelle oder sonstige Eigenschaften sind. Das Problem, dass Funktionszuschreibungen Normen ins Spiel zu bringen scheinen, liegt eher am Typusbegriff als am Funktionsbegriff.“⁴¹² McLaughlin macht dies am Beispiel der Flügel von Taube und Pinguin deutlich: Bei Tauben haben die Flügel die Funktion, das Fliegen zu ermöglichen. Nicht so bei Pinguinen. Das Merkmal Fliegenkönnen gehört zum Arttypus der Tauben, nicht aber zum Arttypus der Pinguine. Kann eine Taube nicht fliegen, liegt eine Fehlfunktion der Flügel vor. Ein typischer Pinguin aber kann nicht fliegen und Nichtfliegenkönnen beim Pinguin ist keine Fehlfunktion. Den Flügeln der Pinguine als Typus wird das Merkmal Fliegenkönnen gar nicht erst zugesprochen. Nun kann ein Individuum seinen Typus besser oder schlechter instanzieren – eine Taube kann besser oder schlechter fliegen. Hierin liegt McLaughlin zufolge die mit dem Typusbegriff einhergehende Normativität. Unter eine Gattung oder eine Klasse falle etwas entweder ganz oder gar nicht. Einem Typus indes *entspreche* ein Ding bzw. ein Individuum mehr oder weniger gut.⁴¹³ Es ist also weniger die Ausrichtung auf ein Ziel hin, die die Normativität ins Spiel bringt, als der mit Merkmalen verbundene Typusbegriff selbst. Ein Typus beschreibt eine bestimmte Form. Eine Form ist wie in 4.2 dargelegt über bestimmte Merkmale gekennzeichnet. Was als Kennzeichen gilt, hängt vom Untersuchungsfeld und in bedeutendem Maße vom Forscherinteresse ab. Die technische Normativität einer Funktion ist also nicht primär Teil des Funktionsbegriffs, sondern der Typenbeschreibung.

4.3.3 Zwischenfazit: Kooperation als Funktion

An dieser Stelle kann ein erstes Zwischenfazit in der Übertragung und Anwendung des Funktionsbegriffs auf den Gegenstand der Kooperation gezogen werden. Wie eingangs betont, wird Kooperation in dieser Arbeit als Funktion verstanden. Das ist insofern von zentraler Bedeutung, als sich in Untersuchungen zur Evolution der Kooperation unterschiedliche Sprechweisen über Kooperation finden. Vielerorts handelt es sich um verkürzte Redeweisen oder zum Teil um einen metaphorischen Gebrauch, etwa wenn von Genen für Kooperation, von der Selektion einer Strategie oder von egoistischen oder kooperativen Genen die Rede ist. Mit der uneinheitlichen Verwendung gehen aber auch unterschiedliche Konzeptualisierungen von

⁴¹² McLaughlin 2005, S. 21 f. [Hervorhebung im Original] mit Verweis auf Ulrich Krohs: *Eine Theorie biologischer Theorien: Status und Gehalt von Funktionsaussagen und informationstheoretischen Modellen*, 2004.

⁴¹³ Siehe McLaughlin 2005, S. 21. [Hervorhebung auch im Original]

Kooperation einher. So finden sich häufig Gleichsetzungen von Strategie und Kooperation oder von Spielzug und Kooperation. Oft dürfte stillschweigend davon ausgegangen werden, alle meinen mit Kooperation die gleiche Sache und sprechen über das gleiche „Ding“. Bei Aussagen über die Wirkung von Kooperation ist das weithin unproblematisch. Bei Konzeptualisierungen der Evolution der Kooperation aber verliert der Gegenstand an Kontur. Missverständnisse kommen auf und Paradoxien treten zutage.

Paradoxien innerhalb von Erklärungen zur Evolution der Kooperation finden sich besonders in drei Themenbereichen: Klassenbildung, Äquivokationen und Erklärungsanspruch (Etablierung und Entstehung). Klassenbildung und Äquivokationen stehen in erster Linie in Zusammenhang mit dem Begriff der Kooperation. Der Erklärungsanspruch berührt vornehmlich den Aspekt der Evolution. Die Themenbereiche stehen dabei nicht separat nebeneinander. Klassenbildung und Äquivokationen greifen ebenso ineinander wie Erklärungsanspruch und Klassenbildung. Auf die Problematik der Klassenbildung wurde in Kapitel 2 eingegangen. Es wurde dafür argumentiert, die Lösung des Problems der Evolution der Kooperation nicht darin zu suchen, wie die natürliche Selektion Kooperation ausliest, sondern darin, wie natürliche Selektion zu kooperativem Verhalten führt. An diesem Punkt setzt die Reformulierung des Problems der Kooperation an. Der Gegenstand der Evolution der Kooperation wird in der Reformulierung über eine Klasse mit speziellem Inhalt definiert. Typus der Klasse mit speziellem Inhalt ist der strategische Organismus. Gestärkt wird dieser Ansatz durch die Konzeptualisierung der Kooperation als Funktion.

Anknüpfend an Toepfer, der eine Funktion als Wirkung wechselseitig voneinander abhängiger Teile (Prozesstypen) in einem System definiert, wird Kooperation als Wirkung bzw. Rückwirkung in einem ökologischen System verstanden. Kooperation selbst ist nicht Zweck, Kooperation ist Mittel zum Zweck. Als Zweck wird meist das Wohlergehen oder die Fortpflanzung angesehen. Das deckt sich auch mit dem Nutzenwert, der Erklärungen zur Evolution der Kooperation auf Basis spieltheoretischer Modellierungen zugeschrieben wird. Auf die von McLaughlin im Kontext des zentralen philosophischen Problems funktionaler Erklärungen aufgeworfene Frage, ob man innerhalb eines natürlichen Systems einem Ding eine Funktion auch zuschreiben kann, ohne es als Mittel zum Zweck zu betrachten, wird in der Analyse funktionaler Erklärungen später noch eingegangen und die Möglichkeit besprochen, Funktionszuschreibungen ohne unmittelbaren Bezug zur generativen Reproduktion, sondern zur Selbstreproduktion zu fassen. Zunächst aber gilt es im Problemfeld von Äquivokationen und Klassenbildungen herauszustellen, um was für ein „Ding“ es sich bei Kooperation handelt.

Kooperation ist kein Ding wie ein Organ, ein Merkmal oder ein Verhaltensakt. In Kapitel 2 wurde Kooperation als Eigenschaft zweiter Ordnung eingeführt. Diese Charakterisierung wird nun insofern präzisiert, als Kooperation im Fortgang der Arbeit als Funktion verstanden wird. Genauer: als Funktion zweiter Ordnung. Kooperation gibt es nur in einem System. Bei diesem System handelt es sich aber nicht um einen Organismus oder um Organismen, sondern um ein überorganismisches System. Kooperation ist eine Wirkung von Organismen auf Systemebene. Kooperation ist eine Wirkung auf der Ebene eines interaktiven Handlungssystems. Auf dieser Systemebene gibt es keinen materialisierten Funktionsträger, dem ein adaptiver Wert zugeschrieben werden könnte. Dementsprechend kann die Evolution der Kooperation nicht auf Ebene einer Funktion zweiter Ordnung konzeptualisiert werden. Die natürliche Selektion ist eine phänotypische Theorie. Kooperation ist keine physisch materialisierte Eigenschaft. Sie kann nicht unmittelbar selektiert werden. Die Erklärung einer Evolution der Kooperation über natürliche Selektion kann nicht auf überorganismischer Systemebene ansetzen, sie muss an einem biologischen System ansetzen und damit am Organismus. Damit ein Organismus aber überhaupt zur Kooperation fähig ist, muss es sich um einen strategischen Organismus handeln. Toepfer spricht innerhalb eines Systems von Teilen beziehungsweise von Prozesstypen. Dies wird auch dem Gegenstand der Kooperation gerecht. Ein strategischer Organismus ist ein Prozesstyp. Die Mitglieder einer Klasse mit speziellem Inhalt sind über ihren Typus dadurch gekennzeichnet, körperliche Voraussetzungen für einen Mechanismus für Kooperation zu haben. Ihnen kann als Prozesstyp das adaptive Merkmal „strategischer Organismus“ als Funktion erster Ordnung zugeschrieben werden. Ihrer Selektion im Sinne einer Etablierung dieses Typus geht die Funktion voraus. Die Selektion erklärt nicht die Funktion, vielmehr erklärt die Funktion die Selektion.

Wird Kooperation in dieser Arbeit also als Funktion verstanden, so wird nun dafür argumentiert, den strategischen Organismus als Ansatzpunkt der Erklärungen anzusehen. Der Gegenstand der Evolution der Kooperation wird in der Reformulierung des Problems der Kooperation somit über eine Klasse mit diskretem Inhalt definiert. Äquivokationen können vermieden und Gleichsetzungen von Kooperation und Strategie, Spielzug oder Spieler bei der Übertragung spieltheoretischer Modellierungen auf natürliche Systeme umgangen werden. Typus der Klasse mit diskretem Inhalt ist der strategische Organismus. Mit ihm wird die Klasse der Dinge definiert, über die eine Aussage zur Evolution getroffen wird. Es spielen dabei zunächst keine phylogenetischen oder kladistischen Gründe eine Rolle für die Zuordnung zu dieser Klasse. Die Mitglieder der Klasse der strategischen Organismen sind durch das Merkmal gekennzeichnet, sich strategisch verhalten zu können. Individuell mögen Organismen diesen

Typus besser oder schlechter instanzieren, insofern sie unterschiedlich gut auf das Verhalten anderer reagieren. Auch handelt es sich in den meisten Fällen bei dem Merkmal „strategischer Organismus“ nicht um ein einzelnes Merkmal, sondern wie Toepfer in seiner Funktionsdefinition schreibt um gleichzeitig in verschiedene Funktionskreise eingebundene Strukturen. Dies trifft umso mehr zu, je höher der Entwicklungsgrad der Organismen ist.

Einem Merkmal oder einem Aggregat an Eigenschaften eine Funktion zuzuschreiben, erfolgt zudem nicht unabhängig vom Forschungsinteresse. Es sind bestimmte Systeme mit bestimmten Komponenten, auf die der Blick je nach Fachrichtung und Interessengebiet gerichtet wird. Funktionszuschreibungen stehen in unmittelbarem Zusammenhang mit der Perspektive des Zuschreibenden auf den Gegenstand der Erklärung.

Nicht nur der Gegenstand der Erklärung, auch der Erklärungsanspruch steht in enger Beziehung zur Perspektive des Zuschreibenden. Bei Betrachtungen zur Evolution der Kooperation muss nicht nur der Begriff der Kooperation und damit der Gegenstand, über den Aussagen getroffen werden sollen, analysiert und spezifiziert werden, sondern auch, welche Aussagen getroffen werden sollen und können. Untersuchungen zur Evolution der Kooperation berühren damit auch die Frage, was eine funktionale Erklärung überhaupt leistet. Nicht nur bei Kooperation, auch bei Evolution wird oftmals davon ausgegangen, über die gleiche Sache zu sprechen. Dem ist aber nicht immer so. Unterschiedliche Auslegungen von Evolution finden sich nicht nur in verschiedenen Arbeiten, sondern auch in ein und denselben Arbeiten. Es drängt sich der Verdacht auf, dass zuweilen Probleme existieren, die mit Ausrichtung auf die Auslegung funktionaler Erklärungen bereits beantwortet sind.

Uneindeutigkeiten im Erklärungsanspruch können zu Missverständnissen und zu Paradoxien führen. Dabei wirft nicht die Frage nach dem Erklärungsanspruch selbst Probleme auf, als vielmehr sie nicht zu stellen. Konkret handelt es sich um die Frage, ob mit Evolution die Etablierung von Kooperation oder die Entstehung von Kooperation gemeint ist. Analog zu dem oben angeführten Beispiel des Stahlrohrs kann auch in natürlichen Systemen einem Merkmal eine Gebrauchsfunktion oder eine Entwurfsvfunktion zugeschrieben werden. Die Gebrauchsfunktion beschreibt den jetzigen Beitrag eines Merkmals zum reproduktiven Erfolg eines Organismus. Die Entwurfsvfunktion beschreibt die Entstehung eines Merkmals. Anders als die Gebrauchsfunktion erklärt die Entwurfsvfunktion nicht nur, was ein Merkmal leistet, sie macht auch eine Aussage über sein „Dasein oder Sosein“.⁴¹⁴ Hinsichtlich der Gebrauchsfunktion und der Entwurfsvfunktion kann eine Funktionszuschreibung also erklären,

⁴¹⁴ Siehe McLaughlin 2005, S. 22 f.

was ein Funktionsträger macht oder darüber hinaus, *warum* der Funktionsträger da ist. Die wissenschaftstheoretische Diskussion über den Funktionsbegriff ist entsprechend von zwei Ansätzen geprägt: Eine *dispositionale Deutung* erklärt den Beitrag eines Funktionsträgers zu einer Leistung innerhalb eines Systems. Eine *ätiologische (teleologische) Deutung* erklärt über die Entstehungsgeschichte (Ätiologie) die Herkunft eines Merkmals bzw. warum es wozu da ist. Wie McLaughlin betont, liegt der grundsätzliche Unterschied insbesondere in der Deutung dessen, was eine funktionale Erklärung überhaupt erklären soll.⁴¹⁵

In knapper Form wird in Unterkapitel 4.3.4 mit der dispositionalen und der ätiologischen Funktionstheorie das Spektrum funktionaler Analysen aufgespannt und kontextuiert. Nach einer Verortung der funktionalen Analyse in die Systemtheorie in Unterkapitel 4.3.5 wird in Unterkapitel 4.3.6 in Anlehnung an McLaughlin (2001) ein Vorschlag zur Konzeption einer Funktionstheorie auf Basis des Organismus über Prozesse der Selbstreproduktion vorgestellt. Diese greift die in 4.3.1 aufgeworfene Frage um das zentrale philosophische Problem der funktionalen Erklärung auf, ob man einem „Ding“ wie Kooperation eine Funktion zuschreiben kann, auch ohne sie als Mittel zum Zweck der Fortpflanzung zu betrachten.

4.3.4 Dispositionale und ätiologische Funktionstheorien

Dispositionale Deutungen des Erklärungsanspruchs funktionaler Erklärungen richten sich auf die Leistungen von Funktionsträgern in Systemen. Der dispositionale Ansatz geht zurück auf Ernest Nagel (1961).⁴¹⁶ Eine Funktion wird verstanden als Disposition und damit als eine dem Funktionsträger innewohnende Fähigkeit. Sein Beitrag zum System ist die vom Funktionsträger ausgehende Wirkung. Das zu Erklärende und damit der Gegenstand einer funktionalen Erklärung ist nach dispositionaler Deutung die Wirkung eines Funktionsträgers in einem System, nicht seine Ursache. Nagels Ansatz beinhaltet aber auch eine Gerichtetheit, als es um organisierte Systeme geht, in denen Funktionsträgern Dispositionen und Wirkungen zugeschrieben werden. Bei Organismen sind dies etwa Zielsetzungen wie Überleben oder Fortpflanzung.⁴¹⁷ Erweiterung fand Nagels Ansatz durch Robert Cummins (1975).⁴¹⁸ Hier muss die zielgerichtete Organisation des Systems nicht vorgegeben sein; sie kann auch durch Forscherinteressen bestimmt werden. Funktionen gibt es dann nicht in einem absoluten oder natürlichen Sinn. Sie sind an Erkenntnisinteressen gebunden. Um Beliebigkeit zu vermeiden,

⁴¹⁵ McLaughlin 2005, S. 24.

⁴¹⁶ Ernest Nagel: *The Structure of Science*, 1961.

⁴¹⁷ Vgl. McLaughlin 2005, S. 24 f.

⁴¹⁸ Robert Cummins (1975) Functional analysis, in: *Journal of Philosophy* 72, S. 741-764.

gibt es aber Ansätze, Funktionen nur Systemteilen innerhalb hierarchisch organisierter Systeme zuzuschreiben, so z. B. bei Paul Sheldon Davies (2001).⁴¹⁹

Anders als in dispositionalen Funktionstheorien wird in ätiologischen Funktionstheorien einem Merkmal (Struktur oder Verhalten) nicht eine Funktion ausgehend von seiner Wirkung, sondern eine Funktion ausgehend von seiner Entstehungsgeschichte zugeschrieben: Das Erscheinen in der Vergangenheit stabilisiert das Existieren in der Gegenwart. Die gegenwärtige Existenz eines Merkmals ist bedingt durch den Erfolg des Merkmals in der Vergangenheit.⁴²⁰ Der ätiologische Ansatz geht zurück auf Carl Gustav Hempel (1965).⁴²¹ Hempel zufolge soll eine Funktionszuschreibung nicht nur die Wirkung eines Funktionsträgers erklären, sondern auch warum der Funktionsträger das ist, was er ist. Auch die Frage, warum der Funktionsträger dort ist, wo er ist, gehört zu den Fragen, für die sich Hempel interessierte, den Erklärungsanspruch für letztgenannten Punkt aber für ungültig hielt. Ohne auf die Gründe für Hempels Ablehnen der Legitimität des Erklärungsanspruchs einer funktionalen Erklärung über ein deduktiv-nomologisches Erklärungsschema einzugehen, soll mit McLaughlin an dieser Stelle lediglich darauf hingewiesen werden, dass in Hempels Analyseschema von vornherein keine Aussagen über Aus- und Rückwirkungen der Funktion auf den Funktionsträger beinhaltet sind.⁴²² Die Nachfolge Hempels setzt besonders an dem Erklärungsanspruch an, den Hempel für kausale Erklärungen konstatiert und den er ablehnt. Erklärungen für die Frage, warum der Funktionsträger dort ist, wo er ist, werden darin dann gerechtfertigt über Rückwirkungsprozesse. Die Erklärungen bedienen sich nicht mehr des deduktiv-nomologischen Modells einer Erklärung über die Struktur von Argumenten, sondern sehen Funktionen als wirklich vorhandene Teilmengen verschiedener Wirkungen von Systemkomponenten an. Die natürliche Selektion wird als der Prozess angesehen, der die Rückwirkung leistet. Die Auslese individueller Merkmale von Organismen geht in die kausale Erklärung der Instanziierung dieser Merkmale in nachfolgenden Generationen desselben Typs ein.⁴²³

Die wohl einflussreichste Fortführung von Hempels Ansatz findet sich bei Larry Wright. Wright definiert eine Funktion wie folgt: „The function of X is Z means [...] (a) X is there because it does Z , (b) Z is there a consequence (or result) of X 's being there.“⁴²⁴ Element (a) ist die Disposition des Funktionsträgers, (b) beschreibt die Verantwortung der Disposition für das

⁴¹⁹ Paul Sheldon Davies: *Norms of Nature: Naturalism and the Nature of Functions*, 2001. Vgl. McLaughlin 2005, S. 24 f.

⁴²⁰ Vgl. Toepfer 2011, Bd. 1, S. 658.

⁴²¹ Carl G. Hempel (1965) The logic of functional analysis, in: *Aspects of Scientific Explanation and Other Essays in the Philosophy of Science*, C. G. Hempel (Hrsg.), S. 297-330.

⁴²² Siehe McLaughlin 2005, S. 26 f. sowie McLaughlin 2001, S. 65 ff.

⁴²³ Siehe McLaughlin 2005, S. 26 ff.

⁴²⁴ Larry Wright (1973) Functions, in: *The Philosophical Review* 82(2), S. 161.

Dasein und Sosein des Funktionsträgers. Wright kommt dabei ohne Aussagen über den Beitrag eines Merkmals zum Wohlergehen eines Organismus aus. Ein Funktionsträger X muss seine Funktion Z immer noch ausüben oder zumindest die Disposition dazu haben. Z aber wird in Wrights Analyse entkoppelt vom Wohlergehen für das System. Nicht nur muss Z nicht zwingend auch später etwas zum Wohlergehen beitragen, Z muss dies niemals getan haben. Funktionszuschreibungen sagen vermittels der Wirkung etwas über den Ursprung von X und damit über die kausale Entstehungsgeschichte aus.⁴²⁵ Tritt eine Veränderung spontan auf, kann sie nützlich für den Organismus sein. Man kann ihr nach ätiologischer Funktionstheorie aber erst dann eine Funktion zuschreiben, wenn sie auftaucht, weil sie für einen Vorfahren nützlich war. Funktionen werden nur sich über Generationen übergreifend bewährten Merkmalen zugesprochen. Spontan auftretende Veränderungen können funktionieren, haben aber keine Funktion. Es fehlt ihnen die Geschichte.⁴²⁶

Kritik am Funktionsbegriff ätiologischer Prägung richtet sich vornehmlich am Ausschließen nicht-selektierter Merkmale als Funktionen. Es wird von Kritikern die Ansicht vertreten, dass man auch einmaligen Prozessen ohne Selektionsvergangenheit Funktionen zuschreiben kann. Auch stehe das, wozu ein Merkmal genutzt werde, nicht immer im Zusammenhang mit seiner Entstehung. Von Seiten der Biologie wird besonders darauf verwiesen, dass ein Funktionsbegriff wie der Wrights nur in evolutionärem Zusammenhang sinnvoll sei. Andernfalls würden auch viele nicht-funktional beurteilte Systeme Wrights Beschreibung genügen.

Wright's Funktionsbestimmung findet Erweiterung in evolutionstheoretischen Ansätzen. Der Funktionsbegriff baut dabei auf der Reproduktion und Vererbung von Merkmalen auf. In jeweils etwas anderer Prägung werden Funktionen solchen Merkmalen zugeschrieben, die als Anpassung verstanden werden (Ruse 1971), für die eine Selektionsvergangenheit vorliegt und der Genotyp für dieses Merkmal in der Vergangenheit zugenommen habe (Neander 1991) oder Merkmalen, die relativ zur Umwelt positiv selektiert wurden (Walsh 1996). Mit Bezugnahme auf die Unterscheidung Elliott Sobers einer „Selektion für“ und einer „Selektion von“ Merkmalen (siehe Kapitel 4.2.4) wird zudem vorgeschlagen, die Funktionalität von der Verbreitung eines Merkmals zu lösen, als es Typen von Organismen und nicht Merkmale seien,

⁴²⁵ Siehe McLaughlin 2005, S. 28 und McLaughlin 2001, S. 96 f.

⁴²⁶ Siehe Toepfer 2011, Bd. 1, S. 660. Für Wright ist nicht die Zweckmäßigkeit, sondern die Stabilisierung das Kriterium für eine Funktionszuschreibung. Ebenda.

die sich in einer Population ausbreiten.⁴²⁷ Und auch Merkmale, die in nachfolgenden Generationen nicht häufiger werden, können einen Beitrag zur Fitness leisten (Buller 1998).⁴²⁸

In einem ätiologischen Funktionsbegriff mit evolutionstheoretischer Ausprägung sieht Toepfer die Vorzüge gerade für die Biologie: „Selbsterhaltung und Fortpflanzung [werden] in der ätiologischen Interpretation [...] gleichrangig behandelt. [...] Damit wird ein einheitliches Bild biologischer Funktionen gewährleistet. [...] Weil beide Phänomengruppen, Homöostase und Reproduktion, von Biologen in gleicher Weise funktional betrachtet werden, kann der ätiologische Ansatz die Sprache der Biologen in diesem Punkt am besten rekonstruieren.“⁴²⁹ Toepfer weist aber darauf hin, dass die Sprachpraxis bei Funktionszuschreibungen in weiten Teilen der Biologie nicht die Entstehungsgeschichte eines Funktionsträgers im Blick hat, sondern dessen aktuelle Wirkung in einem System, wie es zumeist in der Physiologie der Fall ist.⁴³⁰ Darüber hinaus ist es durchaus gängige Sprachpraxis, einem Merkmal eine Funktion auch dann zuzuschreiben, wenn es keine Selektionsgeschichte hat. McLaughlin macht dies an einem „Hopeful Monster“ und einem „Sumpfmaultier“ deutlich. Ein Hopeful Monster ist ein Bild für eine phänotypische Ausprägung einer spontanen Makromutation⁴³¹. Verfügt dieses Hopeful Monster über ein Merkmal mit hohem Anpassungswert, würde man in der gängigen Sprachpraxis bereit sein, ihm eine Funktion zuschreiben – auch ohne Geschichte. Man würde dies wohl selbst dann tun, wenn es sich um ein spontan entstandenes Wesen wie einen Sumpfmann handelte (als Figur philosophischer Gedankenexperimente) oder entsprechend um ein Sumpfmaultier. Das Sumpfmaultier hat nicht nur wie der Sumpfmann keine evolutionäre Vergangenheit, es hat auch keine Zukunft. Natürliche Selektion scheidet damit als Rückwirkungsmechanismus aus. Sie käme erst beim Übergang zur nächsten Generation zum Tragen. Ein neu entstandenes Merkmal hätte per Definition keine Funktion.⁴³²

Schwierigkeiten oder Schwächen des ätiologischen Ansatzes liegen darin, dass als Rückwirkungsmechanismus die natürliche Selektion angenommen wird, um die Entstehung eines Merkmals zu erklären. Spontan auftretende Merkmale aber haben ohne Selektion dann keine Funktion. Diese Eingrenzung aber läuft der tatsächlichen Sprachpraxis funktionaler

⁴²⁷ Siehe McLaughlin 2001, S. 159.

⁴²⁸ Vgl. Toepfer 2011, Bd. 1, S. 660. Michael Ruse (1971) Functional statements in biology, in: *Philosophy of Science* 38, S. 87-95, Karen Neander (1991) Functions as selected effects: the conceptual analyst's defense, in: *Philosophy of Science* 58, S. 168-184, Denis M. Walsh (1996) Fitness and function, in: *The British Journal for the Philosophy of Science* 47, S. 553-574, David J. Buller (1998) Etiological Theories of function: a geographical survey, in: *Biology and Philosophy* 13, S. 505-527.

⁴²⁹ Toepfer 2011, Bd. 1, S. 662.

⁴³⁰ Siehe Toepfer 2011, Bd. 1, S. 663 f.

⁴³¹ Das Hopeful Monster geht zurück auf Richard Goldschmidt: *The Material Basis of Evolution*, 1982 [1940].

⁴³² Siehe McLaughlin 2001, S. 88 f. und S. 163 sowie McLaughlin 2005, S. 30.

Erklärungen in vielen Fällen entgegen. McLaughlin betont, dass es bei der Analyse des Funktionsbegriffs daher wesentlich auch zwischen deskriptiven und präskriptiven Fragen zu unterscheiden gilt: Was also meinen Forscher, die einem Merkmal eine Funktion zuschreiben, und was wäre ein legitimer Gebrauch?⁴³³ Toepfer zieht im Hinblick auf die faktische Verwendung des Funktionsbegriffs das Resümee einer Inkonsistenz und kommt zum Schluss, „dass eine Rekonstruktion des Funktionsbegriffs, wie er von Naturwissenschaftlern faktisch verwendet wird, keinen konsistenten Begriff ergibt. [...] Eine konsistente Theorie des Funktionsbegriffs muss sich also von der tatsächlichen Begriffsverwendung in den Naturwissenschaften lösen.“⁴³⁴ Toepfers eigener Lösungsvorschlag liegt in seiner Interdeterminationstheorie. Auf diese Theorie soll hier nicht näher als mit dem Verweis darauf eingegangen werden, dass sie sich am Organisationsbegriff orientiert und in ihr nur wechselseitig aufeinander bezogenen Elementen eine Funktion zugeschrieben wird. Eine ultimate „Funktion“ wie Fortpflanzung etwa wäre per Definition keine Funktion.⁴³⁵

Neben der alltäglichen Sprachpraxis, die man deskriptiv beschreiben oder präskriptiv regulieren wollen kann, gibt es noch weitere Schwierigkeiten innerhalb ätiologischer Funktionsbestimmungen. Neben dem Ausschließen spontaner Veränderungen als Funktion wird auch die natürliche Selektion als Rückwirkungsmechanismus kritisch betrachtet, wenn der Evolutionstheorie der Begriff der Funktion schon voraus geht. Die natürliche Selektion setzt an Organismen an. Kennzeichnend für einen Organismus ist seine Organisation: „Die Evolutionstheorie ist also nicht als eine Theorie der Konstitution, sondern allein der Transformation von Organismen zu verstehen. Weil die Evolutionstheorie nicht grundlegt, was ein Organismus ist, kann aber auch der Funktionsbegriff in ihrem begrifflichen Rahmen nicht seinen Ursprung haben.“⁴³⁶ Die Evolutionstheorie nimmt also ihren Ausgang von funktional verfassten Gegenständen. Während in ätiologischen Funktionstheorien Selektion Voraussetzung ist für Funktionalität, beschreibt etwa John D. Collier das Verhältnis gerade anders herum: „It is not selection that makes selected traits functional, but it is because the traits

⁴³³ Siehe McLaughlin 2005, S. 23.

⁴³⁴ Georg Toepfer: *Zweckbegriff und Organismus: über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme*, 2004, S. 421 f.

⁴³⁵ Siehe Toepfer 2004, S. 410 ff. Zur kurzen Einordnung: Die Fortpflanzung dient nicht einem Organismus. Die Wirkung der Fortpflanzung kann nur nach äußerer Zweckmäßigkeit beurteilt werden. Sie ist kein Element wechselseitig aufeinander verweisender Prozesse. Siehe Toepfer 2004, S. 424.

⁴³⁶ Toepfer 2011, Bd. 1, S. 664.

contribute to autonomy that they are functional, and they are selected only if (in combination) they are more functional.”⁴³⁷ Funktionalität ist also überhaupt erst Voraussetzung für Selektion.

Wie Toepfer betont, ist die natürliche Selektion ebenso für Strukturen wie für Geschichte blind. Es ist nicht die Struktur, sondern die Wirkung, die selektionsrelevant ist. Ist es die Wirkung, die selektionsrelevant ist, ist nicht die Geschichte des Merkmals das Kriterium für die Selektion. Toepfer schlägt dementsprechend vor, Gegenstände nicht von der Ätiologie ausgehend zu systematisieren, sondern von deren Funktion. Selektion produziert funktionale Klassen. In Anlehnung an Daniel S. Lehrmann (1970) spricht Toepfer von einer selektiven Gleichwertigkeit von Strukturen, die sich an der Funktionalität bemessen. In der Ausrichtung an der Funktion anstelle der Struktur sieht Toepfer zudem die Möglichkeit, Biologie als Systemwissenschaft zu betreiben. So können verschiedene Strukturen systemtheoretisch analoge Rollen einnehmen. Im ätiologischen Ansatz sieht Toepfer nur eine Nebenordnung verwirklicht und keine Antwort auf Fragen nach Systemerfordernissen – gerade auch bei nicht verwandten Organismen.⁴³⁸ Eine solche Betrachtung wird auch dem Gegenstand der Kooperation gerecht. Der Blick auf das System aber muss noch geschärft werden.

4.3.5 Funktionale Analyse und Systemtheorie

Die in Kapitel 2.4 herausgestellten Klassen F_1 - F_5 können mit den in Kapitel 3.2 beschriebenen Mechanismen für Kooperation als Äquivalenzklassen für Möglichkeiten der Instanziierung und Etablierung von Kooperation angesehen werden. Eine Äquivalenzklasse unterscheidet sich von einer Komplementklasse durch das Vorhandensein eines Merkmals, während die Komplementklasse durch das Nichtvorhandensein eines Merkmals gekennzeichnet ist.

Die Klassifikation in den Äquivalenzklassen erfolgt über die Wirkung auf Systemebene, nicht über die Ätiologie. Die Mitglieder jeder dieser Klassen müssen untereinander weder verwandt noch artgleich sein. Sie verfügen über das Merkmal „strategischer Organismus“, dem als relationales Moment eine Funktion (erster Ordnung) zur Befähigung zur Kooperation (als Funktion zweiter Ordnung) zugeschrieben wird. Die Zuschreibung der Funktion des Merkmals „strategischer Organismus“ steht in Relation zu einem System auf überorganismischer Ebene. Hier auf der überorganismischen Ebene liegt der Bezugspunkt für das Problem der Kooperation. Als Problem der Kooperation gilt die Frage, wie die natürliche Selektion ein mit

⁴³⁷ John D. Collier (2000) *Autonomy and process closure as the basis for functionality*, in: J. L. R. Chandler und G. van de Vijver (Hrsg.): *Closure. Emergent Organizations and Their Dynamics*, S. 288, zitiert aus Toepfer 2011, Bd. 1, S. 664.

⁴³⁸ Toepfer 2011, Bd. 1, S. 665, Daniel S. Lehrman: *Semantic and conceptual issues in the nature-nurture problem*: in: Lester R. Aronson (Hrsg.): *Development and the Evolution of Behaviour: Essays in Memory of T. C. Schneirla*, 1970, S. 17-52.

Kosten oder mit Verzicht einhergehendes Verhalten ausliest. Mit der Zergliederung des Problems der Kooperation und der Reformulierung der Frage nach der Evolution der Kooperation als Frage nach der Evolution von Mechanismen für Kooperation trennen sich zwei Ebenen auf. Während ein strategischer Organismus ein mit seiner Umwelt in Wechselwirkung stehendes biologisches System ist, gleicht das System, in dem Kooperation konzipiert wird, einem sozialen System. Es spielen damit zwei nicht artgleiche Systembegriffe eine Rolle: ein biologisch gefasster Systembegriff bei der Beschreibung und Erklärung der Evolution eines strategischen Organismus und ein an die Soziologie angelehnter Systembegriff bei der Konstituierung des Bezugspunktes der funktionalen Analyse. Es soll in dieser Arbeit keine intensive Auseinandersetzung mit der Soziologie erfolgen, im Rahmen der Reformulierung des Problems der Kooperation kann aber die Frage aufgeworfen werden, ob eine an der Soziologie orientierte Systemanalyse nicht einen fruchtbaren Ansatzpunkt für weiterführende Untersuchungen zur Evolution der Kooperation in der Biologie bereithält, so Kooperation als Funktion in einem sozialen System verstanden wird.

Mit Niklas Luhmann lässt sich ein soziales System wie folgt definieren: „Soziale Systeme bestehen aus erwartungsgesteuerten Handlungen, nicht aus Menschen. Menschen sind für sie stets Umwelt.“⁴³⁹ Übertragen auf den Gegenstand der Kooperation, und das vielen Erklärungen zur Evolution der Kooperation zugrunde gelegte Modell eines Gefangenendilemmas, bedeutet das: Nicht die Spieler des Gefangenendilemmaspiels bilden das soziale System, sondern die Wirkungen der Handlungen der Spieler. Im Grunde ergibt sich eine Betrachtung von Kooperation als Funktion in einem sozialen System schon aus dem Setting auf Modellebene: Die Spieler in einem Gefangenendilemma haben ein Problem zu lösen, und die Lösung für Spieler 1 hängt maßgeblich von der Lösung für Spieler 2 (und umgekehrt) ab. Die Lösung des Problems wird gemeinhin in einer stabilen Kooperation gesehen. Fraglich ist der Weg dorthin ohne Direktive oder verbindliche Absprachen. Bei rationalen Spielern führen Rechenleistungen zur Lösung. Bei nicht-rationalen Spielern tritt an die Stelle der Rationalität eine Modellierung durch die evolutive Spieltheorie. Nicht-rationale Spieler verhalten sich, als ob sie rational agieren würden. Ein Spielsystem ist letztlich ein Handlungssystem und nur über die Handlungen beobachtbar und beschreibbar. Was ich beobachte und beschreibe, hängt wiederum vom Bezugspunkt ab. Für die in dieser Arbeit zur Verhandlung stehenden Fälle von Kooperation ist dieser Bezugspunkt das Problem der Kooperation. Die Lösung des Problems wird in der Erklärung gesehen, wie primär egoistische Agenten zu stabiler Kooperation

⁴³⁹ Niklas Luhmann (1964a) Funktionale Methode und Systemtheorie, in: *Soziale Welt* 15, S. 20.

gelangen. In soziologischer Perspektive werden Handlungen über eine Stabilisierung von Verhaltenserwartungen zu Systemen zusammengeschlossen. Soziale Systeme bestehen nach Luhmann „aus faktischen Handlungen, die sinngemäß zusammenhängen. Ein solcher Sinnzusammenhang gewinnt Dauer, Konsistenz und Konsensfähigkeit dadurch, daß das Handeln typisch erwartbar wird. Nicht im rein faktischen Vollzug und auch nicht allein in der Kausalität ihres Bedingungs- und Wirkungszusammenhangs können Handlungen zu Systemen zusammengeschlossen werden, sondern nur durch Stabilisierung von Verhaltenserwartungen.“⁴⁴⁰ Auch hinter dem Problem der Kooperation steckt letztlich die Frage nach einer Stabilisierung von Verhaltenserwartungen. Nicht einzelne kooperative Züge sind Kooperation oder führen zu Kooperation. Eine stabile Kooperation ist Ergebnis einer systematischen Abfolge von Zügen und damit von Strategien. Um aus einzelnen kooperativen Zügen Kooperation zu machen, braucht es den Sinnzusammenhang eines sozialen Systems mit abstraktem Bezugspunkt.

Betrachtungen von Systemen in biologischer und soziologischer Ausrichtung unterscheiden sich vermeintlich in der Perspektive, bei näherer Betrachtung aber greifen sie fruchtbar ineinander. Auf biologischer Ebene ist der Organismus ein System in einer Umwelt. Auf soziologischer Ebene bilden Organismen die Umwelt eines sozialen Systems. Was auf den ersten Blick widersprüchlich klingt, offenbart auf den zweiten Blick das enge Zusammenspiel. Organismen und Umwelt bedingen einander wie soziale Systeme und Umwelt. Oft wird als Bezugspunkt für soziale Systeme die Stabilität angeführt. Stabilität beinhaltet dabei auch die Reaktion auf Veränderungen und damit eine gewisse Dynamik. Auch hinter dem Problem der Kooperation verbirgt sich letztlich die Frage nach Stabilität, so die Etablierung und nicht das „harte Problem“ der Entstehung gemeint ist. Nun passt sich nicht ein Organismus an die Stabilität eines sozialen Systems an, und ein soziales System erhält nicht Stabilität durch Anpassung an den Organismus. Die Stabilität eines sozialen Systems ist das Ergebnis der Anpassung der Handlungen an die Außenbedingungen. Mittler dieser Anpassung ist der Organismus. An dieser Stelle wird die enge Verzahnung der Wechselwirkungen von Umwelt und Organismus sowohl unter biologischer als auch unter soziologischer Perspektive deutlich. Im Rahmen von Betrachtungen von Menschen und sozialen Systemen spricht Luhmann in vergleichbarem Kontext von *Interpenetration*. Der Begriff wird verwendet, „um eine besondere Art von Beitrag zum Aufbau von Systemen zu bezeichnen, der von Systemen der Umwelt erbracht wird.“⁴⁴¹ Der Begriff bedeutet mehr als wechselseitiges Überschneiden. Vielmehr

⁴⁴⁰ a.a.O., S. 16.

⁴⁴¹ Niklas Luhmann: *Soziale Systeme: Grundriß einer allgemeinen Theorie*, 2018 [1987], S. 289.

bezeichnet er eine „Intersystembeziehung zwischen Systemen, die wechselseitig füreinander zur Umwelt gehören. *Penetration* bedeutet, dass ein System die eigene Komplexität zum Aufbau eines anderen Systems zur Verfügung stellt. Wechselseitig gegeben liegt *Interpenetration* vor. Bei *Penetration* wird das Verhalten eines penetrierenden Systems vom aufnehmenden System mitbestimmt. Bei *Interpenetration* wirkt das aufnehmende System auch auf die *Strukturbildung* penetrierender Systeme zurück.⁴⁴²

Einer solchen Verzahnung geht bei Luhmann ein Perspektivwechsel in der Analyse von Gesellschaften und deren Strukturen durch die soziologische Systemtheorie voraus. Dieser Wechsel vollzieht sich in der Abkehr von der Analyse der reinen Binnenstruktur eines Systems hin zur Analyse der Umweltbezüge eines Systems. Es handelt sich damit um eine „System/Umwelt-Theorie“, in der nicht nur das „Innenleben“ des Systems betrachtet wird, sondern auch die im Kontext der Stabilisierung stehende Umwelt.⁴⁴³ Dieser Perspektivwechsel markiert für Luhmann den Beginn der funktionalen Systemtheorie: „Die funktionale Systemtheorie sieht den Sinn der Systembildung nicht nur in einer rein internen Ordnung von Teilen, sondern in der Auseinandersetzung des Systems mit seiner Umwelt, deren Problematik überhaupt erst vorzeichnet, welche interne Ordnung sich bewähren kann und deshalb gegenüber Bedrohung aus der Umwelt erhalten werden muß. Sie hat ihr Leitbild im lebenden Organismus.“⁴⁴⁴

Eine solche Konzeption bleibt nicht ohne Folgen für Zweck/Mittel-Zusammenhänge. Werden System und Umwelt nicht isoliert voneinander betrachtet, sind Zwecke nicht Wesensmerkmale des Handelns im Kontext einer Perfektionierung und Rationalisierung, vielmehr sieht die funktionale Systemtheorie „im Zweck nur noch eine mögliche Leitformel für die Gestaltung von System/Umweltbeziehungen (z. B. durch Tauschleistungen), die weder unentbehrlich, noch unabänderlich, noch allein maßgebend ist, sondern nur dazu dient, die Steuerung des Systems im Verhältnis zur Umwelt zu erleichtern, dadurch daß den Mitgliedern gleichsam eine handliche, instruktive Ersatzformel für das eigentliche Problem der Bestandserhaltung vor Augen geführt wird. Wenn der Zweck richtig gewählt ist, können sie davon ausgehen, daß das System trotz einer schwierigen Umwelt fortbestehen kann, solange es seinen Zweck erfüllt.“⁴⁴⁵ Dies zeichnet ein auf das Untersuchungsfeld der Kooperation

⁴⁴² Siehe Luhmann 2018 [1987], S. 290. [Hervorhebungen im Original]

⁴⁴³ Luhmann 1964a, S. 13.

⁴⁴⁴ Niklas Luhmann (1964b) Zweck – Herrschaft – System. Grundbegriffe und Prämissen Max Webers, in: *Der Staat* 3, S. 147 f., siehe auch Toepfer 2004, S. 95 f.

⁴⁴⁵ Luhmann 1964a, S. 13. Weiter schreibt Luhmann: „Damit wird die Funktion der Zwecksetzung für das Invarianthalten eines Systems (im Unterschied zur Begründung der Zwecke durch Bezugnahme auf Werte) der Forschung zugänglich. Es werden Alternativen für zweckspezifisch orientierte Systeme denkbar. Das Ausmaß der Zweckorientierung kann als Variable behandelt werden.“ (ebenda). Das Invarianthalten ist nicht im Sinne einer

übertragbares Bild. Wie interpenetrierende Systeme füreinander Umwelt sind, können auch im Rahmen der Betrachtungen zur Evolution der Kooperation strategische Organismen als Umwelt eines sozialen Systems und zugleich soziale Systeme als Umwelt für strategische Organismen verstanden werden. Der oben angesprochene vermeintliche Widerspruch löst sich auf. Die Systeme greifen nicht nur ineinander, sie ermöglichen einander erst. Auch Luhmann versteht Evolution als zirkulären Prozess, der nur durch Interpenetration und damit durch eine „wechselseitige Ermöglichung“ möglich ist.⁴⁴⁶

Inwieweit im Ganzen eine Übertragung systemtheoretischer Ansätze auf soziale Probleme der Biologie fruchtbar ist oder mindestens wichtige Impulse liefern kann, wird noch zu problematisieren sein. Auf einen entscheidenden Unterschied zwischen der Betrachtung von sozialen Systemen und einer Betrachtung in der Anwendung auf biologische Phänomene soll an dieser Stelle aber bereits hingewiesen werden: Für soziale Systeme sind Organismen Umwelt, ohne selbst System zu sein. Für einen als biologisches System verstandenen Organismus sind soziale Systeme die Umwelt, nicht das System. Ein soziales System grenzt sich durch die Differenz zur Umwelt von dieser ab. Das System nimmt sich aus der Umwelt aus. Luhmann spricht vom „System/Umwelt-Paradigma“. Man unterscheidet „zwischen der *Umwelt* eines Systems und Systemen in der Umwelt“ eines Systems. Die Bedeutung sieht Luhmann vor allem auch darin, die Abhängigkeitsbeziehungen zwischen Umwelt und System von denen zwischen Systemen zu unterscheiden.⁴⁴⁷ Es liegt in der Natur der Sache, dass sich der Gegenstand in der Biologie etwas anders darstellt. In der Soziologie ist die Rede von Selektion innerhalb und zwischen sozialen Systemen. Bei menschlichen Sozietäten ist das gerechtfertigt und wäre es auch noch bei der Betrachtung der Wahlhandlungen von Strategien von Spielern in einem Gefangenendilemma und dem Beibehalten und Verwerfen von Strategien. Evolutionäre Betrachtungen bei nicht-menschlichen Organismen aber reichen über Generationengrenzen und benötigen Rückwirkungsprozesse auf Einheiten der Selektion. Biologische Einheiten der Selektion sind organismische Einheiten. Nicht soziale Systeme, Funktionen oder Kooperation werden selektiert, sondern Organismen. Welche Organismen selektiert werden, ist durchaus abgänglich von der Umwelt. Im Falle der Kooperation ist dies eine Art von sozialem System, innerhalb dessen der Kooperation eine Funktion zur Stabilisierung zugeschrieben werden kann (im Folgenden wird auf den Zusatz „eine Art von“ verzichtet, auch

Bestanderhaltung zu verstehen. Vielmehr geht es um die Analyse von Systemen. Für die Beurteilung von Änderungen in der Umwelt wird das System als konstant gesetzt, für die Beurteilung interner Änderungen als Reaktion auf Änderungen in der Umwelt wird die Veränderung als Datum fixiert. Vgl. Luhmann 1964a, S.14.

⁴⁴⁶ Luhmann 2018 [1987], S. 292.

⁴⁴⁷ a.a.O., S. 36 f. [Hervorhebungen im Original]

wenn die Übertragung nicht als völlig unkritisch betrachtet wird). Die Funktionszuschreibung der Kooperation ist auf einer Systemebene außerhalb des Organismus zu verorten. Damit ein soziales System stabil sein kann, bedarf es der Reaktionsfähigkeit der Organismen aus deren Handlungen das System besteht. Ein Organismus muss also fähig sein, auf das soziale System einzuwirken und daran teilzunehmen. Er braucht die physisch-materielle Ausstattung, um die Verhaltenskomponente einer Handlung auszuführen.⁴⁴⁸ Ein solcher Organismus ist nach dem Verständnis dieser Arbeit der „strategische Organismus“.

4.3.6 Selbstreproduktion und Funktionszuschreibung

Ein strategischer Organismus hat also Merkmale, denen man die Funktion zuschreiben kann, im Kontext eines sozialen Systems eine Funktion zu haben. Toepfer spricht von den Vorteilen der Ausrichtung an der Funktion anstelle der Ausrichtung an der Struktur und der Möglichkeit, Biologie als Systemwissenschaft zu betreiben (siehe 4.3.5). Dies wäre gerade mit einer stärkeren Einbindung systemtheoretischer Betrachtungen bei sozialen Phänomenen im Tierreich gegeben. Es bleiben aber mindestens zwei Schwierigkeiten bestehen: Nicht immer sind Betrachtungen über Funktionen an Systeme außerhalb des Organismus unmittelbar gebunden wie bei Kooperation (z. B. bei physiologischen Zusammenhängen wie Herz und Blutkreislauf), zum anderen ist das Problem der Funktionszuschreibung eines Merkmals innerhalb eines Organismus noch nicht befriedigend gelöst. Entweder man greift auf einen wenig intuitiven Sprachgebrauch zurück und schreibt neuen Merkmalen keine Funktion zu, oder man löst das Problem der Funktionszuschreibung ohne Rückbezug auf dessen Selektionsgeschichte. Eine solche Möglichkeit zeichnet McLaughlin (2001) über einen Ansatz der Selbstreproduktion.

Mit der Selbstreproduktion führt McLaughlin einen zusätzlichen, von der natürlichen Selektion verschiedenen Rückwirkungsmechanismus in die Funktionstheorie ein. Hierbei nimmt ein Teil eines Systems über die Selbstreproduktion Einfluss auf die eigene Produktion, indem es sich selbst regeneriert bzw. „reproduziert“. Die Funktionen der Teile wirken auf die Reproduktion der Teile zurück. Sie wirken sowohl auf denselben Typ von Teilen zurück als auch auf die konkret in einem Organismus instanziierten Teile. Der Rückkopplungsprozess ist „nicht-hereditär“. Er findet innerhalb eines Organismus statt und ist nicht (erst) über mehrere

⁴⁴⁸ Um sich noch einmal der Soziologie zu bedienen: Mit Blick auf das allgemeine Handlungsschema Talcott Parsons würde ein solcher strategischer Organismus einem *Behavioral Organism* bzw. einem *Behavioral System* entsprechen. Das Behavioral System wird im AGIL-Schema platziert als *Instrumental* und *External*. Instrumentell mit Blick auf den Erhalt von Verhaltensmustern und außengerichtet mit Blick auf die Anpassung an die äußere Umwelt. Mit Parsons vollzog sich zugleich der Perspektivwechsel von der Binnenstruktur zum Umweltbezug. Vgl. Niklas Luhmann: *Einführung in die Systemtheorie*, (Hrsg.) Dirk Baecker, 2020 [1991/92], S. 28 f., Toepfer 2004, S. 95 f.

Generationen vermittelt.⁴⁴⁹ Anders als in der ätiologischen Funktionstheorie braucht ein nützliches Merkmal nach dieser Funktionstheorie keine Selektionsgeschichte, um ihm eine Funktion zuzuschreiben. Das nützliche Merkmal wirkt auf den Organismus selbst zurück. Die Funktionszuschreibung erfolgt damit unabhängig von der Selektionsgeschichte und damit auch unabhängig von der Evolution. Zudem entbindet eine solche Konzeptualisierung von der Notwendigkeit, das Wohl eines Organismus an dessen reproduktiven Erfolg zu knüpfen: „Although the ability to regenerate is a product of natural selection, it seems to ground function attributions independent of its contribution to reproductive success.“⁴⁵⁰ Einem Teil eines Systems wird nicht über dessen evolutive Geschichte und damit über die Merkmalsträger-Vorfahren eine Funktion zugesprochen, sondern über dessen aktuelle Wirkung in dem System als Teil, Bildner und Selbsthersteller: „So what does the appeal to functions actually explain? It explains the existence and properties of those parts of a self-reproducing system that contribute to the self-reproduction of that system. What functions explain is systems whose identity conditions consist in the constant replacement, repair, or reproduction of their component parts.“⁴⁵¹

Eine Trennung von Funktionszuschreibung und Selektion erweist sich auch bei der Rekonstruktion der Evolution der Kooperation und der Reformulierung des Problems der Kooperation als gewinnbringend. Wie oben beschrieben, werden eine Funktion erster und zweiter Ordnung unterschieden. Die Funktionszuschreibung erster Ordnung steht im Kontext eines Systems auf überorganismischer Ebene, das ähnlich wie ein Handlungssystem der soziologischen Systemtheorie verstanden wird. Einem Organismus kann zugesprochen werden, das Merkmal „strategischer Organismus“ zu haben. Ist ein Organismus dazu in der Lage, sich strategisch verhalten zu können, muss dieses Merkmal keine Evolutionsgeschichte aufweisen. Dem Merkmal ist auch allein im Kontext eines überorganismischen Systems diese Funktion zuschreibbar. Die Wirkung, die ein strategischer Organismus erzielt, wirkt auf das überorganismische System ein und auf den Organismus als organismisches System zurück. Auf Ebene eines sozialen Systems wirkt Kooperation als Funktion. Kooperation kann ein System stabilisieren und das System kann sich damit gleichsam erhalten bzw. reproduzieren. Die

⁴⁴⁹ Vgl. McLaughlin 2005, S. 30 und McLaughlin 2001, S. 164 ff.

⁴⁵⁰ McLaughlin 2001, S. 208.

⁴⁵¹ McLaughlin 2001, S. 209. McLaughlins Ansatz wird von Toepfer innerhalb der Funktionsanalysen als eine am Organismus orientierte Position der Interdependenz klassifiziert. Für eine Kritik Toepfers an McLaughlin siehe Toepfer 2004, S. 406 ff. Im Wesentlichen berührt Toepfers Kritik den Aspekt gegenseitiger Herstellung. Auch bei Artefakten könne ein Zusammenspiel als Ganzheit beurteilt werden. Auch sieht Toepfer in der Ermöglichung der Aktivität den Schlüssel für die Wechselseitigkeit und nicht in der Selbstreproduktion. Toepfers Interdeterminationstheorie setzt im Kontext von *Zweckbegriff und Organismus* (2004) aber auch andere Schwerpunkte als McLaughlins *What Functions explain* (2001).

Funktionszuschreibung Kooperation ist nicht an natürliche Selektion gebunden. Die natürliche Selektion liest keine Funktionen aus. Auch die dem Merkmal „strategischer Organismus“ zugeschriebene Funktion wird nicht ausgelesen und auch nicht das Merkmal „strategischer Organismus“. Ausgelesen werden Organismen als Ganzes. Die natürliche Selektion spielt damit eine zentrale Rolle für die Erklärung der Evolution der Kooperation in Form der Reformulierung einer Evolution von Mechanismen für Kooperation. Die dem Problem der Kooperation aber zumeist zugrunde gelegte Frage, wie natürliche Selektion Kooperation ausliest, ist insofern mehr problematisch als ein Problem, als natürliche Selektion keine Funktionen ausliest und Funktionszuschreibungen unabhängig von Evolution verstanden und konzeptualisiert werden können.

4.3.7 Zufall und Nebenproduktmutualismus

In funktionalen Analysen muss auch dem Zufall Rechnung getragen werden, insofern Merkmale „fälschlich“ als Ergebnis der natürlichen Selektion klassifiziert werden können. McLaughlin schreibt: „Im Prinzip [ist es] immer möglich, dass ein bestimmtes adaptives Merkmal, das gerade wegen seiner Zweckmäßigkeit als Produkt der Evolution durch natürliche Auslese betrachtet wird, in Wirklichkeit durch Zufall entstanden bzw. das Nebenprodukt anderer Prozesse ist. Prinzipiell kann Zweckmäßigkeit immer durch Zufall simuliert werden.“⁴⁵² Auch in Untersuchungen zur Kooperation spielt der Zufall eine Rolle, als mitunter der Nebenproduktmutualismus (*byproduct mutualism*) als eine Kategorie von Kooperation angesehen wird. Der Nebenproduktmutualismus fand Eingang in die Vorbemerkungen zu Kapitel 3, wurde unter 3.2 aber nicht als Mechanismus für Kooperation ausgewiesen. Die Gründe dafür werden nun dargelegt.

Eingeführt wurde der Nebenproduktmutualismus in das Themenfeld der Kooperationsforschung von Jerram L. Brown (1983) und von Richard C. Connor (1986) mit dem Konzept der Pseudoreziprozität fortgeführt.⁴⁵³ Grob umrissen beschreibt der Nebenproduktmutualismus vorteilhafte Effekte für Organismen, die aus einem Verhalten eines jeweils anderen resultieren, ohne dass einem der Organismen Nachteile entstünden oder die Organismen aktiv zum Vorteil des anderen handeln würden. Connor illustriert dies an einem fiktiven Beispiel: Ein Vogel verbringt Zeit in einem Busch in der Nähe seines vor der Sonne ungeschützten Nestes. Dadurch wird der Busch gedüngt, wächst höher und beschattet

⁴⁵² McLaughlin 2005, S. 22 f.

⁴⁵³ Siehe Dugatkin 1997, S. 31 ff., Jerram L. Brown: Cooperation – a biologist’s dilemma, in: J. S. Rosenblatt (Hrsg.): *Advances of the study of behaviour*, 1983, S. 1-37, Richard C. Connor (1986) Pseudoreciprocity: investing in mutualism, in: *Animal Behaviour* 34, S. 1652-1654.

schließlich das Nest: „The bird has performed a beneficent act for the bush, but the bush has not performed a beneficent act for the bird in return. Rather, the bird’s return benefit is an incidental effect or byproduct of a self-promoting act (growth) on the part of the bush.”⁴⁵⁴ Dugatkin bezeichnet den Nebenproduktmutualismus als „eine Art Paradoxon in der Welt der Kooperation“.⁴⁵⁵ Auf der einen Seite sei Nebenproduktmutualismus voraussetzungsarm und womöglich die häufigste Kategorie der Kooperation, auf der anderen Seite könne man hierbei die Bezeichnung Kooperation als Fehlbezeichnung ansehen, wenn es keinen Anreiz zum Defektieren gebe. Dugatkin führt den Nebenproduktmutualismus als eine Kategorie von Kooperation an, da er die Möglichkeit zur Defektion nicht zwingend als Bestandteil von Kooperation ansieht. Vielmehr resultiere eine solche Vorstellung von Kooperation (mit Anreiz zur Defektion) aus der Perspektive des Gefangenendilemmas. Weiterhin sieht Dugatkin auch im Zusammenwirken der Organismen im Nebenproduktmutualismus die Notwendigkeit von Koordination. Ist der Nebenproduktmutualismus mehr als ein bloßes Nebeneinander, rechtfertigt dies die Klassifizierung als Kategorie der Kooperation.⁴⁵⁶

In der hier vorliegenden Arbeit wird der Nebenproduktmutualismus indes nicht separat als Mechanismus für Kooperation ausgewiesen. Das heißt nicht, dass die Existenz dieser Form von Mutualismus in Abrede gestellt würde. Der Nebenproduktmutualismus wird lediglich nicht als Mechanismus angesehen, der einer Reformulierung des Problems der Kooperation bedarf. Er stellt kein Problem innerhalb einer Konzeptualisierung der Evolution von Kooperation dar. Dies wird gerade aus dem Grund so bewertet, weil der Nebenproduktmutualismus nicht die Ausgangsbedingung für Kooperation erfüllt, die in einem Gefangenendilemma gegeben ist. Ohne Aufwendung von Kosten, respektive ohne Verzicht auf Defektion, gibt es kein Dilemma. Ein solcher Fall von Kooperation bedarf keiner Reformulierung. Der Nebenproduktmutualismus beschreibt kooperative Phänomene, nicht aber die in dieser Arbeit zur Verhandlung stehenden Fälle von Kooperation. Das sich im Nebenproduktmutualismus abzeichnende verwobene Miteinander ist weniger Mechanismus als Umwelt. Kooperation ist eine Funktion in einem Handlungssystem. Die funktionale Analyse ist auf einen Bezugspunkt hin ausgerichtet und betrachtet Lösungen für ein als Bezugspunkt definiertes Problem. Ein solches Problem liegt für den Nebenproduktmutualismus nicht vor.

⁴⁵⁴ Connor 1986, S. 1562.

⁴⁵⁵ Dugatkin 1997, S. 31.

⁴⁵⁶ Siehe Dugatkin 1997, S. 32 ff. Dugatkin betont, die Kategorie des Nebenproduktmutualismus solle besser *no-cost cooperation* genannt werden. Dies würde einer Trivialisierung des Konzepts entgegenwirken und zugleich den evolutionären Prozess dahinter deutlich machen. Angesichts der in der Literatur aber bereits etablierten Bezeichnung müsse darauf verzichtet werden.

4.3.8 Fazit

Die in dieser Arbeit zur Verhandlung stehenden Fälle von Kooperation, für die überhaupt nur das Problem der Kooperation besteht, sind keine Nebenprodukte. Vielmehr spielt die Kooperationen in ihnen eine Rolle als Funktion zur Aufrechterhaltung eines sozialen Systems. Das Problem der Kooperation und damit der Bezugspunkt werden von einem Beobachter festgesetzt. Als Lösung des Problems gelten die Mechanismen F_1 - F_5 . Sie können funktional als Äquivalenzklassen betrachtet werden. Mit den in ihnen beschriebenen Mechanismen kann Kooperation initiiert und stabilisiert werden. Die Betrachtung von Klassen als Äquivalenzklassen und die Abgrenzung eines sozialen Systems von seiner Umwelt ähnelt der funktionalen Analyse in der Soziologie. Die Nähe zur Soziologie wird dem Gegenstand der Kooperation insofern gerecht, als mit dem Modell des Gefangenendilemmas ein strategisches Problem sozialer Interaktion über dem Untersuchungsfeld aufgespannt und auf Basis des Modells beantwortet wird. Interessant dabei ist, welche Frage und welche Antwort dem Modell zugrunde gelegt wird. Beispiele für die Anwendung des Modells in der Biologie und das Zurück-Bringen von Fragen und Antworten sind Gegenstand in Kapitel 5.

Wie zuletzt herausgestellt, wird in dieser Arbeit Kooperation als Funktion konzeptualisiert. Sie ist verortet auf supraorganismischer Ebene. Eine Funktionszuschreibung auf dieser Ebene ist gefasst ohne Materialisierung eines Funktionsträgers. Die Kooperation ist eine Funktion und als Funktion ist sie ein Mittel zum Systemerhalt. Sie existiert nicht außerhalb des Systems und sie existiert nicht ohne Umwelt. In dieser findet sie ihre Materialisierung in den strategischen Organismen. Strategischen Organismen kann man zuschreiben, Merkmale für strategische Interaktion zu haben. Den Merkmalen kann als Mittel für Kooperation eine Funktion erster Ordnung durch Bezug auf eine Funktion zweiter Ordnung zugeschrieben werden. Unter den Organismen werden günstige Varianten ausgelesen und können sich gegenüber weniger günstigen durchsetzen. Dieser Prozess aber beschreibt nicht die Evolution der Kooperation, sondern die Evolution von Organismen mit körperlichen Voraussetzungen für Mechanismen für Kooperation. Zwar stehen Organismus und soziales System durch Formen der Interdependenz und der Interpenetration in unmittelbarem Bezug zueinander, doch sind Funktionszuschreibung und natürliche Selektion nicht unmittelbar verbunden: Strategische Organismen haben als Organismen eine Selektionsgeschichte, Kooperation als Funktion nicht. Kooperation ist Gegenstand der funktionalen Analyse, Organismen sind Gegenstand der natürlichen Selektion. Die natürliche Selektion liest strategische Organismen aus, nicht Kooperation.

Es folgt daraus: Das zentrale Problem der Evolution der Kooperation und damit die Frage, wie natürliche Selektion Kooperation ausliest, muss aufgelöst werden in die Frage nach der Evolution der Mechanismen für Kooperation auf Ebene des Organismus und in die Frage nach der Stabilität von Kooperation auf Ebene der Funktion und damit eines Handlungssystems. Diese Auflösung bildet auf Basis der Begriffe und Konzepte von Gen, Merkmal und Funktion die Grundlage für die Reformulierung des Problems der Kooperation.

Kapitel 5: Rekonstruktion und Reformulierung des Problems der Evolution der Kooperation

Die Rekonstruktion und Reformulierung des Problems der Evolution der Kooperation erfordert eine Identifikation von Konzepten und Begriffen für die Anwendung von Erklärungsmodellen in der Biologie. Kapitel 4 hat die Begriffe Gen, Merkmal und Funktion in den Blick genommen und Kooperation als Funktion gefasst. In Kapitel 5 wird nun der mit diesem Verständnis von Kooperation einhergehende Gewinn weiter aufgefächert. Die Konzeptualisierung der Kooperation als Funktion bildet zusammen mit den in Kapitel 3 besprochenen spieltheoretischen Grundlagen der Modellbildung und den für die Evolution von Kooperation ausgewiesenen Mechanismen die Grundlage für die Reformulierung des Problems der Evolution der Kooperation: weg von der Frage nach einer Selektion von Kooperation, hin zur Frage nach der Selektion von Mechanismen für Kooperation.

Auf den ersten Blick mag dieser Schritt klein erscheinen und man könnte mit einigem Recht behaupten, mit Selektion von Kooperation sei ohnehin genau das gemeint. Oftmals zeigen Arbeiten zur Evolution der Kooperation aber einen solch uneinheitlichen Sprachgebrauch, dass nicht sicher gesagt werden kann, dass tatsächlich immer über die gleichen Fragen und Antworten gesprochen wird, wenn von der Evolution der Kooperation die Rede ist. In Untersuchungen werden beeindruckende Ergebnisse erzielt, aber das Problem der Kooperation scheint fortzubestehen. Dieses Fortbestehen kann verschiedene Gründe haben: Zum einen ist es das Festhalten an der Bezeichnung Kooperation auch bei Phänomenen, die letztlich als dem Eigennutz dienlich bewertet werden. Sie verbleiben in der Komplementklasse und lediglich der Begriff der Kooperation erfährt dabei zuweilen Spezifikationen in der Definition. Neben dem Festhalten an der Komplementklasse, und auch am Eigennamen der Komplementklasse als Kooperation, kann das Fortbestehen des Problems der Kooperation aber zum anderen auch auf Überlagerungen von Fragen nach der Etablierung von Kooperation („Problem der Kooperation“) und Fragen nach der Entstehung von Kooperation („hartes Problem der Kooperation“) zurückgeführt werden. Das Fortbestehen des Problems steht dabei weniger im Kontext des Begriffs der Kooperation als im Kontext der Bedeutungen von Evolution. Die Unterscheidung „Problem der Kooperation“ und „hartes Problem der Kooperation“ findet sich in der Literatur und macht deutlich, dass mit der Evolution der Kooperation beides gemeint sein kann. Zur Anwendung wird die Unterscheidung aber kaum gebracht. Zuweilen werden Fragen der Etablierung beantwortet, zugleich aber solche nach der Entstehung aufgeworfen. Solche Probleme, bei denen sich Fragen und Antworten nicht exakt decken, erscheinen dann als noch nicht gelöst und beständig paradox.

Während viele Arbeiten in der Forschungsliteratur den Weg beschreiten, Modelle und Erklärungen zu hierarchisieren und feingliedrige Unterteilungen vorzunehmen, um zu einem vollständigen Bild der Evolution der Kooperation zu gelangen, nimmt die vorliegende Arbeit einen anderen Weg. Sie geht bewusst nicht einen Schritt voran, sondern einen Schritt zurück. Und das aus folgendem Grund: Für das Fortbestehen des Problems der Kooperation wird der wenig konturierte Kooperationsbegriff als eine der wichtigsten Ursachen angesehen. Um noch einmal Peter McLaughlin zu zitieren: „Philosophers and scientists often talk past each other, not only when they disagree but also when they agree.“⁴⁵⁷ Es ist der Begriff der Kooperation selbst, der Missverständnisse und Fehlkonzepte hervorbringen kann. Eine Reformulierung des Problems der Kooperation kann zu mehr Begriffsschärfe führen. Sie soll helfen, die Erklärungen auf Ebene der Funktion von denen auf Ebene der Selektion zu unterscheiden und somit für die Anwendung auf das Problem der Kooperation in der Biologie fruchtbar zu machen.

Manche Missverständnisse in den Arbeiten zur Evolution der Kooperation werden erkannt und diskutiert oder erkannt geglaubt. Der Blick dabei richtet sich vornehmlich auf Aspekte der Evolution, wie etwa die Einheiten der Selektion oder den Stellenwert von Verwandtenselektion und Gruppenselektion, und nur wenig auf die Vielzahl an Bedeutungen des Begriffs Kooperation und den der Wortfamilie zugehörigen Ausdrücken wie Kooperator oder kooperativ. Äquivokationen von Kooperation und ein weit gefasstes Begriffsfeld von Kooperation und verwandten Ausdrücken verleihen den Untersuchungen nicht selten mindestens sprachlich Unschärfe.

Mangelnde Begriffsschärfe und daraus resultierende Missverständnisse markieren aus dem Verständnis der vorliegenden Arbeit ein wesentliches Problem innerhalb der Erklärungen zur Evolution der Kooperation. So arbeitet das Kapitel 5.1 *Sprechweisen über Kooperation als „Problem im Problem der Kooperation“* unterschiedliche Verwendungen des Begriffs Kooperation und verwandter Ausdrücke heraus. Der Fokus liegt auf Formulierungen im Zusammenhang mit Aussagen zur Selektion (5.1.1), auf Sprechweisen in der Anwendung der Spieltheorie (5.1.2) und auf dem Verständnis von Evolution innerhalb von Fragen zur Evolution der Kooperation (5.1.3).

In Kapitel 5.2 *Paradoxien, Fehlkonzepte, Missverständnisse und Äquivokationen im Fokus* wird unter 5.2.1 zunächst der Blick aus der Perspektive der Forschungsliteratur auf Paradoxien, Missverständnisse, Fehlkonzepte und Äquivokationen gerichtet. Die vorliegende Untersuchung

⁴⁵⁷ McLaughlin: *The Arrival of the Fittest: what natural selection explains*, in: D. Dieks (Hrsg.): *Explanation, prediction, and confirmation*, 2011, S. 203-222; Vorbemerkungen (unveröffentlicht).

kann nicht das gesamte Spektrum und die Fülle der Arbeiten zur Evolution der Kooperation abdecken. Eine Auswahl ist nötig. So nimmt ein Autor beispielsweise Bezug auf vermeintliche Paradoxien resultierend aus der Sprechweise über Kooperation in der Spieltheorie übertragen auf die Alltagssprache (Binmore 2013). Andere Autoren machen Missverständnisse und Fehlkonzepte explizit zum Thema (West, El Mouden und Gardner 2011). Anhand dieser Auswahl wird exemplarisch gezeigt, worauf der Blick der Fachliteratur auf vermeintliche Paradoxien und Missverständnisse gerichtet ist und zugleich, was im Kontext der Begriffs- und Bedeutungsvielfalt nicht gesehen wird, aber zu sehen notwendig wäre. Dass es in der Literatur auch Beispiele für das Gewahrsein eines Mangels an Begriffsklärung gibt, wird an einer Diskussion über reziproken Altruismus und Reziprozität (Lombardo 1988, 1990 und König 1988) sowie an einer Unterscheidung der Äquivokationen des Ausdrucks „to cooperate“ aufgezeigt (Dugatkin 1997). Diese Beispiele sind ein wichtiger Fingerzeig für die Notwendigkeit von Begriffsklärungen auf grundlegender Ebene und unterstreichen den mit einer präzisen Begriffsklärung einhergehenden Gewinn.

Die mit der Begriffsklärung verbundene Konzeptualisierung von Kooperation als Bezeichnung für eine Funktion ist die Hauptstoßrichtung der vorliegenden Arbeit. Eine Funktion beschreibt kein individuelles Verhalten, sondern ein Mittel zu einem Zweck auf überindividueller Ebene im Kontext eines Systems. Um die Unterschiede der in den Arbeiten oftmals als Kooperation, als kooperativ oder als Kooperator benannten Dinge wie eine Strategie, einen Zug innerhalb einer Strategie, ein Verhalten oder einen Spielertypus aufzuzeigen und begrifflich und konzeptionell von der Kooperation als Funktion abzugrenzen – und schließlich abzulösen –, wird in Kapitel 5.2.2 *Ein Blick hinter Paradoxien: Rekonstruktion von Kooperation als Funktion am Beispiel des Teilens von Blutmahlzeiten beim Gemeinen Vampir (Desmodus rotundus)* am einem in der Literatur vielzitierten Beispiel ein Blick hinter Paradoxien und Missverständnisse geworfen. An diesem exemplarischen Fall wird die Abgrenzung von Kooperation und kooperativem Verhalten unter Einbeziehung der in Kapitel 5.1 herausgearbeiteten Begriffe von Kooperation und verwandter Ausdrücke sowie der Ergebnisse aus Kapitel 5.2.1 mit Blick auf die sich in Kapitel 5.3 *Reformulierung des Problems der Kooperation* anschließende allgemeine Reformulierung des Problems der Kooperation erprobt.

Die Rekonstruktion am konkreten Fallbeispiel macht auch die Bedeutung des Bezugspunktes innerhalb einer funktionalen Analyse deutlich. Es ist der Beobachter, der den Bezugspunkt setzt. So handelt es sich letztlich beim Fassen der Kooperation als Funktion nicht um eine Funktionsanalyse, sondern um eine Systemanalyse aus funktionalem Gesichtspunkt.

Eine Funktion beschreibt den Beitrag zu einer Gesamtleistung, die uns als Beobachter interessiert und zum Nachforschen anregt. Diese Forschung kann in der Beobachtung, Beschreibung und Deutung liegen, aber auch in der Manipulation und damit im Experimentalansatz. So ist es auch gängige Praxis in der Biologie bei Untersuchungen zur Evolution der Kooperation: Fledermäuse werden nicht nur beobachtet, sie werden auch künstlich mit anderen Tieren zusammengeführt und im Labor gehalten. Fische werden im Aquarium mit Spiegelversuchen auf ihr Verhalten getestet und Populationen von Bakterien und Viren werden auf die Ausbildung spezifischer und im Versuchssetting als kooperativ gedeuteter Merkmale hin untersucht.

Funktionen werden im Kontext von Systemen betrachtet, beschrieben und hinterfragt. Der äußere Bezugspunkt ist es auch, der mit Blick auf die fünf Äquivalenzklassen F_1 bis F_5 den Ankerplatz für die Reformulierung des Problems der Kooperation markiert. Kapitel 5.3 stellt die Reformulierung des Problems der Kooperation vor. Die Evolution von Kooperation – reformuliert als Evolution von Mechanismen für Kooperation – betrifft die Ebene von Organismen. Einem strategischen Organismus kann man ex post zuschreiben, Merkmale zu haben, die seine Gene erfolgreich in die nächste Generation gebracht haben. Die Kooperation als Funktion aber setzt einen anderen Bezugspunkt als den reproduktiven Gewinn im Genpool zukünftiger Generationen. Funktional erfolgreich ist derjenige, der in einem System Erfolg hat und diesen auch nicht-hereditär reproduzieren kann. Kooperation als Funktion wird damit unterschieden vom Verhalten beziehungsweise von Merkmalen strategischer Organismen. Kooperation als Funktion steht im Kontext eines Systems mit einem von außen gesetzten Bezugspunkt aus der Beobachter- und Forscherperspektive.

5.1 Sprechweisen über Kooperation als „Problem im Problem der Kooperation“

Als Problem der Kooperation gilt die Frage, wie die Evolution von Kooperation als Produkt der natürlichen Selektion erklärt werden kann. Das Problem wird als Rätsel, Paradoxie und Challenge angesehen:

„Die Kooperation hält für die Theorie der Evolution durch natürliche Auslese eine Vielzahl von Rätseln bereit.“⁴⁵⁸ (Tomasello 2016)

„One of the enduring puzzles in biology and the social sciences is the origin and persistence of intraspecific cooperation and altruism in humans and other species.“⁴⁵⁹ (Lehmann und Keller 2006)

⁴⁵⁸ Tomasello 2016, S. 23.

⁴⁵⁹ Laurent Lehmann und Laurent Keller (2006) The evolution of cooperation and altruism – a general framework and a classification of models, in: *Journal of Evolutionary Biology* 19(5), S. 1365.

„Explaining the apparent paradox of cooperation is one of the central problems of biology because almost all of the major transitions from replicating molecules to complex animal social societies have relied upon solving this problem.“⁴⁶⁰ (West, El Mouden und Gardner 2011)

„How can genetically prescribed selfless behaviour arise by natural selection, which is seemingly its antithesis? This problem has vexed biologists since Darwin, who in *The Origin of Species* declared the paradox – in particular displayed by ants – to be the most important challenge to his theory.“⁴⁶¹ (Tarnita, Wilson und Nowak 2010)

„In nature, fitness is generally frequency depended, i. e. is affected by interactions with other members of the population. The most important case refers to the evolution of cooperation under Darwinian selection and represents a major challenge in evolutionary biology and behavioral ecology.“⁴⁶² (Hauert 2005/2007)

„Explaining cooperation remains one of the greatest challenges for evolutionary biology, irrespective of whether it is altruistic or mutually beneficial.“⁴⁶³ (West, Griffin und Gardner 2007a)

Ein „Problem im Problem der Kooperation“ ist, dass es innerhalb der Forschungen zur Evolution der Kooperation zu Missverständnissen kommt, die ihrerseits zu Fehlvorstellungen führen können. Die Gründe sind ebenso vielfältig wie naheliegend: Kooperation ist, wie in Kapitel 2.1 *Der Begriff der Kooperation: Ursprung, Genese und Alltagsverständnis* gezeigt, ein Begriff der Alltagssprache. In der Wissenschaft hat er Einzug aus der Ökonomie auch in die Sprache der Biologie gehalten. In der Biologie selbst ist er aber nicht eindeutig definiert und wird in vielen Stichwortverzeichnissen nicht eigenständig geführt. Der Begriff ist Teil der Fachsprache, mehr aber Element des fachwissenschaftlichen Wortschatzes denn Fachbegriff. Das Verständnis dessen, was Kooperation meint, wird in den Arbeiten entweder vorausgesetzt oder Kooperation wird individuell definiert beziehungsweise re-definiert. Zudem ist Kooperationsforschung interdisziplinär. Das zeigt sich besonders in der engen Verwobenheit von Spieltheorie und theoretischer Biologie: Die Annahmen der theoretischen Biologie werden in der experimentellen Biologie und in der Feldbeobachtung zur Anwendung gebracht und geben wiederum Forschungsanlass für Simulationen evolutiver Zusammenhänge und Dynamiken innerhalb der theoretischen Biologie. Interdisziplinarität ist notwendig für Kooperationsforschung; sie birgt aber auch Schwierigkeiten. So weisen Stuart A. West, Ashleigh S. Griffin und Andy Gardner in ihrem Artikel *Social semantics: altruism,*

⁴⁶⁰ West, El Mouden und Gardner 2011, S. 235.

⁴⁶¹ Tarnita, Wilson und Nowak 2010, S. 1057.

⁴⁶² Christoph Hauert: Evolutionary Dynamics and the Problem of Cooperation (Abstract zum Vortrag), unter: https://cftc.ciencias.ulisboa.pt/complex/abstracts/abstract_hauert.pdf, zuletzt aufgerufen am: 13.09.2021.

⁴⁶³ Stuart A. West, Ashleigh S. Griffin, Andy Gardner (2007a) Social semantics: altruism, cooperation, mutualisms, strong reciprocity and group selection, in: *Journal of Evolutionary Biology* 20(2), S. 423.

cooperation, mutualisms, strong reciprocity and group selection (2007a) im Kontext des Problems der Kooperation auf semantische Konfusionen hin:

„Scientific progress depends upon precise, reliable communication between scientists. This can be hindered if people use the same term to mean different things, or different terms to mean the same thing. In the extreme, this can lead to debates or disputes when in fact there is no disagreement.”

„The potential for such semantic confusion is greatest with interdisciplinary research. Our aim [...] is to address issues of semantic confusion that have arisen with research on the problem of cooperation.”⁴⁶⁴

Der Blick auf Missverständnisse ist wichtig für das Problem der Kooperation. Die Ansätze von West, Griffin und Gardner in dem zitierten Artikel sowie in *Sixteen common misconceptions about the evolution of cooperation in humans* (West, El Mouden und Gardner 2011) stellen vermeintliche Missverständnisse in den Forschungsansätzen der theoretischen Biologie und Anthropologie heraus. Sie sind auf eine Hierarchisierung von Formen der Kooperation ausgerichtet und erarbeiten eine Re-Definition von Kooperation in Abgrenzung zum Altruismus.⁴⁶⁵ Übersehen aber wird als eine der prinzipiellen Ursachen für Missverständnisse und Fehlkonzepte die Breite der Verwendungen und Bedeutungen des Begriffs Kooperation sowie verwandter Ausdrücke wie kooperatives Verhalten, Kooperator, kooperative Strategie, kooperativer Akt, mutualistische Kooperation, nachhaltige Kooperation, Kooperativität, kooperativer Typ.

Ein zentrales Anliegen der hier vorliegenden Arbeit ist es, einen Beitrag zum Füllen dieser Forschungslücke zu leisten. Wie in Kapitel 4 anhand der Konzeptionen von Gen, Merkmal, Eigenschaft und Funktion gezeigt, entstehen Unklarheiten und Missverständnisse nicht erst im interdisziplinären Diskurs, sondern liegen oftmals bereits in den unterschiedlichen Konzepten von Begriffen innerhalb eines Faches. Dies zeigt sich für die Biologie ebenso wie für die Philosophie.

Zu dem epistemisch nicht unproblematischen Begriff der Kooperation treten bei der Frage nach deren Evolution über natürliche Selektion uneinheitliche Vorstellungen von Selektion und von Evolution hinzu. Bereits die Formulierung der Frage beinhaltet damit verschiedene Fallstricke für das Zur-Deckung-Bringen von Frage und Antwort. Das Unterkapitel 5.1.1 geht auf die Verwendung des Begriffs Kooperation und verwandter Ausdrücke im Rahmen von

⁴⁶⁴ West, Griffin und Gardner 2007a, S. 415.

⁴⁶⁵ „We emphasize that we think redefining terms is usually counter-productive, and can add more confusion than it solves. However, we think it is useful in this case, because we already have the situation where multiple terms are being used to define the same thing and those terms also have other uses.” West, El Mouden und Gardner 2011, S. 418.

Fragen zum Problem der Kooperation und Antworten auf das Problem ein. Unterkapitel 5.1.2 ergänzt diese um die mit der Interdisziplinarität verbundenen Sprechweisen und den damit einhergehenden Schwierigkeiten, bevor in Unterkapitel 5.1.3 die unterschiedlichen Sichtweisen von Evolution im Kontext der Frage der Evolution von Kooperation benannt werden.

5.1.1 Sprechweisen in Fragen und Antworten zum Problem der Kooperation

Der Begriff Kooperation selbst ist als Teil der Formulierung der Frage nach der Evolution der Kooperation ein Teil des Problems. Will man die „Challenge“ für die Lösung des Rätsels oder der vermeintlichen Paradoxie annehmen, muss nicht nur der Gegenstand auf Ebene des Phänomens in den Blick genommen werden, sondern auch die Probleme, die mit ihm auf begrifflicher Ebene einhergehen. West, Griffin und Gardner (2007a) ist zuzustimmen, dass es im Untersuchungsfeld der Kooperation semantische Unklarheiten gibt. Diese können aber nicht vorrangig durch Hierarchisierung und Re-Definition beseitigt werden, sondern bedürfen einer Zerlegung der Probleme auf begrifflicher Ebene. Hierarchisierungen und Re-Definitionen sind hilfreiche Instrumente, um die Symptome einer Begriffs- und Bedeutungsvielfalt zu ordnen, die Ursachen aber bleiben weithin unberührt. Um diesen Ursachen nachzuspüren, muss man einen Schritt zurückgehen und die Vielfalt nicht nur ordnen, sondern sie auch einordnen.

Ein zentrales „Problem im Problem der Kooperation“ ist die Uneindeutigkeit dessen, was mit Kooperation überhaupt gemeint und damit Gegenstand der evolutiven Betrachtung ist. Es gibt in den Arbeiten zur Evolution der Kooperation verschiedene Formulierungen des Problems, die das Gleiche meinen können, aber nicht zwingend das Gleiche sagen:

„The question of how natural selection can lead to cooperative behavior has fascinated biologists for several decades.”⁴⁶⁶ (Nowak 2006)

„What special circumstances or mechanisms thus favor cooperation?”⁴⁶⁷ (Sachs et al. 2004)

„Natural selection implies competition and therefore opposes cooperation unless a specific mechanism is at work.”⁴⁶⁸ (Nowak 2006)

„Cooperation [...] reduce[s] the relative fitness of the performer of that behaviour and hence be selected against.”⁴⁶⁹ (West et. al 2011)

⁴⁶⁶ Nowak 2006, S. 1560.

⁴⁶⁷ Joel L. Sachs, Ulrich G. Mueller, Thomas P. Wilcox und James J. Bull (2004) The evolution of cooperation, in: *The Quarterly Review of Biology* 79, S. 136.

⁴⁶⁸ Nowak 2006, S. 1560.

⁴⁶⁹ West et al. 2011, S. 235.

Formuliert wird das Problem der Kooperation meist als Frage nach der Evolution von Kooperation oder als Frage nach der Evolution von kooperativem Verhalten. Während der Unterschied auf den ersten Blick nicht irritieren mag und mit Kooperation und kooperativem Verhalten nicht das Gleiche gesagt, aber oftmals das Gleiche gemeint ist, zeigen sich die Unterschiede umso mehr in den Antworten im Kontext von Aussagen zur Selektion:

„Under certain conditions natural selection favors [...] altruistic behaviors because in the long run they benefit the organism performing them. [...] The two individuals who risk their lives to save each other will be selected over those who face drowning on her own.“⁴⁷⁰ (Trivers 1971)

„We prefer that a behaviour is only classed as cooperation if that behaviour is selected for because of its beneficial effect on the recipient.“⁴⁷¹ (West et al. 2007)

„We derive a fundamental condition for the evolution of cooperation by group selection: if $b/c > 1 + n/m$, then group selection favors cooperation. [...] Competition between groups can lead to selection of cooperative behavior.“⁴⁷² (Traulsen und Nowak 2006)

„Hence, this simple condition [...] ensures that selection favors cooperators and opposes defectors.“⁴⁷³ (Traulsen und Nowak 2006)

„Once the genes for cooperation exist, selection will promote strategies that base cooperative behavior on cues in the environment.“⁴⁷⁴ (Axelrod 1984)

„We had conceived an evolutionary description of probabilistic strategies in the prisoner’s dilemma struggling for cooperation by natural selection.“⁴⁷⁵ (Nowak 2004)

„Generous strategies are favored by selection in evolving populations.“⁴⁷⁶ (Stewart und Plotkin 2013)

„Natural selection has shaped the TFT behavior.“⁴⁷⁷ (Dugatkin 1997)

„Selfish and mutualistic/cooperative acts do not present a Darwinian puzzle as both increase the lifetime fitness of actors. Altruism, which by definition causes reduced lifetime reproduction, is, however, a Darwinian puzzle inasmuch as natural selection normally favors only traits that increase an individual’s reproduction.“⁴⁷⁸ (Ratnieks, Foster und Wenseleers 2011)

⁴⁷⁰ Trivers 1971, S. 35 und 36.

⁴⁷¹ West et al. 2007, S. 419.

⁴⁷² Traulsen und Nowak 2006, S. 10952.

⁴⁷³ Traulsen und Nowak 2006, S. 10954.

⁴⁷⁴ Axelrod 1984, S. 97.

⁴⁷⁵ Martin A. Nowak (2004) Prisoners of the dilemma, in: *Nature* 427(6974), S. 491.

⁴⁷⁶ Alexander J. Stewart und Joshua B. Plotkin (2013) From extortion to generosity, evolution in the Iterated Prisoner’s Dilemma, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110(38), S. 15352.

⁴⁷⁷ Dugatkin 1997, S. 70.

⁴⁷⁸ Francis L. W. Ratnieks, Kevin R. Foster und Tom Wenseleers (2011) Darwin’s special difficulty: the evolution of “neuter insects” and current theory, in: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65, S. 489.

To be selectively favoured, however, the advantages of any form of group living must outweigh its inherent costs. In microbes, such advantages may include the enforcement of kinship among cells that share benefits from other cooperative or altruistic traits and the exclusion of non-cooperative genotypes from cooperative groups.⁴⁷⁹ (Velicer und Yu 2003)

„Rapid cultural adaptation [...] leads to persistent differences between local social groups [within human cooperation], and then competition between groups leads to the spread of behaviours that enhance their competitive ability. Then, in such culturally evolved cooperative social environments, natural selection within groups favoured genes that gave rise to new, more pro-social motives.“⁴⁸⁰ (Boyd und Richerson 2009)

„In any mixed group, defectors have a higher payoff than cooperators. In homogeneous groups, however, cooperators have a higher payoff than defectors. This tension might allow the evolution of cooperation. [...] We argue that selection favors cooperation if the fixation probability [...] is greater than the inverse of the population size.“⁴⁸¹ (Traulsen und Nowak 2006)

Die Antworten auf das Problem der Kooperation umfassen mit Blick auf die Selektion und deren Einheiten: Kooperation sowie altruistisches und kooperatives Verhalten, TFT-Verhalten, Individuen als Akteure und als Kooperatoren, Strategien, Merkmale, Genotypen und Gene. Im Kontext der Antworten ist die Rede von Genen für Kooperation, von kooperativen Akten, von einem Kampf von Strategien und von einem kooperativen Umfeld. In ähnlicher Weise wie Individuen als Akteure oder als Kooperatoren beschrieben werden, wird kooperatives Verhalten über Verhaltensakte oder über Verhaltensmuster klassifiziert:

„Co-operative behaviour [...] refers to acts which benefit both individuals but recipients more.“⁴⁸² (Wilkinson 1987)

„Die Theorie der Kooperation [kann] Verhaltensmuster in einem großen Bereich biologischer Systeme erklären. [...] Solange die erforderlichen Bedingungen realisiert sind, kann Kooperation beginnen, sich durchzusetzen und als stabil zu erweisen.“⁴⁸³ (Axelrod 2000)

Ein Kooperator ist gekennzeichnet als ein kooperativer Typ. Ihm werden „Tendenzen zur Kooperation“ oder auch eine „kooperative Natur“ zugesprochen:

⁴⁷⁹ Gregory J. Velicer und Yuen-Tsu N. Yu (2003) *Evolution of novel cooperative swarming in the bacterium Myxococcus xanthus*, in: *Nature* 425, S. 77.

⁴⁸⁰ Robert Boyd und Peter J. Richerson (2009) Culture and the evolution of human cooperation, in: *Philosophical transactions B: Biological sciences* 364(1533), S. 3281.

⁴⁸¹ Traulsen und Nowak 2006, S. 10952.

⁴⁸² Gerald S. Wilkinson: Altruism and co-operation in bats, in: M. Brock Fenton, Paul Racey und Jeremy M. V. Rayner (Hrsg.): *Recent advantages in the study of bats*, 1987, Kapitel 18: 299-323, S. 301.

⁴⁸³ Axelrod 2000 [1984], S. 19 f.

„Cooperation can spread only if interacting individuals have an initial tendency to be cooperative.“⁴⁸⁴ (Lehmann und Keller 2006)

„Thus, it might benefit an individual to assess the cooperative nature of other individuals in the group prior to accruing the potential costs of inspecting with these individuals. [...] Our goal was to determine whether guppies learn about the cooperative tendencies of other inspectors through observation alone, rather than through personal experience.“⁴⁸⁵ (Brosnan, Earley und Dugatkin 2003)

Im Sprachgebrauch der Spieltheorie ist mit einem Typ meist ein Spielertyp gemeint. Dieser spielt mehr oder weniger kooperative Strategien. Im Kontext mehr praktisch ausgerichteter Arbeiten kann ein Typ aber auch einen bestimmten Genotyp meinen. Dann wird einem Merkmal zugeschrieben, kooperativ zu sein und der Genotyp bezeichnet einen kooperativen Typ. So etwa bei Bakterien, die Strukturen ausbilden, die auch von artgleichen, aber typverschiedenen Bakterien genutzt werden:

„Cooperative S-motility in *M. xanthus* is highly beneficial on some structured surfaces, but is costly to individuals and easily lost under asocial selective conditions. Here we ask, whether non-cooperative genotypes of *M. xanthus* can evolutionarily regain the ability to swarm effectively on soft surfaces that has been eliminated by a large deletion in a gene essential for wild-type-S-motility.“⁴⁸⁶

Mit Blick auf den Anteil kooperativer Spielertypen bzw. Genotypen in einer Population werden auch ganze Populationen als kooperativ beschrieben:

„Cooperative populations (with an average population payoff close to R) are normally dominated by one or two strategies very close to Pavlov, although some long hegemonies by larger mixtures of GTFT-like strategies can also be observed.“⁴⁸⁷ (Nowak und Sigmund 1993)

„We observe endless cycles of cooperation and defection. Cooperative populations are relatively stable if they consist of discriminating players. [...] In the long run, cooperation is harmed by

⁴⁸⁴ Lehmann und Keller 2006, S. 1369.

⁴⁸⁵ Sarah F. Brosnan, Ryan L. Earley und Lee A. Dugatkin (2003) Observational Learning and Predator Inspection in Guppies (*Poecilia reticulata*), in *Ethology* 109, S. 824 f. Für Studien zum Feindschauverhalten siehe die Ausführungen im Anhang unter Punkt 4) Feindschau bei Fischen. Kurz umrissen wurde in den Experimenten an Fischen (Guppys, Stichlinge) untersucht, unter welchen Bedingungen sich Fische allein oder zu zweit aus einem Schwarm lösen und auf einen vermeintlichen Fressfeind zuschwimmen. Die Tiere unterscheiden sich dabei in ihrer Risikobereitschaft. Auch zeigen die Versuche, dass sich bei Fischen, die zu zweit schwimmen und damit so etwas wie ein Inspektorenpaar bilden, die Tiere bei Wiederholung an das Risikoverhalten des Partners anpassen. Sie wechseln von einer höheren Risikobereitschaft zu einer geringeren, wenn der Inspektionspartner zurückbleibt.

⁴⁸⁶ Velicer und Yu 2003, S. 75. Bakterien der Art *Myxococcus xanthus* können eine gemeinsame Umgebung erzeugen, auf der sich die Organismen fortbewegen können. Dies geschieht auch aus Vorgängerformen, die dieses Merkmal nicht aufweisen. Velicer und Yu nennen dies ECM (evolved cooperative motility) und sehen darin die Evolution eines kooperativen Verhaltens aus nicht-kooperativen Vorgängern. Für die Untersuchungen an *Myxococcus xanthus* siehe die Beschreibung im Anhang unter Punkt 2) *Untersuchungen an Bakterien*.

⁴⁸⁷ Nowak und Sigmund 1993, S. 58.

unconditional cooperators, because they enable defectors to invade. In the absence of unconditional cooperators, cooperative populations persist for much longer.”⁴⁸⁸ (Nowak und Sigmund 1998)

An den zuletzt angeführten Beispielen sieht man die in den Arbeiten häufig vorzufindende Praxis eines Nebeneinanders von Kooperation und verwandten Ausdrücken wie kooperative Population und Kooperator. Deutlich wird in den Antworten auf die Frage nach der Evolution der Kooperation auch die Ausrichtung an einer Kosten-Nutzen-Rechnung. Diese wird der Charakterisierung eines Verhaltens als kooperativ oder defektiv meist zugrunde gelegt. Nicht gemeint sind aber mitunter die Einheit oder der Zeitpunkt der Abrechnung bzw. Auszahlung. Es zeigt sich dabei, dass Kooperation einen unmittelbaren Verhaltensakt meinen kann, einen Verhaltenstypus, dessen genetische Disposition oder auch ein ex post zugeschriebenes Verhaltensmerkmal nach Prüfung des Nutzenwertes. Carel van Schaik und Peter M. Kappeler bringen einen der Gründe für unterschiedliche Sichtweisen auf das Phänomen mit Orientierung am Verhalten einerseits und Orientierung am Nutzen andererseits zur Sprache:

„In common usage, we speak of cooperation if individuals actively assist or support others: the emphasis is on behavior. For evolutionary biologists, cooperation involves actions or traits that benefit other individuals. They stress the outcomes of these behaviors, in particular the consequences for the fitness of the interacting individuals. [...] The behavioral and the outcome-based definition usually label the same phenomena cooperation.”⁴⁸⁹

Es ist möglich, dass mit beiden Sichtweisen das gleiche Phänomen gemeint ist. Fraglich ist nur, ob es sich bei dem, was jeweils beschrieben ist, auch wirklich um das gleiche Phänomen handelt. Ein einzelner Verhaltensakt würde dann gleich betrachtet wie die Zuschreibung einer Funktion. In dieser Arbeit wird im Kontext des „Rätsels“ um das Problem der Kooperation die These vertreten, dass dieses auch deshalb fort dauert, weil die in den Fragen und Antworten zur Evolution der Kooperation verwendeten Begriffe sowohl unterschiedliche als auch die gleichen Dinge und Phänomene meinen können. Dies zeigt sich in besonderer Weise auch in der Anwendung der Spieltheorie auf das Problemfeld der Kooperation.

5.1.2 Sprechweisen über Kooperation in Anwendung von Spieltheorie

Die Verbindung zwischen den Untersuchungen zur Evolution der Kooperation und der Spieltheorie liegt insbesondere in der Übertragung des Gefangenendilemmas auf einen Gegenstand der Biologie. Das Gefangenendilemma wird sowohl als Metapher als auch als Modell für das Problem der Kooperation angesehen:

⁴⁸⁸ Nowak und Sigmund 1998, S. 574.

⁴⁸⁹ Kappeler und van Schaik 2006, S. 3.

„Much attention has been given to the Prisoner’s Dilemma as a metaphor for the problems surrounding the evolution of cooperative behaviour.“⁴⁹⁰ (Nowak und May 1992)

„The Prisoner’s Dilemma is the leading metaphor for the evolution of cooperative behaviour in populations of selfish agents.“⁴⁹¹ (Nowak und Sigmund 1993)

„The two-player Iterated Prisoner’s Dilemma game is a model for both sentient and evolutionary behaviors, especially including the emergence of cooperation.“⁴⁹² (Press und Dyson 2012)

Die Parallele zwischen dem Problem der Kooperation und dem Gefangenendilemma liegt in der vermeintlichen Paradoxie, die Kooperation als Produkt der natürlichen Selektion vor der Prämisse von Eigennutz zu erklären – so wie die Entstehung von Kooperation aus einer Situation wie der in einem Gefangenendilemma mit Defektion als dominanter Strategie bei einmaligem Spiel. So findet das Problem der Kooperation seine Entsprechung in einem „Paradoxon der Spieltheorie“, wie es Martin A. Nowak mit Blick auf das Prisoner’s Dilemma formuliert.⁴⁹³ Die Paradoxie in der Evolution der Kooperation liegt dabei weniger in der ursächlichen Entstehung von Kooperation als darin, dass die Selektion eines primär auf Eigennutz ausgerichteten Verhaltens bzw. eines Merkmalsträgers nicht zu einer Steigerung der Fitness führt. Theoretisch würde man davon ausgehen, dass jeder Selektionsschritt, oder zumindest jeder zweite, vorteilhaft ist und derjenige oder dasjenige selektiert wird, was funktional im Sinne einer Fitnesssteigerung ist. In einem Prisoner’s Dilemma ist bei einmaligem Spiel Defektion die dominante Strategie. Wählen aber beide Spieler diese Strategie, erhalten sie mit P , dem Wert für *Punishment*, eine nur geringe Auszahlung. Über die Spielbeschreibung, die Präferenzordnung und die Auszahlungsmatrix hat Kapitel 3.1.3.1 *Auszahlungsfunktion: Nutzentheorie und Präferenzordnung* Auskunft gegeben. Auf die Dynamiken, insbesondere untersucht von Martin A. Nowak, ist Kapitel 3.2.2 *Direkte Reziprozität* eingegangen. An dieser Stelle interessieren die Sprechweisen über Kooperation in der Anwendung der Spieltheorie auf das Problem der Kooperation und bei der Betrachtung des Problems als Paradoxie. Dabei spielt auch eine Rolle, worin die Paradoxie gesehen wird.

⁴⁹⁰ Nowak und May 1992, S. 826.

⁴⁹¹ Nowak und Sigmund 1993, S. 56.

⁴⁹² William H. Press und Freeman J. Dyson (2012) Iterated Prisoner’s Dilemma contains strategies that dominate any evolutionary opponent, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences – PNAS* 109(26), S. 10409.

⁴⁹³ Martin A. Nowak (2014) Warum sind wir hilfsbereit?, in: *Spektrum Spezial Biologie – Medizin – Hirnforschung* 1/2014, S. 79. Es sei darauf hingewiesen, dass die Einschätzung, das Prisoner’s Dilemma bilde eine Paradoxie ab, nicht von allen geteilt wird. Ken Binmore weist auf einen Zwillingsfehlschluss hin. Es handle sich nur dann um ein Gefangenendilemmaspiel, wenn beide Spieler unabhängig voneinander die Strategien wählen. Bei einem, wie bei eineiigen Zwillingen, genetisch determinierten Verhalten handle es sich aber um ein nur von einem Spieler betriebenes Spiel. Siehe Binmore 2013, S. 235 f.

Bei der oben beschriebenen Parallele liegt das Hauptaugenmerk auf dem Nutzenwert. Als paradox wird aber auch angesehen, dass es bei der Entscheidung an einem Entscheidungsknoten in einem Gefangenendilemmaspiel rational wäre, Defektion zu wählen, dies aber im Nachgang zu einer verminderten Auszahlung führt. Aus dieser Perspektive liegt die Paradoxie weniger in der Wirkung der Wahl und damit in der Auszahlung als in der Wahlhandlung am Entscheidungsknoten und damit im Verhaltensakt. In der Zuschreibung dessen, worin die Paradoxie liegt, also in der Wahl eines Zuges oder in der Verringerung der Fitness durch die Wahl eines Zuges, wird der in Unterkapitel 5.1.1 benannte Unterschied von kooperativem Verhalten und Kooperation sichtbar. Wenn Carel van Schaik und Peter Kappeler schreiben: „The behavioral and the outcome-based definition usually label the same phenomena cooperation“⁴⁹⁴, sprechen sie einen wichtigen Punkt an, der sich auch in der Zuschreibung spiegelt, was beim Problem der Kooperation als Paradoxie angesehen wird. Allerdings handelt es sich bei kooperativem Verhalten und Kooperation nicht zwingend – wenn überhaupt – um dasselbe Phänomen. Gerade in der Unterscheidung von kooperativem Verhalten als Bezeichnung für einen Verhaltensakt und Kooperation als Bezeichnung für eine Funktion ist es eines der Ziele der vorliegenden Arbeit, einen Beitrag dafür zu leisten, den Blick auf den Sprachgebrauch zu schärfen und Paradoxien der Kooperation aufzulösen, die mehr in der Semantik denn auf Ebene der Theorie liegen. Eine der Notwendigkeiten, sich für eine Unterscheidung von Kooperation und kooperativem Verhalten stark zu machen, liegt auch in der sowohl häufigen als auch vielfältigen Verwendung des Ausdrucks Kooperator begründet. Dieser Begriff fand bereits in 5.1.1 Erwähnung und wird nun in seiner spieltheoretischen Einbindung besprochen.

Ein Kooperator zu sein kann meinen, dass ein Spieler die Strategie ALL C (immer Kooperation) spielt. Das Verhalten kann genetisch determiniert sein und der Spieler hat einen kooperativen Genotyp. Das muss bei der Bedeutung des Ausdrucks Kooperator aber nicht zwingend der Fall sein. Ein Kooperator zu sein kann auch bedeuten, dass ein Spieler mehrheitlich eine „kooperative“ Strategie spielt. Zudem kann sich der Ausdruck auf nur einen Zug in einem Spiel beziehen und das Verhalten am Entscheidungsknoten des zuletzt gewählten Spielzuges bezeichnen. Im Folgenden sollen die in Anführungszeichen gesetzten Ausdrücke „Kooperation“ und „Defektion“ deutlich machen, wenn von der Bezeichnung eines Spielzuges die Rede ist. In den Ereignismatrices finden sich als Benennung des Spielzuges „Cooperation“ und „cooperate“ sowie die stärker metaphorisch aufgeladenen Bezeichnungen „Helping“ oder

⁴⁹⁴ Kappeler und van Schaik 2006, S. 3.

„help“. Äquivalent zum Ausdruck Kooperator verhält es sich mit dem Ausdruck Defektor und den Benennungen eines Spielzuges als „Defection“ oder „defect“ sowie den Bezeichnungen „Cheater“ bzw. „Cheating“ oder „cheat“⁴⁹⁵. Ein Kooperator oder Defektor kann demnach einen Genotyp, einen Spielertyp oder denjenigen beschreiben, der an einem Entscheidungsknoten den Spielzug „Kooperation“ oder „Defektion“ gewählt hat.

Ein Beispiel für die Verwendung von Defektor und Kooperator als Spieler mit einer Strategiemenge von jeweils einem 1-Tupel $S = \{(a_1)\}$ oder $S = \{(a_2)\}$ mit (a_1) für „Defektion“ und (a_2) für „Kooperation“ geben Paul E. Turner und Lin Chao (2003) in ihren Untersuchungen an Viren. Sie formulieren die Parallele zwischen dem Paradox im Prisoner's Dilemma und dem der Evolution der Kooperation wie folgt:

„When a cooperator and a defector are paired, the cooperator is exploited and its fitness is decreased by s_1 , whereas the defector benefits and its fitness is increased by s_2 . When two defectors interact, they suffer from not having anyone to exploit, and they pay a cost c . If $(1 - c) < (1 - s_1)$, a polymorphic equilibrium occurs. If $(1 - c) > (1 - s_1)$, the population evolves to be entirely defectors. The latter is termed the Prisoner's Dilemma, and it is evolutionarily paradoxical because a population composed of defectors has a lower fitness than a population containing only cooperators.“⁴⁹⁶

In Turner und Chao's Untersuchungen handelt es sich bei den Kooperatoren und Defektoren um Viren, denen jeweils eine Strategie zugeschrieben wird. Alle Viren sind für ihre Vermehrung auf den Stoffwechselapparat der Wirtszellen angewiesen. Dadurch, dass Viren bei der Vermehrung keinen direkten Zugriff auf die selbst synthetisierten Genprodukte haben, gibt es während der Replikation und dem Self-Assembly einen Austausch von Genprodukten. Zudem gibt es Viruspartikel (DI = defective-interfering), denen wesentliche Gene für die Proteinbiosynthese fehlen und die damit auf Genprodukte angewiesen sind, die von anderen Viren synthetisiert werden. Synthetisierende Viren werden als Kooperatoren angesehen,

⁴⁹⁵ Turner: „The temptation to cheat appears to be a universal fact of life. In the struggle to survive and reproduce that drives evolution, selfish individuals may be favored over cooperators because they are more energy efficient.“ Paul E. Turner (2005) Cheating Viruses and Game Theory, in: *American Scientist* 93, S. 8 (Reprint). Ähnliche Sprechweisen finden sich bei: Redouan Bshary and Alexandra S. Grutter: „What are the mechanisms that prevent partners from cheating in potentially cooperative interactions between unrelated individuals? Redouan Bshary and Alexandra S. Grutter (2005) Punishment and partner switching cause cooperative behaviour in a cleaning mutualism“, in: *Biology Letters* 1, S. 396, Stewart und Plotkin: „When does cooperation emerge in populations? Two-player games used to study this question produce an array of counterintuitive results. And yet a consensus has emerged that, in an evolving population, cooperation tends to triumph over cheating – through reciprocity and generosity.“ Alexander J. Stewart und Joshua B. Plotkin (2014) Collapse of cooperation in evolving games, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(49), S. 17558-17563.

⁴⁹⁶ Paul E. Turner und Lin Chao (2003) Escape from the Prisoner's Dilemma in RNA Phage $\phi 6$, in: *The American Naturalist* 161 (3), S. 497.

profitierende Viren und Viruspartikel als Defektoren.⁴⁹⁷ Ihre Strategien entsprechen ihren Genotypen. Nach „Ausbeuten“ der Kooperatoren nimmt die Zahl der Defektoren in einer Population immer mehr zu, bis sie schließlich nur noch aus Defektoren besteht. Die Selektion defektierender Viren führt in die paradoxe Situation einer Verringerung der Fitness. Das Augenmerk liegt auf der Entwicklung der Fitness innerhalb einer Population. Die Ergebnisse sind spannend, decken sie sich mit dem notwendigen Grundstock an Kooperatoren für eine stabile Kooperation (siehe insbesondere Unterkapitel 3.1.3.2 zum N-GD) und beschreiben mehr die Problematik der Stabilität einer Kooperation als deren Evolution. Dieser bedeutende Aspekt wird in den Schlussbetrachtungen wieder aufgegriffen, wenn dafür geworben wird, den Blick auf die Stabilität als den Bezugspunkt einer funktionalen Analyse sozialen und proto-sozialen Verhaltens zu richten. An dieser Stelle aber wird das Augenmerk zunächst allgemein auf den Ausdruck Kooperator in der Anwendung der Spieltheorie für das Problem der Kooperation gerichtet.

Dass ein Kooperator nicht zwingend einen über den Genotyp an nur eine Strategie gebundenen Spieler oder Spielertyp beschreibt, und welche Ausdrücke in der Anwendung der Spieltheorie auf das Problem der Kooperation und der dem Problem attestierten Paradoxie Verwendung finden, soll an der ausführlichen Beschreibung des Gefangenendilemmaspiels als Metapher für das Problem der Kooperation bei Robert May (1987) deutlich gemacht werden:

„How can natural selection favour cooperative acts within groups, given that selfish individuals can gain by cheating? The problem is made plain by the metaphorical Prisoner's Dilemma, in which each of the two individuals chooses either to cooperate or to defect in an encounter. [...] In the Prisoner's Dilemma, if both individuals cooperate, each receives a payoff R ; if both defect, each reaches a lesser amount P ; and if one chooses to cooperate while the other defects, the nasty defector receives the largest payoff in the game, T , while the virtuous cooperator receives the smallest, S (that is, $T > R > P > S$). It is immediately clear that, for an isolated encounter, defection is the only rational choice: if the other player cooperates, you receive T , which exceeds the R you would have gained by cooperating; if the other player defects, you receive P , which again exceeds the S you would have gained had you cooperated. The paradox arises because if both players follow this reasoning they gain P , whereas each could have gained the larger payoff R had they both chosen to cooperate. (In this standard form, the metaphor adds the constraint $R > (S + T)/2$, so that each player gains more by agreeing to sustained cooperation, R , than by agreeing to alternate cooperation and defection, out-of-phase, $(S + T)/2$. Either of these two agreements addresses the general problem of cooperation, but it seems sensible to keep the metaphor simple by confining attention to the non-alternating case by requiring $R > (S + T)/2$).“⁴⁹⁸

⁴⁹⁷ Für eine Beschreibung der Untersuchungen Turner und Chaos an Viren siehe die Ausführungen im Anhang unter Punkt 1) *Untersuchungen an Bakteriophage* $\phi 6$.

⁴⁹⁸ Robert M. May (1987) More evolution of cooperation, in: *Nature* 327, S. 15.

Robert May sieht das Problem der Kooperation bzw. die Paradoxie in der Frage, wie die natürliche Selektion „kooperative Verhaltensakte“ ausliest. Kooperatoren bzw. Defektoren sind dabei Individuen, die an einem Entscheidungsknoten wählen, entweder zu kooperieren („cooperate“) oder zu defektieren („defect“). Von der Wahl des jeweils anderen Spielers hängt es ab, welche Auszahlung erfolgt. Kooperieren beide, erhalten sie R , defektieren beide, erhalten sie P . Kooperiert der eine und der andere nicht, spricht May von einem „virtuous cooperators“ und von einem „nasty defector“. Jeder Spieler kann wählen zwischen kooperieren und defektieren. Er ist damit nicht per se ein Kooperator oder Defektor wie bei den Viren in Turner und Chaos Untersuchung, bei denen die Strategiemengen aus 1-Tupeln bestehen. Ein bei Robert May beschriebener Spieler kann abwechseln zwischen „Kooperation“ und „Defektion“. Mit „Kooperation“ und „Defektion“ wird bei May das Gleiche bezeichnet wie mit „cooperate“ und „defect“. Der Kooperator wiederum erscheint als derjenige, der einen Zug gewählt hat und seine Auszahlung erhält (R oder S). Mit der Bezeichnung S , dem *Sucker's Payoff*, geht einher, ein „virtuous cooperators“ zu sein. Kooperieren beide Spieler (mit Blick auf die einfach gehaltene Metapher), gelangen sie May zufolge zu einer anhaltenden Kooperation („sustained cooperation“). Für zwei Spieler mit jeweils einer Strategiemenge $S = \{(a_1), (a_2)\}$ bedeutet das ausbuchstabiert: Zu kooperieren als Verhaltensakt, bei dem beide Spieler (a_2) wählen, führt zu einer Wirkung in Form der Auszahlung R . Die Spieler sind Kooperatoren; sie sind es deshalb, weil sie am Entscheidungsknoten des zurückliegenden Spielzuges beide (a_2) gewählt haben. Hält „Kooperation“ im Sinne des Wählens von (a_2) durch beide Spieler an, führt dies zu einer „sustained cooperation“. Der Zusatz in der Spezifikation „sustained“ zeigt, dass eine solche „cooperation“ nicht identisch ist mit der Bedeutung von „Kooperation“ als Wahl von (a_2); und weder „sustained cooperation“ noch „Kooperation“ sind bedeutungsgleich mit Kooperator. Ein Spieler ist ein Kooperator, weil er „Kooperation“ gewählt hat. Erst wenn beide Spieler dauerhaft „Kooperation“ wählen, führt das zu einer „sustained cooperation“. Bei Turner und Chao indes fällt ein Kooperator mit einem Spieler zusammen, der nur eine Strategie hat und ALL C spielt. „Kooperation“ entspricht dem Genotyp, und der Spieler von ALL C hat keine Wahl etwas anderes zu spielen. Nicht unerwähnt soll an dieser Stelle bleiben, dass man mit einigem Recht konstatieren kann, dass Spieler mit einer unbedingten Strategie wie ALL C und ALL D nicht allen Bedingungen in einem Prisoner's Dilemma genügen. In einem Prisoner's Dilemma kann ein Spieler zwischen „Kooperation“ und „Defektion“ wählen. Ermöglicht ein Genotyp nur eine Verhaltensweise, erfüllt der Spieler diese Bedingung nicht. Als Metapher und als Modell wird das Prisoner's Dilemma dennoch auch für solche Fälle verwendet. Das Spiel wird zerlegt in Spielzüge und die Interaktionen innerhalb einer Gruppe wie die Begegnungen

in einem iterierten 2-GD betrachtet. Das hat insofern seine Berechtigung, als in vielen Simulationen der evolutiven Spieltheorie Strategien an die Stelle von Spielern treten und im Spielverlauf betrachtet wird, welche Auswirkungen die wiederholten Begegnungen der Strategien auf deren Häufigkeit haben. Legitim erscheint eine solche Betrachtung zudem, da sie die Möglichkeit einer Übertragung auf ein N-GD wie das Öffentliche-Güter-Spiel bietet. Auf die Bedeutung von Strategien für die Zuschreibung dessen, was ein Kooperator ist und was ein Kooperator kann, wird gleich noch einzugehen sein. Zunächst lässt sich festhalten, dass sich bei Robert May mit Blick auf die Sprechweisen wichtige Unterscheidungen und sprachliche Differenzierungen erkennen lassen. Die Begriffe werden recht klar umrissen. Die Sprechweise Mays ist aber keine, die allgemein geteilt würde oder werden müsste. Es gibt weder Konsens noch Disput über die genauen Bezeichnungen. Dies mag auch deshalb der Fall sein, weil Kooperation als Verhalten und Kooperation als Funktion kaum voneinander unterschieden werden.

Eine bei Robert May dem Wert R zugeschriebene „sustained cooperation“ entspricht bei Lee Alan Dugatkin einer „mutual cooperation“⁴⁹⁹; und Martin A. Nowak und Karl Sigmund bezeichnen die R zugeschriebene Kooperation als „overall cooperation“⁵⁰⁰. Auch hier zeigt sich, dass „Kooperation“ als Verhaltensakt etwas anderes beschreibt als Kooperation (sustained/mutual/overall) definiert über R . Nicht eindeutig ist die Dauer. Während „sustained“ eine Wiederholung suggeriert, können „mutual“ und „overall“ auch gelesen werden als Umschreibung eines einmaligen Spielzuges mit einer mehr oder weniger metaphorisch gefassten Beschreibung des Ergebnisses der Wahlhandlung durch beide Spieler. Eine „mutual cooperation“ oder „overall cooperation“ entspräche dann auch der Darstellung, wie sie sich bei Alexander J. Stewart und Joshua B. Plotkin findet. Hier werden die Wahlhandlungen beider Spieler sprachlich zunächst stärker formalisiert:

„In the Prisoner’s Dilemma, two players, X and Y , must simultaneously choose whether to cooperate (c) or defect (d). If both players cooperate (cc), they each receive payoff R . If X cooperates and Y defects (cd), X loses out and receives the smallest possible payoff, S , whereas Y receives the largest possible payoff, T . If both players defect (dd), both players receive payoff P . Payoffs are specified so that the reward for mutual defection is less than the reward for mutual cooperation (i.e., $T > R > P > S$).“⁵⁰¹

⁴⁹⁹ Dugatkin: „It has often been argued that for a game to be a prisoner’s dilemma, it must also be true that the payoff for mutual cooperation (R) must be greater than the payoff for alternating between cooperation and defection ($(S + T/2)$). 1997, S. 65.

⁵⁰⁰ Nowak und Sigmund: „Most of the time, this payoff is very close to one of the extremal values P (a regime of defection) or R (overall cooperation).“ 1993, S. 57.

⁵⁰¹ Stewart und Joshua B. Plotkin 2013, S. 15348.

„Mutual defection“ und „mutual cooperation“ werden zunächst mit Verzicht auf ein Attribut gekennzeichnet als (*dd*) und (*cc*). Sie beschreiben die Wahl beider Spieler in einem Spielzug. Bei der Zuordnung der Auszahlung fällt auch bei Stewart und Plotkin die Bezeichnung (*cc*) mit der Zuschreibung „mutual cooperation“ zusammen und damit mit dem Ergebnis der Wahlhandlung: *R* wird beschrieben als Auszahlung für (*cc*), und (*cc*) wiederum wird über die Auszahlung definiert als „mutual cooperation“.

Die Kennzeichnung der Spielzüge „Kooperation“ und „Defektion“ mit den Kleinbuchstaben *c* und *d* ist durchaus geläufig. Stewart und Plotkin sehen sich einer Nomenklatur folgend:

„In each round the players simultaneously choose their plays and receive associated payoffs. [...] We label these choices “cooperate” (*c*) and “defect” (*d*) using the traditional language for the Prisoner’s Dilemma.”⁵⁰² (Stewart und Plotkin 2014)

Im originären spieltheoretischen Setting des Prisoner’s Dilemma entsprechen „Kooperation“ und „Defektion“ den Möglichkeiten der Wahlhandlungen der Spieler A und B mit „nicht gestehen“ und „gestehen“ bzw. nominalisiert „Nicht gestehen“ und „Gestehen“. Nicht gestehen entspricht der auch verwendeten Bezeichnung „schweigen“ bzw. „Schweigen“. Im Englischen stehen für „nicht gestehen“ und „gestehen“ die Ausdrücke A/B „stays silent“ und A/B „betrays“. Alternativ finden sich auch Gegensatzpaare wie „leugnen“ und „gestehen“⁵⁰³, „Schweigen“ und „Aussagen“⁵⁰⁴ und „kein Geständnis“ und „Geständnis“⁵⁰⁵. In der verallgemeinerten Form des Gefangenendilemmas ist meist von „cooperate“ bzw. „Cooperation“ oder von „defect“ bzw. „Defection“ die Rede mit den Abkürzungen *c* bzw. *C* und *d* bzw. *D* für die Kennzeichnung der Spielzüge. Auch in der Übertragung des Gefangenendilemmas auf die Biologie findet sich neben den Abkürzungen mit den Kleinbuchstaben *c* und *d* die Kennzeichnung über Großbuchstaben:

„Two players engaged in the Prisoner’s Dilemma have to choose between cooperation (*C*) and defection (*D*). In any given round, the two players receive *R* points if both cooperate and only *P* points if both defect; but a defector exploiting a cooperator gets *T* points, while the cooperator receives *S* (with $T > R > P > S$ and $2R > T + S$). Thus in a single round it is always best to defect, but cooperation may be rewarded in an iterated (or spatial) Prisoner’s Dilemma.”⁵⁰⁶ (Nowak und Sigmund 1993)

⁵⁰² Stewart und Plotkin 2014, S. 17558.

⁵⁰³ Rieck 2007, S. 45 f.

⁵⁰⁴ Stefan Winter: *Grundzüge der Spieltheorie. Ein Lehr- und Arbeitsbuch für das (Selbst-)Studium*, 2019, S. 41.

⁵⁰⁵ Shubik 1965, S. 46.

⁵⁰⁶ Nowak und Sigmund 1993, S. 56.

In Nowaks und Sigmunds Beschreibung des Settings in einem Prisoner's Dilemma wird deutlich, dass sich „C“ und „cooperate“ entsprechen und das Gleiche meinen wie der Spielzug „Kooperation“ (hier gekennzeichnet durch „cooperation (C)“). Die Bezeichnungen C und c sowie D und d sind bedeutungsgleich, als sie entweder eine Abkürzung von „Cooperation“ oder „cooperate“ und von „Defection“ oder „defect“ sind. Sie beschreiben die Wahl eines bestimmten Spielzuges in einer Ereignismatrix.

Nicht immer aber werden in den Arbeiten explizit Ereignismatrices dargestellt. Es finden sich ergänzend zu oder anstelle von Ereignismatrices auch Auszahlungsmatrices. In ihnen sind für einen Spieler nicht die Handlungsoptionen der Spielzüge, sondern die aus den Zügen resultierenden Ergebnisse ausgewiesen. Hier finden Ausdrücke wie „Cooperator“ und „Cheater“ ihre Berechtigung in der impliziten Benennung des zurückliegenden Spielzuges. Paul E. Turner (2005) führt in einer Beschreibung einer Auszahlungsmatrix an:

„Payoff matrix for a contest between a “cheater” and a “cooperator” shows the outcome of each pairwise interaction for one individual (*left side of matrix*) who encounters another (*top of matrix*). A cooperator who meets another cooperator is rewarded, whereas a cooperator who meets a cheater receives the “sucker’s payoff,” typically a loss of some useful resource. A cheater gains this valuable resource when interacting with a cooperator and so is tempted to cheat. When a cheater meets another cheater, nothing is gained, and the two are usually punished in some way. The relative success of cheaters and cooperators can be determined if the respective costs and benefits can be quantified for each of the interactions. When these strategies are associated with different underlying genetics, the payoff matrix can predict whether one tactic will displace another over the course of evolution.“⁵⁰⁷

Die Bezeichnungen „cooperator“ und „cheater“ sind innerhalb einer Matrix stimmig, insofern es sich um eine Auszahlungsmatrix handelt, die R , S , T und P anführt und sich R , S , T und P aus einer stattgefundenen Interaktion ergeben. Die Auszahlung ist Folge der Wahl des zurückliegenden Spielzuges. Bringt man eine solche Darstellung mit den oben eingeordneten Begriffen zusammen, dann bedeutet eine Auszahlung von R im Rückschluss, dass Spieler A und Spieler B jeweils Kooperatoren sind, weil sie im letzten Spielzug „Kooperation“, also c bzw. C, gewählt haben. Dass beide Spieler „Kooperation“ gewählt haben, kann dargestellt werden als (cc) bzw. (CC) und entspricht der „mutual cooperation“ (Dugatkin 1997) und der „overall cooperation“ (Nowak und Sigmund 1993). Nicht eindeutig indes sind die Zuordnungen der Handlungsoptionen von Spaltenspieler und Zeilenspieler, wenn es sich wie etwa bei Viren um Spieler handelt, die nur jeweils eine Strategie haben. Dann zerfällt das Spiel in Einzelbegegnungen reiner „Kooperatoren“ und reiner „Cheater“ und der Spaltenspieler sowie

⁵⁰⁷ Turner 2005, S. 431.

der Zeilenspieler hat keine Wahl zwischen kooperieren und defektieren. Die Strategien der Spalten- und Zeilenspieler finden dann ihre Entsprechung in paarweisen Interaktionen innerhalb einer Population.

Auch wenn die Begriffe und Ausdrücke in der Beschreibung und Übertragung des Gefangenendilemmas vielfältig sind, können sie bislang zur Deckung gebracht werden. Nicht zwingend als Problem für die Evolution der Kooperation, aber als problematisch in den Sprechweisen darüber kann angesehen werden, wenn sich die Abkürzung C nicht auf einen Spielzug, sondern auf einen Kooperator bezieht, wie dies etwa bei West, Griffin und Gardner (2007a) der Fall ist. In ihrem Artikel *Social semantics: altruism, cooperation, mutualisms, strong reciprocity and group selection* schreiben die Autoren im Kontext von Auslegungen über Altruismusdefinitionen:

„We illustrate this point [...] with the simplest possible case, where groups consist of only two individuals. We compare the fitness of cooperators (C) who perform some cooperative behaviour, and defectors (D) who do not. The cooperative behaviour is assumed to be costly to the individual who performs it (cost = x), but provide a benefit to all members in the group.“⁵⁰⁸

Die Bezeichnungen C und D für Kooperatoren und Defektoren sind dann problematisch, wenn es sich um 1-Tupel und damit um die Strategiemenge eines Kooperators von $S = \{(a_2)\}$ und eines Defektors von $S = \{(a_1)\}$ handelt. Hier fallen Genotyp und Verhalten am Entscheidungsknoten zusammen. Wenn West, Griffin und Gardner weiter schreiben: „From the selfish perspective of an individual, C always leads to a higher fitness, irrespective of whether it is in a group with a C oder a D“⁵⁰⁹, so verstehen die Autoren C als „type of individual“⁵¹⁰ und damit als Bezeichnung für den Kooperator und nicht als Bezeichnung des Spielzuges C; auch wenn dieser Spielertyp ausschließlich „Kooperation“ und damit C bzw. c im Sinne der Bezeichnung eines Spielzuges spielen kann. Dem Ziel des Artikels aber, semantische Unklarheiten abzubauen, läuft eine Benennung von C und D als Kooperator und Defektor trotz hinzugefügter Definition von C als individueller Typenbezeichnung entgegen. Solche Überlagerungen tragen gerade nicht zur Begriffsklärung und dem Vermeiden von Missverständnissen und Fehlkonzepten bei.

Die zuletzt angeführten Beispiele machen deutlich, dass insbesondere der Begriff des Kooperators weithin unscharf ist. Möchte man einen der Hauptgründe dafür ausmachen, lässt sich die Unschärfe maßgeblich auf das Verhältnis von Kooperator und Strategie zurückführen.

⁵⁰⁸ West et al. 2007, S. 420.

⁵⁰⁹ a.a.O., S. 421.

⁵¹⁰ Ebenda.

In Nowaks und Sigmunds Arbeiten zu iterierten und räumlichen Spielen gibt es beispielsweise „bedingungslose Kooperatoren“ und „unterscheidende Kooperatoren“.⁵¹¹ Die Spezifizierung bzw. die Notwendigkeit der Spezifizierung zeigt, dass der Begriff Kooperator Verfeinerungen braucht, um einen Kooperator als Genotyp (z. B. für die Strategie ALL C) von der Bezeichnung für einen nur im Rückgriff auf den letzten Spielzug als Kooperator bezeichneten Spieler zu unterscheiden. Letztgenannte Bedeutung von Kooperator (als Spieler, der „c“ gewählt hat) wiederum muss unterschieden werden von der Charakterisierung eines Kooperators über eine ihm attestierte Tendenz zur Kooperation. Ein solch tendenzieller Kooperator spielt eine freundliche Strategie (zuweilen als „kooperative Strategie“ bezeichnet) mit einem vergleichsweise hohen Anteil an „Kooperation“, aber nicht ausschließlich von „Kooperation“. Die Möglichkeit des Wechsels zwischen „Kooperation“ und „Defektion“ macht Strategien wie TFT, GTFT oder Pavlov aus – und trägt gerade über die Möglichkeit, Defektion zu vergelten bzw. in den Spielzügen zu wechseln maßgeblich zur Stabilität von Kooperation bei. Trotz der vielfach verwendeten Bezeichnungen wie „Vergeltung“ und „Bestrafung“ ist damit nichts über mentale Zustände gesagt. Das Verhalten kann rein instinktgesteuert sein. Wichtig für Fragen nach der Evolution der Kooperation ist primär, dass folgende Gegenstände – zumindest sprachlich – in Untersuchungen zur Evolution der Kooperation zusammenfallen können: Kooperator und Spielzug, Kooperator und Strategie, Kooperator und Spielertyp.

Kooperator und Spielzug fallen zusammen, wenn ein Organismus oder ein Virus nur eine Verhaltensform hat. Er stellt beispielweise Produkte her, die auch andere nutzen und tut dies dauerhaft:

„A viral genotype that synthesizes larger quantities of products is effectively a cooperator.“⁵¹²
(Turner und Chao 1999)

Kooperator und Strategie fallen besonders in computerbasierten Simulationen zusammen. Hier treten Strategien, und das zumeist in Normalform, gegeneinander an (siehe Unterkapitel 3.1.1.1 *Spieler, Spiele und Regeln*). Es vermehren sich nicht Kooperatoren als Spieler, es vermehren sich Kooperatoren als Strategien. Dementsprechend mutieren nicht Merkmale, es mutieren Strategien:

„There are three strategies: cooperators, defectors and discriminators.“⁵¹³ (Nowak und Sigmund 1998)

⁵¹¹ Die deutschen Bezeichnungen sind entnommen aus Nowak 2013c, S. 94 und S. 80.

⁵¹² Turner und Chao 1999, S. 398.

⁵¹³ Martin A. Nowak und Karl Sigmund (1998) The Dynamics of Indirect Reciprocity, in: *Journal of Theoretical Biology* 194, S. 565.

„Clearly TFT or TFFT strategies always cooperate when playing against each other or against a fellow strategist, and therefore cannot be distinguished in the absence of a third strategy.“⁵¹⁴ (May 1987)

„Nach jeder Spielrunde setz[en] die Gewinner Nachkommen in die Welt, die an der nächsten Runde teilnehmen. Die Nachkommen beh[a]lten größtenteils die Strategie der Eltern bei – bis auf gelegentliche Zufallsmutationen, welche die individuelle Strategie veränder[n].“⁵¹⁵ (Nowak 2014)

Kooperator und Spielertyp wiederum fallen oft dann zusammen, wenn Ergebnisse von Simulationen, wie beispielweise TFT als (einstige) Siegerstrategie eines IPD, auf natürliche Gegenstände übertragen werden. Dann entsprechen die beobachteten bzw. experimentell erzeugten Phänomene einer konstatierten Strategie meist. Das Verhalten wird mit Blick auf einen gesetzten Bezugspunkt gedeutet. Hier findet auch der Ausdruck „kooperativ“ Einzug in Beschreibungen. Beispiele reichen von der Beurteilung des Feindschauerhaltens bei Fischen bis hin zu Ausführungen über die Evolution der Kooperation beim Menschen:

„The results [...] suggest a possible mechanism by which the TFT strategy may invade a population saturated with defectors. If TFT individuals can preferentially assort with other cooperators, or ostracize defectors, [...] the threshold frequency necessary for TFT to invade may be more easily surmounted.“⁵¹⁶ (Dugatkin und Alfieri 1991)

„Being involved in the inspection bout may allow the guppies to reliably assess how cooperative other individuals would be with respect to themselves, making it reasonable to show a preference.“⁵¹⁷ (Brosnan, Earley und Dugatkin 2003)

„Cooperators do best when they are surrounded by other cooperators. So once the individuals of a species have begun down the cooperative path, they may actively attempt to influence others around them in a cooperative direction. They may do this most directly through acts of so-called partner control – most often the punishment of noncooperators – which may be seen as the kind of opposite of investing positively in cooperators and friends through acts of helping.“⁵¹⁸ (Tomasello 2016)

⁵¹⁴ May 1987, S. 16.

⁵¹⁵ Nowak 2014, S. 80.

⁵¹⁶ Lee Alan Dugatkin und Michael Alfieri (1991) Guppies and the TIT FOR TAT strategy: Preference based on past interaction, in: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28(4), S. 246. Für die Studien zum Feindschauerhalten siehe die Ausführungen im Anhang unter Punkt 3) *Untersuchungen zur Feindschau bei Fischen*. Kurz umrissen wurde in den Experimenten an Fischen (Guppy, Stichling) untersucht, unter welchen Bedingungen sich Fische allein oder zu zweit aus einem Schwarm lösen und auf einen vermeintlichen Fressfeind zuschwimmen. Die Tiere unterscheiden sich dabei in ihrer Risikobereitschaft. Auch zeigen die Versuche, dass sich bei Fischen, die zu zweit schwimmen und damit so etwas wie ein Inspektorenpaar bilden, die Tiere bei Wiederholung an das Risikoverhalten des Partners anpassen. Sie wechseln von einer höheren Risikobereitschaft zu einer geringeren, wenn der Inspektionspartner zurückbleibt.

⁵¹⁷ Brosnan, Earley und Dugatkin 2003, S. 831.

⁵¹⁸ Tomasello 2016, S. 18. Für Tomasellos Erklärungen zur Kooperation beim Menschen siehe Unterkapitel 2.1.2 *Kooperation beim Menschen: Entstehung von Normen und Moral*.

Zusammenfassend lässt sich für den Gebrauch des Begriffs Kooperation und verwandter Ausdrücke bei der Anwendung der Spieltheorie für das Problem der Kooperation festhalten, dass auch hier kooperatives Verhalten und Kooperation nicht eindeutig unterschieden werden. Kooperatives Verhalten kann „Kooperation“ meinen, und damit ALL C zu spielen, oder tendenziell, aber nicht ausschließlich „Kooperation“ zu spielen. Der Ausdruck Kooperation kann einen Spielzug meinen und damit das Gleiche wie „Kooperation“ bzw. „c“ oder „C“, oder er bezieht sich auf das Resultat eines Spielzuges und damit auf die Auszahlung einer „mutual cooperation“ oder „overall cooperation“ mit Wert R . „Mutual cooperation“ und „overall cooperation“ können gelesen werden als Beschreibung in einer Auszahlungsmatrix und damit als Ergebnis der Spielzüge von Spieler A und B. Eine Bezeichnung wie „sustained cooperation“ indes deutet in Richtung einer anhaltenden Kooperation und nicht allein auf die Auszahlung nach einem Spielzug. Eine weithin unbestimmte Stellung zwischen Kooperation und kooperativem Verhalten nimmt der Ausdruck Kooperator ein. Er kann sowohl einen Genotyp bezeichnen, eine ex post Zuschreibung sein oder einen Spielertyp meinen.

Bei all dieser Begriffsvielfalt, den Äquivokationen und den ausdifferenzierten Begriffsdefinitionen innerhalb der Arbeiten tritt die Fragestellung nach der Evolution der Kooperation leicht an den Rand. Dabei müsste mehr für den Gegenstand der als Paradoxie aufgeworfenen Frage als für die Antworten geklärt werden, was Kooperation ist. Hier liegt die „Challenge“ und damit in der Integration des vor dem theoretischen Konzept als Anomalie erscheinenden Phänomens einer Evolution von Kooperation.

Für die Beantwortung der als Paradoxie aufgeworfenen Frage muss der Gegenstand der Frage geklärt werden. Für diese Klärung spielen die mit Äquivokationen einhergehenden Unbestimmtheiten von Kooperation und kooperativem Verhalten eine zentrale Rolle. Nur wenn man sich der Möglichkeiten dessen, was mit Kooperation und der Frage nach deren Evolution gemeint ist, bzw. gemeint sein kann, gewahr ist, können die Missverständnisse vermieden werden, die West, Griffin und Gardner (2007a) für den interdisziplinären Diskurs vorzeichnen: „Scientific progress depends upon precise, reliable communication between scientists. This can be hindered if people use the same term to mean different things, or different terms to mean the same thing.“⁵¹⁹ Oder wie es Benjamin Kerr, Peter Godfrey-Smith und Marcus W. Feldmann (2004) für aus der Alltagssprache entlehnte Begriffe sagen: „Sometimes, the pervasiveness of a scientific term gives one the impression that its meaning is unequivocal. Ironically, such ubiquity can go hand-in-hand with ambiguity, particularly when the term is borrowed from

⁵¹⁹ West, Griffin und Gardner 2007a, S. 415.

common parlance and lacks the precision, uniformity, and neutrality that scientific terms are supposed to have. [...] In biology and others fields, we believe that careful consideration of the relations between definitions can prevent unproductive dispute and redirect focus on the true object of the study.”⁵²⁰

Während die Ausführungen in den letzten beiden Unterkapiteln einen Einblick in die Bedeutungsvielfalt von Kooperation als Gegenstand der Frage nach der Evolution der Kooperation gegeben haben, wird im nächsten Unterkapitel der Begriff der Evolution innerhalb dieser Frage in den Blick genommen.

5.1.3 Evolution von Kooperation als Entstehung und als Etablierung von Kooperation

Nicht nur der Begriff der Kooperation bedarf bei der Frage nach der Evolution der Kooperation und den zugehörigen Antworten der Klärung, sondern auch der Begriff der Evolution. Neben den Überlagerungen der Bedeutungen von Kooperation und kooperativem Verhalten und dem vielfältigen Gebrauch des Begriffs Kooperation und verwandter Ausdrücke ist auch nicht immer eindeutig, wonach mit Evolution gefragt wird. Bereits in der Einleitung zu Kapitel 5.1 wurden Lehmann und Keller (2006) zitiert:

„One of the enduring puzzles in biology and the social sciences is the origin and persistence of intraspecific cooperation and altruism in humans and other species.”⁵²¹

Das Problem der Kooperation kann demnach in der Entstehung von Kooperation und in deren Fortbestehen liegen. Ähnlich zeigt sich das bei Sachs, Mueller, Wilcox und Bull (2004):

„What special circumstances or mechanisms thus favor cooperation? [...] We distinguish three general models by which cooperation can evolve and be maintained.”⁵²²

Hier kann der von Sachs, Mueller, Wilcox und Bull in Abgrenzung zum Fortbestehen gewählte Begriff “evolve” wie das von Lehmann und Keller verwendete „origin“ gelesen werden. Gefragt ist nach der Entstehung.

Wo aber der Ursprung verortet ist bleibt uneindeutig. Er kann Ausgang nehmen von einem mindestens kleinen Cluster von Kooperatoren (als Spieler einer unbedingten oder bedingten Strategie) oder die genuine Entstehung eines Merkmals meinen, die einen Spielzug „Kooperation“ erst ermöglicht. Nach einer solchen Lesart klingt es beispielsweise bei Stewart und Plotkin (2012), die im Prisoner’s Dilemma ein Modell für die Entstehung von Kooperation

⁵²⁰ Benjamin Kerr, Peter Godfrey-Smith und Marcus W. Feldmann (2004) What is altruism?, in: *Trends in Ecology & Evolution* 19(3), S. 135 und S. 140.

⁵²¹ Lehmann und Keller 2006, S. 1365.

⁵²² Sachs et al. 2004, S. 136.

sehen und im Kontext ihrer Untersuchungen fragen, was das Vorhandensein von ZD-Strategien für die evolutionäre Spieltheorie bedeutet:

„The Prisoner’s Dilemma itself is well established as a way to study the emergence of cooperative behavior. [...] Can [...] [ZD-]strategies naturally arise by mutation, invade, and remain dominant in evolving populations?“⁵²³

An dieser Passage werden verschiedene Lesarten von Evolution bei der Frage nach der Evolution der Kooperation deutlich: Es kann um die Entstehung gehen, um die Etablierung und um die Stabilität. Versteht man Stabilität als dynamischen Prozess, kann Evolution die Etablierung („invade“) sowie das Aufrechterhalten („remain“) meinen. Der Ausdruck „arise“ aber fragt im Zusammenhang mit Mutationen und in Abgrenzung von den anderen Begriffen nach einer genuinen Entstehung. Man sieht bei Stewart und Plotkin einen Bogen ausgehend vom Problem der Kooperation mit den Lösungen über ein spieltheoretisches Modell hin zur Frage nach der genuinen Entstehung einer Strategie in der Natur. Das Modell liefert spannende Ergebnisse für die Etablierung und das Aufrechterhalten von Kooperation respektive von Strategien. Es antwortet damit auf Fragen nach der Evolution im Sinne einer Veränderung der Häufigkeiten von Merkmalen in einer Population. So formulieren auch Stewart und Plotkin:

„An individual’s reproductive success depends on her total payoff when pitted in pairwise iterated games against all other individuals in the population, so that the composition of strategies in the population evolves over time.“⁵²⁴

Um den Bogen zu schlagen: Wie erbliche Varianten entstehen, darauf antwortet das Modell nicht. Auf individueller Ebene sagt es nichts aus. Wenn das von den Autoren auch nicht unmittelbar behauptet wird, soll an dem Beispiel aufgezeigt werden, dass es verschiedene „Probleme“ innerhalb der Erklärungen zur Evolution der Kooperation gibt, die nicht am Begriff der Kooperation hängen, sondern am Verständnis von Evolution.

Wie in dem angesprochenen Beispiel können Probleme der Evolution im Sinne von „invade“ und „remain dominant“ gelöst sein, aber eines von „arise“ fortbestehen. Gerade bei der Anwendung spieltheoretischer Modelle liegt das nicht selten daran, dass das Modell keine Antwort auf alle drei Lesarten von Evolution geben kann. Fragen nach dem Ursprung müssen bei der Anwendung eines Modells, wie etwa dem Gefangenendilemma als iteriertes 2-GD oder

⁵²³ Alexander J. Stewart und Joshua B. Plotkin (2012) Extortion and cooperation in the Prisoner’s Dilemma, in: *Proceedings of the National Academy of Science* 109(26), S. 10134 und S. 10135. Für Untersuchungen an Bakterien im Kontext von ZD-Strategien siehe Anhang Punkt 2) *Untersuchungen an Bakterien*, Unterpunkt 2.2 *Bildung von Siderophoren bei Vibrionaceae und die Evolution von ZD-Strategien*.

⁵²⁴ Stewart und Plotkin 2014, S. 17558.

N-GD, in der Anwendung auf natürliche Phänomene zwangsweise übrigbleiben. So schreiben Robert Boyd und Peter J. Richerson in *Culture and the evolution of human cooperation*:

„Reciprocity and reputation can explain the stability but not the evolution of larger scale cooperation. [...] Since cooperative behaviours are a tiny subset of all possible behaviours, the three Rs [reputation, reciprocation and retribution] do not explain why large-scale cooperation is so widely observed. In other words, the three Rs may sustain large-scale cooperation, but are not sufficient to explain why it evolves in the first place.”⁵²⁵

Die Ausführungen Boyds und Richersons berühren hier das in der Einleitung sowie unter 2.2 und 2.5 vorgestellte harte Problem der Kooperation. So braucht es um Kooperation initiieren zu können auf individueller Ebene die Möglichkeit, einen Spielzug „Kooperation“ überhaupt ausführen zu können. Dieser Spielzug kann unmittelbar mit einem bestimmten Merkmal identifiziert sein, z. B. der Synthese von Genprodukten bei Viren oder der Typ-IV-Pili bei Bakterien, oder es kann ein Element einer Strategiemenge mit dem einem Verhalten zugrunde liegenden körperlichen Voraussetzungen für (a₂) gemeint sein, z. B. ein proximaler Mechanismus für Reputation, Reziprozität und Vergeltung. Der Frage nach der Evolution der Kooperation können also mindestens zwei, wenn nicht drei Fragen zugeordnet werden: Wie entsteht Kooperation? Wie etabliert sich Kooperation? Wie bleibt Kooperation stabil?

Auf die zweite und auf die dritte Frage kann ein Modell wie das Gefangenendilemma Antworten geben. Eine Antwort auf die Frage nach der Etablierung liegt im Nutzen gegenseitiger Kooperation (Auszahlung R). Eine Antwort auf die Frage nach der Stabilität liegt in der Möglichkeit zur Defektion über einen Kooperator im Sinne eines kooperativen Typs. Dieser Typ spielt eine bedingte kooperative Strategie und über Züge von „Defektion“ können Abtrünnige und Free-Rider bestraft und die Kooperation aufrechterhalten werden.

Auf die erste Frage gibt das Gefangenendilemma keine Antwort. Das Gefangenendilemma beschreibt die Verteilung der Häufigkeiten und den Erfolg eines Merkmals in einer Population. Dies setzt das Vorhandensein eines Merkmals voraus. In der Frage nach der Entstehung eines Merkmals aber findet sich oftmals – zumindest assoziativ – eine Verbindung zu den in die Simulationen eingeführten Mutationen, wenn wie bei Stewart und Plotkin (2012) im Nachgang der Untersuchungen von ZD-Strategien in einem Prisoner’s Dilemma nach der Entstehung eines Merkmals in der Natur über Mutation gefragt wird.⁵²⁶ Neben der Verbindung über Mutationen findet sich im Kontext von Formulierungen mit „arise“ auch die Verbindung zur natürlichen Selektion, wenn etwa Tarnita, Nowak und Wilson (2010) fragen: „How can

⁵²⁵ Boyd und Richerson 2009, S. 3283.

⁵²⁶ Siehe [523].

genetically prescribed selfless behaviour arise by natural selection, which is seemingly its antithesis?”⁵²⁷ In letzterer Frage wird der Bezug zum Paradox der Kooperation erneut sichtbar, und es wird auch deutlich, dass sich hinter der Frage nach der Evolution der Kooperation mehrere Fragen verbergen, deren Antworten unterschiedliche Gegenstände zum Inhalt haben.

Die Gegenstände sind unterschiedlich, aber nicht zwingend unverbunden. Eine Verbindung zwischen der Frage nach der Etablierung und der Frage nach der Stabilität auf der einen und nach der Entstehung auf der anderen Seite besteht. Sie liegt aber nicht in der Kooperation selbst und weniger in der Mutation als vielmehr in der Selektion. Selektion nach dem Verständnis Darwins liest nicht nur vorteilhafte Organismen aus, sie bringt diese auch hervor, insofern sie im Zusammenhang mit Rekombination steht. Zudem ist Selektion der dritte Akteur im Gefangenendilemma. Übertragen auf natürliche Phänomene tritt sie an die Stelle dessen, der im Gefangenendilemma das Verhör leitet, die Wahl richtet und erfolgreiche Strategien belohnt.

Während im Gefangenendilemma der Untersuchungsbeamte das Verhör dirigiert und Veränderungen extern eingeführt werden, bringt die natürliche Selektion auch das Potenzial für Veränderungen mit. Die natürliche Selektion ist der leitende Mechanismus für die Verbindung der Frage nach der Etablierung („Survival of the fittest“, siehe 2.4) und der Frage nach der Entstehung („Arrival of the fittest“, siehe 2.5). Objekte der Selektion sind bei natürlichen Phänomenen die Organismen als Ganzes und nicht einzelne Merkmale respektive Strategien, wie dies bei Betrachtungen auf Ebene der evolutiven Spieltheorie zumeist der Fall ist. Die Evolution der Kooperation kann über natürliche Selektion erklärt werden; es muss nur sichergestellt werden, was mit Kooperation gemeint ist. Die natürliche Selektion liest strategische Organismen mit Merkmalen für „Kooperation“ aus. Diese Organismen können sich kooperativ verhalten. Kooperation als Funktion aber entsteht erst aus der Wirkung des Zusammenspiels mindestens zweier Organismen. Die natürliche Selektion liest keine Funktion aus und damit keine Kooperation. Die Selektion ist blind für Funktionen. Sie begünstigt Organismen mit Merkmalen, die mit Ausrichtung auf einen Bezugspunkt hin als funktional gedeutet werden können; und sie kann strategische Organismen hervorbringen.

Die Reformulierung des Problems der Kooperation in Kapitel 5.3 baut auf der Unterscheidung von Kooperation als Funktion und der Selektion von strategischen Organismen auf. In Kapitel 5.2.1 wird zuvor schlaglichtartig der Blick der Fachliteratur auf Paradoxien, Fehlkonzepte, Missverständnisse und Äquivokationen eröffnet, der mit dem Verständnis des Begriffs von Kooperation, mit Definitionen und Re-Definitionen sowie mit der Übertragung

⁵²⁷ Tarnita, Nowak, Wilson 2010, S. 1057.

der Spieltheorie auf die Biologie einhergeht. Anschließend folgt in Kapitel 5.2.2 ein Blick hinter Paradoxien in dem Versuch, über eine Rekonstruktion von Kooperation an einem konkreten Beispiel den Begriff der Kooperation stärker zu konturieren und die Basis für eine allgemeine Reformulierung des Problems der Kooperation zu legen.

5.2 Paradoxien, Fehlkonzepte, Missverständnisse und Äquivokationen im Fokus

In Unterkapitel 5.1 wurde gezeigt, dass ein „Problem im Problem“ der Kooperation unklare Begriffsbestimmungen und Äquivokationen sind. Eine uneindeutige Sprachpraxis kann zu Missverständnissen und zu vermeintlichen Fehlkonzepten führen, wenn Fragen und Antworten nicht zur Deckung gebracht werden. Der Gegenstand läuft bei der „Challenge“ der Einbettung des Phänomens Gefahr, auf der Ebene der Semantik Paradoxien zu beleben oder hervorzubringen.

Unter einer Paradoxie versteht man etwas, das der gewöhnlichen Meinung entgegen geht. Die Paradoxie ist damit eine Bezeichnung für „»widersinnige«, nach Methode oder Inhalt den Erwartungen oder den hergebrachten Überzeugungen zuwiderlaufende Aussagen.“⁵²⁸ Als Paradoxon werden zudem unsinnige Aussagen mit wahren Kern bezeichnet.⁵²⁹ Der Begriff der Paradoxie wird heute meist bedeutungsgleich mit dem der Antinomie verwendet. Im älteren Sprachgebrauch findet sich eine Trennung von wirklichen Paradoxien, und damit von Antinomien, und von nur scheinbaren Paradoxien. Im Vergleich zu einer nur scheinbaren Paradoxie bezeichnet eine Antinomie „eine widerspruchsvolle, sowohl wahre als auch falsche Aussage, ohne daß bei ihrer Aufstellung offenkundige Fehler in den Voraussetzungen oder in den Schlussfolgerungen gemacht wurden, wie im Falle der Paradoxien oder scheinbar widerspruchsvollen Aussagen.“⁵³⁰

Im Falle des Problems der Kooperation gibt es letztlich zwei Bereiche, in denen von Paradoxien gesprochen wird oder die Gefahr laufen, Paradoxien hervorzubringen. Zum einen ist dies der als Paradoxie bezeichnete Gegenstand selbst und damit das „Rätsel“ um die Kooperation als Ergebnis natürlicher Selektion. Dieses Rätsel ist insofern eine Paradoxie, als die Evolution kooperativen Verhaltens der Vorstellung zuwiderläuft, die natürliche Selektion begünstigt defektives Verhalten. Als Paradoxon kann zudem angesehen werden, wenn unter Verwendung des Begriffs Kooperation und verwandter Ausdrücke, sowie des Begriffs der Evolution, eine im Kern wahre Aussage gemacht wird, Widersprüche aber durch

⁵²⁸ Christian Thiel: „Paradoxon“, in: Mittelstraß 2004, Bd. 3, S. 46.

⁵²⁹ a.a.O., S. 47 (Paradoxon) und S. 41 (Paradoxie). Thiel weist darauf hin, dass Paradoxon oft synonym mit Paradoxie verwendet wird, empfiehlt aber Paradoxie als Unterbegriff von Paradoxon zu fassen. Siehe S. 46.

⁵³⁰ Kuno Lorenz: „Antinomie“, in: Mittelstraß 2004, Bd. 1, S. 131 f.

Äquivokationen und Überlagerungen von Bedeutungen entstehen. So kann etwa Kooperation nicht ein Spielzug, eine Auszahlung, eine Strategie, eine Strategiekombination oder eine Funktion zugleich sein. Die Voraussetzungen und damit der ontologische Status sind jeweils verschieden. Ein Begriff kann das Gleiche meinen, ohne das Gleiche zu sein.

In der Fachliteratur zur Evolution der Kooperation werden Paradoxien, Fehlkonzepte, Missverständnisse und Äquivokationen auch gesehen und zum Teil als solche benannt. Das Kapitel 5.2.1 *Der Blick auf Paradoxien: Augenmerk der Fachliteratur* gibt dafür einige Beispiele. Das Hauptaugenmerk der Fachliteratur liegt insgesamt wenig auf der Sprachbetrachtung, sondern mehr auf vermeintlichen Paradoxien im Kontext der Übertragung der Spieltheorie auf die Biologie sowie auf der Bewertung von Ansätzen als Fehlkonzepte. Es gibt aber auch Beispiele für das Gewahrsein sprachlicher Missverständnisse und Ansätze für Begriffsunterscheidungen von Äquivokationen.

Titel und Aufbau des vorliegenden Kapitels sind auch als Richtung der zugrunde liegenden Argumentation zu verstehen: Diese geht mit der Behauptung einher, dass der Schritt zum Auflösen und Vermeiden von Paradoxien nicht in einer stärkeren Hierarchisierung, dem Feinbau von Konzepten oder in Re-Definitionen besteht, sondern dass ein wesentlicher Grund für Paradoxien auf grundlegender semantischer Ebene liegt. So nähern sich die Unterkapitel in 5.2.1 ausgehend von Paradoxien über Fehlkonzepte, Missverständnisse und Äquivokationen diesem Kern an. Der Kern des Problems, und somit das Problem mit dem „Problem der Evolution der Kooperation“, wird in dem vielfältigen Gebrauch des Begriffs Kooperation und verwandter Ausdrücke gesehen (siehe Kapitel 5.1). Neben die Bedeutungsvielfalt von Kooperation, und zum Teil auch von Evolution, treten die unterschiedlichen Konzepte von Gen (Kapitel 4.1), Merkmal (Kapitel 4.2) und Funktion (Kapitel 4.3). Diese verleihen dem Gegenstand zusätzlich Unschärfe, wenn etwa in Erklärungen ein populationsbiologischer Genbegriff im Sinne von Differenzursachen und ein molekularbiologischer Genbegriff mehr implizit vorausgesetzt denn deutlich unterschieden werden.

Um Paradoxien aufzulösen braucht es zwei Linien, die verfolgt werden müssen: Die eine Linie nimmt die Unterscheidungen von Gen, Merkmal und Funktion auf konzeptioneller Ebene in den Blick. Die andere Linie hat Äquivokationen und unklare Begriffsbestimmungen im Fokus und geht von der semantischen Ebene aus hin zu möglichen Paradoxien im Rahmen der Theorie. Gelingt eine klare Begriffsbestimmung auf grundlegender Ebene, und werden die Konzepte von Gen, Merkmal und Funktion deutlich konturiert, können Missverständnisse und Fehlkonzepte vermieden und verbleibende Paradoxien besser erkannt werden.

In Kapitel 5.2.2 *Ein Blick hinter Paradoxien: Rekonstruktion von Kooperation* wird dies an einem konkreten Beispiel nachgezeichnet. An dem in der Literatur vielzitierten Beispiel des Teilens von Blutmahlzeiten beim Gemeinen Vampir (*Desmodus rotundus*) wird eine Rekonstruktion von Kooperation unter Berücksichtigung der Verwendung des Kooperationsbegriffs auf Basis der Unterscheidungen von Gen, Merkmal und Funktion erprobt. Die Rekonstruktion bekräftigt zugleich die Konzeption von Kooperation als Funktion und ist verbunden mit dem Ziel, in Kapitel 5.3 *Reformulierung des Problems der Evolution der Kooperation* einen allgemeinen Vorschlag zum Auflösen semantischer Antinomien und damit von vermeintlichen Paradoxien der Evolution der Kooperation auf Basis einer philosophischen Grundlegung des Problems der Kooperation zu machen.

5.2.1 Der Blick auf Paradoxien: Augenmerk der Fachliteratur

Lee Alan Dugatkin schreibt in *Cooperation Among Animals: An Evolutionary Perspective* (1997) über Kooperation bzw. über den Ausdruck kooperieren: „The word ‘cooperate’ has been tossed around rather loosely and no formal definition has yet been provided. This was partially intentional, as it seems difficult to provide such a definition in the context of (briefly) summarizing 2300 years of thought on what is in fact a broadly defined word, at least in everyday usage.“⁵³¹ In dieser Vielfalt von Definitionen und Verwendungen liegt eine der zentralen Ursachen für Paradoxien, Fehlkonzepte, Missverständnisse und Äquivokationen.

Die Fachliteratur zur Evolution der Kooperation ist umfangreich und vielfältig. Nach Gattungen unterschieden gibt es Fachartikel in Zeitschriften, Sammelbände, Kapitel in themengebundenen Übersichtswerken zur Spieltheorie und zur Evolution, Eintragungen in Handbüchern, Lexikonartikel und Monographien. Den weitaus größten Anteil nehmen dabei Fachartikel in Zeitschriften ein, während die Anzahl an Monographien vergleichsweise gering ist.

Paradoxien, Fehlkonzepte, Missverständnisse und Äquivokationen werden in Arbeiten zur Evolution der Kooperation zum Teil auch gesehen und benannt. Das Hauptaugenmerk aber liegt nicht auf der Sprachbetrachtung, sondern primär auf der Anwendung von Modellen und Konzepten der Spieltheorie in der Biologie und auf Missverständnissen von Erklärungsansätzen im Kontext evolutiver Mechanismen. Die Unterkapitel 5.2.1.1 *Paradoxien bei der Anwendung von Spieltheorie in der Evolutionsbiologie* und 5.2.1.2 *Fehlkonzepte im Augenmerk der Fachliteratur* nehmen darauf Bezug mit dem Beispiel einer Monographie von Ken Binmore über Spieltheorie (2013) und einem Fachartikel von Stuart A. West, Claire El Mouden und

⁵³¹ Dugatkin 1997, S. 14.

Andy Gardner (2011) zur Bewertung von Erklärungsansätzen als Fehlkonzepte. Die Unterkapitel 5.2.1.3 *Missverständnisse am Beispiel von Reziprozität* und 5.2.1.4 *Äquivokationen am Beispiel von „to cooperate“* führen anschließend zwei Beispiele für im Kern sprachkritische Betrachtungen an. Es handelt sich dabei um eine Diskussion zwischen Michael P. Lombardo (1988, 1990) und Walter D. König (1988) über reziproken Altruismus und Missverständnisse bei der Verwendung des Ausdrucks sowie um Lee Alan Dugatkins Unterscheidung von Bedeutungen des Ausdrucks „to cooperate“ (Dukatkin 1997). Missverständnisse auf sprachlicher Ebene wurden also schon vergleichsweise früh gesehen, finden aber bis heute wenig Eingang in Diskussionen über Erklärungsansätze und die Einbettung in die Theorie.

5.2.1.1 Paradoxien bei der Anwendung von Spieltheorie in der Evolutionsbiologie

Ein Beispiel für den Blick auf eine vermeintliche Paradoxie innerhalb von Erklärungen zur Evolution der Kooperation im Rahmen der Übertragung der Spieltheorie auf die Biologie findet sich bei Ken Binmore in *Spieltheorie* (2013) unter dem Kapitel „Evolutionenbiologie“. An diesem Beispiel wird deutlich, dass neben der Übertragung von Modellen auch die uneindeutigen Sprechweisen sowie unterschiedliche Konzeptionen des Genbegriffs zu Missverständnissen führen können. Binmore schreibt im Kontext von Replikatoren:

„Unglücklicherweise wurden die philosophischen Wasser von einer Kontroverse darüber getrübt, wer oder was in einem evolutionären Spiel als Spieler behandelt werden sollte: Eine ganze Spezies? Ein einzelnes Tier? Ein Genpaket? Oder ein einzelnes Gen? [...] Menschen empfinden es häufig als paradox, dass die Spieltheorie erfolgreich in der Evolutionsbiologie angewendet werden kann – wie die Dame, die ich einmal Dawkins das Leben schwermachen hörte, weil er nicht einsah, dass Gene einfach Moleküle seien und daher keinen freien Willen haben können. Wie kann ein Insekt ein aktiver Teilnehmer an einem Spiel sein? Insekten können nicht überlegen. Ihr Verhalten ist weitgehend instinktgeleitet. Sie tun einfach das, auf das sie programmiert sind. Die Auflösung des Paradoxons besteht darin, dass die Spieler in dem Spiel gar nicht die untersuchten Tiere sein müssen. Wenn das Verhalten, das Gegenstand der Studie ist, größtenteils ein instinktgeleitetes ist, dann ist es in den Genen des Tieres kodifiziert. Man kann sich die Gene als Teil der Hardware eines natürlichen Computers denken, also als den Teil, in dem die Programme des Computers gespeichert sind. Einige dieser Programme steuern das Verhalten.“⁵³²

Zu einer der Voraussetzungen bei der Übertragung spieltheoretischer Anwendungen auf das Problem der Kooperation gehört die Annahme, dass sich Spieler auch in nicht-menschlichen Systemen verhalten, als ob sie rational agierten. Die Abrechnung für das Verhalten, und damit der Nutzen, ergibt sich aus der Anzahl der Kopien eines Replikators. Für eine spieltheoretische

⁵³² Binmore 2013, S. 179 f.

Simulation macht es dabei keinen Unterschied, wer oder was der Replikator ist. Zwei Eigenschaften muss er Binmore zufolge aber haben: Er repliziert sich selbst, so wie die Programme eines Computers, und er bestimmt das strategische Verhalten in einem Spiel. Um was es sich genau bei dem Replikator handelt, bleibt dabei unbestimmt. Binmore fasst zusammen: „Immer dann, wenn wir etwas in einem Modell finden, an dem wir diese zwei Eigenschaften anlegen können, nennen wir dieses Etwas »Replikator«.⁵³³ Die oben beschriebene vermeintliche Paradoxie in der Anwendung der Spieltheorie auf nicht-rationale Systeme lässt sich damit über die Replikatordynamik auflösen. Die Replikatordynamik macht keine individuellen Verhaltenshypothesen. Es stehen nicht individuelle Anpassungen einzelner Spieler zur Disposition, sondern Änderungen von Strategiehäufigkeiten innerhalb einer Population (zur Replikatordynamik siehe auch 3.1.2.2 *Replikatordynamik*).

Wenn sich auch das Paradox über die Replikatordynamik auflösen lässt, weisen Binmores Ausführungen auf noch weitere Ursachen für Missverständnisse hin, die im Kontext der vermeintlichen Paradoxie zu lesen sind. Zum einen handelt es sich um eine Uneindeutigkeit auf sprachlich-konzeptioneller Ebene, wenn nicht zwischen einem Replikator und einem Spieler unterschieden wird, und zum anderen um eine primär konzeptionelle Uneindeutigkeit, wenn nicht geklärt ist, welcher Genbegriff sich hinter den Annahmen verbirgt. Binmore schreibt:

„Verstehen wir die Replikatoren als Varianten eines einzelnen Gens, so können wir uns vorstellen, dass der Spieler an der Stelle auf dem Chromosom sitzt, wo dieses Gen operiert. Sorgfältige Biologen, die sich gerne Gene selbst als Spieler vorstellen, verwenden den Terminus »Allele« für die möglichen Formen, die ein Gen annehmen kann. Allerdings kommt es häufig vor, dass der Unterschied zwischen einem Spieler und einem Replikator in ähnlicher Weise verwischt wird, wie dies bei dem Unterschied zwischen einem Spieler und einem Typus im Rahmen der unvollständigen Information geschieht.“⁵³⁴

Binmore beschreibt einen Spieler als „imaginäres *Etwas*“⁵³⁵, das Replikatoren auswählt, als ob dies bewusst im Sinne einer Fitnessmaximierung der Wirte der Replikatoren geschehe. Der Spieler wählt, und die Replikatoren sind die selbstreplizierenden Einheiten, die das Verhalten in einem Spiel bestimmen. Mit dem verwischten Unterschied zwischen einem Spieler und einem Typus spricht Binmore folgenden Umstand an: Ein Spieler ist eine autonome Entscheidungseinheit in einem Spiel. Er verfolgt ein Ziel, und er handelt bei der Wahl seiner Aktionen nach eigenen Richtlinien. Im Rahmen der Theorie der unvollständigen Information zerfällt ein Spieler in Typen, von denen einer per Zufallszug gewählt wird. Ein Typ ist eine

⁵³³ a.a.O., S. 181.

⁵³⁴ a.a.O., S. 182.

⁵³⁵ Ebenda. [Hervorhebung im Original]

Ausprägung eines Spielers und der Spieler in einem Spiel mit unvollständiger Information somit eine „Fiktion“, wie Rieck es formuliert.⁵³⁶ Blickt man auf die voraussetzungsstarken Annahmen sowie auf die sprachlichen und konzeptionellen Überlagerungen von Genen, Replikatoren und Spielern und von Spielern und Typen, wundert es nicht, dass die „Dame“, von der Binmore spricht, die Übertragung der Spieltheorie auf die Biologie als paradox empfindet.

An den Bemerkungen Binmores und mit Blick darauf, dass Dawkins nicht habe einsehen wollen, „dass Gene einfach Moleküle seien“⁵³⁷, sieht man die Unschärfe, die mit dem Genbegriff einhergeht. Wie in Kapitel 4.1 gezeigt, gibt es kein einheitliches Genkonzept, sondern nur Konturierungen und Bewertungen, je nach Ausrichtung und je nach Fachdisziplin. Gene können als physische Entitäten verstanden werden, aber auch instrumentell als Differenzursachen. Es gibt molekularbiologische, funktionale, gemischt-funktionale und evolutionstheoretische Genbegriffe. Mit Blick auf die Übertragung der Spieltheorie auf die Biologie könnte man diese Auflistung noch um einen spieltheoretischen Genbegriff erweitern. In diesem wäre die Natur der auswählende Spieler und das Gen ein Replikator in einem Wirt von spezifischer Fitness im Verhältnis zu anderen Replikatoren-Wirten innerhalb einer Population. Was für die Theorie praktisch klänge, ließe sich in der Praxis aber nicht mit Gewinn umsetzen. Zusätzliche Definitionen des Genbegriffs tragen insofern nichts zur Klärung des Gegenstands und dem Blick auf Paradoxien bei, als man nicht umhinkommt, bei Aussagen über Gene jeweils zu prüfen, welches Genkonzept sich dahinter verbirgt, in welchem Verhältnis ein Gen zu einem Replikator steht und wer in einem evolutionären Spiel konkret als Spieler betrachtet wird.

Am Beispiel der Ausführungen Binmores sieht man, dass in der Fachliteratur auch ein Augenmerk auf Paradoxien bzw. auf deren Auflösung gelegt wird, die aus konzeptionellen und sprachlichen Überlagerungen resultieren. Gesehen wird die „Verwischung“ von Begriffen und Konzepten in der Übertragung spieltheoretischer Modelle auf natürliche Gegenstände. Nicht unmittelbar in den Blick genommen aber werden die unterschiedlichen Konzeptionen des Genbegriffs als eine Quelle für Missverständnisse.

Besonders mit dem Genbegriff geht einher, dass der Gegenstand, über den gesprochen wird, unterschiedlich konturiert sein kann. Das spiegelt sich auch in den Sprechweisen. Sie reichen von „Genen für Kooperation“ und meinen Differenzunterschiede: „Once the genes for cooperation exist, selection will promote strategies that base cooperative behavior on cues in

⁵³⁶ Rieck 2007, S. 136.

⁵³⁷ Binmore 2013, S. 179.

the environment.“⁵³⁸, bis hin zu „kooperativen Genen“ im Kontext spezifischer, von ihnen codierter Merkmale: „[One] way to obtain an indirect fitness benefit is if cooperation is directed towards nonrelatives who share the same cooperative gene. This assortment or ‘greenbeard’ mechanism requires a single gene (or a number of tightly linked genes) that both causes the cooperative behaviour and can be recognized by other individuals due to a distinctive phenotypic marker, such as a green beard.”⁵³⁹

Trägt schon das unterschiedliche Verständnis des Genbegriffs zu Missverständnissen bei, kommt dann noch die Frage hinzu, was genau ein Merkmal ist. Ein populationsbiologischer Genbegriff nimmt genauso Bezug auf Merkmale wie ein molekularbiologischer oder evolutionsbiologischer Genbegriff. Was sich aber jeweils hinter einem Merkmal verbirgt, ist oftmals ebenso uneindeutig wie das mit dem Merkmal in Verbindung gestellte Genkonzept. So bergen sowohl der Genbegriff als auch der Merkmalsbegriff vielfältige Quellen für Missverständnisse. Diese Missverständnisse können, neben der breiten Verwendung des Begriffs Kooperation und verwandter Ausdrücke, zu Fehlkonzepten führen und Paradoxien beleben.

5.2.1.2 Fehlkonzepte im Augenmerk der Fachliteratur

Fehlkonzepte werden in der Fachliteratur durchaus besprochen. An dieser Stelle der Arbeit sollen aber nicht die einzelnen Konzepte und deren Besprechung im Vordergrund stehen, sondern vielmehr der Umgang damit im Rahmen der in der vorliegenden Arbeit vertretenen Behauptung, dass eine Bewertung als Fehlkonzept von einer sprachkritischen Betrachtung zu flankieren ist. In dieser muss geklärt werden, ob Ansätzen unterschiedliche Bedeutungen von Kooperation zugrunde liegen, welche Konzepte von Genen, Merkmalen und Funktionen Verwendung finden und nicht zuletzt, wie Selektion verstanden und verbalisiert wird.

Stellvertretend für die Auseinandersetzung mit Fehlkonzepten wird eine Arbeit von Stuart A. West, Claire El Mouden und Andy Gardner aus dem Jahr 2011 mit dem Titel *Sixteen*

⁵³⁸ Axelrod 1984, S. 97.

⁵³⁹ West et al. 2007a, S. 416 f. Beim Greenbeard-Effekt handelt es sich um eine zunächst von W. D. Hamilton 1964 vorgestellte Hypothese. Ihren Namen trägt sie durch Richard Dawkins (1976). Sie besagt, dass der Träger eines bestimmten Allels einen grünen Bart trägt und sich altruistisch gegenüber denjenigen verhält, die auch einen grünen Bart tragen. Der Greenbeard-Effekt steht im Zusammenhang mit dem Mechanismus der Verwandtenselektion bzw. in dessen Erweiterung im Rahmen eines genzentrierten Ansatzes einer evolutiven Erklärung sozialen Verhaltens. Über die Verbundenheit zwischen dem Merkmal des Verhaltens und dem grünen Bart fördert die natürliche Selektion die Auslese des Gens oder Genclusters, und zwar auch dann, wenn bei anderen Genloci im Genom der beiden Individuen keine nähere Verwandtschaft besteht. Zunächst als theoretisches Konzept vorgestellt, meint man inzwischen Beispiele für Greenbeard-Gene in der Natur (besonders in Mikroorganismen) gefunden zu haben. Siehe Andy Gardner (2019) Quick Guide: The greenbeard effect, in: *Current Biology* 29, R425–R473, unter: [https://www.cell.com/current-biology/pdf/S0960-9822\(19\)30391-4.pdf](https://www.cell.com/current-biology/pdf/S0960-9822(19)30391-4.pdf), zuletzt aufgerufen am: 09.11.2021.

common misconceptions about the evolution of cooperation in humans in Auszügen besprochen. Das Ziel des rund dreißig Seiten umfassenden Artikels formulieren die Autoren wie folgt:

„The occurrence of cooperation poses a problem for the biological and the social sciences. However, many aspects of the biological and social science literatures on this subject have developed relatively independently, with a lack of interaction. This has led to a number of misunderstandings with regard to how natural selection operates and the conditions under which cooperation can be favored. Our aim here is to provide an accessible overview of social evolution theory and the evolutionary work on cooperation, emphasising common misconceptions.“⁵⁴⁰

West, El Mouden und Gardner nehmen den Mangel eines Austauschs zwischen Forschungsansätzen und Forschungsrichtungen in der Biologie und den Sozialwissenschaften in den Blick. Sie listen sechzehn Erklärungskonzepte für die Evolution der Kooperation, die sie aus unterschiedlichen Gründen als Fehlkonzepte bewerten. Meist werden die vermeintlichen Fehlkonzepte einer größeren Anzahl von Autoren bzw. deren Arbeiten zugeschrieben. Am Beispiel von Fehlkonzept 1 „Die verschiedenen Re-Definitionen von Altruismus“ soll dies exemplarisch gezeigt werden.

Der mit dem Fehlkonzept 1 einhergehende Vorwurf ist, dass als altruistisch beschriebene Verhaltensweisen oftmals mit einem unmittelbaren Gewinn für den Verhaltensträger verbunden und damit in Wirklichkeit mutualistisch seien. Aus dem Vorwurf leiten West, El Mouden und Gardner die Behauptung ab, dass Sprechweisen in Re-Definitionen die zugrunde liegenden selektiven Kräfte verschleiern würden. Bevor sogleich die Autoren und Arbeiten genannt werden, denen Fehlkonzept 1 zugeschrieben wird, soll darauf hingewiesen werden, dass sich auch West, El Mouden und Gardner einer Re-Definition von Kooperation bedienen, die ihren Bewertungen zugrunde gelegt wird. Auf diese Re-Definition und deren Bedeutung für das für den Artikel im Ganzen ausgemachte Ziel wird am Ende des Unterkapitels eingegangen.

Zunächst zum Fehlkonzept 1 „Die verschiedenen Re-Definitionen von Altruismus“. Die Gründe für die Beurteilung als Fehlkonzept werden hier nur schlaglichtartig angeführt. Fehlkonzept 1 wird folgenden Autoren und Arbeiten zugeschrieben: Als Form einer Re-Definition von Altruismus in Verbindung mit der Bezeichnung reziproker Altruismus: Gary S. Becker (1974), Erst Fehr und Urs Fischbacher (2003) sowie Robert Trivers (1971). Im Kontext der Bezeichnung schwacher Altruismus: Riccardo Baschetti (2007), Theodore C. Bergstrom (1995), Samuel Bowles (2006), Samuel Bowles und Herbert Gintis (2004), Robert Boyd, Herbert Gintis, Samuel Bowles und Peter J. Richerson (2003), Herbert Gintis (2000), Elliott

⁵⁴⁰ West et al. 2011, S. 231.

Sober und David S. Wilson (1998) sowie David S. Wilson (1975). Als Zug „cooperate“ in einem Gefangenendilemma: Theodore C. Bergstrom (2002). Als Nicht-Schädigen anderer: Alexander J. Field (2001). Im Aufgeben von Ressourcen zum Nutzen anderer: Julia Pradel, Harald A. Euler und Detlef Fetchenhauer (2009). Als den motivationalen Mechanismus, anderen zu helfen: Robert Axelrod (1984). Als Bereitschaft eines Kämpfers, tödliche Risiken einzugehen: Samuel Bowles (2009).⁵⁴¹

Am Beispiel der für Fehlkonzept 1 angeführten Literatur wird auch die Ausrichtung des Artikels an der Kooperation beim Menschen deutlich. Dies schmälert aber keineswegs die generelle Behauptung, dass mit der Bewertung einer Erklärung als Fehlkonzept die Verwendung des Begriffs der Kooperation sowie die Konzeptualisierungen von Gen, Merkmal und Funktion betrachtet werden müssen. Im Gegenteil: Gerade für die Kooperation beim Menschen würde man meinen, bei der Verwendung und der Bedeutung von Kooperation und verwandten Begriffen von weithin funktionalen Sprechweisen ausgehen zu können. Ein Ausdruck aber wie „kooperatives Gen“ (West et al. 2011, S. 240) deckt sich nicht mit einer Sprechweise wie „Kooperation kann begünstigt werden“ (West et al. 2011, S. 231). So tragen unterschiedliche Begriffe und Sprechweisen in der Folge auch nicht zur Klärung eines solch attestierten Prozesses wie dem einer „Selektion von Kooperation“ bei (West et al. 2011, S. 240). Ausdrücke kontrastieren Ausdrücke. Was zuweilen nur Stilistik oder Metaphorik ist, kann beabsichtigt wie unbeabsichtigt einen Unterschied markieren und Missverständnisse, Fehlkonzepte und Paradoxien hervorbringen.

⁵⁴¹ Gary S. Becker (1974) Altruism, egoism, and genetic fitness: economics and sociobiology, in: *Journal of Economic Literature* 14, S. 817-826, Ernst Fehr und Urs Fischbacher (2003) The nature of human altruism, in: *Nature* 425, S. 785-791. Robert L. Trivers (1971) The evolution of reciprocal altruism, in: *Quarterly Review of Biology* 46, S. 35-57. Riccardo Baschetti (2007) Evolutionary, neurobiological gene-based solution of the ideological “puzzle” of human altruism and cooperation, in: *Medical Hypotheses* 69, S. 241-249, Theodore C. Bergstrom (1995) On the evolution of altruistic ethical rules for siblings, in: *The American Economic Review* 85, S. 58-81. Samuel Bowles (2006) Group competition, reproductive levelling and the evolution of human altruism, in: *Science* 314, S. 1569-1572, S. Bowles und Herbert Gintis (2004) The evolution of strong reciprocity: cooperation in heterogeneous populations, in: *Theoretical Population Biology* 65, S. 17-28, Robert Boyd, Herbert Gintis, Samuel Bowles und Peter J. Richerson (2003) The evolution of altruistic punishment, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100, S. 3531-3535, H. Gintis (2000) Strong reciprocity and human sociality, in: *Journal of Theoretical Biology* 206, S. 169-179, Elliott Sober und David S. Wilson: *Onto Others: The evolution and psychology of unselfish behavior*, 1998, D. S. Wilson (1975) A theory of group selection, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 72, S. 143-146, T. C. Bergstrom (2002) Evolution of social behavior: individual and group selection, in: *Journal of Economic Perspectives* 16, S. 67-88, Alexander J. Field: *Altruistically inclined?: The behavioral sciences, evolutionary theory, and the origins of reciprocity*, 2001, Julia Pradel, Harald A. Euler, Detlef Fetchenhauer (2009) Spotting altruistic dictator game players and mingling with them: the elective assortment of classmates, in: *Evolution and Human Behavior* 30, S. 103-113, Robert Axelrod 1984, S. Bowles (2009) Did warfare among ancestral hunter-gatherers affect the evolution of human social behaviors?, in: *Science* 324, S. 1293-1298.

Die Tabelle 1 gibt einen Überblick über die von West, El Mouden und Gardner als Fehlkonzept bewerteten Erklärungen. In dem zugrunde liegenden Artikel ist sie überschrieben mit „Sixteen common misconceptions about social evolution theory“.

	„Fehlkonzept“	„Realität“
1	Re-Definitionen von Altruismus	Viele altruistisch beschriebene Verhaltensweisen stehen im Zusammenhang mit direktem Fitnessgewinn. Mit Re-Definitionen verbundene Sprechweisen verschleiern zugrunde liegende selektive Kräfte.
2	Verwandtenselektion und Reziprozität sind die bedeutendsten konkurrierenden Erklärungen.	Im Kontext von Reziprozität ist Kooperation nicht altruistisch. Es gibt viele andere Mechanismen, durch die Kooperation durch direkten Fitnessgewinn begünstigt wird.
3	Mutualistisch vorteilhafte Kooperation ist weniger interessant.	Mechanismen zum Fördern direkter Fitnessgewinne sind sowohl aus theoretischer als auch aus empirischer Perspektive oftmals komplizierter als bei indirektem Nutzen. Indirekte Fitnessgewinne können durch relativ einfache Mechanismen wie eine begrenzte Verbreitung und die Fähigkeit zur Unterscheidung zwischen Verwandten und Nicht-Verwandten (kin discrimination) entstehen.
4	Proximate und ultimate Erklärungen	Proximate Antworten können keine Lösungen für ultimate Probleme sein.
5	Verwandtenselektion erfordert Kin-Discrimination.	Eine ausreichend hohe genetische Ähnlichkeit kann auch Folge begrenzter Verbreitung sein.
6	Genetische Ähnlichkeit ist nur zwischen Mitgliedern einer Kernfamilie hoch.	In einer Population mit wenig Wanderungsbewegung und begrenzter Ausbreitung kann genetische Ähnlichkeit auch bei nicht näher verwandten Gruppenmitgliedern hoch sein.
7	Kinselection ist nur bei Verwandten anwendbar. Für Greenbeard-Gene geltende Verwandtenselektion kann Kooperation beim Menschen erklären.	Indirekte Fitnessgewinne können entstehen, wenn Kooperation auf Nicht-Verwandte ausgerichtet ist, die das gleiche „kooperative Gen“ tragen. Greenbeard-Mechanismen sind beim Menschen wahrscheinlich unbedeutend.
8	Greenbeards sind eine Form von kostspieligem Signaling.	Greenbeards und Signaling sind unterschiedliche Dinge.
9	Gruppenselektion ist eine formale Theorie mit eindeutiger Bedeutung.	Gruppenselektion bezeichnet mindestens vier verschiedene Dinge.
10	Gruppenselektion kann in Fällen angewendet werden, in denen Kooperation nicht durch Verwandtenselektion erklärt werden kann.	Gruppenselektion und Verwandtenselektion sind unterschiedliche Ansätze, den selben biologischen Prozess zu beschreiben.
11	Verwandtenselektion ist eine Teilmenge von Gruppenselektion.	Es gibt kein Gruppenselektions-Modell, bei dem man nicht über Verwandtenselektion zu den gleichen Ergebnissen kommt. Umgekehrt gilt das nicht.
12	Gruppenselektion führt zu Anpassungen der Gruppe.	Gruppenselektion führt nur in den besonderen Fällen zu Anpassungen der Gruppe, in denen die Gruppe aus genetischen Klonen besteht oder es keinen Wettbewerb gibt.

13	Die meisten Evolutionsbiologen sehen Gruppenselektion entweder als falsch an, oder sie wännen ein verstecktes Motiv für den Mangel an Beachtung.	Die meisten theoretischen und empirischen Biologen nutzen die Gruppenselektion nicht, weil sie wenig Nutzen bringt. Äußern sie ihre negative Sicht, dann aus dem Grund, weil die Gruppenselektion mehr Verwirrung als Einblick verursacht hat.
14	Menschliche Kooperation in ökonomischen Spielen erfordert die neue evolutionäre Kraft der strengen Reziprozität.	Die einfachste Erklärung für Kooperation und Punishment in einmaligen Spielen sind Individuen, die Fehler machen, und/oder es ist ein Nebenprodukt der Selektion von Kooperation im Kontext anderer Bedingungen.
15	Das theoretische Modell zur strengen Reziprozität bietet eine neue Lösung des Problems der Kooperation außerhalb der herkömmlichen Erklärung über inklusive Fitness.	Das theoretische Modell der strengen Reziprozität arbeitet auf Basis der üblichen direkten und indirekten Fitnessgewinne.
16	Die Behauptungen zur strengen Reziprozität in der empirischen und in der theoretischen Literatur sind kompatibel.	Die Arbeit über strenge Reziprozität kann in vier Bereiche eingeteilt werden: - Was empirische Daten zeigen. - Was behauptet wird, was empirische Daten zeigen. - Was theoretische Modelle zeigen. - Was behauptet wird, was theoretische Modelle zeigen. Alle diese Bereiche sind miteinander uneins.

Tabelle 1: Fehlkonzepte nach West et al. (2011), Tabelle Seite 240.

Für die Behauptung, dass mit einer Einschätzung als Fehlkonzept eine sprachkritisch-konzeptionelle Betrachtung einhergehen bzw. ihr vorgelagert sein muss, soll in der Argumentation auf einen Aspekt der Zielsetzung von West, El Mouden und Gardner hingewiesen werden, der dieser Forderung gerecht würde, in der praktischen Umsetzung aber noch zu wenig Beachtung findet.

Die Autoren sprechen von den Bedingungen, unter denen Kooperation gefördert wird und wie natürliche Selektion funktioniert: „With regard to how natural selection operates and the conditions under which cooperation can be favoured.“ (West et al. 2011, S. 231). Hier nun muss die sprachkritisch-konzeptionelle Betrachtung ansetzen. Etwas als Fehlkonzept zu bewerten und diesem „Realität“ gegenüberzustellen ist ein hoher Anspruch. Klammert man einmal prinzipiell mit Realität verbundene philosophische Probleme aus, lässt sich dieser Anspruch nur einlösen, wenn Verwendungen und Bedeutungen des Begriffs Kooperation und verwandter Ausdrücke kontrastiv geklärt sind (siehe Kapitel 5.1 *Sprechweisen über Kooperation als „Problem im Problem der Kooperation“*) und die Konzeptualisierungen von Gen, Merkmal und Funktion für sich sowie jeweils im Kontext von Selektion in den Blick genommen werden (siehe Kapitel 4.2.4 *Dispositionale und ätiologische Funktionstheorien* zum Zusammenhang von Sprechweisen über und Konzeptionen von Selektion). Eine umfassende Klärung beinhaltet dabei nicht nur die zur Disposition stehenden Arbeiten anderer, sondern immer auch den eigenen Sprachgebrauch.

Dass zuweilen mit den gleichen Bezeichnungen über unterschiedliche Dinge gesprochen wird, sehen auch West, El Mouden und Gardner. Ihren Einschätzungen von Erklärungsansätzen als Fehlkonzepte aber wird die eigene Re-Definition von Kooperation zugrunde gelegt. Zu spezifizieren, was mit Kooperation gemeint ist, ist gängige Praxis und angesichts der Bedeutungsvielfalt schier unumgänglich. Ob aber der mit einer Re-Definition verbundene Anspruch für Urteile über Erklärungen allgemein trägt, ist mindestens fraglich. Im Folgenden wird zum Abschluss dieses Unterkapitels kurz auf die Re-Definition von West, El Mouden und Gardner eingegangen und diese in den Kontext des für den Artikel im Ganzen ausgemachten Ziels gestellt.

Im Vorfeld ihrer Kritik an den Erklärungskonzepten besprechen die Autoren das Problem der Kooperation und geben eine Definition von Kooperation im Rahmen einer Klassifizierung. Die Klassifizierung ist ausgerichtet am direkten und indirekten Nutzen. Kooperation wird wie folgt definiert: „A behavior that provides a benefit to another individual (recipient), and the evolution of which has been dependent on its beneficial effect for the recipient.“⁵⁴² Nur in einem Ansatz der inklusiven Fitness (zur inklusiven Fitness siehe auch die Kapitel 3.2.1 *Verwandtenselektion* und 5.2.1.3 *Missverständnisse am Beispiel von Reziprozität*) sehen die Autoren die Möglichkeit, Prozess und Zweck von Anpassungen zu erklären:

„Inclusive fitness is not just a special case for interactions between relatives. It is our modern interpretation of Darwinian fitness in its most general form, explaining both the process and purpose of adaptation. The process is that genes or traits which lead to an increase in inclusive fitness will be favoured, and that this increase can occur via direct or indirect routes. The purpose is that individuals should appear as if they have been designed to maximize their inclusive fitness.“⁵⁴³

In dieser Konzeptualisierung sehen West, El Mouden und Gardner auch eine Rechtfertigung für intentionale Sprechweisen: „The adaptationist approach provides a formal justification for the use of intentional language“⁵⁴⁴ Zugleich fußt die Bewertung der sechzehn vermeintlichen Fehlkonzepte auf dieser Re-Definition von Kooperation und dem mit ihr erhobenen Anspruch, Prozess und Ziel von Anpassungen gleichermaßen zu erklären: „Inclusive fitness is not just an accounting method, it is the component of reproductive success an organism can influence and what organisms should appear to be maximizing.“⁵⁴⁵ Ein solcher Geltungs- und

⁵⁴² West et al. 2011, S. 232. Definition mit Verweis auf Stuart A. West, Ashleigh S. Griffin und Andy Gardner (2007b) Evolutionary explanations for cooperation, in: *Current Biology* 17(16), R661-R672.

⁵⁴³ West et al. 2001, S. 233.

⁵⁴⁴ West et al. 2011, S. 234.

⁵⁴⁵ West et al. 2011, S. 233. West, El Mouden und Gardner rekurren auf die Individual-as-maximizing-agent-Analogie, kurz IMA. Für die Genese, den Inhalt und die Zielsetzung des IMA siehe Alan Grafen (1999) From Darwinism, the individual-as-maximizing-agent analogy and bet-hedging, in: *Proceedings of the Royal Society of London B* 266, S. 799-803.

Anwendungsanspruch aber ist in mehrfacher Hinsicht problematisch. Die Anbindung eines Zwecks an einen Prozess vermittelt natürlicher Selektion als Rückwirkungsmechanismus birgt, wie in den Kapiteln 4.3.4 *Dispositionale und ätiologische Funktionstheorien* und 4.3.6 *Selbstreproduktion und Funktionszuschreibung* dargestellt, konzeptionelle Schwierigkeiten innerhalb funktionaler Erklärungen. Zudem geht mit einer Ausrichtung auf selektierte Gene oder Merkmale einher, evolutionär relevante Merkmale über ihre kausale Wirksamkeit in Selektionsprozessen zu definieren. Dies bedingt ein Konzept der Merkmalsfitness, wie für Elliott Sober unter Kapitel 4.2.4 *Merkmale und Eigenschaften im Kontext von Form und Funktion* aufgezeigt, und damit, Genen und Merkmalen einen von ihren Trägern unabhängigen ontologischen Status zuzusprechen. Gene und Merkmale werden zu abstrakten Eigenschaften.

Der Ansatz von West, El Mouden und Gardner ist im Ganzen gen- und merkmalszentriert. Die Verbindung des Prozesses der Entstehung einer Anpassung und das Ziel einer Anpassung wird über eine Mittel-Zweck-Setzung im Rahmen einer hereditären Betrachtung realisiert. Dies erfordert weniger eine Rechtfertigung intentionaler Sprechweisen als vielmehr eine Aufschlüsselung der hinter Genen und Merkmalen stehenden theoretischen Konzepte. Wie in den Kapiteln 4.1 bis 4.3 gezeigt, besteht über die Konzeptualisierungen von Genen, Merkmalen und Funktionen keine grundlegende Einigkeit, auch wenn die Autoren ihren Ansatz als „moderne Interpretation von Darwins Theorie der natürlichen Selektion ansehen“⁵⁴⁶.

West, El Mouden und Gardner konstatieren einen Mangel an Austausch zwischen der Biologie und den Sozialwissenschaften und sprechen davon, dass dieser Mangel zu Verwirrung geführt habe: Alte Probleme würden neu erfunden, längst beendete Debatten weitergeführt und es gäbe viele unterschiedliche Erklärungen für die gleichen empirischen Beobachtungen oder theoretischen Probleme.⁵⁴⁷ Als mögliche Ursachen benennen die Autoren unter anderem das Mischen von Methoden („Many researchers mix methods, by using the neighbour-modulated fitness method to construct models, which they then interpret with inclusive fitness theory“⁵⁴⁸) und das nicht zur Deckung bringen von Fragen und Antworten („Proximate answers cannot provide a solution to ultimate problems.“⁵⁴⁹). Das ist ein ganz entscheidender Aspekt auch für das stetige Beleben oder neue Hervorbringen von Paradoxien. Hier aber setzt auch die Kritik an, die mit Bewertungen als Fehlkonzepte einhergeht und noch fehlt. Deutlich wird dies in der Einleitung zum Aufbau des Artikels. Die Autoren schreiben, ein mit der Literatur vertrauter

⁵⁴⁶ West et al. 2011, S. 231.

⁵⁴⁷ Siehe West et al. 2011, S. 231.

⁵⁴⁸ West et al. 2011, S. 234.

⁵⁴⁹ West et al. 2011, S. 240.

Leser könne die theoretischen Kapitel um prinzipielle Fragen der Evolution der Kooperation überspringen:

„Our overall aim in this article is to provide an overview of the evolutionary study on cooperation that is accessible across disciplines, emphasising common misconceptions. In the first part of our study (Sections 2–5), we provide a brief summary of the relevant aspects of evolutionary theory. Specifically, we summarise the modern interpretation of Darwin’s theory of natural selection (Section 2), the evolutionary classification of social traits such as altruism (Section 3), the problem of cooperation (Section 4) and the different ways in which the problem of cooperation can be solved (Section 5). We include a number of biological examples in Section 5, as this helps in the elucidation of general theoretical problems. Sections 2–5 can be skipped by readers familiar with the evolutionary literature. In the second part we discuss a number of common misconceptions and sources of confusion, concerning social theory and the problem of cooperation (Section 6). We hope that our purpose in this section not comes across as negative, as our aim is to facilitate progress at the interface of the biological and social sciences. Finally, in the third part of the article, we focus on humans, discussing why they cooperate and whether they are special (Section 7).”⁵⁵⁰

Nun sind es aber besonders die theoretischen Kapitel, die auf konzeptioneller Ebene die größte Relevanz haben und damit auch für die Bewertung von Konzepten. Die Autoren legen diese in ihrem Artikel sehr wohl auch dar. Durch ein Überspringen von Theorieteilen aber fehlt genau die Basis, die für den Austausch nicht nur zwischen Fachdisziplinen, sondern auch innerhalb einer Fachdisziplin gelegt werden muss. Weniger in Form von Re-Definitionen als vielmehr im Abgleich der hinter Begriffen und Ausdrücken stehenden Konzepte auf sprachkritisch-konstruktiver Ebene.

Als eines der Ziele nennen die Autoren die Hoffnung, ihre mit dem Artikel verbundene Absicht erscheine nicht zu negativ; das Ziel bestehe vielmehr darin, den Fortschritt an der Schnittstelle von Biologie und Sozialwissenschaften zu erleichtern. An dieser Schnittstelle kann die Philosophie als Bindeglied fungieren. Eine philosophische Grundlegung des Problems der Kooperation kann einen Beitrag zur Verständigung über konstituierende Konzepte und den mit ihnen einhergehenden epistemischen Fragen leisten. So liegt gerade in der Vermittlung zwischen Wissenschaftsdisziplinen ein Ziel der vorliegenden Arbeit.

5.2.1.3 Missverständnisse am Beispiel von Reziprozität

Im Jahr 1985 beschreibt Michael P. Lombardo in *Science* einen Test an Sumpfschwalben (*Tachycineta bicolor*, Fam.: Hirundinidae) auf ein TIT FOR TAT basiertes Modell der Reziprozität.⁵⁵¹ Untersucht wurde das Verhalten in der Interaktion zwischen Brutvögeln und

⁵⁵⁰ West et al. 2011, S. 231 f.

⁵⁵¹ Michael P. Lombardo (1985) Mutual Restraint in Tree Swallows: A Test of the TIT FOR TAT Model of Reciprocity, in: *Science* 227, S. 1363-1365.

nicht verwandten Nichtbrütern am Nest. Ein Ausbleiben von Aggression seitens der Elterntiere gegenüber Nichtbrütern und das Ausbleiben von Aggression von Nichtbrütern gegenüber Brutvögeln oder deren Jungtieren wird als Verzicht auf Aggression und damit als „Restraint“ angesehen. Lombardo bewertet Restraint als bedeutend für die Evolution von Kooperation in dem einem dem Prisoner's Dilemma ähnelnden Konflikt: „A necessary precursor to the evolution of cooperation is restraint in conflict. TIT FOR TAT model restraint as well as fully developed cooperation.“⁵⁵²

In *Ethology and Sociobiology* bespricht Walter D. Koenig unter dem Titel *Reciprocal Altruism in Birds: A Critical Review* (1988)⁵⁵³ unter anderem die Arbeit Lombardos. Koenigs Artikel steht unter dem Eindruck einer großen Fülle an Definitionen von reziprokem Altruismus und der Verwirrung darüber, wie weit reziproker Altruismus verbreitet sei oder überhaupt existiere. Die Kritik berührt insbesondere die Frage, ob Restraint ein altruistischer Akt ist. Genauer: „Is it appropriate to consider restraint a kind of altruism, and hence encompassed by RA [reciprocal altruism] theory?“⁵⁵⁴ Auf Koenigs Review wiederum antwortet Lombardo, ebenfalls in *Ethology and Sociobiology*, mit dem Artikel *Tree Swallows and TIT FOR TAT. Response to Koenig* (1990)⁵⁵⁵. Er gibt Koenig recht, dass sein 1985 beschriebenes Experiment nicht die Existenz von reziprokem Altruismus zeige. Der Review aber enthalte Fehler. Vor allem habe er nie behauptet, sein Experiment zeige reziproken Altruismus. Das Missverständnis darüber führt er unter anderem auf Schwierigkeiten zurück, die mit der Verwendung von Begriffen wie reziproker Altruismus, Reziprozität und Restraint einhergehen. Insbesondere der Begriff Reziprozität bereite Probleme, da er oftmals synonym mit reziprokem Altruismus verwendet werde.⁵⁵⁶

Bevor sogleich auf inhaltliche Aspekte in der Diskussion zwischen Lombardo und Koenig eingegangen wird, soll zunächst dessen allgemeine Bedeutung herausgestellt werden: An einer solchen Diskussion über Begriffe und Konzepte kann aufgezeigt werden, worin Missverständnisse liegen, wie sie aufkommen und dass sie bereits in der Literatur der 1980er Jahre gesehen werden. Die Diskussion gibt Zeugnis für eine gewinnbringende Auseinandersetzung über vermeintliche Fehlkonzepte: Missverständnisse werden ausgeräumt, die mehr auf einem uneindeutigen Sprachgebrauch denn auf konzeptioneller Uneinigkeit

⁵⁵² Lombardo 1985, S. 1364.

⁵⁵³ Walter D. Koenig (1988) *Reciprocal Altruism in Birds: A Critical Review*, in: *Ethology and Sociobiology* 9, S. 73-84.

⁵⁵⁴ Koenig 1988, S. 76.

⁵⁵⁵ Michael P. Lombardo (1990) *Tree Swallows and TIT FOR TAT. Response to Koenig*, in: *Ethology and Sociobiology* 11, S. 521-528.

⁵⁵⁶ Lombardo 1990, S. 522.

beruhen. Hervorzuheben ist auch ein der Antwort auf Koenig vorausgegangener unmittelbarer Austausch. In seinem Dank schreibt Lombardo: „Especially W. D. Koenig provided useful comments on the manuscript.“⁵⁵⁷

Im Folgenden werden die Ergebnisse von Lombardo (1985) in knapper Form vorgestellt und auf Koenigs Einwände sowie auf Lombardos Antwort insoweit eingegangen, als sie auch für die Beschreibung und Interpretation von kooperativem Verhalten von Bedeutung sind. Anschließend wird die Diskussion über reziproken Altruismus und Reziprozität mit Robert Trivers *Reciprocal altruism: 30 years later* (2006)⁵⁵⁸ und Gerald Carter *The Reciprocity Controversy* (2014)⁵⁵⁹ in die Gegenwart verlängert. Dabei werden zwei Problemkreise deutlich: Der erste betrifft die noch immer bestehende Uneinigkeit in der begrifflichen Fundierung und Konzeptualisierung von Reziprozität, reziprokem Altruismus und Altruismus. Der zweite Problemkreis betrifft die Zuschreibung von Nutzen als entweder mehr oder weniger unmittelbar für einen Akteur gegeben oder über den reproduktiven Erfolg bemessen. In dem zweiten Problemkreis liegen auch Gründe für die anhaltenden, zum Teil auch scharfen Debatten über inklusive Fitness. Die beiden Problemkreise stehen dabei nicht unvermittelt nebeneinander, vielmehr sind sie begrifflich-konzeptionell verwoben. Eine funktionale Analyse, wie sie der in dieser Arbeit vorgestellten Reformulierung des Problems der Evolution der Kooperation zugrunde liegt, kann einen Beitrag zum Sichtbarmachen der sich überschneidenden Problemfelder leisten.

Lombardo (1985) beschreibt das Sozialverhalten bei Sumpfschwalben während der Brutsaison: Die Vögel brüten in Gruppen, begegnen sich wiederholt, können einander erkennen und zeigen mitunter auch aggressives Verhalten bis hin zur Tötung von Artgenossen. Nichtbrüter am Nest sind nicht näher mit den Brutvögeln verwandt. Lombardo macht folgende Annahmen: Für Brutpaare und deren Nachwuchs können nicht brütende Vögel eine Bedrohung für den Reproduktionserfolg sein, wenn sie Nester vereinnahmen, die Fütterung stören, Futter stehlen, Fressfeinde anlocken oder Jungtiere töten. Dennoch zeigen sich Brutvögel nicht aggressiv. Lombardo bewertet ihr Verhalten als Restraint: Sie erlauben nicht brütenden Vögeln einen Aufenthalt am Nest. Als Defektion durch Brutvögel („parental defection“) würde dagegen energisches Nestverteidigen angesehen. Für Nichtbrüter wiederum bedeutet Restraint, einen nicht aggressiven Besuch am Nest abzustatten oder einen Besuch, bei dem sich die Tiere am Vertreiben eines Fressfeindes beteiligen. Ein den reproduktiven Erfolg eines Brutpaares

⁵⁵⁷ Lombardo 1990, S. 527.

⁵⁵⁸ Robert Trivers: *Reciprocal altruism: 30 years later*, in: P. M. Kappeler und C. P. van Schaik (Hrsg.): *Cooperation in Primates and Humans. Mechanisms and evolution*, 2006, S. 67-83.

⁵⁵⁹ Gerald G. Carter (2014) *The Reciprocity Controversy*, in: *Animal Behavior and Cognition* 1(3), S. 368-386.

schmälerndes Verhalten eines Nichtbrüters am Nest hingegen gilt als „nonbreeder defection“.⁵⁶⁰

In die Sprache des Gefangenendilemmas und dessen Präferenzordnung (siehe Kapitel 3.1.1.4 *Rationalität* sowie Kapitel 3.1.3.1 *Gefangenendilemmaspiel als 2-GD*) übersetzt bedeutet das mit Lombardos Zuordnung: T (parental defection) $>$ R (nonbreeder restraint). Nicht brütende Vögel haben das Nachsehen: Sie lernen nichts über günstige Nistplätze und werden in der Zukunft nicht zu Konkurrenten um den Brutplatz. Bei R (mutual restraint) haben die Brutpaare einen Vogel zur Verteidigung des Nestes an ihrer Seite und das nicht brütende Tier kann Informationen über den Nistplatz erhalten. Trifft T (nonbreeder defection) auf S (parental restraint), führt dies zu einer Verminderung des reproduktiven Erfolgs des Brutpaares und einer möglichen Nestübernahme durch das nicht brütende Tier. Für Elterntiere und für Nichtbrüter gelte demnach gleichermaßen T (defection) $>$ R (mutual restraint). Genauso gelte für Elterntiere und Nichtbrüter P (mutual defection) $>$ S (restraint). Daraus, dass sich Brutpaare nicht in größerem Maße aggressiv gegenüber anderen Vögeln am Nest verhalten, schließt Lombardo mit Blick auf evolutionäre Erklärungen („with the assumption that decisions are generally based on the average of past outcomes“⁵⁶¹), dass die Nichtbrüter in der Regel nicht defektieren, da ihnen andernfalls aggressives Verhalten entgegenschläge, was dazu führe, dass die Wahrscheinlichkeit sinke, selbst zum Brutvogel zu werden.⁵⁶² In $T > R$, $P > S$ und $R > P$ sieht er die Bedingungen eines Prisoner's Dilemma erfüllt. Nach Tests mit Attrappen von Nichtbrütern und dem Ersetzen von lebenden durch tote Nestlinge kommt Lombardo zu dem Schluss, dass sich bei Sumpfschwalben eine TIT FOR TAT Strategie zeige. Sie verhalten sich zunächst nicht aggressiv bis zu einer (vermeintlichen) Defektion, werden dann zur Defektion provoziert und scheinen Defektion auch wieder zu vergeben.⁵⁶³

Walter D. Koenig (1988) geht in seinem Review auf generelle Probleme bei der Bewertung von Verhalten als nicht ausgeführt ein und stellt im Hinblick auf reziproken Altruismus die Frage, ob Restraint überhaupt ein altruistischer Akt sei. Als Grundvoraussetzung für reziproken Altruismus gelte: Ein Individuum hilft einem anderen (1), hat dabei Fitnesskosten (2) in

⁵⁶⁰ Siehe Lombardo 1985, S. 1364.

⁵⁶¹ Lombardo 1985, S. 1364.

⁵⁶² Siehe Lombardo 1985, S. 1364.

⁵⁶³ Lombardo leitet das Vergeben daraus ab, dass ein signifikant größerer Teil von Begegnungen (27 von 82; $z = 2,58$, $P > 0,01$) im Verjagen von Nichtbrütern vor einer simulierten Defektion endete als nach einer simulierten Defektion (18 von 110). Diese Ergebnisse deuten Lombardo zufolge darauf hin, dass die Vögel zu einem „normalen“ Verhalten zurückkehren, denn sowohl gegenüber Attrappen als auch gegenüber lebenden Nichtbrütern nahm die Aggressivität der brütenden Vögel mit dem Fortschreiten der Brutsaison ab (Nestboxen außerhalb des Experiments). Siehe Lombardo 1985, S. 1365.

Antizipation einer Rückzahlung durch den Rezipienten (3), die für das ausführende Tier mit Fitnesskosten einhergeht (4), zum Nutzen des Helfers in der Zukunft (5).⁵⁶⁴

Aus den Annahmen Lombardos baut Koenig zwei Auszahlungsmatrices auf:

		Parent (2)	
		Restraint	Defect
Helper (1)	Restraint	<i>R</i> Helps and gains experience (Tolerates helper)	<i>S</i> Helps and gains experience (Chases helper away)
	Defect	<i>T</i> Kills nestlings (Tolerates helper)	<i>P</i> Kills nestlings (Chases helper away)
		Helper (2)	
		Restraint	Defect
Parent (1)	Restraint	<i>R</i> Tolerates helper (Helps)	<i>S</i> Tolerates helper (Kills nestlings)
	Defect	<i>T</i> Chases helper away (Helps)	<i>P</i> Chases helper away (Kills nestlings)

^a Requirements for the prisoner's dilemma are $T > R > P > S$ and $R > (S + T)/2$. Tables are derived from the point of view of individual (1); behavior of individual (2) is given second, in parentheses. None of the values of the variables are known (see text).

Tabelle 2: Mögliche Auszahlungsmatrices für Interaktionen zwischen Brutvögeln und Helfern am Beispiel der Sumpfschwalbe nach dem Muster eines Prisoner's Dilemma. Koenig 1988, S. 77, basierend auf Lombardo 1985.

Koenig sieht in Lombardos Experiment nicht die Voraussetzungen für reziproken Altruismus erfüllt oder zumindest nicht gezeigt. Für einen Brutvogel sieht Koenig den Fitnessgewinn für die Eltern durch $T > R$ im Kontext von reziprokem Altruismus nicht gezeigt. Ebenso nicht $P > S$ und so mit dem Verhalten des Helfers einhergehende signifikante Fitnesskosten. Ebenso gut könne angenommen werden, dass der Helfer wichtige Informationen für einen eigenen Brutversuch erhalte. Dann würde gelten: $R > T$ und $S > P$. Koenig gelangt zu folgendem Urteil: „The only reciprocation in the natural situation is the presumed restraint exhibited by breeders towards the helpers.“⁵⁶⁵ Andere Verhalten würden im Kontext von Restraint nur als vermeintlich attestiert, während Helfer am Nest in der Natur tatsächlich zu beobachten seien.

Koenig sieht ein Problem im Verwässern der Bedeutung von reziprokem Altruismus: „If the mere absence of performing some (hypothetical) behavior is potentially RA, then we risk the possibility of categorizing all interactions between any set of individuals as RA whenever

⁵⁶⁴ Siehe Koenig 1988, S. 74.

⁵⁶⁵ Koenig 1988, S. 78.

the interactions do not immediately try to kill each other.”⁵⁶⁶ Um etwas reziproken Altruismus zu nennen, müsse es sich um ein bekanntes Verhalten handeln, das in ähnlichen Situationen beobachtbar ist. Andernfalls würde die Liste möglicher nicht ausgeführter Verhaltensweisen nur von der Fantasie desjenigen begrenzt, der diese als vermeintlich attestiert. Das Verhalten müsse zudem dem ausführenden Individuum tatsächlich nutzen und der Verzicht auf die Ausführung einen Fall von Altruismus darstellen.⁵⁶⁷ Elementar für reziproken Altruismus sei dabei auch die Option des Betrügens („cheat by non reciprocating“).⁵⁶⁸ Im Verhalten der Sumpfschwalben zeigt sich für Koenig weder TIT FOR TAT noch reziproker Altruismus.

Lombardo (1990) sieht Koenigs Review als umsichtig an und stimmt in vielen Kritikpunkten zu. Das Bemühen um eine Auszahlungsmatrix sei gut, die Bezeichnung der Nichtbrüter als Helfer aber führe zu Verwirrungen, denn Nichtbrüter seien keine Helfer am Nest (im Sinne einer Assistenz bei der Aufzucht). Er bezeichnet Nichtbrüter am Nest fortan als Eindringlinge („intruders“). „Mutual nonaggression“ bewertet Lombardo in Nachfolge Koenigs nicht mehr als Restraint. Tatsächlich liege echter Verzicht („true restraint“) nur vor, wenn die Kosten für das defektive Verhalten die des nicht-defektiven Verhaltens eindeutig übersteigen. Lombardo bespricht die Möglichkeit, das Ausbleiben aggressiven Verhaltens über Nebenproduktmutualismus zu modellieren. An TIT FOR TAT zur Aufrechterhaltung eines Gleichgewichts zwischen aggressivem und nicht aggressivem Verhalten vermittelt Reziprozität hält er fest.⁵⁶⁹

In der Antwort auf Koenig macht Lombardo auch klar, worin er die Ursache für dessen Kritik sieht: „I believe that the foundation for Koenig’s criticism was the mistaken equation of the term »reciprocity« with the biological concept of RA.“⁵⁷⁰ Koenigs Kritik sei verständlich, als TIT FOR TAT historisch ein Modell für reziproken Altruismus sei. Reziprozität müsse aber nicht das Gleiche sein wie reziproker Altruismus, reziproker Altruismus sei vielmehr eine Form von Reziprozität. Lombardo vertritt die Ansicht, dass nicht-biologische Ausdrücke wie Reziprozität bei der Beschreibung biologischer Phänomene auf die Art verwendet werden sollten, wie sie in der Alltagssprache Verwendung finden.⁵⁷¹ So beruhe die Kritik Koenigs auf dem Missverständnis der Gleichsetzung von Reziprozität mit reziprokem Altruismus. Dies ist eine wichtige Erkenntnis und zugleich Ausdruck dafür, dass Missverständnisse in den Arbeiten

⁵⁶⁶ Koenig 1988, S. 76.

⁵⁶⁷ Siehe Koenig 1988, S. 76.

⁵⁶⁸ Koenig 1988, S. 74.

⁵⁶⁹ Siehe Lombardo 1990, S. 521 f. Zum Nebenproduktmutualismus siehe auch Kapitel 4.3.7 *Zufall und Nebenproduktmutualismus*.

⁵⁷⁰ Lombardo 1990, S. 523. [Hervorhebung im Original]

⁵⁷¹ Ebenda.

zur Evolution der Kooperation bereits innerhalb einer Fachdisziplin auftreten. Durch uneindeutige Redeweisen und das Vorhandensein von Äquivokationen kommt es zu Missverständnissen, worüber überhaupt gesprochen wird. Verstärkt wird dies noch durch die häufig interdisziplinäre Ausrichtung der Arbeiten.

Ein abschließender Blick in Übersichtsartikel zum reziproken Altruismus und zur Reziprozität soll deutlich machen, dass Begriffe und Konzepte von Reziprozität, Altruismus und Restraint in den Jahrzehnten nach der Diskussion zwischen Lombardo und Koenig zwar an Verfeinerung, aber kaum an Schärfe gewonnen haben. Dies wird bereits daran ersichtlich, wie Reziprozität, reziproker Altruismus und Altruismus verortet werden: Während Trivers (2006) reziproken Altruismus als Unterkategorie von Altruismus fasst, setzt Carter (2014) reziproken Altruismus mit Reziprozität gleich.⁵⁷² Carter stellt heraus, dass er Koenigs Definition von reziprokem Altruismus im Kontext von Restraint als zu eng auffasst: Restraint nicht als kostspielig genug zu bewerten mache nur semantisch einen Unterschied, weil Kosten und Gewinne an Fitness immer relativ zu möglichen Kosten gesetzt würden.⁵⁷³ Carters Artikel ist im Ganzen von dem Eindruck getragen, dass es um die Reziprozität noch immer viel Verwirrung gebe, während andere Missverständnisse gelöst seien; er verweist dabei auf West, El Mouden und Gardner (2011). Die anhaltende Verwirrung über Reziprozität führt er in erster Linie auf semantische Uneinigkeit und nicht auf grundlegende Uneinigkeit über theoretische Konzepte zurück: „Whereas the original concept of reciprocity was broad [...], operational definitions gradually diverged and became narrower in meaning, but these multiple definitions are now used interchangeably.“⁵⁷⁴ Dieser Einschätzung könnte man folgen, würde nicht eine Gleichsetzung von reziprokem Altruismus und Reziprozität in der Konsequenz zu ebendiesem Umstand beitragen und Abgrenzungen verwischen, die Koenig und Lombardo in ihrer Diskussion herausgearbeitet haben.

Anhand der Diskussion zwischen Lombardo und Koenig konnte gezeigt werden, dass eine alltagsprachliche Vorstellung eines Begriffs auf einen impliziten theoretischen Unterbau trifft und zu Missverständnissen führt. Das Missverständnis um reziproken Altruismus und Reziprozität haben Lombardo und Koenig untereinander ausgeräumt. Eine Gleichsetzung wie

⁵⁷² Mit Rekurs auf “The evolution of reciprocal altruism” (Trivers 1971) bezeichnet Trivers den reziproken Altruismus als Beispiel von *return-benefit altruism*: „There can be a variety of ways in which an act of altruism can initiate a causal chain leading to a return benefit to the actor, of which reciprocal altruism is but one example.” Trivers 2006, S. 68.

Carter schreibt: „Reciprocity (or »reciprocal altruism«) was once considered an important and widespread evolutionary explanation for cooperation.” Und: „One important concept that continues to cause confusion is »reciprocity« (or »reciprocal altruism« Trivers, 1971).” Carter 2014, S. 368.

⁵⁷³ Siehe Carter 2014, S. 376.

⁵⁷⁴ Carter 2014, S. 369.

bei Carter (2014) aber macht deutlich, dass die Schwierigkeiten der Begriffsbestimmung anhalten und mit einem weiteren Problemfeld verbunden sind: der Nutzenzuschreibung. Kooperation berührt Reziprozität und Reziprozität geht mit der Zuschreibung von Nutzen beziehungsweise von Auszahlungen einher. Worin nun einer der Berührungspunkte von begrifflicher Unschärfe und konzeptioneller Uneinigkeit besteht ist die Frage, ob unmittelbarer Nutzen zugeschrieben wird (*short-term benefit*) oder Modellierungen über intergenerationalen Erfolg (*lifetime fitness*) als formalisierte Erklärungen von Evolution erfolgen, wie dies beim Konzept der inklusiven Fitness der Fall ist. Betrachtet man Merkmalsverteilungen als Ergebnis von reproduktivem Erfolg und damit *lifetime fitness*, sind Unterscheidungen von Reziprozität und reziprokem Altruismus als *short-term payoffs* unterm Strich irrelevant. Eine Gleichsetzung von reziprokem Altruismus und Reziprozität kann bei Carter (2014) auf dessen Definition von Kooperation zurückgeführt werden: „A behavior or trait that on average increases the inclusive fitness of both the actor and the recipient; includes altruism and mutualism.“⁵⁷⁵ Über das Konzept der inklusiven Fitness aber herrscht reger Disput. Während die einen inklusive Fitness als wenig probate Erklärung für soziales Verhalten ansehen, sehen die anderen allein in einer Modellierung über inklusive Fitness Erklärungen für Anpassungen und Zwecke von Anpassungen auf evolutionärer Ebene realisiert.⁵⁷⁶

Missverständnisse beruhen oft auf begrifflicher Unschärfe im Spannungsfeld von Alltagsverständnis und theoretischen Konzepten. Dies gilt nicht nur für Reziprozität, sondern generell für Kooperation und die mit dem Untersuchungsgegenstand verbundenen Sprechpraxen. Auch in stärker formalisierten Ansätzen wird das deutlich. In der Konsequenz stellt sich beispielweise die Frage, ob bei inklusiver Fitness Verhaltensakte überhaupt sinnvoll als Kooperation angesehen werden können, wenn Kooperation über *lifetime fitness* definiert wird. Zuschreibungen sind nicht reine Semantik. Ob ein einzelner Verhaltensakt (*k*), eine Form

⁵⁷⁵ Carter 2014, S. 369. Reziprozität wird definiert als: „Contingent cooperative investments that are based on the cooperative returns.“ Altruismus wird definiert als: „Cooperation that on average decreases the actor’s direct fitness. Ebenda.

⁵⁷⁶ Für Ansätze von Modellierungen über inklusive Fitness siehe West, El Mouden und Gardner 2011, West, Griffin und Gardner 2007b oder Stuart A. West und Andy Gardner (2013) *Adaptation and Inclusive Fitness*, in: *Current Biology* 23, R577-R584. Debatten über inklusive Fitness spielen auch eine Rolle in der Auseinandersetzung über Nowak, Tarnita und Wilson 2010. Siehe dazu die Artikelserie in *Nature* 2011(471) mit Patrick Abbot et al., doi:10.1038/nature09831; Jacobus J. Boomsma et al., doi:10.1038/nature09832; Joan E. Strassmann et al., doi:10.1038/nature09833; Regis Ferriere und Richard E. Michod, doi:10.1038/nature09834; Edward A. Herre und William T. Wcislo, doi:10.1038/nature09835 sowie Martin A. Nowak et al., doi:10.1038/nature09836. Für Kritik am Modell der inklusiven Fitness auf Ebene von Individuen und im Kontext von Erklärung zum Sozialverhalten siehe Benjamin Allen und Martin A. Nowak (2016) *There is no inclusive fitness at the level of the individual*, in: *ScienceDirect* 12, S. 122-128, Benjamin Allen, Martin A. Nowak und Edward O. Wilson (2013) *Limitations of inclusive fitness*, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 10(110), S. 20135-20139 und Martin A. Nowak und Benjamin Allen (2015) *Inclusive Fitness Theorizing Invokes Phenomena That are Not Relevant for the Evolution of Eusociality*, in: *Public Library of Sciences Biology* 13(4): e1002134.

mutualistischer Kooperation (k,k) oder ein Payoff R (Reward) als Kooperation bezeichnet werden, macht einen Unterschied. Was ein Organismus tut und wie Merkmalsverteilungen in zukünftigen Populationen aussehen, markiert nicht unterschiedliche Perspektiven auf die gleichen Dinge, es sind unterschiedliche Dinge.

In Untersuchungen und im Austausch über Kooperation müssen Semantik und Konzeptualisierung zur Deckung gebracht werden. Ansatzpunkt kann eine funktionale Analyse mit Reformulierung des Problems der Evolution der Kooperation sein. Merkmalsverteilungen können intergenerational modelliert werden, Kooperation als Funktion aber wird als nicht-hereditäres Phänomen verstanden und ist mit inklusiver Fitness nur bedingt vereinbar. Dies hat im Wesentlichen zwei Gründe. Erstens: Die Dekomponierung von Merkmalen bereitet Schwierigkeiten (siehe Kapitel 4.2.3). In der Konzeptualisierung der Kooperation als Funktion wird einer Dekomponierung von Merkmalen eine Betrachtung auf Systemebene entgegengesetzt (siehe Kapitel 4.3.5). Zweitens: Mit funktionalen Zuschreibungen über Generationengrenzen hinweg gehen die mit ätiologischen Funktionstheorien verbundenen Probleme einher (siehe Kapitel 4.3.4). Diesen Problemen kann über die Entbindung der Zuschreibung der Funktion vom reproduktiven Erfolg begegnet werden (siehe Kapitel 4.3.6). Es wird nicht in Abrede gestellt, dass Organismen erbliche Merkmale haben. Eine Betrachtung inklusiver Fitness aber erscheint für die Betrachtung von Sozialverhalten bei strategischen Organismen nicht notwendig. Strategische Organismen haben Merkmale, die auch kooperatives oder defektives Verhalten ermöglichen. Das Verhalten kann aus der Beobachterperspektive beispielsweise als Reziprozität gedeutet werden. Dies wird in Kapitel 5.2.2 *Ein Blick hinter Paradoxien: Rekonstruktion von Kooperation* am Beispiel des zumeist als Reziprozität bewerteten Verhaltens des Teilens von Blutmahlzeiten beim Gemeinen Vampir (*Desmodus rotundus*) konkretisiert.

5.2.1.4 Äquivokation am Beispiel von „to cooperate“

Ein mit dieser Arbeit erhobenes Ziel ist das Aufzeigen der Vielfalt an Verwendungen und Bedeutungen, die mit den Begriffen Kooperation und Evolution einhergehen. Um Fragen und Antworten in Untersuchungen zur Kooperation und gleichermaßen über die Evolution von Kooperation zur Deckung zu bringen ist es erforderlich, den Blick auf die Verwendungen zu richten und sich der Bedeutungsvielfalt bewusst zu sein. Hierbei spielen Äquivokationen eine wichtige Rolle.

In Kapitel 5.1 *Sprechweisen über Kooperation als „Problem im Problem der Kooperation“* wurde gezeigt, dass mit den gleichen Ausdrücken keineswegs immer über die gleichen Gegenstände gesprochen und die gleichen Gegenstände keineswegs immer mit den gleichen

Ausdrücken benannt werden. Die Unterschiede hängen maßgeblich mit der Konzeption zusammen: Ob etwa der Kooperation der Status einer Funktion oder der eines Merkmals zugeschrieben wird und weiter, ob mit einem Merkmal ein physisch instanziiertes Merkmal, eine Strategie oder ein Spielertyp gemeint ist. Dementsprechend also, ob das Ergebnis aus dem Verhalten zweier oder mehrerer Individuen oder das Verhalten eines einzelnen Agenten betrachtet wird.

In Kapitel 5.1.2 *Sprechweisen über Kooperation in Anwendung von Spieltheorie* wurde herausgearbeitet, in welcher Beziehung der Sprachgebrauch in den Arbeiten zur Evolution der Kooperation zu den Redeweisen in der Spieltheorie steht. Der Begriff der Kooperation ist voraussetzungsstärker, als das Alltagsverständnis suggeriert. So führt ein uneinheitlicher Sprachgebrauch im interdisziplinären Austausch, aber auch innerhalb eines Fachgebiets, über das Vorhandensein von Äquivokationen zu Missverständnissen, die wiederum als vermeintliche Fehlkonzepte bewertet werden. Es mag Fehlkonzepte geben, mitunter aber verstellt die Sprache in Verbindung mit der Konzeptualisierung von Kooperation im Kontext der Bedeutungen von Gen, Merkmal und Funktion den Blick für eine grundlegend bestehende Einigkeit oder die sich schon im Ansatz unterscheidende Konzeption.

Dass Äquivokationen und mit ihnen die Notwendigkeit des Aufzeigens von Sachverschiedenheit bei Wortgleichheit bereits in den 1990er Jahren gesehen wurden, soll am Beispiel Lee Alan Dugatkins in *Cooperation Among Animals* (1997) gezeigt werden. Im Theoriekapitel „Theoretical perspectives on the evolution of cooperation“ schreibt Dugatkin:

„To eliminate any further ambiguities, I open this chapter with a definition: *Cooperation* is an outcome that – despite *potential* relative costs to the individual – is »good« in some appropriate sense for the members of a group, and whose achievement require collective action. But the phrase ‘to cooperate’ can be confusing, as it has two common usages. To cooperate can mean either: (1) to achieve cooperation – something the group does, or (2) to behave cooperatively, that is, to behave in such a manner that renders the cooperation possible (something the individual does), even though the cooperation may not actually be realized unless other group members also behave cooperatively. Here, to cooperate will always mean to behave cooperatively.“⁵⁷⁷

Dugatkin geht im Anschluss an diese Passage nicht weiter auf Äquivokationen ein. Er führt Verwandtenselektion, Gruppenselektion, Reziprozität und Nebenproduktmutualismus als Modelle zur Erklärung von Kooperation an. Diesen ordnet er im weiteren Verlauf empirische Untersuchungen zu; unter anderem eigene Arbeiten zur Feindschau bei Fischen (siehe Anhang Unterkapitel 3). Bei der Feindschau etwa deckt sich das Zuschwimmen eines Fisches auf einen

⁵⁷⁷ Dugatkin 1997, S. 14. [Hervorhebungen im Original]

potenziellen Fressfeind mit der Bedeutung von „to cooperate“ im Sinne von Dugatkins Verwendung in (2). In die Sprache der Spieltheorie übersetzt unterscheidet Dugatkin demnach „to cooperate“ als Spielen von „Kooperation“ durch einen Agenten (2) und „to cooperate“ als Ergebnis aus dem Spielen von „Kooperation“ durch zwei oder mehr Agenten (1). Der in Anführungszeichen gesetzte Ausdruck „Kooperation“ kennzeichnet hier einen Spielzug (siehe Einführung in 5.1.2) und damit das, was Dugatkin mit „to cooperate“ meint. In Ereignismatrices finden sich neben „to cooperate“ in der Bedeutung von (2) auch die Ausdrücke „cooperate“ oder „Cooperation“. Wählen zwei Spieler „to cooperate“, ist das Ergebnis eine Kooperation im Sinne von Dugatkins „to cooperate“ in Bedeutung von (1). Bei Dugatkin wird diese auch als „mutual cooperation“ beschrieben (Dugatkin 1997, S. 65, siehe auch 5.1.2). In einer Ereignismatrix entspricht dies (c,c), in einer Auszahlungsmatrix erhält man *Reward R*. Dugatkins Unterscheidung der Äquivokationen von „to cooperate“ macht deutlich, dass (2) nicht identisch ist mit (1). Sich kooperativ zu verhalten im Sinne eines Spielzuges „Kooperation“ ist nicht gleich Kooperation als Ergebnis mutualistischer Kooperation resultierend aus (c,c).

Dugatkin bespricht in seinem Theoriekapitel Äquivokationen, die für seine Arbeit einen Unterschied markieren. Wie man an seiner Abgrenzung von „to cooperate“ sieht und wie die Ausführungen in Kapitel 5.1 gezeigt haben, ist auch der Ausdruck Kooperation von Sachverschiedenheit bei Wortgleichheit gezeichnet. Um bei Dugatkins Definition zu bleiben: Für eine Beschreibung von „to cooperate“ im Sinne von (1) müsste nun für Kooperation geklärt werden, was „outcome“ meint und damit, ob Kooperation das Ergebnis auf Ebene der Instanziierung des Phänomens (c,c) oder den Nutzen *R* aus der Instanziierung beschreibt.

Für Dugatkins Zwecke reicht die Klärung von „to cooperate“ im Sinne eines kooperativen Verhaltens auf Ebene eines Agenten (2). Dies ist zugleich eine nützliche Bezeichnung, um den nominalen Ausdruck „Kooperation“ zu umgehen und damit Kooperation von einem Verhaltensakt eines einzelnen Organismus (u. a. benannt als „Kooperation“, „to cooperate“, „C“ oder „c“) zu unterscheiden. In Anlehnung an Dugatkins „to cooperate“ (2) soll im Folgenden mit Keimbuchstabe „k“ ein kooperativer Verhaltensakt eines Organismus gekennzeichnet werden. Damit ist allein etwas darüber ausgesagt, was ein einzelner Organismus tut und nicht darüber, dass daraus Kooperation entstünde. Das folgende Kapitel 5.2.2 baut im Rahmen der Rekonstruktion von Kooperation als Funktion auf dieser Zuordnung auf.

5.2.2 Ein Blick hinter Paradoxien: Rekonstruktion von Kooperation am Beispiel des Teilens von Blut bei *Desmodus rotundus*

Die Konzeptualisierung von Kooperation als Funktion wird nun an einem Beispiel erprobt: Dem Phänomen des Teilens von Blut bei der Fledermausart *Desmodus rotundus*, dem Gemeinen Vampir. Dabei wird der Blick insofern auf einen Bereich hinter Paradoxien geworfen, als aufbauend auf dem in Kapitel 5.2.1 dargestellten Fokus der Fachliteratur auf Paradoxien, Fehlkonzepte, Missverständnisse und Äquivokationen sowie der Erarbeitungen zur Verwendung des Begriffs der Kooperation und verwandter Ausdrücke in Kapitel 5.1 hier ein Vorschlag gemacht wird, wie Kooperation als Funktion so beschrieben und aufgeschlüsselt werden kann, dass sie tatsächlich mit Recht als Funktion konzeptualisiert werden kann. Eines der ausgemachten Ziele ist dabei auch, für einen Sprachgebrauch zu sensibilisieren, mit dem aus Äquivokationen und Missverständnissen resultierende Paradoxien vermieden werden können.

In Kapitel 5.2.2.1 *Das Teilen von Blut bei Desmodus rotundus als erklärungsbedürftiges Phänomen* wird für die Rekonstruktion von Kooperation zunächst der Blick auf das Phänomen gerichtet, das Rätsel für die Erklärung und damit für die Einbettung in die Theorie bereithält. In dem konkreten Fall geht es bei *Desmodus rotundus* um das Phänomen des Hochwürgens von Blut und die Abgabe eines Teils der Blutmahlzeit an einen Artgenossen. Eine Erklärung für ein solches Verhalten beinhaltet aus Beobachterperspektive zumeist die Zuschreibung einer Funktion. Dass diese Funktion aber nicht identisch ist mit dem beobachteten Phänomen des Hochwürgens und Abgebens von Blut, soll in Unterkapitel 5.2.2.2 *Rekonstruktion von Kooperation als Funktion in modellbasierten Erklärungen zur Evolution der Kooperation* auch begrifflich-formal gezeigt werden. Kooperation als Funktion beschreibt kein individuelles Verhalten, sie liegt auf supraorganismischer Ebene und ist Teil eines sozialen Systems. Kooperation als Funktion wird unterschieden vom Verhalten eines Organismus. Die Funktion steht im Kontext eines Systems mit einem von außen gesetzten Bezugspunkt.⁵⁷⁸

Am Fallbeispiel des Teilens von Blut bei *Desmodus rotundus* wird auch eine Auffassung deutlich, die sich in dieser Arbeit immer mehr herauskristallisiert hat: In Bezug auf das „Problem der Kooperation“ wird für eine Fokussierung hin auf das „Problem der Stabilität der Kooperation“ geworben und weniger auf das Problem der Etablierung und Entstehung. Dieser Perspektivwechsel erscheint umso gerechtfertigter, wenn das Problem der Evolution der

⁵⁷⁸ Für die allgemeinen Ableitungen der Konzeptualisierung von Kooperation als Funktion sei auf das Kapitel 4.3 *Funktion* und hier speziell auf die Unterkapitel 4.3.3, 4.3.5 und 4.3.8 verwiesen.

Kooperation über eine Reformulierung als Evolution von Mechanismen für Kooperation und eine begrifflich-formale Rekonstruktion von Kooperation als Funktion aufgelöst werden kann.

5.2.2.1 Das Teilen von Blut bei *Desmodus rotundus* als erklärungsbedürftiges Phänomen

Die in diesem Abschnitt der Rekonstruktion vertretene Behauptung ist, dass einem erklärungsbedürftigen Phänomen, wie dem Teilen von Blut bei *Desmodus rotundus*, eine Funktion zugeschrieben wird. Kooperation wird als Mittel zu einem Zweck betrachtet. Um zu zeigen, worin dieser Zweck besteht und inwiefern Kooperation als Funktion ein Mittel zu ebendiesem Zweck ist, soll der Blick zunächst auf das erklärungsbedürftige Phänomen gerichtet und noch einmal benannt werden, warum es für wen erklärungsbedürftig ist. Eines der Argumente hier und innerhalb der Rekonstruktion ist dabei, dass nicht einem einzelnen Verhaltensakt Kooperation als Funktion zugeschrieben werden kann. Als Funktion liegt diese auf einer Systemebene außerhalb des Organismus.

Die Rekonstruktion von Kooperation als Funktion setzt mit der Beschreibung eines Phänomens an. Bei dem Phänomen handelt es sich um das Teilen von Blut bei *Desmodus rotundus*. Art- und Verhaltensmerkmale sind im Anhang unter Punkt 4) ausführlich beschrieben. An dieser Stelle wird der Blick nurmehr auf das erklärungsbedürftige Phänomen gerichtet: *Desmodus rotundus* ernährt sich ausschließlich von Blut. Man kann beobachten, dass Tiere zuweilen anderen Blut hochwürgen und diese damit füttern. Die Fledermäuse leben in Gruppen von bis zu 20 weiblichen Tieren mit Jungtieren und assoziierten Männchen. Bei den Empfängern handelt es sich sowohl um Jungtiere als auch um adulte Tiere. Das Phänomen wird sowohl zwischen verwandten als auch zwischen nicht verwandten Tieren beobachtet.

Simon P. Ripperger, Gerald G. Carter, Niklas Duda, Alexander Koelpin, Björn Cassens, Rüdiger Kapitza, Darija Josic, Jineth Berrío-Martínez, Rachel A. Page und Frieder Mayer beispielsweise bezeichnen das Teilen von Blut in einer aktuellen Arbeit als eine „kostspielige Form der Kooperation“ (Ripperger et al. 2019)⁵⁷⁹. Darin kommt zum Ausdruck, was das Wesen des Problems der Kooperation generell ausmacht. Die erklärungsbedürftigen Fälle betreffen Phänomene, bei denen für einen Akteur Kosten entstehen, die für einen Empfänger (Individuum oder Gruppe) Nutzen respektive Gewinn bringen. Diese Fälle macht auch aus, dass es keine Garantie für eine Rückzahlung gibt. Es tritt jemand sozusagen in Vorleistung. In einem weiten Sinne kann die erklärungsbedürftige Kooperation auch so verstanden werden, dass sie Fälle betrifft, bei denen auf das Ausnutzen anderer verzichtet wird, auch wenn es möglich wäre. Ein

⁵⁷⁹ Simon P. Ripperger, Gerald G. Carter, Niklas Duda, Alexander Koelpin, Björn Cassens, Rüdiger Kapitza, Darija Josic, Jineth Berrío-Martínez, Rachel A. Page und Frieder Mayer (2019) Vampire Bats that Cooperate in the Lab Maintain Their Social Networks in the Wild, in: *Current Biology* 19, S. 4139-4144.

solches Phänomen gibt insofern Rätsel auf, als im Rahmen der Evolutionstheorie zu erwarten wäre, dass die natürliche Selektion egoistisches Verhalten fördert.

Eine Lösung des Rätsels liegt im Zuschreiben einer Funktion, die das Verhalten erklärt. Mit Verhalten ist an dieser Stelle und im Fortgang der Argumentation ein Verhaltensakt gemeint. Hier konkret das Hochwürgen und Teilen von Blut. Der Ausdruck Verhalten ist insofern missverständlich, als ein Verhaltensakt wie das Hochwürgen von Blut in modellbasierten Erklärungen, z. B. im Gefangenendilemma, auch als kooperatives Verhalten bezeichnet wird. Für die Rekonstruktion entscheidend ist aber, den Verhaltensakt von einem Verhalten als Reaktionsmuster zu unterscheiden. Die Behauptung dahinter ist: Etwas als kooperativ zu bezeichnen erfordert den Erklärungsrahmen eines Systems. Im Falle des Hochwürgens von Blut bei nicht verwandten Tieren ist dies die Beobachtung, dass zwischen den Tieren eine Verbindung dergestalt besteht, dass dem Teilen von Blut von Tier A mit Tier B das Teilen von Blut von Tier B mit Tier A voranging. Über dieser Beobachtung spannt sich die Zuschreibung von Nutzen auf, und das Verhalten kann als direkte Reziprozität klassifiziert werden.

Wie Beobachtungen und auch die Ergebnisse von Labor- und Freilandversuchen zeigen, kann das Teilen von Blut verschiedenen Äquivalenzklassen zugeordnet werden: angefangen von der Verwandtenselektion (F_1) über direkte Reziprozität (F_2) bis hin zur Gruppenselektion (F_5). Für die Rekonstruktion von Kooperation spielt die Zuordnung zu einer Kategorie keine Rolle. Von Bedeutung ist vielmehr, dass der Beobachter, um ein Phänomen kooperativ zu nennen oder es als Reziprozität zu klassifizieren, mindestens zwei Organismen unmittelbar oder über einen bestimmten Zeitraum beobachten muss. Die Wirkungen der Verhaltensakte der Organismen bilden das soziale System, in dem Kooperation als ein Mittel zum Zweck angesehen werden kann. Die Funktionszuschreibung von Kooperation als Mittel zum Zweck geht mit dem Setzen eines Bezugspunktes einher. Die Äquivalenzklassen sind funktionale Kategorien mit Ausrichtung auf einen gesetzten Bezugspunkt.

Schon Dugatkin sah sich in dem Versuch gescheitert, jeweils einzelne Kategorien auszumachen, die in einem System am Werk sind (Dugatkin 1997). Er spricht sich für Modelle für alle Kategorien von Kooperation und für mehr empirische Arbeiten aus: „Without more models of all categories of cooperation, it will be difficult to classify a behavior as falling into any one (or more) category. [...] My guess is that the more empirical work we do, the more [...] complex types of cooperative systems we will uncover.“⁵⁸⁰ Viele solche Arbeiten gibt es

⁵⁸⁰ Dugatkin 1997, S. 167 f. Mit komplexen Systemen von Kooperation sind hier Interaktionen verschiedener Kategorien von Kooperation gemeint und wie aus diesen Strategien hervorgehen.

nun und sie liefern spannende Resultate. Die für die Rekonstruktion der Kooperation als Funktion hier vertretene Behauptung ist aber, dass es zum Lösen des Rätsels um die Evolution der Kooperation, und dabei insbesondere für modellbasierte Ansätze, eine Sensibilisierung für den Sprachgebrauch braucht, mit dem über Fragen und Antworten zur Evolution der Kooperation gesprochen wird, um ein Fortbestehen derjenigen Paradoxien zu vermeiden, die aus dem wenig konturierten Kooperationsbegriff selbst hervorgehen.

5.2.2.2 Rekonstruktion von Kooperation als Funktion in modellbasierten Erklärungen zur Evolution der Kooperation

Der Weg in den Unterkapiteln 5.2.1.1 bis 5.2.1.4 führte ausgehend von Paradoxien über Fehlkonzepte und Missverständnisse hin zu Äquivokationen. Die Rekonstruktion in Kapitel 5.2.2.2 geht diesen Weg nun in umgekehrter Reihenfolge. Sie nimmt Ausgang von Äquivokationen des Ausdrucks Kooperation, zeigt Verwendungen unterschiedlicher Bedeutungen von Kooperation auf und macht einen Vorschlag zum Abgrenzen von Kooperation als Funktion von einem Verhaltensakt, einem Verhaltensmuster, einer Strategie, einer Strategiekombination, einem Kooperator und vom Nutzenwert einer Kooperation. Ausgehend vom Phänomen des Teilens von Blut beim Gemeinen Vampir steht am Ende der Rekonstruktion eine dem Verhalten zugeschriebene Funktion als Element eines sozialen Systems.

Die Rekonstruktion orientiert sich an der Spieltheorie und betrachtet Fledermäuse, als ob sie Agenten in einem Gefangenendilemmaspiel wären. Gesetzt eine Fledermaus kann Blut abgeben oder kann Blut nicht abgeben, erfüllt sie die Bedingungen für die Teilnahme. Im Gefangenendilemma wird das Problem der Kooperation als strategisches Problem sozialer Interaktion repräsentiert. Hier zeigt sich auch die Nähe zur Soziologie und zur Systemtheorie: Nicht die Spieler im Gefangenendilemma bilden das soziale System, sondern die aus den Spielzügen resultierenden Wirkungen der Strategiekombinationen. Ein strategischer Organismus wirkt dabei auf das soziale System ein. Voraussetzung sind die physisch-materielle Ausstattung und somit bestimmte in den Genen kodifizierte körperliche Merkmale. Solche physisch-materiellen Merkmale sind es auch, die in der vorliegenden Arbeit als Merkmale für Mechanismen für Kooperation angesehen werden. Im Falle von *Desmodus rotundus* sind das unter anderem der große Magen mit Blindsack, die kurze Speiseröhre und der große Neocortex. Der große Magen mit Blindsack dient als Reservoir für das am Beutetier aufgenommene Blut, die kurze Speiseröhre erleichtert womöglich die Aufnahme und Abgabe von Blut und der große Neocortex könnte eine Rolle beim individuellen Erkennen von Artgenossen spielen. Merkmale für einen Mechanismus für Kooperation werden in Anlehnung an Kapitel 2.5 als Q bezeichnet.

Zur Rekonstruktion:

Gesetzt zwei Fledermäuse (A und B) sind Teilnehmer an einem Gefangenendilemmaspiel. Die Strategiemenge von Teilnehmer A ist $S_A = \{(a_1), (a_2)\}$, die Strategiemenge von Teilnehmer B ist $S_B = \{(a_1), (a_2)\}$. Als strategische Organismen wird den Spielern zugeschrieben, sich defektiv a_1 oder kooperativ a_2 verhalten zu können. Die Angaben ohne Klammern kennzeichnen die Entscheidungen eines Spielers an einem Entscheidungsknoten. In Klammern angegeben bezeichnen (a_1) und (a_2) die Strategien, an einem Entscheidungsknoten a_1 oder a_2 zu wählen. In den Arbeiten zur Evolution der Kooperation finden sich unterschiedliche Bezeichnungen sowohl für a_2 wie für (a_2) . In den Ereignis- und Auszahlungsmatrices werden die Verhaltensmöglichkeiten oder auch Strategien am Entscheidungsknoten neben »Help«, »Helping« und »to help« mit »Cooperation«, »to cooperate«, »cooperate«, »C« oder »c« bezeichnet.

Zur Unterscheidung eines Verhaltensaktes von einem Verhaltensmuster und von Kooperation als Funktion wurde in Kapitel 5.1.2 der in Anführungszeichen gesetzte Ausdruck „Kooperation“ für einen Spielzug und in Kapitel 5.2.1.4 für den Spielzug „Kooperation“ der Kleinbuchstabe k eingeführt. In der Verwendung des Kleinbuchstabens kommt auch zum Ausdruck, dass damit eine Tätigkeit bezeichnet wird und nicht ein Spielertyp wie ein Kooperator. Das Argument für die Einführung von k für einen Verhaltensakt ist: Das Ereignis k im Fallbeispiel von *Desmodus rotundus* ist die Abgabe von Blut von Fledermaus A an Fledermaus B zum Zeitpunkt t_1 . In der Beobachtung ist dies zum Zeitpunkt t_1 ein einmaliges Ereignis und damit ohne funktionalen Bezugsrahmen weder kooperativ noch gar selbst eine Funktion. Nun könnte man behaupten, dass die Spielbeschreibung über die Regeln bereits einen Bezugsrahmen setzt. Das soll nicht bestritten werden. Die Behauptung aber ist, dass ein einzelner Akt keine Kooperation ist. Daher sollte er auch als einzelner Akt sprachlich-formal von Bezeichnungen für Strategien, Spielertypen und Funktionen unterschieden werden, um Missverständnisse zu vermeiden, die aus Äquivokationen resultieren und oft auf semantischer Ebene liegen.

Im nächsten Schritt der Rekonstruktion soll gezeigt werden, wann in dem Gefangenendilemmaspiel Kooperation als Funktion hinzutritt. Das Fledermausbeispiel gibt den Rahmen: Fledermaus A hat Fledermaus B zum Zeitpunkt t_1 Blut abgegeben. Zu einem späteren Zeitpunkt t_2 wird die Abgabe von Blut von Fledermaus B an Fledermaus A beobachtet. Fledermaus A spielt damit a_2 zum Zeitpunkt t_1 und Fledermaus B spielt a_2 zum Zeitpunkt t_2 . Vom Beobachter beider Ereignisse zusammengeführt, kann dies in der Ereignismatrix dargestellt werden als (k, k) . Bei der Wirkung aus (k, k) handelt es sich um Kooperation. In

Arbeiten zur Evolution der Kooperation wird eine solche Strategiekombination mitunter als „mutual cooperation“ (Dugatkin 1997, S. 65), „sustained cooperation“ (May 1987, S. 15) oder „overall cooperation“ (Nowak und Sigmund 1993, S. 57) bezeichnet. Diesen Beschreibungen ist gemein, dass sie Kooperation von einem Spielzug unterscheiden. Sie zeigen dabei zugleich die Notwendigkeit einer zusätzlichen Charakterisierung auf, um Kooperation als Wirkung aus der Strategiekombination von der Bezeichnung für einen einzelnen Spielzug zu unterscheiden, wenn der Ausdruck Kooperation bereits für a_2 bzw. (a_2) verwendet wurde. Festgehalten für die Argumentation soll werden, dass k nicht das Gleiche ist wie Kooperation. Dies zeigt sich auch daran, dass die Strategiekombinationen (k,d) , (d,k) und (d,d) nicht Kooperation bewirken. „Kooperation“ und Kooperation sind unterschiedliche Dinge.

Das Fledermausbeispiel ist für die Rekonstruktion auch deshalb gut geeignet, weil man daran zeigen kann, dass sowohl die Zuschreibung einer Funktion für die Wirkung aus (k,k) von der Beobachterperspektive und dem funktionalen Bezugspunkt abhängt als auch der ihr zugeschriebene Nutzenwert. Die Abgabe von Blut allein ist nicht kooperativ. Sie könnte auch altruistisch oder fehlgeleitet sein. Dem Verhalten zuzuschreiben kooperativ zu sein, erfordert einen Bezugsrahmen. Diesen Rahmen stellt der Beobachter her, indem er das Verhalten von Tier A gegenüber Tier B in Beziehung zum Verhalten von Tier B gegenüber Tier A setzt und funktional in Bezug auf etwas deutet. Macht eine Fledermaus keine Beute, droht ihr nach 60 Stunden ohne Nahrung der Hungertod. Die Menge gespendeten Blutes entspricht umgerechnet zwölf Stunden Überlebenszeit. Für ein sattes Tier A ist die Spende nicht bedrohlich, einem hungernden Tier B kann sie das Leben retten. Hungert ein andermal Tier A und ihm wird von Tier B geholfen, hat sich sein Verhalten bezahlt gemacht.⁵⁸¹

Bei der Bezahlung lässt sich gut anknüpfen, um über den Nutzen aus dem Verhalten und damit über den Outcome für (k,k) zu sprechen. Es soll dafür argumentiert werden, dass Outcome und Nutzen etwas anderes sind als Kooperation und damit auch etwas anderes als eine Funktion. In einer Ergebnismatrix wird (k,k) die Belohnung R (*Reward*) zugeordnet. Sprechweisen in Arbeiten zur Evolution der Kooperation erwecken zum Teil den Anschein, dass R mit (k,k) gleichgesetzt wird. Wenn über Präferenzordnungen gesprochen wird, ist das unproblematisch. Dass aber R nicht (k,k) ist, wird am Beispiel der Fledermäuse deutlich: Beim Teilen von Blutmalzeiten erfolgt die Auszahlung als Menge von Blut und kann für den Nutzen daraus in

⁵⁸¹ Ein dem Hungertod nahes Tier benötigt bei einer in Stunden umgerechneten Spende von Blut von zwölf Stunden mehr als eine Spende. Dies deckt sich mit den Beobachtungen an Versuchstieren, bei denen ein hungerndes Tier durchschnittlich drei Blutspenden von verschiedenen Helfern erhielt. Für die Beobachtungen an Versuchstieren siehe Gerald G. Carter und Gerald S. Wilkinson (2013a) Food sharing in vampire bats: reciprocal help predicts donations more than relatedness or harassment, in: *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280, 20122573. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2012.2573>.

Lebensstunden umgerechnet werden. Weder Blut noch Lebensstunden sind Kooperation. Kooperation als Mittel in einem Handlungssystem aber kann das Überleben sichern. Zumal dann, wenn es sich um ein stabiles Handlungssystem handelt.

Mit der Stabilität kommt der letzte Punkt für die Rekonstruktion von Kooperation als Funktion ins Spiel. Das Argument lautet, dass Kooperation nur dann stabil ist, wenn nicht nur „Kooperation“, sondern auch „Defektion“ gespielt werden kann, da Populationen reiner Kooperatoren von Defektoren unterwandert und ausgenutzt werden können.⁵⁸² Gerade die Möglichkeit „Defektion“ zu spielen, hält Kooperation stabil. Es braucht nicht zwingend kognitive Fähigkeiten, um die Züge zu wählen. Auch nicht-rationalen Organismen kann man über eine Strategie wie TIT FOR TAT zuschreiben, Kooperation stabil zu halten.

Auf eine letzte begriffliche Überschneidung soll hier an dieser Stelle noch hingewiesen werden, die zu Missverständnissen führen kann: TIT FOR TAT ist eine freundliche Strategie, als sie mit „Kooperation“ startet und diese erwidert; „Defektion“ aber wird ebenso vergolten. In Sprechweisen über die Evolution der Kooperation wird eine Strategie zuweilen mit Kooperation gleichgesetzt. Eine Strategie kann dazu beitragen, Kooperation zu stabilisieren, aber sie ist nicht Kooperation und mit Ausnahme von ALL C und ALL D entspricht der Verhaltensplan nicht einer Abfolge von „Kooperation“ oder von „Defektion“. Vielmehr besteht eine Strategie, wie beispielweise TIT FOR TAT, aus einer bestimmten Abfolge von „Kooperation“ und „Defektion“.

Ein Organismus muss, um „Kooperation“ und „Defektion“ spielen zu können, ein strategischer Organismus mit physisch-instanziierten Merkmalen für k und d sein. Im Fledermausbeispiel sind dies zudem keine Merkmale, die abträglich sind. Ein großer Neocortex hat in vielerlei Hinsicht Vorteile, Magen und Speiseröhre braucht das Tier. Alle die in dieser Arbeit betrachteten Beispiele legen nahe, dass wohl in den meisten Fällen von Kooperation, wenn nicht gar in allen, die an „Kooperation“ beteiligten Merkmale keine abträglichen Merkmale sind. Eher kann man noch dafür argumentieren, dass es der Verlust von Merkmalen zum eigenständigen Überleben ist, der Defektoren ausmacht.⁵⁸³

Bei *Desmodus rotundus* handelt sich bei den körperlichen Merkmalen, die für „Kooperation“ und für „Defektion“ notwendig sind, um ein Konglomerat an Merkmalen, von denen Magen, Speiseröhre und Neocortex nur ein Teil davon sind. Das Konglomerat an

⁵⁸² Nehmen Defektoren überhand, bricht die Population ein oder geht ganz zugrunde (siehe insbesondere Kapitel 3.2). Auch für Gruppen von *Desmodus rotundus* haben Modellrechnungen ergeben, wie viele Defektoren eine Gruppe noch aushalten kann. Siehe Mark Witkowski (2007) Energy sharing for swarms modeled on the common vampire bat, in: *Adaptive Behavior* 15(3), S. 307-328 sowie die Ausführungen im Anhang unter Punkt 4).

⁵⁸³ Zum Beispiel DI-Partikel, der Verlust zur eigenständigen Motilität wie bei *Myxococcus xanthus* oder das Abschalten von Genen für Siderophoren wie bei Vibrionaceae. Siehe Anhang unter Punkt 1) und Punkt 2).

Merkmale kann als Q bezeichnet werden. Organismen mit Merkmal Q sind strategische Organismen. Strategische Organismen können über ihre Verhaltensakte im Zusammenwirken Kooperation hervorbringen als ein Element eines sozialen Systems. Das soziale System macht dabei im Ganzen mehr die Stabilität aus als die Kooperation. Kooperation als Funktion ist ein Mittel zum Zweck der Stabilität. Für ein stabiles soziales System braucht es einen Grundstock an Kooperatoren. Zum Halten dieses Grundstocks braucht es die Möglichkeit zur Defektion. So gehört auch Defektion zum Sozialverhalten und leistet einen Beitrag zur Stabilität des Systems in Form von Punishment. Am Beispiel der Fledermäuse etwa, indem einem Tier die Abgabe von Blut verweigert wird, das seinerseits zuvor keine Hilfe geleistet hat.⁵⁸⁴

Die natürliche Selektion liest Organismus aus und nicht Funktionen. Kooperation als Funktion hängt am System und nicht an der Evolution. Für Erklärungen der Evolution der Kooperation über natürliche Selektion und damit das „Problem der Kooperation“ ergibt sich daraus, dass die Frage nicht lauten sollte, wie natürliche Selektion Kooperation ausliest, sondern wie natürliche Selektion strategische Organismen mit Mechanismen für Kooperation ausliest.

⁵⁸⁴ Für Diskussionen über Netzwerknutzen in den stabilen Gruppen der Tiere und die Präferenz für bestimmte Sozialpartner sei an dieser Stelle auf den Anhang verwiesen unter Punkt 4). Für das Argument ist eine detaillierte Betrachtung in diesem Kapitel nicht notwendig.

5.3 Reformulierung des Problems der Evolution der Kooperation

Die Reformulierung des Problems der Evolution der Kooperation ist ein Vorschlag zum Auflösen von Paradoxien der Evolution der Kooperation auf Basis einer philosophischen Grundlegung des Problems der Kooperation. Sie beinhaltet eine Lösung sowohl für die Frage nach der Etablierung von Kooperation („Problem der Kooperation“) als auch nach der Entstehung von Kooperation („hartes Problem der Kooperation“).

Das Problem der Kooperation

Das Problem der Kooperation ist die evolutive Erklärung von mit Kosten oder mit Verzicht einhergehenden Verhaltens. Es wird häufig formuliert als Frage, ob die natürliche Selektion Kooperation begünstigen oder gar hervorbringen kann. Kurz: das Problem der Kooperation.

Ausgangspunkt der Reformulierung

Die Reformulierung des Problems der Kooperation baut auf einer Formulierung in der Frage Martin A. Nowaks auf, wie natürliche Selektion zu kooperativem Verhalten führe. Sie unterscheidet sich in einem wesentlichen Punkt von Formulierungen, die fragen, wie natürliche Selektion Kooperation ausliest.⁵⁸⁵

In Anlehnung an Nowaks Frage argumentiert die Reformulierung dafür, die Lösung für das Problem der Evolution der Kooperation nicht darin zu suchen, wie die natürliche Selektion Kooperation ausliest, sondern darin, wie natürliche Selektion zu kooperativem Verhalten führt.

Philosophische Grundlegung

Die philosophische Grundlegung für die Reformulierung fußt auf der logischen Struktur von Klassenbildungen, auf dem Fassen von Kooperation als Funktion, auf Betrachtungen von Systemebenen der Selektion und auf einer Analyse des Sprachgebrauchs.

Reformulierung des Problems der Kooperation

Die Reformulierung betrifft die Frage, wie natürliche Selektion Kooperation ausliest und wird reformuliert als Frage, wie die natürliche Selektion Mechanismen für Kooperation ausliest. Hinter den Mechanismen stehen strategische Organismen mit Merkmalen für Mechanismen für Kooperation. Die natürliche Selektion setzt am Organismus an. Kooperation hingegen wird in der Reformulierung als Funktion gefasst. Die Reformulierung trennt die Ebenen von Organismus und Funktion. Nicht Kooperation wird ausgelesen, sondern Organismen mit Mechanismen für Kooperation. Die natürliche Selektion kann sowohl die Etablierung von Organismen mit Mechanismen für Kooperation erklären als auch deren Entstehung.

⁵⁸⁵ Nowak 2006, S. 1560, siehe auch Kapitel 2.2 *Das Problem der Kooperation: Schwierigkeiten der Erklärung*.

Kapitel 6: Schlussbetrachtung

Die vorliegende Arbeit soll über eine begrifflich-formale Rekonstruktion von Kooperation als Funktion und die Reformulierung des „Problems der Evolution der Kooperation“ als „Evolution von Mechanismen für Kooperation“, beziehungsweise von strategischen Organismen als deren Merkmalsträgern, einen Beitrag zum Auflösen von Paradoxien der Kooperation leisten. Hinter dem Problem der Kooperation steht gemeinhin die Frage: „Kann die natürliche Selektion Kooperation begünstigen oder gar hervorbringen?“ Die Beantwortung dieser Frage gilt als Herausforderung und zugleich als Prüfstein für die Evolutionstheorie. Die vorgeschlagene Reformulierung bietet eine Lösung an sowohl für die Etablierung von Kooperation („Problem der Kooperation“) als auch für die Entstehung von Kooperation („hartes Problem der Kooperation“).

Die begrifflich-formale Rekonstruktion trennt dafür die Ebenen von Organismus und Funktion auf. Mit der Trennung der Ebenen von Organismus und Funktion geht eine Zergliederung des Problems der Kooperation in zwei Teilprobleme und damit in zwei Teilfragen einher. Die Ausgangsfrage wird zerlegt in eine Frage nach der Instanziierung von Kooperation: „Können strategische Organismen Kooperation hervorbringen?“ und in eine Frage nach der Etablierung und Entstehung von strategischen Organismen: „Kann natürliche Selektion die Evolution von strategischen Organismen erklären?“

Während die Ausgangsfrage nach einer Selektion von Kooperation bei einer Konzeptualisierung von Kooperation als Funktion nicht bejaht werden kann, so können es die beiden Teilfragen. Kooperation als Funktion liegt auf der supraorganismischen Ebene eines Handlungssystems. Als solche ist sie nicht unmittelbar Gegenstand der Selektion: Nicht Kooperation wird ausgelesen, sondern Organismen mit Mechanismen für Kooperation. Organismen mit Mechanismen für Kooperation werden in der vorliegenden Arbeit als „strategische Organismen“ bezeichnet. Damit ist keine Aussage über bewusstes Handeln verbunden. Es kommt in der Bezeichnung nur die prinzipielle Befähigung zur Teilhabe an einer Kooperation zum Ausdruck. Ein strategischer Organismus ist dadurch gekennzeichnet, körperlich instanziierte Merkmale für Mechanismen für Kooperation zu haben – technisch gesprochen – Merkmale für Q.

Für die Beantwortung der beiden Teilfragen konnte in der Arbeit zum einen gezeigt werden, dass strategische Organismen Kooperation hervorbringen können: Kooperation resultiert aus den Wirkungen von Verhaltensakten zweier oder mehrerer strategischer Organismen. Auch konnte gezeigt werden, dass die natürliche Selektion die Evolution strategischer Organismen erklären kann: Die natürliche Selektion kann Organismen mit Q begünstigen und sie kann

Organismen mit Q hervorbringen. Eine Selektion von Organismen mit Q gibt damit sowohl eine Antwort auf das „Problem der Kooperation“ als auch auf das „harte Problem der Kooperation“. Die Frage nach der Selektion von Kooperation indes kann nicht unmittelbar mit Ja beantwortet werden. An ihre Stelle muss eine Reformulierung des Problems der Kooperation mit einer Beschreibung der Evolution strategischer Organismen treten.

Der in der Arbeit beschrittene Weg von der Rekonstruktion zur Reformulierung des Problems der Kooperation führte dabei über die Betrachtung der logischen Struktur von Klassenbildungen, die Darlegung der Konzepte von Genen, Merkmalen und Funktionen sowie eine Analyse des Sprachgebrauchs in den zumeist modellbasierten und spieltheoretischen Erklärungen. Wie die Analyse des Sprachgebrauchs zeigte, resultieren Paradoxien nicht nur aus der Frage nach der Selektion von Kooperation, sondern auch aus den Sprechweisen über Kooperation und damit über den Untersuchungsgegenstand. Zum einen zeigt sich hier im Hinblick auf Erklärungsansprüche, dass es insbesondere Fragen und Antworten zur Etablierung und Entstehung sind, die nicht immer zur Deckung gebracht werden, und zum anderen, dass unterschiedliche Verwendungen des Begriffs der Kooperation und verwandter Ausdrücke zu Missverständnissen und zu vermeintlichen Fehlkonzepten führen können.

Für Paradoxien der Kooperation tun sich damit zwei Problemkreise auf: Während die mit der Ausgangsfrage verbundene Paradoxie die zugrunde gelegte Theorie selbst betrifft, betreffen die aus den Sprechweisen hervorgehenden Paradoxien vornehmlich die Semantik und damit die Verständigung über das Problem. Dies zeigt sich nicht nur im Austausch zwischen unterschiedlichen Fächern, sondern auch innerhalb derselben Fachdisziplinen. In der Überschneidung der Problemkreise könnte auch eine der Ursachen dafür begründet liegen, dass das Problem der Kooperation noch immer fortbesteht. Auch in aktuellen Arbeiten ist von den Rätseln und Herausforderungen um die Evolution der Kooperation zu lesen. Die Überschneidung der Problemkreise weist zugleich die Richtung eines möglichen, hier vorgeschlagenen Lösungsweges. Dieser führt sowohl für die Reformulierung des Problems der Kooperation als auch für das Auflösen von Paradoxien auf semantisch-begrifflicher Ebene über die Rekonstruktion von Kooperation als Funktion. Wesentliche Etappen der Rekonstruktion sollen hinsichtlich ihrer Zusammenhänge und Ergebnisse hier schlaglichtartig beleuchtet werden. Im Anschluss gilt es für die Reformulierung zu hinterfragen, was sie leisten kann und welche möglichen Untersuchungsfelder und Probleme die Evolution der Kooperation nach einem Auflösen von Paradoxien noch bereithielte.

Die Rekonstruktion beginnt mit einer Betrachtung der logischen Struktur der Klassenbildungen. Kooperation wurde aufbauend auf Definitionen von Kooperation in der

Fachliteratur – und deren Vielfalt – zunächst als Komplementklasse einer Klasse egoistischer Phänomene charakterisiert. Sie enthält damit all diejenigen Phänomene, die aus einer Beobachterperspektive als nicht egoistisch bewertet werden. Für Erklärungen evolutiver Entstehung und Etablierung von Kooperation ist eine Komplementklasse allerdings nicht brauchbar. Sie muss in eine Klasse oder mehrere Klassen mit speziellem Inhalt überführt werden, in der oder in denen eine Möglichkeit zur Instanziierung und Etablierung von Kooperation beschrieben wird – und damit ein Mechanismus für Kooperation. Der Merkmalsträger eines solchen Mechanismus für Kooperation wäre dann ein „strategischer Organismus“. Als Klassen mit diesen notwendigen Bedingungen für evolutive Erklärungen können die Äquivalenzklassen angesehen werden, die sich aus dem Fassen von Kooperation als Funktion in Verbindung mit den von Martin A. Nowak beschriebenen Mechanismen für Kooperation ableiten lassen (Nowak 2006). Dabei handelt es sich um: Verwandtenselektion, direkte Reziprozität, indirekte Reziprozität, Netzwerkreziprozität und Gruppenselektion. Es ergibt sich für die Mechanismen der Evolution der Kooperation eine Disjunktion von fünf Äquivalenzklassen. Ein strategischer Organismus kann Mitglied einer oder mehrerer Klassen sein.

Einem Überführen der Komplementklasse in Äquivalenzklassen ging die Darlegung der Konzepte von Genen, Merkmalen und Funktionen notwendig voraus. Hierbei wurde in Bezug auf den Begriff des Gens gezeigt, dass in natürlichen Systemen die Einheiten der Selektion nicht einzelne Gene oder dekomponierte Merkmale, sondern Organismen sind. Für die Evolution der Kooperation ist eine solche Einheit der strategische Organismus. Im Rahmen der Untersuchungen zur Evolution der Kooperation und der Reformulierung des Problems der Kooperation als einer Selektion von Mechanismen für Kooperation, beziehungsweise von strategischen Organismen als deren Merkmalsträgern, wird der Genbegriff funktional verstanden. Ein Mechanismus für Kooperation wird geformt aus einem Konglomerat von Merkmalen. Es wird ihm die Eigenschaft zugeschrieben, den Merkmalsträger auch zur Kooperation zu befähigen. Gene für Kooperation sind Informationsträger für materialisierte Eigenschaften. Sprechweisen etwa wie „Gene für Kooperation“ sind in einem klassisch-populationsbiologischen Sinne zu verstehen. Sie markieren einen Differenzunterschied. Kooperation selbst liegt nicht auf der Ebene eines Gens und nicht auf der Ebene eines Merkmals. Kooperation liegt als Funktion auf supraorganismischer Ebene. Die Begründung für die Konzeptualisierung von Kooperation als Funktion rührt demnach aus den Betrachtungen über Gene, Merkmale und Funktionen in Verbindung mit dem Überführen der Komplementklasse in Äquivalenzklassen.

Ein noch weitestgehend unausgesprochener Vorteil, der mit der Konzeptualisierung von Kooperation als Funktion und dem Ausweisen von Äquivalenzklassen von Mechanismen einhergeht, soll an dieser Stelle eine kurze Zwischenbemerkung wert sein: Über die Konzeptualisierung von Kooperation als Funktion kann ein anderer Zweck kooperativen Verhaltens als der reproduktive Gewinn im Genpool zukünftiger Generationen gesetzt werden. Eine solche Konzeptualisierung begegnet damit zum einen dem Problem der Dekomponierung von Merkmalen, die nicht natürliche Selektion widerspiegelt, und sie begegnet zum anderen den mit ätiologischen Funktionstheorien verbundenen Problemen einer Funktionszuschreibung. Funktional erfolgreich ist derjenige, der in einem System Erfolg hat und diesen nicht-hereditär reproduzieren kann – unabhängig von einer Selektionsgeschichte. Äquivalenzklassen haben weder Vergangenheit noch Zukunft.

Die Konzeptualisierung von Kooperation als Funktion in Verbindung mit dem Fassen von Mechanismen für Kooperation in Äquivalenzklassen zeigt die Bedeutung des Bezugspunktes in der Beschreibung der Klassen und in der Zuschreibung der Funktion auf: Die Klassenbildungen erfolgen mit Blick auf funktionale Ähnlichkeit, nicht über Homologie. Es handelt sich nicht um natürliche Klassen. Die Ähnlichkeit innerhalb der Klassen, ebenso wie die Ähnlichkeit zwischen den Klassen, ist funktional in Bezug auf etwas. Der Bezugspunkt markiert den Zweck. Eine Funktion beschreibt den Beitrag eines Teils zu einer Gesamtleistung, die uns als Beobachter interessiert und zum Nachforschen anregt, sei es durch Beobachtung oder im Laborexperiment. Für das in dieser Arbeit behandelte Problem der Evolution der Kooperation, und damit für die Ausgangsfrage nach der Evolution von Kooperation über natürliche Selektion, liegt der Bezugspunkt in der Etablierung und Entstehung von Kooperation.

Die Reformulierung mit der Frage nach der Selektion von Mechanismen für Kooperation macht nicht nur einen Vorschlag zum Auflösen von Paradoxien, sie eröffnet auch die Möglichkeit, mit der Stabilität einen anderen Bezugspunkt als die Entstehung und Etablierung zu setzen. Die Behauptung dahinter ist nicht, dass die Stabilität nicht schon längst eines der zentralen Themen in Untersuchungen zur Evolution ist, als vielmehr, dass sich mit einer Reformulierung des Problems der Kooperation der Bezugspunkt ändert. Spannte sich über der Ausgangsfrage die Entstehung und Etablierung als Bezugspunkt über den Äquivalenzklassen auf, so liegt mit der Verlagerung der Entstehung und Etablierung auf die strategischen Organismen der Bezugspunkt für die Herausbildung der Kooperation durch strategische Organismen nun nicht mehr hier. An seine Stelle tritt die Stabilität. Die Stabilität ist ein wesentliches Problem der Kooperation: Ohne einen Grundstock an Kooperatoren und eine

reglementierte Anzahl von Defektoren ist ein soziales System auf Dauer nicht stabil. Dies zeigen die Ergebnisse spieltheoretischer Simulationen ebenso wie die Alltagserfahrung.

Der zweite mit der Frage nach der Evolution der Kooperation verbundene Problemkreis ist der Sprachgebrauch und der Erklärungsanspruch. Wie die Analyse der Sprache in modellbasierten und spieltheoretischen Erklärungen zeigte, finden sich in den Untersuchungen zur Evolution der Kooperation unterschiedliche Sprechweisen über Kooperation und Konzeptualisierungen von Kooperation. Zum Teil handelt es sich um verkürzte Sprechweisen, wie bei der Redeweise von Genen für Kooperation. Manche Formulierung ist eher metaphorisch zu verstehen, wie beispielsweise die Rede von egoistischen oder kooperativen Genen. In den Bereich konzeptioneller Widersprüche ragen Gleichsetzungen wie die von Kooperation und Kooperator, Kooperator und Spieler, Kooperation und Strategie oder von Kooperation als Spielzug und Kooperation als Wirkung. Oft dürfte in den Arbeiten davon ausgegangen werden, alle sprechen über die gleiche Sache. Teilweise wird mit den gleichen Begriffen aber über unterschiedliche Dinge gesprochen und teilweise auch mit unterschiedlichen Begriffen über die gleichen Dinge. Der Boden für Missverständnisse ist bereitet.

Ähnlich verhält es sich mit dem Begriff der Evolution und dem damit einhergehenden Erklärungsanspruch. Auch hier wird oftmals davon ausgegangen, über die gleiche Sache zu sprechen. Es finden sich aber unterschiedliche Auslegungen nicht nur in verschiedenen Arbeiten, sondern auch in ein und denselben Arbeiten. Gerade für modellbasierte Ansätze ist daher dringend eine Sensibilisierung für den Sprachgebrauch nötig, mit dem über Fragen und Antworten zur Evolution der Kooperation gesprochen wird. Nur so lässt sich ein Fortbestehen derjenigen Paradoxien vermeiden, die aus der uneindeutigen Verwendung des Ausdrucks Kooperation und den unausgesprochenen Vorstellungen von Evolution hervorgehen. Auch hier kann eine Konzeptualisierung der Kooperation als Funktion gute Dienste leisten, diejenigen Paradoxien aufzulösen, die allein schon auf sprachlich-konzeptioneller Ebene liegen. In der Rekonstruktion von Kooperation als Funktion wurde dies am Beispiel des Teilens von Blut beim Gemeinen Vampir, *Desmodus rotundus*, einmal exemplarisch als Testlauf für die Reformulierung des Problems der Kooperation durchgespielt.

Für die Anwendung der Rekonstruktion für die Reformulierung zeigt sich dabei, dass Paradoxien der Kooperation auf konzeptioneller Ebene der Problemstellung zunächst umgangen werden können, wenn die Beschreibung der Evolution strategischer Organismen an die Stelle einer Frage nach der Selektion von Kooperation tritt. Für ein Auflösen von Paradoxien aber bedarf es eines auf die Konzeptualisierung der Kooperation als Funktion hin

angepassten Sprachgebrauchs. Ein Ergebnis der hier vorliegenden Untersuchungen ist daher neben der Reformulierung des Problems der Kooperation die Sensibilisierung für den Sprachgebrauch. Äquivokationen können zu Missverständnissen führen, Missverständnisse können zu vermeintlichen Fehlkonzepten führen und daraus können scheinbare Paradoxien hervorgehen.

Auch wenn über das Fassen von Kooperation als Funktion, die Reformulierung des Problems der Kooperation und die Sensibilisierung für den Sprachgebrauch Paradoxien der Kooperation aufgelöst werden können, bleibt die Arbeit am Problem der Kooperation höchst spannend, denn ein Problem bleibt bestehen: die Stabilität. Organismen oder auch – im Falle von Simulationen – Strategien können sich reproduzieren. Der Gewinn wechselseitiger Kooperation kann dazu führen, dass es mehr Kooperatoren gibt. Populationen reiner Kooperatoren aber sind nicht stabil, wenn Defektoren aufkommen. Es braucht einen Grundstock an Kooperatoren, und es braucht Möglichkeiten zur „Bestrafung“ von Abtrünnigen beziehungsweise von Free Ridern. Während also auf der theoretischen Ebene mangelnde Begriffsschärfe, Äquivokationen und Paradoxien als wesentliches Problem identifiziert werden, kann die Stabilität als das bedeutende Problem auf der praktischen Ebene angesehen werden. Die Stabilität ist etwas anderes als die Entstehung, Etablierung oder der reproduktive Erfolg. Während die Evolution der Kooperation als Selektion von Mechanismen für Kooperation reformuliert wird und damit strategische Organismen beleuchtet, steht die Stabilität in Bezug zur funktionalen Analyse innerhalb der Betrachtungen in einem System. Über die Reformulierung des Problems der Kooperation kann die Evolution der Kooperation über Mechanismen der natürlichen Selektion im Zusammenspiel mit der funktionalen Betrachtung innerhalb eines Systems in vielen Fällen plausibel erklärt werden. Was als Problem aber bleibt, ist weniger die Etablierung oder die Entstehung als die Stabilität. Kooperation erhält sich nicht aus reinen Kooperatoren. Kooperation ist anfällig dafür, ausgenutzt zu werden. Fragen nach der Evolution der Kooperation müssen daher verstärkt auf Interaktion und Interpenetrationen in Systemen ausgerichtet sein und die Stabilität in den Blick nehmen. Die Einbindung der Systemtheorie könnte hier fruchtbare Ansatzpunkte für das Beleuchten dieses faszinierenden Gegenstandes aus interdisziplinärer Perspektive von Biologie, Philosophie und Soziologie für zukünftige Arbeiten bereithalten.

ANHANG

Im Anhang sind die Untersuchungsgegenstände und Arbeiten beschrieben, auf die die Dissertation in stärkerem Umfang Bezug nimmt. Bei den Arbeiten über Mikroorganismen und über das Feindschauverhalten bei Fischen liegt der Schwerpunkt auf methodischen Aspekten der Untersuchungen und der Darstellung von Forschungsergebnissen.

Das Teilen von Blutmahlzeiten beim Gemeinen Vampir (*Desmodus rotundus*) dient in der Dissertation zur Rekonstruktion von Kooperation als Funktion. An diesem Beispiel wird die Reformulierung des Problems der Kooperation erprobt. Neben der Darstellung von Beobachtungen und Versuchen zum Verhalten von *Desmodus rotundus* werden allgemeine Beschreibungen der Morphologie und Anatomie angeführt, um die Tierart näher zu charakterisieren und mögliche Bezüge von Form und Funktion herzustellen.

1. Untersuchungen an Bakteriophage $\phi 6$

Bakteriophagen sind Viren. Viren können sich nicht selbst vermehren und sind abhängig von Wirtszellen. Im Falle von Bakteriophagen handelt es sich bei den Wirten um Bakterien. Ein Virus schleust sein Erbgut in das Bakterium ein. Der zelluläre Stoffwechsel wird umprogrammiert; virales Erbgut wird repliziert und Hüllbestandteile werden hergestellt. Es folgt der Prozess des Self-Assembly, bei dem sich die Bestandteile zu vollständigen Viren zusammenlagern und die Wirtszelle verlassen. In einem Ökosystem übersteigt die Menge an Viren oftmals die Anzahl verfügbarer Wirte. Es kommt zu Ko-Infektionen, bei denen verschiedene Viren bzw. Virentypen in einer Wirtszelle in Kontakt treten. Da Viren bei der Vermehrung keinen direkten Zugriff auf selbst synthetisierte Genprodukte haben, kommt es beim Self-Assembly auch zum Vermischen von Syntheseprodukten.

Paul E. Turner und Lin Chao (Turner und Chao 1999; Turner 2003) sehen in der Infektion einer Wirtszelle durch verschiedene Virenstämme einen Konkurrenzkampf um begrenzte Ressourcen. Der Austausch von Syntheseprodukten bei Ko-Infektionen wird von den Autoren als „Interessenkonflikt“ bewertet, der entweder zu kooperativen oder zu defektiven Strategien führt (Turner 2003, S. 289). Als Kooperator gilt dabei ein Virus, das größere Mengen an Genprodukten herstellt. Ein Virus, das selbst wenig produziert und sich Syntheseprodukte anderer Viren aneignet, ist ein Defektor (Turner 2003, S. 289). Auch gibt es, als eine Entwicklungsstufe bei Viren, sogenannte DI-Partikel (DI; *defective-interfering*). Den DI-Partikeln fehlen wesentliche Gene für die Proteinbiosynthese; sie sind auf die von anderen Viren synthetisierten Genprodukte zwingend angewiesen. Für einen DI-Partikel ist es

fitnesssteigernd, wenn er sich in der gleichen Umgebung wie kooperative Viren vermehrt. Nimmt die Anzahl von DI-Partikeln in der Population zu, vermindert dies die Fitness der DI-Partikel, da weniger kooperative Viren vorhanden sind, die „ausgebeutet“ werden können. Die Fitness ist somit abhängig von der jeweiligen Häufigkeit verschiedener Virentypen. Besteht eine Population nur noch aus DI-Partikeln, können sich diese in Abwesenheit kooperativer Viren nicht mehr vermehren und der Fitnesswert sinkt auf null. Die einzig stabile Strategie für DI-Partikel liegt in der Koexistenz mit kooperativen Viren. Da die Evolution von DI-Partikeln kein Prisoner's Dilemma abbildet, weil bei Ko-Infektion mit kooperativen Viren der Wert für das *Sucker's Payoff* größer ist als für *Punishment* ($S > P$), interessieren sich Turner und Chao vielmehr für die Frage, ob komplette (also nicht defektiv-interferierende) Viren Strategien von Kooperation und Defektion entwickeln, die denen in einem Prisoner's Dilemma entsprechen und demnach der Wert für *Punishment* höher ist als für das *Sucker's Payoff* ($P > S$).

Untersucht wurde der Phage $\phi 6$. Bei $\phi 6$ handelt es sich um einen doppelsträngigen RNA-Virus mit einem meist lytischen Vermehrungszyklus. Er lässt sich in Bakterien der Gattung *Pseudomonas* vermehren; bei Turner und Chao Versuchen in *Pseudomonas phaseolicola*. Der natürliche Wirt hingegen ist unbekannt. Phage $\phi 6$ eignet sich für experimentelle Untersuchungen, da er mit circa fünf Generationen pro Tag eine kurze Generationszeit hat und als RNA-Virus eine hohe Mutationsrate aufweist. Ko-Infektionen können leicht generiert werden.

Turner und Chao klonierten einen Wildtyp $\phi 6$ und teilten diesen in sechs Populationen auf. Drei Populationen kamen bei einer MOI von 5, drei Populationen bei einer MOI von 0,002 zur Infektion. Die MOI beschreibt das zahlenmäßige Verhältnis infektiöser Agenzien zu ihren Wirtszellen. Bei einer MOI von 1 entspricht die Zahl der Viren der Anzahl der Zellen in der Wirtskultur. Bei einer MOI von 5 kommt es in 97 Prozent der Fälle zu einer Ko-Infektion, bei einer MOI von 0,002 werden nur 0,1 Prozent der Zellen von mindestens zwei Viren infiziert. Die Gruppen wurden für 50 Tage vermehrt, was circa 250 Generationen entspricht. Turner und Chao ließen sie mit dem Wildtyp konkurrieren, um die Veränderungen der Fitness zu messen. Dabei zeigte sich, dass die Phagen mit einer hohen MOI einen Fitnessvorteil durch die Ko-Infektionen entwickelt hatten gegenüber Viren mit geringerer MOI. Alle Viren, auch die der hohen MOI, konnten die Wirtszellen noch allein infizieren und sich in ihnen vermehren. Es handelte sich demnach nicht um DI-Partikel.

Die Untersuchungsergebnisse deuteten auch darauf hin, dass es bei Viren mit hoher MOI ohne Möglichkeit für Ko-Infektionen zu einer Verminderung der Fitness kommt. In der Entwicklung mutierter $\phi 6$ -Phagen sahen Turner und Chao die Möglichkeit zu testen, ob diese Viren in ein

Prisoner's Dilemma geraten. Dafür würden zwei Bedingungen gelten: Die Fitness eines Defektors im Verhältnis zum kooperativen Vorfahren ist frequenzabhängig. Und: Defektoren ersetzen kooperative Vorfahren, was in der Folge zu einer verminderten Gesamtfitness führt (Turner und Chao 1999, S. 442; Turner 2003, S. 293). Aus den Ansätzen mit einer hohen MOI wurden nach zweihundert Generationen zwei Klone „egoistischer“ Viren isoliert ($\phi H1$ und $\phi H2$) und deren Fitness im Verhältnis zum Wildtyp bei unterschiedlichen Ausgangsmengen bestimmt. Die Ergebnisse zeigen, dass die Fitness von Defektoren umso mehr sinkt, je höher die intrazelluläre Konkurrenz ist. Dies unterstützt die erste Bedingung: Ko-Infektionen mit kooperativen Viren führen zu einem Fitnessgewinn, während Ko-Infektionen mit Defektoren zu verminderter Fitness führen. Auch die zweite Bedingung sehen Turner und Chao gegeben: Die Fitness von $\phi H1$ und $\phi H2$ übersteigt die von $\phi 6$; Defektoren werden Kooperatoren verdrängen.

Während zunächst die Fitness bei der Infektion einer Zelle durch unterschiedliche Virentypen untersucht wurde, wurden für $\phi 6$ und $\phi H2$ anschließend separate Ansätze gewählt. Die Bakterienzellen wurden entweder von $\phi H2$ oder von $\phi 6$ befallen; eine Infektion durch beide Viren wurde in den Versuchsbedingungen ausgeschlossen. Es zeigte sich, dass die Fitness von $\phi H2$ unter der für $\phi 6$ liegt, wenn $\phi H2$ nicht auf die Syntheseprodukte „kooperativer“ Viren zugreifen kann.

In den Experimenten an Viren sieht Turner die Evolution eines Prisoner's Dilemma abgezeichnet: „This result is paradoxical according to the tenets of Darwinism, which emphasize »survival of the fittest«, because ancestral cooperators are replaced by evolved defectors that lower the overall fitness of the population. Although prisoner's dilemma is relatively easy to demonstrate mathematically, it is notoriously difficult to prove in biological systems because it requires measuring the fitness of pair-wise interactions between two slightly different organisms, or players, for which the outcome is extinction for one of them. However, our recent experiments with bacteriophage $\phi 6$ show that prisoner's dilemma does apply to viral populations” (Turner 2003, S. 291). In Populationen mit hoher Vielfalt treten über Mutationen Defektoren in kleiner Anzahl spontan auf. Durch den Gebrauch fremder Syntheseprodukte bei Ko-Infektionen haben sie eine hohe Fitness. Kooperatoren haben die geringste Fitness. Über die Generationen hinweg nimmt die Anzahl an Defektoren zu, sie treffen aber seltener auf Kooperatoren. Defektoren „durchfegen“ die Population bei abnehmender Gesamtfitness (Turner 2003, S. 294).

In der Evolution von Strategien bei Bakteriophagen sehen Turner und Chao eine Möglichkeit, das Modell des Prisoner's Dilemma anzuwenden, da Ko-Infektionen zu Konflikten führen, wie

sie auch in spieltheoretischen Modellen vorausgesetzt werden. Aus den Ergebnissen der Experimente schließen die Autoren, dass die Konkurrenzsituation bei der Ko-Infektion dazu führt, dass sich je nach Umweltbedingungen Strategien wie in einem Gefangenendilemmaspiel entwickeln. Ist die MOI hoch, treffen Phagen verschiedener Klone in einer Zelle aufeinander. Es zahlt sich aus, andere auszubeuten. Ist die MOI gering, handelt es sich bei den Ko-Infektoren oft um nahe Verwandte. Das Ausnutzen ist kontraproduktiv.

Die beste Strategie ist also abhängig von den gegebenen Umweltbedingungen. Turner und Chao ziehen im Hinblick auf die Evolution der Kooperation folgenden Schluss: „During intrahost reproduction, the relatedness of parasite progeny selects for different strategies to use limited host resources. In single infections, either competition is absent or selection favours the evolution of cooperation among closely related individuals. In contrast, mixing of unrelated genotypes favours defection to exploit resources selfishly” (Turner und Chao 1999, S. 443). Die Evolution parasitärer Strategien wird von den Autoren als ein Problem der Verwandtenselektion angesehen, denn eine hohe MOI führt auch bei Verwandten zu einem Konkurrenzkampf, und es entstehen ausbeutende Virentypen wie ϕ H1 und ϕ H2. Im Phagenmodell der hohen MOI-Ansätze sehen die Autoren die Selektion egoistischen Verhaltens abgebildet – und damit eine Evolution von „Egoismus“ aus primär kooperativen Viren.

Literatur:

Paul E. Turner und Lin Chao (1999) Prisoner's dilemma in an RNA virus, in: *Nature* 398, S. 441-443, Paul E. Turner und Lin Chao (2003) Escape from the Prisoner's Dilemma in RNA Phage ϕ 6, in: *The American Naturalist* 161(3), S. 497-505. Paul E. Turner (2003) A virus booster for game theory, in: *American Society of Microbiology News* 69(6), S. 289-295, Paul E. Turner (2005) Cheating Viruses and Game Theory, in: *American Scientist* 93, S. 428-435.

2. Untersuchungen an Bakterien

2.1 Bewegungsverhalten von *Myxococcus xanthus*

Bei *Myxococcus xanthus* handelt sich um ein gramnegatives, obligat aerobes Bodenbakterium. *Myxococcus xanthus* ist wichtiger Modellorganismus, dessen Genom inzwischen vollständig sequenziert ist. Systematisch gehört *M. xanthus* zu den Myxobakterien. Es lebt im Boden und ernährt sich vor allem von Mikroorganismen. Die Bakterien schwärmen über die Oberfläche zu einer Nahrungsquelle. Sie verfügen über zwei unterschiedliche Fortbewegungsmechanismen, die im Kontext von Kooperation interessant sind: Die A-Motilität unterstützt Bewegungen einzelner Zellen und funktioniert über einen aus Poren abgegebenen Schleim. Die S-Motilität

wird als verantwortlich für die Bewegung von größeren Gruppen von Zellen angesehen und läuft über Zell-Zell-Kontakte, Typ-IV-Pili und Fibrillen, wobei sich Pili an der von den Fibrillen gebildeten extrazellulären Matrix aus Kohlenhydraten und Proteinen anheften. Auf einem weichen Agar können sich die Bakterien hauptsächlich über die S-Motilität bewegen, während die A-Motilität auf härteren Oberflächen eine größere Rolle spielt.

In einem experimentellen Ansatz untersuchten Gregory J. Velicer und Yuen-tsu N. Yu (Velicer und Yu 2003) die Auswirkungen einer Deletion der Gene für S-Motilität auf das Bewegungsverhalten von *M. xanthus*. Entfernt man die meisten Gene, die für Pilin und damit für die maßgebliche Strukturkomponente der Typ-IV-Pili codieren, so erhält man A⁺ S⁻ Mutanten. Velicer und Yu kultivierten die Mutanten in getrennten Linien über einen Zeitraum von etwa einem Jahr (alle zwei Wochen wurde ein kleiner Bereich am Rande jeder Kolonie auf eine neue Platte ausgebracht) und stellten fest, dass in allen Linien die Bakterien mehr schwärmten als bei ihren Wildtypeltern. Die einzelnen Linien unterschieden sich dabei in der phänotypischen Ausprägung der Koloniebildung voneinander und so sprechen die Autoren von „evolved motility phenotypes“ beziehungsweise von ECM für „evolved cooperative motility“ (Velicer und Yu 2003, S. 75). Versuchsansätze mit gemischten Populationen deuten zudem darauf hin, dass die Fibrillen ECM fördern, da sie die A-Motilität unterstützen könnten. Die genauen Mechanismen sind unklar, aber Velicer und Yu sehen in der Evolution von ECM ein neu entstandenes kooperatives Verhalten aus nicht-kooperativen Vorgängern: „Though the evolution of cooperation is difficult to observe directly in higher eukaryotes, microorganisms do offer such an opportunity. Here we report the evolution of novel cooperative behaviour in experimental lineages of the bacterium *Myxococcus xanthus*“ (Velicer und Yu 2003, S. 75).

Literatur:

Wenyuan Shi und David R. Zusman (1993) The two motility systems of *Myxococcus xanthus* show different selective advantages on various surfaces, in: *Proceeding of the National Academy of Sciences USA* 90, S. 3378-3382, Gregory J. Velicer und Yuen-Tsu N. Yu (2003) Evolution of novel cooperative swarming in the bacterium *Myxococcus xanthus*, in: *Nature* 425(6953), S. 75-78, G. J. Velicer, Richard E. Lenski und Lee Kroos (2002) Rescue of social motility lost during evolution of *Myxococcus xanthus* in an asocial environment, in: *Journal of Bacteriology* 184, S. 2719-2727, Yinuo Li, Hong Sun, Xioayuan Ma, Ann Lu, Renate Lux, David R. Zusman und Wenyuan Shi (2003) Extracellular polysaccharides mediate pilus retraction during social motility of *Myxococcus xanthus*, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100, S. 5443-5448.

2.2 Bildung von Siderophoren bei Vibrionaceae und die Evolution von ZD-Strategien

Siderophoren sind Oligopeptide mit komplexbildenden Eigenschaften. Als Produzenten von Siderophoren kennt man viele Bakterien und Pilze sowie einige Pflanzenarten. Siderophoren werden in das Umgebungsmilieu abgegeben und binden dort dreiwertiges Eisen, indem sie

Siderophoren-Fe³⁺-Komplexe bilden. Die Siderophoren-Fe³⁺-Komplexe binden an spezifische Rezeptoren der Zellmembran. Über ABC-Transporter (eine große Klasse von Membranproteinen) werden die mit Eisen beladenen Siderophoren in die Zellen aufgenommen. Eisen wird von dreiwertigem zu zweiwertigem Eisen reduziert und für die Zelle verfügbar. Zum Teil werden mit Eisen beladene Siderophoren in der Zelle auch eingelagert. Dem Synthese- und Aufnahmesystem von Eisen kommt besonders Lebewesen in eisenarmer Umgebung eine wichtige Rolle zu, so etwa in aquatischen Lebensräumen und bei Vermehrung in (Wirts)-Organismen (Thode et al. 2018). Innerhalb der Bakterienfamilie der Vibrionaceae, besonders bei *Vibrio*, sind die Synthese- und die Aufnahmewege von Siderophoren gut untersucht. Zu dieser Bakterienfamilie gehören bedeutende Krankheitserreger wie *Vibrio cholerae*, der Erreger der Cholera, *Vibrio alginolyticus*, ein Salzwasserbakterium und Erreger von Ohrentzündungen und Wundinfektionen, und *Vibrio parahaemolyticus*, ein Salzwasserbakterium und Erreger von Magen-Darm-Entzündungen.

Bei Vibrionaceae handelt es sich um eine große und divergente Gruppe Gram-negativer Gammaproteobakterien. Vibrionaceae bilden verschiedene Typen von Siderophoren aus, z. B. Vibriobactin, Anguibactin, Bisucaberin. In einer Untersuchung zur Verteilung von mit der Synthese von Siderophoren und den Transportsystemen in Verbindung stehenden Genen und Genclustern wurden für die Produktion von Siderophoren 81 unterschiedliche Biosynthesysteme gefunden, verteilt über 45 Arten und 16 nicht klassifizierte Stämme, sowie eine Anzahl von 409 Rezeptoren in 89 Vibrionaceae-Arten und in 49 nicht klassifizierten Stämmen. Die meisten der untersuchten Arten verfügen über ein bis drei Biosynthesysteme für die Ausbildung von Siderophoren (im Minimum null, im Maximum vier). Um Siderophoren-Fe³⁺-Komplexe aufnehmen zu können, bedarf es mindestens eines Syntheseweges für die Produktion eines Rezeptors, nicht zwingend aber für die Produktion von Siderophoren (Thode et al. 2018).

Bei der Synthese und Nutzung von Siderophoren zeigen sich interessante Phänomene, von denen einige auch im Kontext von Fragen zur Evolution der Kooperation und in Anwendung der Spieltheorie untersucht werden: Unterschiedliche Ordnungen von Gammaproteobakterien behindern sich über Siderophoren in ihrem Wachstum und Schwarmverhalten. Thode et al. sprechen von einer „kin discrimination strategy“ (Thode et al. 2018, S. 2). Gleichzeitig kann diese unterlaufen werden, wenn Bakterien auf ihrer Oberfläche Rezeptoren ausbilden, die Siderophoren artfremder Organismen aufnehmen können. Eine Aufnahme von durch andere Organismen produzierte Siderophoren bewerten Thode et al. sowie Otto X. Cordero, Laure-Anne Ventouras, Edward F. DeLong und Martin F. Polz als „Cheating“ (Thode et al. 2018,

Cordero et al. 2012). Vor diesem Hintergrund können auch die Zahlen der ermittelten Synthesysteme für die Produktion von Rezeptoren im Verhältnis zu Siderophoren gelesen werden, der zufolge mehr Gene und Gencluster für die Synthese von Rezeptoren als für die Synthese von Siderophoren vorhanden sind. Zwei interessante Beobachtungen flankieren diese Ergebnisse: Die Gene für Rezeptortypen sind weit mehr über das Genom verstreut als die Gencluster für die Synthese von Siderophoren. Zudem zeigt sich, dass es gerade die pathogenen Vertreter der Vibrionaceae sind, die über eine besonders hohe Anzahl an verschiedenen Rezeptortypen verfügen. *Vibrio cholerae* bildet sieben Rezeptortypen aus, *Vibrio alginolyticus* acht und *Vibrio parahaemolyticus* fünf. Einige der Rezeptortypen scheinen sich bei vielen jener Arten der Vibrionaceae zu finden, die als „Cheater“ bewertet werden (Thode et al. 2018).

Neben dem interessanten Forschungsgegenstand der Vibrionaceae ist für die vorliegende Dissertation besonders die Arbeit von Cordero, Ventouras, DeLong und Polz mit dem Titel *Public good dynamics drive evolution of iron acquisition strategies in natural bacterioplankton populations* interessant (Cordero et al. 2012). Nicht allein aufgrund der spannenden Untersuchungen über Siderophoren, sondern in besonderem Maße auch deshalb, weil Alexander J. Stewart und Joshua B. Plotkin hierin eine Möglichkeit der Übertragung von ZD-Strategien auf natürliche Phänomene sehen (Stewart und Plotkin 2014). Bei ZD-Strategien (ZD; Zero-Determinant) handelt es sich um eine neue Klasse von Strategien, die dadurch gekennzeichnet sind, dass sie nicht-symmetrische Auszahlungen in einem Prisoner's Dilemma ermöglichen und Kooperation mit ungleichmäßiger Gewinnverteilung erzwingen können.

Eingeführt wurden ZD-Strategien von William H. Press und Freeman J. Dyson, Physiker der Universitäten Texas und Princeton. Die Autoren stellen in ihrer Arbeit *Iterated Prisoner's Dilemma contains strategies that dominate any evolutionary opponent* (Press und Dyson 2012) ZD-Strategien als Wege zur Lösung eines iterierten Prisoner's Dilemma (IPD) vor, die Spielern zu einseitigem Vorteil gereichen. Anders als bei einem klassischen Gefangenendilemma liegt keine symmetrische Auszahlung vor. Spieler X kann Einfluss auf die Auszahlung von Spieler Y nehmen – unabhängig von der durch Y gewählten Strategie. Bedingung für eine ZD-Strategie ist eine Memory-1-Gedächtnisleistung und Bedingung für das Ausbilden einer den Gegenspieler Y ausnutzenden ZD-Strategie durch Spieler X ist das Ungleichgewicht zwischen X und Y. Hat Spieler X eine „Theory of Mind“ und Spieler Y ist ein sogenannter „Evolutionary Player“, kann X den Zusammenhang zwischen seinem Gewinn und dem des Gegenspielers kontrollieren und eine „Extortion Strategie“ wählen. Spieler Y indes spielt lediglich eine Strategie mit Optimierung seiner Auszahlung. Schlägt Spieler X eine nicht faire Verteilung vor, kann Y annehmen oder ablehnen. Eine Defektion führt für Y also nicht zum Gewinn. Press und

Dyson kommen überein, dass eine „Extortion Strategie“ am besten funktioniert, wenn der Mitspieler nicht realisiert, erpresst zu werden. Sie bezeichnen diese Situation als „Extortionate Strategy Against an Evolutionary Player“ und konstatieren: „It is worth contemplating that, though an evolutionary player Y is so easily beaten within the confines of the IPD game, it is exactly evolution, on the hugely larger canvas of DNA-based life, that ultimately has produced X, the player with the mind“ (Press und Dyson 2012, 10411 f.).

Die Biologen Alexander J. Stewart und Joshua Plotkin sehen in ZD-Strategien neue Möglichkeiten für Untersuchungen zur Kooperation und stellen die Frage, was das Vorhandensein von ZD-Strategien für die evolutionäre Spieltheorie bedeutet: „Can such strategies naturally arise by mutation, invade, and remain dominant in evolving populations?“ (Stewart und Plotkin 2012, S. 10135). Es zeigt sich, dass das Aufrechterhalten von Kooperation schwieriger ist als bislang gedacht. Erpresserische ZD-Strategien als Lösungen für ein IPD erweisen sich in größeren Populationen als nicht stabil. Vielmehr zahlt sich Großzügigkeit aus (Stewart und Plotkin 2013). Den Triumph der Kooperation zum Anlass nehmend prüften Stewart und Plotkin die Auswirkungen in einem Gemeinwohlspiel, wenn ein Spieler nicht nur die Absicht zur Kooperation, sondern auch die Auszahlung für Kooperation beeinflussen kann. Im Modell stellt sich dies als eine voneinander unabhängige Evolution von Strategien, den „strategy mutations“, und von einer Evolution der Auszahlungen, den „payoff mutations“, dar (Stewart und Plotkin 2014, S. 17558). Herrscht in der Population vornehmlich Kooperation vor, werden Mutationen für erhöhte Kosten favorisiert, wenn sie gegenseitige Kooperation belohnen und einen Gewinn bringen. Gleichzeitig verringern diese Mutationen die Nutzen-Kosten-Relation und es steigt die Versuchung zu defektieren. Defektion führt zum Auskonkurrieren von Kooperation. Stewart und Plotkin kommen zu dem Ergebnis, dass die Fähigkeit eines Spielers, sich nicht nur kooperativ zu verhalten, sondern zugleich die Belohnung zu beeinflussen, in evolvierenden Spielen zu einem Zusammenbruch der Kooperation führt (Stewart und Plotkin 2014).

Als ein Beispiel für die Übertragung der spieltheoretischen Ebene auf natürliche Gegenstände sehen Stewart und Plotkin die Produktion von Siderophoren bei Vibrionaceae. In diesem ist ein Trade-off zwischen den Nutzen und den Kosten im Sinne entkoppelter Mutationen für Strategien und Auszahlungen realisiert. Die Bakterien sind Spieler in einem Öffentliche-Güter-Spiel (ÖGS). Sie kooperieren mittels der Produktion und Abgabe von Siderophoren. Die Siderophoren sind das öffentliche Gut, auf das all diejenigen Organismen Zugriff haben, die für die jeweiligen Siderophorentypen spezifische Rezeptoren exprimiert haben. Auf der individuellen Ebene nehmen Mutationen des Biosyntheseweges für Siderophoren Einfluss auf

die individuellen Strategien eines Spielers. Mutationen, die die Aufnahme von Siderophoren betreffen, beeinflussen die Auszahlung. So sind Mutationen der „Strategien“ und Mutationen der „Auszahlungen“ entkoppelt und damit die Evolution der Strategie von der Evolution der Auszahlung.

Die Untersuchung von Cordero et al. trägt den Titel *Public good dynamics drive evolution of iron acquisition strategies in natural bacterioplankton populations* (Cordero et al. 2012). Ihr liegt die Annahme zugrunde, dass die Ursache für eine große genetische Vielfalt und eine hohe Plastizität im Erwerb und im Verlust von Genen für die Synthese von Siderophoren nicht allein über die Anpasstheit an den abiotischen Lebensraum, sondern auch über die sozialen Interaktionen der Organismen untereinander liegt. Als soziale Interaktion gilt die Synthese von Siderophoren als öffentliches Gut und als „Cheating“ die Aneignung der von anderen produzierten Siderophoren. In diesem Kontext sprechen die Autoren von Eisen-Aufnahme-Strategien. Ziel der Untersuchung war das Aufdecken von evolutionären und ökologischen Dynamiken. Als Gegenstand dienten marine Vibrionaceae, aufgeteilt in Cluster von verwandten, aber nicht klonalen Genotypen. Es zeigte sich, dass das Merkmal der Produktion von Siderophoren innerhalb der Cluster nur lückenhaft vorhanden ist. Es kommt innerhalb der Linien häufiger zum Erwerb und zum Verlust. Cordero et al. schließen: „This suggests variable selective pressure along each lineage to either produce siderophores or to cheat“ (Cordero et al. 2012, S. 20060). Interessant ist, dass sich in Clustern der drei endobiontischen Arten *Vibrio* sp. F12, *Allivibrio fischerii* und *Vibrio ordalii* ein hoher Anteil an Produzenten fand. Thode et al. (2018) fanden in endobiontisch lebenden Arten eine hohe Anzahl von Synthewegen für die Ausbildung von Rezeptoren.

Untersucht wurden von Cordero et al. auch der Zusammenhang zwischen dem Ausbilden von Siderophoren und dem „Cheating“ in Abhängigkeit von der Größe assoziierter Gruppen von Bakterien. Bei *Vibrio splendidus* gibt es Übergänge von planktonisch solitär oder in kleinen Gruppen lebenden Bakterien und solchen, die mit einer höheren Dichte von Partikeln assoziiert leben. Die Untersuchungen zeigten, dass der Anteil der „Cheater“ bei den assoziiert lebenden Bakterien höher ist. Die Autoren schließen daraus, dass es zum einen in einer Umgebung mit einer hohen Anzahl an zur Verfügung stehenden Partikeln weniger Siderophoren braucht. Dass Nichtproduzenten die Gene für die Aufnahme beibehielten zum anderen aber auch darauf hindeute, dass es nicht allein die Umwelt, sondern auch das „social cheating“ ist, das Auswirkung auf die Siderophorenproduktion und damit auch auf die Ausbeutung von Gemeingütern hat. Die Ergebnisse von Cordero et al. zeigen, dass Produzenten und „Cheater“ in einem dynamischen Gleichgewicht koexistieren, in dem der Gewinn durch das öffentliche

Gut auf der Ebene der Population stabil ist, nicht aber auf individueller Ebene. Die Autoren betonen: „These results contrast with the idea that functional characterizations of genotypes and populations are interchangeable, as is frequently assumed” (Cordero et al. 2012, S. 20063). Und auf einen noch weiteren bedeutenden Punkt weisen die Autoren hin: Bakterien, die für einen Typ eines öffentlichen Guts als „Cheater“ angesehen werden, könnten bei einem anderen Typ eines öffentlichen Guts Kooperatoren sein. Nur weitere Untersuchungen könnten solche Fälle von Synergismus beleuchten.

Literatur:

Otto X. Cordero, Laura-Anne Ventouras, Edward F. DeLong und Martin F. Polz (2012) Public good dynamics drive evolution of iron acquisition strategies in natural bacterioplankton populations, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(49), S. 20059-20064, William H. Press und Freeman J. Dyson (2012) Iterated Prisoner's Dilemma contains strategies that dominate any evolutionary opponent, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(26), S. 10409-10413, Alexander J. Stewart und Joshua B. Plotkin (2012) Extortion and cooperation in the Prisoner's Dilemma, in: *Proceedings of the National Academy of Science* 109(26), S. 10134-10135, A. J. Stewart und J. B. Plotkin (2014) Collapse of cooperation in evolving games, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(49), S. 17558-17563, A. J. Stewart und J. B. Plotkin (2013) From extortion to generosity, evolution in the Iterated Prisoner's Dilemma, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110(38), S. 15348-15353, Sunniva Katharina Thode, Ewelina Rojek, Mikolaj Kozlowski, Rafi Ahmad und Peik Haugen (2018) Distribution of siderophore gene system on a Vibrionaceae phylogeny: Database searches, phylogenetic analyses and evolutionary perspectives, in: *PLoS ONE* 13(2): e0191860. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191860>, zuletzt aufgerufen am: 22.11.2021.

3. Feindschauverhalten bei Fischen

Fische sind niedere Vertebraten, zeigen aber durchaus variables Sozialverhalten (Dugatkin und Wilson 1993, Dugatkin und Sih 1995). Fische sind ein beliebter Gegenstand in der Ethologie bei den Themen Brutpflege, sexuelle Selektion und Allokation, Jagdverhalten und bei Phänomenen der Kooperation (Dugatkin 1997). Viele Fischarten sind leicht zu halten und zu züchten. Variable Verhaltensoptionen ermöglichen es ihnen, Spieler in einem Gefangenendilemma zu sein respektive als solche betrachtet zu werden.

Ein interessantes Phänomen hierbei ist das Feindschauverhalten. Untersuchungen zur Feindschau sind von einer Dissertation zum Thema *Behavioral interaction of the pickereel (Esox niger and Esox americanus) and the mosquitofish (Gambusia patruelis)* angeregt (George 1960; unveröffentlicht). George beschreibt die Annäherungen von Moskitofischen (*Gambusia patruelis*) an Kettenhechte (*Esox niger*) und Amerikanische Hechte (*Esox americanus*), bei denen sich die Fische aus Schwärmen lösen und auf den Hecht zuschwimmen, eine bestimmte Zone um das Maul, die „predator cone“, aber meiden (Dugatkin 1997, S. 59). Feindschauen bei Fischen kennt man unter anderem bei Guppys (*Poecilia reticulata*), Elritzen (*Phonixus*

phoenixus), Stichlingen (*Gasterosteus aculeatus*), Makropoden (*Macropodus opercularis*), Riffbarschen (*Stegastes planifrons*) und Sonnenbarschen (*Lepomis macrochirus*).

Löst sich ein Fisch aus dem Schwarm und schwimmt mit langsamen, sprunghaften Bewegungen auf einen potenziellen Fressfeind zu, wird dieses Verhalten mit Tony J. Pitcher als „predator inspection“ bezeichnet (Pitcher 1986). Eine solch individuelle Gefährdung erscheint zunächst widersinnig: „On the surface, predator inspection seems like a bizarre, even paradoxical behavior. Why should individuals move away from the relative safety of a school toward a potentially dangerous, hungry predator?“ (Dugatkin 1997, S. 60). Aufgrund der Charakterisierung als paradoxes Verhalten ist die Feindschau ein beliebtes Untersuchungsfeld für Erklärungen und für Experimente im Kontext von Kooperation und Reziprozität. Schwerpunkte liegen auf der Interaktion von nicht verwandten Tieren und dem etwaigen Gebrauch von Strategien wie TIT FOR TAT.

Auf den ersten Blick scheint es hochriskant für einen Fisch, sich aus der Gruppe zu lösen und einem Fressfeind gerade- bzw. zickzackwegs entgegenschwimmen. Eine Möglichkeit, das Etablieren eines solchen Verhaltens zunächst außerhalb von Kooperation und Reziprozität zu erklären sieht Dugaktin darin, den Blick auf das Phänomen zu ändern. Er fragt unter Bezugnahme auf Titel wie *Dicing with Death* (Pitcher et al. 1986) und *Who dares, Wins* (Pitcher 1991), ob nicht das Ausschauhhalten nach einem Feind ein eher ungefährliches Unterfangen sein könnte; vielleicht ungefährlicher, als in der Gruppe zu bleiben. Möglicherweise gäben die Inspektoren dem Räuber zu verstehen, dass ein Angriff aufgrund der Sichtung des Räubers nutzlos sei. In experimentellen Tests aber konnte sich das nicht bestätigen. Genauso wenig die Annahme, ein Fisch spiele mit seinem Leben, oder gewinne nur, wenn er besonders wagemutig sei (Dugatkin 1997).

Sich dem Phänomen auf experimenteller Basis anzunähern ist kein leichtes Unterfangen. Dies betrifft weniger den Experimentalaufbau als ethische Aspekte. Meist werden Attrappen oder separate Tanks für Räuber und Beute verwendet. Methodisch werden in der Auswertung die Ergebnisse von Experimentalansätzen mit Ergebnissen aus Feldstudien abgeglichen (z. B. Dugatkin und Godin 1992). Eine gut untersuchte Fischart ist der Guppy (*Poecilia reticulata*). *Poecilia reticulata* gehört systematisch zur Familie der Lebendgebärenden Zahnkärpflinge (Poeciliidae). Guppys leben in Schwärmen; bei der Feindschau zeigen die Tiere ein variables Verhalten. Dugatkin testete 60 Fische auf ihr Verhalten und konnte drei Gruppen ausmachen: HI = high inspection group, MI = medium inspection group und LI = low inspection group. Die Tiere der HI-Gruppe schwammen nah an den Räuber heran, die der MI-Gruppe etwas näher und in der LI-Gruppe bleiben die Tiere dem Räuber weiter fern. Es zeigte sich, dass Fische der

LI-Gruppe eine höhere Überlebenschance haben im Vergleich zu den MI- und HI-Gruppen (Dugatkin 1992). Feindschau, wie in der HI-Gruppe, ist also lebensgefährlich für das inspizierende Tier. Untersuchungen von Jean-Guy J. Godin und Scott A. Davis deuten zugleich darauf hin, dass das Nicht-Vorhandensein von Inspektoren zu Einbußen für die Gruppe führt (Godin und Davis 1995, Dugatkin 1997).

In Experimenten mit Elritzen (*Phonixus phonixus*, Familie: Leuciscinae) konnte gezeigt werden, dass Inspektoren Informationen an Nicht-Inspektoren weitergeben. Die Nicht-Inspektoren reduzieren daraufhin die Nahrungssuche und zeigen ein Verhalten, das auftritt, wenn ein Jäger lauert (Magurran und Higham 1988). So stellt sich für Dugatkin die Frage: „If inspectors are under greater pressure than noninspectors, but share the information they obtain during their sorties, how could inspection behaviour have evolved at the first place?“ (Dugatkin 1997, S. 62). Dugatkin zieht zwei Möglichkeiten in Betracht: Fische auf Feindschau ziehen einen die Kosten überwiegenden Nutzen aus dem Verhalten oder Gruppen mit vielen Inspektoren haben vergleichsweise höhere Überlebenschancen. Aufgrund der verfügbaren Daten konzentriert sich Dugatkin auf den Aspekt des individuellen Nutzens (Dugatkin 1997, S. 62 f.). Ein Fisch auf Feindschau scheint erkennen zu können, ob es zu einem Angriff kommen kann, oder ob es sich um eine harmlose Begegnung handelt. Er kann erkennen, ob der potenzielle Fressfeind hungrig oder satt ist (Licht 1989). Zuweilen scheinen Inspektoren einen Räuber auch in der Tat abzuschrecken. Kommt es zum Angriff, werden aber zuvörderst die inspizierenden Fische ergriffen (Magurran 1990). Insbesondere das Verhalten der Fische der HI-Gruppe ist damit erklärungsbedürftig. Dugatkin erwägt: „If the benefits of deterring predators in other contextes are great enough, inspection could evolve through classic natural selection at the individual level“ (Dugatkin 1997, S. 62). Die Untersuchungen sind von der Hoffnung getragen, Hypothesen über Kosten und Nutzen der Feindschau testen zu können: „When data on costs and benefits are available a priori, [...] [economic] models provide a first step in using this information in a predictive manner. We would urge future researchers to adopt such an economic (cost-benefit) approach when studying why prey approach their predators“ (Dugatkin und Godin 1992, S. 249). Dugatkin und Godin kommen im Abgleich eines von ihnen entwickelten spieltheoretischen Modells mit Daten aus Feldstudien zu dem Schluss, dass die Kosten und Nutzen der Feinschau vergleichsweise im mittleren Bereich lägen. Sie sind weder besonders hoch noch gering. Vorteile der Feindschau bestünden aber wohl darin, Informationen über eine mögliche Bedrohung zu erhalten und zu erkunden, ob ein vermeintlicher Räuber hungrig oder satt ist (Dugatkin und Godin 1992). Auch eine höhere Attraktivität für Weibchen kommt in Betracht (Godin und Dugatkin 1996).

Bei der Feindschau agieren Fische in der Regel allein oder als Inspektorenpaar. Bereits 1987 geht Manfred Milinski im Nature-Artikel *TIT FOR TAT in sticklebacks and the evolution of cooperation* der Frage nach, ob Inspektoren in ein Gefangenendilemma geraten, wenn sie zu zweit auf Feindschau gehen (Milinski 1987). Beim Dreistachligen Stichling (*Gasterosteus aculeatus*, Fam. Gasterosteidae) äußert sich das Phänomen wie folgt: Stichlinge nähern sich dem Fressfeind als Inspektorenpaar umso näher – und erhalten umso mehr Informationen –, als wenn sie alleine auf Feindschau gehen. Es zeigt sich aber, dass die Partner beim Zuschwimmen auf einen möglichen Angreifer oftmals nicht auf gleicher Höhe bleiben. Zuweilen wechseln sich die Fische ab, meist aber gibt es einen führenden und einen ihm folgenden Fisch. Der nachfolgende Fisch sieht, was dem vorausschwimmenden Partner passiert. Milinski wertet das Zurückbleiben des einen Fisches in Kombination mit den durch das Beobachten gewonnenen Informationen als Gewinn durch Defektion. In Spiegelexperimenten wurden Dreistachlige Stichlinge auf ihr Verhalten hin getestet: „This investigation tests whether the leading fish adopts TIT FOR TAT when a simulated companion either follows immediately behind it (cooperates) or stays behind and ultimately disappears (defects)“ (Milinski 1987, S. 433).

Versuchsfisch und potenzieller Fressfeind wurden in separate Tanks gesetzt. Als Fressfeind wurde ein Marienbuntbarsch (*Tilapia marinae*) verwendet. Dieser ähnelt einem Flussbarsch (*Perca fluviatilis*), einem typischen Fressfeind des Dreistachligen Stichlings. Im Versuchstank gab es zudem eine Pflanze (*Vallisneria sp.*). Diese bietet analog zum Fischschwarm Schutz. Nach jeder Runde der Erkundung schwimmen die Fische wieder dorthin zurück. Es wurden ein kooperativer und ein defektiver Ansatz aufgebaut. Im kooperativen Ansatz wurde mit einem langen, parallel zum Tank aufgestellten Spiegel („cooperating mirror“) kooperatives Verhalten nachgebildet. Ein vermeintlicher Partner scheint dem Versuchstier unmittelbar zu folgen. Im defektiven Ansatz wurde ein kürzerer Spiegel schräg hinter dem Versuchstier platziert („defecting mirror“). Es entstand der Eindruck, die vermeintlichen Partner blieben nah beieinander, solange sie dem Räuber fern sind. Bei Annäherung aber scheint der vermeintliche Partner zurückzubleiben, umso näher der Versuchsfisch dem Räuber kommt und schließlich ganz zu verschwinden. Über fünf Minuten wurden die Annäherungen dokumentiert. Die Ergebnisse zeigten, dass sich die Tiere im kooperativen Versuchsansatz dem Räuber insgesamt häufiger näherten, als dies im defektiven Versuchsansatz beobachtet wurde. Auch schwammen sie über die Zeit immer näher an den Raubfisch heran. Wie auch bei den Guppys gibt es unter Stichlingen mutigere und vorsichtiger Fische. In den kooperativen Ansätzen näherten sich die Fische über die Zeit dem Räuber gemeinsam näher an, als dies im defektiven Ansatz zu beobachten war. Dort blieben die mutigen Fische über die Zeit hinweg auf ähnlicher Höhe, die

vorsichtigen näherten sich allmählich dieser Höhe an. Die mutigen Fische scheinen auf das Fernbleiben der Partner zu reagieren. Anders als im kooperativen Ansatz verkürzen sie die Distanz zum Räuber nicht. Milinski sieht hier eine Anwendung von TIT FOR TAT gegeben: „In both cases the test fish behaved according to TIT FOR TAT supporting the hypothesis that cooperation can evolve among egoists” (Milinski 1987, S. 433). Die mutigen Fische verhalten sich im ersten Schritt kooperativ. Sie nähern sich dem Räuber über die Zeit aber nicht näher an (so wie sie es mit einem Partner nach wiederholter Kooperation täten), sie verkürzen die Distanz zum Räuber aber auch nicht und vergeben demnach eine Defektion des Partners. Milinski sieht für die Feindschau die Präferenzordnung eines Prisoner’s Dilemma abgebildet und in der Dynamik des Feindschauerhaltens die Strategie TIT FOR TAT als realisiert (Milinski 1987). An den Erklärungen des Feindschauerhaltens als Beispiel für ein Prisoner’s Dilemma und der Umsetzung von TIT FOR TAT gibt es aber auch reichlich Kritik. Die Kritik betrifft für das oben beschriebene Experiment das Fehlen eines Kontrollansatzes ohne Fressfeind sowie die Möglichkeit einer Erklärung über Schwarmverhalten anstelle einer Strategie wie TIT FOR TAT. Weiterhin gibt es die Skepsis, ob in der Feindschau überhaupt eine Situation wie in einem Prisoner’s Dilemma abgebildet ist. Zudem wird der Umstand kritisch beäugt, dass es sich beim Partner nur um eine Spiegelattrappe handelt und nicht um ein lebendiges Tier. Auch wird die Frage gestellt, ob zur Umsetzung einer Strategie wie TIT FOR TAT die Fische einen Ko-Inspektor überhaupt wiedererkennen und sich an das zurückliegende Verhalten erinnern können. Viele der Kritikpunkte wurden in weiteren, verfeinerten Tests aufgegriffen. Die Ergebnisse scheinen dafür zu sprechen, dass zumindest bei Stichlingen und Guppys Präferenzen ausgemacht werden können, dass sich Paare wiederholt zusammenfinden und auch, dass ein potenzieller Partner sich weniger kooperativ verhält, hat sein Ko-Inspektor im Zug zuvor defektiert (Milinski 1990, Milinski, Külling und Kettler 1990, Milinski, Pfluger, Külling und Kettler 1990, Dugatkin und Alfieri 1991a,b).

Feindschau gilt als kooperatives Verhalten, die Einordnung als Beispiel für ein Prisoner’s Dilemma und die Anwendung von TIT FOR TAT aber sind noch immer nicht eindeutig geklärt. Insbesondere mit Blick auf die Modellebene und deren Übertragbarkeit auf ein Phänomen wie das Feindschauerhalten gibt es Kritik (z. B. Arnold 2013, Arnold 2015, Fields 2021). Auf Ebene des Phänomens finden sich zugleich spannende neue Untersuchungen an Guppys, in denen das Verhalten als eine der TFT-Strategie analogen „Conditional-approach-Strategie“ bezeichnet wird (Pimentel, Carvalho, Lima, Lima-Maximino, Soares, Maximino 2019, S. 164). Die Studien sind auf die Konzentration von Botenstoffen im Zusammenhang mit der kooperativen Annäherung an einen Fressfeind ausgerichtet. Der Ausschüttung von Serotonin

scheint dabei eine wichtige Rolle für kooperatives Verhalten zuzukommen (Pimentel et al. 2019, Dimitriadou, Winberg, Thörnqvist, Croft und Darden 2021).

Literatur:

Eckhart Arnold (2013) Simulation models of the evolution of cooperation as proofs of logical possibilities. How useful are they?, in: *Etica E Politica* 15(2), S. 101-138, Eckhart Arnold: How models fail, in: Catrin Misselhorn (Hrsg.): *Collective agency and cooperation in natural and artificial systems*, 2015, S. 261-279, Sylvia Dimitriadou, Svante Winberg, Per-Ove Thörnqvist, Darren P. Croft und Safi K. Darden (2021) Brain monoaminergic activity during predator inspection in the Trinidadian guppy (*Poecilia reticulata*), in: bioRxiv unter <https://doi/10.1101/2021.11.25.469990>, Preprint, zuletzt aufgerufen am: 06.12.2021, Lee Alan Dugatkin (1991) Predator inspection, tit-for-tat and shoaling: a comment on Masters and Waite, in: *Animal Behaviour* 41, S. 898-900, L. A. Dugatkin (1992) Tendency to inspect predators predicts mortality risk in the guppy (*Poecilia reticulata*), in: *Behavioral Ecology* 3, S. 124-128, L. A. Dugatkin: *Cooperation among Animals: An Evolutionary Perspective*, 1997, L. A. Dugatkin und Michael S. Alfieri (1991a) Guppies and the Tit for Tat strategy: preference based on past interaction, in: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28, S. 243-246, L. A. Dugatkin und M. S. Alfieri (1991b) Tit-For-Tat in guppies (*Poecilia reticulata*): the relative nature of cooperation and defection during predator inspection, in: *Evolutionary Ecology* 6, S. 300-309, L. A. Dugatkin und Jean-Guy J. Godin (1992) Prey approaching predators: a cost-benefit perspective, in: *Annales Zoologici Fennici* 29, S. 233-252, L. A. Dugatkin und David Sloan Wilson (1993) Fish behaviour, partner choice experiments and cognitive ethology, in: *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 3, S. 368-372, L. A. Dugatkin und Andrew Sih (1995) Essay on Contemporary Issues in Ethology: Behavioral Ecology and the Study of Partner Choice, in: *Ethology* 99(4), S. 265-277, Carl Joseph Winder George: *Behavioral Interaction of the Pickerel (Esox Niger LeSueur and Esox Americanus LeSueur) and the Mosquito-fish (Gambusia Patruelis (Baird and Girard))*, PhD thesis, Harvard University, 1960, Jean-Guy J. Godin (Hrsg.): *Behavioral ecology of fishes*, 1996, J.-G. J. Godin und Scott A. Davis (1995) Who dares, benefits: predator inspection behaviour in the guppy (*Poecilia reticulata*) deters predator pursuit, in: *Proceedings: Biological Sciences* 259(1355), S. 193-200, J.-G. J. Goudin und Lee Alan Dugatkin (1996) Female Mating Preference for Bold Males in the Guppy, *Poecilia reticulata*, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 93(19), S. 10262-10267, Thomas Licht (1989) Discriminating between Hungry and Satiated Predators: The Response of Guppies (*Poecilia reticulata*) from High and Low Predation Sites, in: *Ethology* 82(3), S. 238-243, Anne E. Magurran (1990) The adaptive significance of schooling as an antipredator defence in fish, in: *Annales Zoologici Fennici* 27, S. 51-66, A. E. Magurran und Anthony Higham (1988) Information Transfer across Fish Shoals under Predator Threat, in: *Ethology* 78(2), S.153-158, Manfred Milinski (1987) TIT FOR TAT in sticklebacks and the evolution of cooperation, in: *Nature* 325, S. 433-435, M. Milinski (1990) No alternative to tit-for-tat cooperation in sticklebacks, in: *Animal Behaviour* 39(5), S. 989-991, M. Milsinski, David Külling, Rolf Kettler (1990) Tit for Tat: sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) 'trusting' a cooperating partner, in: *Behavioral Ecology* 1, S. 7-11, M. Milinski, Dominik Pfluger, David Külling und Rolf Kettler (1990) Do Sticklebacks Cooperate Repeatedly in Reciprocal Pairs?, in: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27, S. 17-21, Ana Flávia Nogueira Pimentel, Tamires dos Santos Carvalho, Fernando Lima, Monica Lima-Maximino, Marta Candeias Soares, Caio Maximino (2019) Conditional approach as cooperation in predator inspection: A role for serotonin?, in: *Behavioural Brain Research* 365, S. 164-169, Tony J. Pitcher (Hrsg.): *The behaviour of teleost fishes*, 1986, T. J. Pitcher (1991) Who Dares, Wins: the Function and Evolution of Predator Inspection Behaviour in Shoaling Fish, in: *Netherlands Journal of Zoology* 42, S. 371-391.

4. Teilen von Blut beim Gemeinen Vampir (*Desmodus rotundus*)

Das 1984 von Gerald S. Wilkinson in *Nature* beschriebene Verhalten des Teilens von Blut beim Gemeinen Vampir (*Desmodus rotundus*, GEOFFROY 1810 als *Phyllostoma rotundum*) gilt als Beispiel für kooperatives Verhalten – speziell für den reziproken Altruismus beziehungsweise für Reziprozität. In nahezu allen Überblicksdarstellungen zur Kooperation im Tierreich wird

dieses Phänomen angeführt. Wie in der Einführung zum Anhang angemerkt, dient *Desmodus rotundus* und wesentliche Verhaltensmerkmale dieser Tierart der konzeptionellen Rekonstruktion von Kooperation in Erprobung der Reformulierung des Problems der Kooperation. Für die Argumentation in Kapitel 5.2.2 *Ein Blick hinter Paradoxien: Rekonstruktion von Kooperation* spielen dabei neben Verhaltensmerkmalen auch anatomische und physiologische Merkmale eine Rolle. Der Artbeschreibung wird daher in diesem Abschnitt des Anhangs deutlich mehr Raum beigemessen als bei den zuvor angeführten Organismen.

Beim Gemeinen Vampir handelt es sich um einen Vertreter der neotropischen Familie der Blattnasen (Ordnung: Chiroptera, Familie: Phyllostomidae, Gattung: *Desmodus*). *Desmodus rotundus* ist die einzige Art der Gattung *Desmodus*. Es gibt mit *Desmodus rotundus rotundus* und *Desmodus rotundus murinus* zwei Unterarten, die hier aufgrund der geringen Datenlage nicht unterschieden werden. Die Charakterisierung der Tiere orientiert sich im Folgenden an verschiedenen Überpunkten, wenn diese auch meist nicht separat voneinander betrachtet werden können und neuere Untersuchungen immer wieder neue Ansatzpunkte für die Einbindung in Struktur- und Funktionszusammenhänge bieten. So kann etwa das Ernährungsverhalten kaum vom Gruppenleben getrennt werden und das Teilen von Blutmahlzeiten wiederum nicht von der Gruppenzusammensetzung in Verbindung mit dem Ernährungsverhalten. Aktuelle Untersuchungen beleuchten zudem besonders die Bedeutung des Gruppenlebens auch außerhalb der Schlafstätten, wie etwa bei der Jagd. Die Unterteilung in die Unterpunkte 4.1 bis 4.6 dient mehr der Lesbarkeit als des Aufzeigens der Verbindungen. Auch soll der Geschichte und der Entwicklung der Erforschung der Tiere in Ansätzen Rechnung getragen werden.

4.1 Verbreitung und Lebensraum von *Desmodus rotundus*

Der Gemeine Vampir ist von den Küsten im Osten und Westen Mexikos über Mittelamerika und weite Teile Südamerikas bis nach Chile in Bereichen verbreitet, in denen auch in kälteren Monaten eine Temperatur von 10 °C nicht unterschritten wird. Auf Hochplateaus oder in Gebirgslagen findet man die Tiere nicht. *Desmodus rotundus* überwintert oder übersommert nicht, in einigen Gegenden gibt es jedoch Saisonwanderungen (Linhart 1975). Der Gemeine Vampir lebt in kleinen Höhlen oder in großen Höhlen mit tiefen und engen Spalten, in Cenoten und in hohlen Bäumen in Weidegebieten. Zudem findet man die Tiere in Minen, Tunneln, Brunnen, Drainagen, unter Brücken und in verlassenen Gebäuden.

4.2 Körpermerkmale von *Desmodus rotundus*

Mit einem Gewicht von 30 bis 35 Gramm und einer Größe von 35 bis 40 cm Flügelspannweite (die Weibchen sind etwas größer und schwerer als die Männchen) ist *Desmodus rotundus* eine mittelgroße Fledermaus. Die Tiere verfügen aber kaum über Möglichkeiten der Thermoregulation. Ein Absinken der Körpertemperatur in einen Bereich von 33 °C bis 37 °C führt zu erhöhter Muskelaktivität und der Bedarf an Nahrung steigt. Unterhalb einer Körpertemperatur von 20 °C können sich die Tiere nicht mehr selbst erwärmen. Die Hitzetoleranz ist mit einem Grenzbereich von 27°C bis 30°C gering. Temperaturen von 33/34°C werden nicht länger als zwei Stunden ertragen. Eine Umgebungstemperatur von 37/38 °C ist letal (Wimsatt 1962, Kulzer 2005). Das Absinken der Körpertemperatur kann Folge von Nahrungsmangel sein und ist damit ein kritischer Zustand für die Tiere.

Der Hirnschädel des Gemeinen Vampir ist groß, hinten weit ausgedehnt und verschmälert sich nach vorne. Das Rostrum ist zurückgebildet. Die Schneide- und Eckzähne nehmen einen großen Raum ein. Der Atlas und das lange, biegsame Genick ermöglichen eine vertikale und laterale Bewegung des Schädels. Der Oberarmknochen ist kräftig gebaut und bietet eine feste Grundlage für die Flughaut; zusammen mit dem verlängerten Daumen und einer gefalteten Flughaut ist er nützlich für eine vierbeinige Fortbewegung. Der Daumen besteht aus zwei Gliedern mit einer Kralle am distalen Fingerglied. Der zweite Finger besitzt ein knöchernes Fingerglied. Die dritten, vierten und fünften Finger bestehen aus je drei Gliedern. Der dritte Finger ist der längste der Finger; seine Glieder sind verknöchert. Die drei Ballen unterhalb des Daumens werden wie eine Sohle benutzt. Meist läuft, rennt oder hüpf *Desmodus rotundus*, unterbrochen von kurzem Fliegen. Der Flug selbst weist keine Spezifikationen auf.

An den Füßen ist das erste Glied des ersten Zehs verlängert. An allen Zehen sitzen gleich lange Krallen, die in ihrer Form lateral abgeflacht und gekrümmt sind. Die langen Knochen der Füße und Flügel sind tief gefurcht und bieten Ansatz für die Muskulatur. Der Calkar (knorpeliger Sporn am Hinterbein) ist zurückgebildet zu einem warzenartigen Auswuchs und nicht mit der Flugmembran zwischen den Oberschenkeln verbunden (Greenhall, Joermann und Schmidt 1983).

Die Echolokation erfolgt durch das Ausstoßen von Ultraschall-Ortungslauten über das Maul. Die Tiere scheinen besonders sensitiv für tiefere Frequenzen. Schmidt, Schlegel, Schweizer und Neuweiler vermuten, dass dies für eine passive Lokalisation der Beute nützlich sein könnte. Passiv akustische Orientierung zur Beute erfolgt auch über den Colliculus inferior im Mittelhirn. Hier liegen für Atemgeräusche empfindliche Neurone (Schmidt, Schlegel, Schweizer, Neuweiler 1991). Interessante Beobachtungen wurden inzwischen über Kontaktrufe

gemacht, die eine Rolle bei der gemeinsamen Jagd zu spielen scheinen (Carter, Logsdon, Arnold, Menchaca, Medellin 2012, Carter und Wilkinson 2016, Ripperger und Carter 2021).

Die Augen des Gemeinen Vampirs ähneln denen nachaktiver Nager. Es können verschiedene optische Muster erkannt werden. Das Geruchszentrum ist weniger entwickelt als bei anderen Phyllostomiden, stärker aber als bei insektenfressenden Fledermäusen (Greenhall et al. 1983). Neben der Nahrungssuche und der Nahrungsauswahl dient der Geruchssinn auch der Orientierung im Raum und dem individuellen Erkennen von Kolonimitgliedern (Schmidt 1973, Schmidt et al. 1991, Schmidt 2002).

Die Speiseröhre von *Desmodus rotundus* ist schmal und nur circa einen Millimeter lang. Der Mageneingang, die Cardia, bildet einen stark vergrößerten Blindsack, in dem die Nahrung gespeichert wird. Eine umfangreiche Vaskularisation führt zur Konzentration der Nahrung. Bereits in der ersten Stunde werden 25 % des Nahrungsgewichts an Wasser ausgeschieden (Greenhall et al. 1983). An der Verdauung des Blutes scheinen zudem Enterobakterien (vermutlich *Aeromonas hydrophilia*) beteiligt (Schmidt 2002). Erwähnung kann an dieser Stelle noch finden, dass die Bisse für das Beutetier als solche nicht bedrohlich sind, der Gemeine Vampir aber als Überträger von Tollwut bekannt ist. Zudem können sich die Wunden entzünden und so sind die Bisse für die Beutetiere keineswegs harmlos. Es gibt zahlreiche Tiere, die infolge der Bisse verenden.

Der visuelle Cortex bei *Desmodus rotundus* ist groß, ebenso die Gleichgewichtskerne, die Nuclei vestibularis. Der Neocortex ist besser als bei anderen Fledermäusen entwickelt und das Kleinhirn zeigt sich stark vergrößert. Greenhall, Joermann und Schmidt folgern, dass der hohe Grad der Encephalisation, speziell des Neocortex, darauf hindeutet, dass das Ernährungsverhalten ein gutes Integrationsvermögen des Gehirns erfordere (Greenhall et al. 1983). Dafür würden auch die neuen Erkenntnisse über das Gruppenleben der Tiere sprechen. Die Tiere leben in stabilen Gruppen und kennen einander. Sie interagieren miteinander in den Schlafstätten (Grooming und Teilen von Blutmahlzeiten) und auch außerhalb der Schlafstätten bei der Jagd (Ripperger und Carter 2021). Ob die Encephalisation mit einem möglicherweise reziproken Verhalten beim Teilen von Blutmahlzeiten zusammenhängt, ist ungewiss, wenn auch möglich. Die Ungewissheit erstreckt sich dabei vornehmlich auf die nicht geklärte Bewertung, ob es sich beim Teilen von Blutmahlzeiten überhaupt um direkte Reziprozität handelt, oder ob das Verhalten nicht allein schon über wiederholte Interaktionen in einer stabilen Gruppe erklärt werden kann. In der aktuellen Literatur kann man eine Tendenz in diese Richtung wahrnehmen. Möglicherweise geht diese mit einem verstärkten Interesse der Forschungen zum Gruppenleben und zu Netzwerken einher.

4.3 Fortpflanzung bei *Desmodus rotundus*

Der Gemeine Vampir zählt zu den polygynen Arten (McCracken und Wilkinson 2000). Die Männchen kämpfen um die Vormachtstellung in einer Gruppe. Im Schnitt haben sie diese etwa 17 Monate inne. *Desmodus rotundus* ist das ganze Jahr sexuell aktiv. Achtzig Prozent der Begattungen in einer Gruppe erfolgen durch das ranghöchste Tier. Nach sieben Monaten Tragzeit kommt in der Regel ein Junges zur Welt (Wimsatt und Trapido 1952, Schmidt 1978, Wilson 1979). Geburten erfolgen das ganze Jahr über, etwas häufiger jedoch zwischen April und Mai sowie zwischen Oktober und November (Goodwin und Greenhall 1961). Die Jungen wiegen zwischen fünf und sieben Gramm und durchlaufen eine im Vergleich zu anderen Phyllostomidae langsame Entwicklung, in der sie über Monate von der Mutter abhängig sind. Ab dem zweiten Monat werden sie zusätzlich zur Muttermilch auch mit hochgewürgtem Blut gefüttert. Ab dem vierten oder fünften Monat begleiten die Jungtiere ihre Mutter auf der Nahrungssuche und beginnen selbständig Blut zu trinken. Mit fünf Monaten sind sie ausgewachsen, werden jedoch noch bis zu einem Alter von bis zu neun Monaten gesäugt. *Desmodus rotundus* hat damit eine lange Laktationszeit (Schmidt und Manske 1973). Die jungen Weibchen bleiben auch über das Alter von einem Jahr hinaus bei der Gruppe, die jungen Männchen hingegen verlassen die Gruppe noch vor Erreichen der Geschlechtsreife und wandern mindestens drei Kilometer weit ab. Die Tiere werden in einem Alter von 12 bis 18 Monaten geschlechtsreif. Ab einem Alter von zwei Jahren gelten sie als adult. Der Gemeine Vampir kann bis zu 18 Jahre alt werden (Wilkinson 2000). Meist wird das Alter im Freiland mit 9 bis 12 Jahren angegeben. In Gefangenschaft können die Tiere auch älter als 18 Jahre werden.

4.4 Gruppenleben von *Desmodus rotundus*

Eine Kolonie besteht beim Gemeinen Vampir meist aus 20 bis 100 Individuen. Die in der Literatur angeführten Zahlen schwanken jedoch beträchtlich. Es wurden auch Kolonien mit 500 bis 5000 und mit 2000 bis 6000 Individuen beobachtet (Greenhall et al. 1983). Die Schlafplätze werden neben *Desmodus rotundus* auch von etwa 45 anderen Fledermausarten genutzt (Schmidt 1978). Nicht nur für die Gruppengröße, auch für deren Zusammensetzung liegen unterschiedliche Daten vor.

Desmodus rotundus scheint in mehr oder weniger stabilen Gruppen von acht bis zwölf adulten Weibchen und mit der Gruppe eher locker verbundenen Männchen über Jahre hinweg in einem festen Gebiet zu leben. Die Vampirfledermäuse leben nicht in Harems, die von einem Männchen verteidigt werden, sondern die Männchen verteidigen ein Gebiet. Innerhalb eines Schlafplatzes kämpfen Männchen um die Vormachtstellung und verteidigen ihr Gebiet

energisch – zuweilen bis auf den Tod (Wilkinson 1990). Männchen wechseln die Gruppen insofern häufiger als Weibchen, als junge Weibchen in die Gruppe der Mutter integriert werden. Es zeigt sich aber auch, dass Weibchen und mit ihnen die Jungen mehrmals die Woche in einem Gebiet zwischen verschiedenen Schlafplätzen wechseln. Durch die mütterlichen Verwandtschaftslinien finden sich in einer Gruppe mehrere Generationen von Tieren, die unmittelbar miteinander verwandt sind. Biochemische Analysen haben für die väterlichen Verwandtschaftslinien einen Wert von 50 % ausgemacht. Dies deckt sich mit der Beobachtung, dass die Weibchen anders als die Männchen keine Präferenz für einzelne Bäume bzw. Schlafstätten haben. Zudem wechselt etwa alle zwei Jahre ein Weibchen in eine neue Gruppe (Wilkinson 1990). In einer Gruppe also gibt es in den Matrilineen einen hohen Grad an Verwandtschaft, nicht aber zwischen den Matrilineen. Die Gruppen weiblicher Tiere sind recht stabil; man konnte markierte Weibchen über sieben Jahre hinweg in der gleichen Höhle antreffen. Wilkinson berichtet über Studien aus den 1970er Jahren, laut derer zwei Weibchen mehr als zwölf Jahre einen Schlafplatz teilten. Männchen ohne Gruppe von Weibchen scheinen mit anderen Männchen Junggesellengruppen zu bilden.

Das Jagdrevier einer Gruppe findet sich meist im Umkreis von fünf bis acht Kilometern um die Tagesschlafstellen (in manchen Regionen auch im Umkreis von 15 bis 20 km). Aussetzungsexperimente deuten darauf hin, dass die Fledermäuse aber mit einem weit größeren Gebiet vertraut sind. Selbst aus einer Distanz von 120 km kehrten Tiere nach zwei Nächten zurück. Die Reviere scheinen sich zwischen Gruppen nicht zu überlappen (Schmidt, Greenhall und Lopez-Forment 1971, Ruschi 1952). In neueren Untersuchungen zum Jagdverhalten aber zeigte sich, dass bei der Jagd und beim Trinken aus einer Wunde diese gegenüber fremden Fledermäusen anderer Gruppen verteidigt wird (Ripperger und Carter 2021). Es dürfte daher doch zuweilen zu Überlappungen kommen.

Als sicher kann gelten, dass die Individuen einer Gruppe sich untereinander kennen. Die mehr oder minder große Stabilität der Gruppen sowie das Erkennen der Mitglieder spielt eine wesentliche Rolle bei der von Wilkinson beschriebenen Form des Teilens von Nahrung (Wilkinson 1984). Im Teilen von Blut, sowohl zwischen Verwandten als auch zwischen Nichtverwandten innerhalb stabiler Gemeinschaften, sieht Wilkinson einen Selektionsvorteil für Gruppen von Weibchen. Männchen hingegen sind nur locker mit der Gruppe assoziiert. Er argumentiert dafür, dass der Zusammenschluss zwischen den adulten Weibchen eine aktive Auswahl der Individuen erfordere. In erster Linie, um Möglichkeiten für das Teilen von Blut zu gewähren (Wilkinson 1985). Neuere Untersuchungen werfen hier teilweise ein noch anderes

Licht auf das Verhalten und die Rolle männlicher Fledermäuse im Speziellen sowie auf Gruppenzusammensetzungen von Fledermäusen im Allgemeinen.

Für männliche Fledermäuse galt lange die Annahme, dass diese weit weniger sozial agieren als die weiblichen Tiere. Untersuchungen an einer über sieben Monate in Gefangenschaft gehaltenen Gruppe von Tieren zeigten, dass diese ein ausgeprägtes Sozialleben führten (DeNault und McFarlane 1995). Die Männchen der Gruppe verbrachten viel Zeit in räumlicher Nähe zueinander und mit gegenseitigem Grooming. Aggressionen wurden mehr zwischen Weibchen und Männchen als zwischen den Männchen beobachtet. Wurde zuvor nur das Teilen von Blut zwischen Weibchen sowie zwischen Weibchen und den Jungen beobachtet, kam es in dem Versuchszeitraum auch zur Abgabe von Blut von Weibchen an die Männchen. Die Autoren nehmen an, dass es in der Gruppe nur schwache Hierarchien gab und die Männchen sozial akklimatisiert waren. Im Ganzen gelangen DeNault und McFarlane zu dem Schluss, dass das Paradigma einer Gruppenzusammensetzung mit starker Verteidigung der Fortpflanzungsgruppe durch die Männchen und strenger Dominanz zwischen den Männchen überprüft werden sollte.

Für den Zusammenschluss in Gruppen wurde in Computersimulationen aufbauend auf Daten Wilkinsons (Wilkinson 1984) getestet, welchen Einfluss das Teilen von Nahrung auf die Stabilität einer Gruppe hat (Witkowski 2007). Die Untersuchungen Witkowskis sind von dem interessanten Gedanken getragen, aus dem Verhalten der Vampirfledermäuse Strategien für das Energiemanagement von Robotern abzuleiten. Im Modell zeigte sich, dass bei einem hohen durchschnittlichen Jagderfolg eines Tieres die Gruppengröße geringer sein kann als bei einem geringeren durchschnittlichen Jagderfolg. In einer größeren Gruppe kann ein verminderter Jagderfolg durch die höhere Anzahl möglicher Helfer und damit dem Teilen von Blutmahlzeiten kompensiert werden. Tiere, die Nahrung nehmen, nicht aber selbst anderen Mitgliedern der Gruppe helfen (Defektoren), tun dies letztlich auf Kosten der Jungtiere, deren Jagderfolg unter dem der erwachsenen Tiere liegt. Dies schmälert auf längere Sicht den Erfolg der Gruppe. Allzu groß aber werden die Gruppen der Fledermäuse in der Regel nicht. Das kann zum einen an dem durchschnittlich guten Jagderfolg liegen, zum anderen können dabei auch Aspekte des internen Gruppenlebens eine Rolle spielen, wie etwa das Erkennen der Mitglieder. Spannend an den Untersuchungen Witkowskis ist auch, dass eine stabile Gruppe nicht zu viele Jungtiere gleichzeitig haben kann. Jungtiere belasten die Gruppe mehr als Nicht-Helfer. Diese Beobachtung im Modell könnte mit dem Umstand in der Natur zur Deckung gebracht werden, dass die Fledermäuse das ganze Jahr über Jungtiere zur Welt bringen.

4.5 Ernährung und Jagdverhalten von *Desmodus rotundus*

Der Gemeine Vampir ernährt sich ausschließlich von Blut. Er leckt es zumeist aus Bisswunden an Rindern, Pferden, Ziegen, Schafen und Schweinen. Während meist in den Publikationen nur als Nutztiere gehaltene Säugetiere als Wirte benannt werden, sollen nach Greenhall, Joermann und Schmidt auch noch nicht identifizierte Wildtiere und Geflügel als Beute dienen können (Greenhall et al. 1983 sowie Greenhall 1970). Wilkinson nennt Agutis, Hirsche, Tapire und Nabelschweine (Wilkinson 2001).

Kulzer gibt an, dass die Tiere in Gruppen von zwei bis zu zehn Tieren jagen, aber auch alleine. Die Beute wird am Geruch, über das äußere Erscheinungsbild, die abgestrahlte Wärme sowie mit Hilfe von Ortungslauten aufgespürt (Kulzer 2005). Das Tier wird angesprungen und die Fledermaus streckt ihren Kopf ins Fell. Im Nasenaufsatz finden sich Thermorezeptoren mittels derer geeignete Bissstellen lokalisiert werden. Bisse finden sich häufig an Ellenbogen, Beinen, Schwanz, Vulva, After, Schultern, Hornbasis, Ohrenbasis, Schnauze und Hals. Dort wird die Haut eingespeichelt und der offene Mund darauf gedrückt. Der Speichel enthält Antikoagulanzen. Durch Anlecken der Haut bildet sich eine Hautfalte, in die *Desmodus rotundus* durch Schließen des Kiefers hineinbeißt. Die Zähne sind nicht von Zahnschmelz ummantelt. Der Biss ist dadurch besonders scharf. Bei geringer Austrittsmenge von Blut erfolgt ein zweiter Biss an der gleichen Stelle oder die Wunde wird mit der Zungenspitze vertieft (Greenhall et al. 1983). Das austretende Blut wird aufgenommen, indem der Unterkiefer an den Wundrand gedrückt und die Zunge vor und zurück bewegt wird. Es bildet sich eine Blutbrücke. Die Flüssigkeit wird über zwei Rinnen zwischen Lingua und Sublingua in den Mundraum gezogen und gelangt zum Schlund (Mann 1950). Teilweise werden bereits bestehende Wunden übernommen oder alte Wunden wieder geöffnet. Die Fresszeit beträgt zwischen 8 und 40 Minuten (Greenhall et al. 1969, Kulzer 2005). Oft werden 20 bis 30 Minuten angegeben, worauf auch Berechnungen zum Energiegehalt und zur Menge bei einer Abgabe von Blut an einen Artgenossen beruhen (Wilkinson 1984, 2000, Witkowski 2007).

Mitunter wurde beobachtet, dass mehrere Fledermäuse gleichzeitig an einem Beutetier trinken, seltener auch an der gleichen Wunde. Lange vermutete man, dass dies eher nur bei Müttern und Jungtieren vorkomme. Doch schon Sanborn (Sanborn 1931) und auch Crespo, Vanella, Blood und de Carlo beobachteten acht Fledermäuse gleichzeitig an einer Beute (Crespo et al. 1961). Schmidt, Greenhall und Lopez-Forment sahen sieben Tiere an der gleichen Wunde, wobei eines nach dem anderen über einen Zeitraum von drei Stunden trank (Schmidt et al. 1970).

Gerade der Aspekt der Jagd wurde in den letzten Jahren intensiver untersucht. Dabei stand im Fokus des Interesses, ob sich das Gruppenleben der Tiere in den Schlafstätten auch auf das

Jagdverhalten auswirkt. Dabei zeigte sich, dass sich Gruppenmitglieder an Jagdstätten wieder gemeinsam einfinden, nachdem sie separat die Schlafstätte verlassen hatten. Zur Orientierung dienen dabei neu entdeckte Kontaktlauten, sogenannte „n-shaped-calls“ (Ripperger und Carter 2021). Je enger verbunden die Tiere in den Schlafstätten waren, desto häufiger traten sie auch außerhalb in Kontakt. Dies betrifft sowohl Verwandte wie auch Nicht-Verwandte. Beobachtet wurde das soziale Jagen bei Weibchen. Die Beobachtungen stehen in Einklang mit Untersuchungen, denen zufolge reziprokes Teilen von Blutmahlzeiten achtmal wichtiger für die Vorhersage einer Rate für das Teilen von Nahrung ist als allein bei Verwandtschaft (Carter und Wilkinson 2013a). So sind das Teilen von Blutmahlzeiten und soziales Grooming wichtiger für die Gruppe als Verwandtschaft (Carter und Wilkinson 2013b). Es zeigte sich in Versuchen auch, dass gerade Fledermäuse, die in zurückliegenden Begegnungen häufig Nicht-Verwandten Futter gaben, selbst häufiger Blut und in größeren Mengen erhielten. Carter und Wilkinson schließen daraus, dass eine Fledermaus ihr Netzwerk möglicher Helfer erweitern kann, indem sie Nicht-Verwandten hilft. Dafür, dass die Tiere neben den festen Gruppen an den Schlafplätzen auch stabile Gruppen bei der Nahrungssuche bilden, sprechen neben Beobachtungen der Tiere auch Untersuchungen zum Mikrobiom (Yarlagadda, Razik, Malhi und Carter 2021).

Insgesamt eher wenig untersucht ist die Dauer der nächtlichen Nahrungssuche. Die Angaben in der Literatur schwanken zwischen wenigen Stunden und einem eher bimodalen Muster (Turner 1975, Brown 1968, Marinho-Filho und Sazima 1989, Wimsatt 1969). Die Dauer der Nahrungssuche könnte lunarperiodisch schwanken, da Mondlicht die Aktivität zu beeinträchtigen scheint (Erkert 2002). Diesen Umstand sieht Kulzer bei den Fangversuchen nicht immer berücksichtigt (Kulzer 2005). Für diese Einschätzung Kulzers könnte auch sprechen, dass bei den Versuchen von Ripperger und Carter (Ripperger und Carter 2021) die Versuchstiere (in Gefangenschaft gehaltene und in Gefangenschaft geborene Versuchstiere) etwas andere Rhythmen bei der nächtlichen Jagd aufwiesen als die Kontrollgruppe im Freiland: Die für den Versuch zuvor aus dem Freiland gefangenen Tiere verließen ihre Schlafstätte 1,6 Stunden früher als die Tiere im Freiland. Fledermäuse im Freiland brachen 8,3 Stunden nach Sonnenuntergang auf. In Gefangenschaft geborene Tiere brachen 2,0 Stunden früher als Tiere im Freiland zur Jagd auf. Die Dauer der Jagd unterschied sich nicht zwischen den Gruppen; sie betrug durchschnittlich 2,5 Stunden (Ripperger und Carter 2021). Denkbar ist auch, dass Jagdzeiten in Zusammenhang mit Fressfeinden von *Desmodus* stehen und lunarperiodische Aktivitätsmuster eine Folge des Prädatorendrucks ist. Als Fressfeinde von *Desmodus rotundus*

gelten unter natürlichen Bedingungen Eulen, Schlangen und Wollfledermäuse (Greenhall et al. 1983, Schmidt et al. 1971).

Bei einer Blutmahlzeit (Beobachtungen und Messdaten sprechen für nur eine Mahlzeit pro Nacht) werden durchschnittlich etwa 20 ml Blut aufgenommen und die Jagdzeit umfasst um die zwei Stunden. Wilkinson nennt mit Bezug auf McNab eine Menge von 20 bis 30 ml Blut als notwendig für das Überleben über 60 Stunden (McNab 1973, Wilkinson 1990). Die Daten gehen zurück auf Wimsatt und Trapido (Wimsatt und Trapido 1962). Wimsatt und Trapido machten auch eine interessante Beobachtung zu Trinkmengen: So scheinen in Versuchen isoliert lebende Fledermäuse durchschnittlich größere Mengen an Blut aufzunehmen als in Gruppen lebende Fledermäuse (Wimsatt und Trapido 1962). Während die Autoren vornehmlich physiologische Ursachen im Unterschied eines Lebens in Gefangenschaft und im Freiland als Gründe dafür diskutieren, könnten hier auch die neuen Ansätze zu Forschungen über Netzwerkeffekte in Gruppen und Gruppengrößen interessant sein.

Nach der Jagd scheinen die Fledermäuse unmittelbar zu ihren Schlafstätten zurückzukehren. Dieses Verhalten zeigte sich auch in den aktuellen Untersuchungen von Ripperger und Carter. In der Literatur finden sich auch Angaben, dass die Tiere zunächst Verdauungsplätze in der Nähe der Beute aufsuchen, wie auf Bäumen, unter Brücken oder in Tunneln. Dies scheint sich nicht bestätigt zu haben. Darauf weist aber auch schon Wimsatt mit Bezug auf ähnliche Beobachtungen von Dalquest und von Cespo, Vanella, Blood und de Carlo hin (Dalquest 1955, Cespo et al. 1961, Wimsatt 1969).

4.6 Teilen von Blut: Wilkinson (1984) und Fortführungen der Forschung

Nicht immer ist der nächtliche Beutezug erfolgreich. McFarland und Wimsatt zufolge kann *Desmodus rotundus* bis zu drei Tage ohne Nahrung überleben (McFarland und Wimsatt 1969). Das Gewicht und die Körpertemperatur fallen in dieser Zeit drastisch. *Desmodus rotundus* kann keine Energiereserven anlegen (Freitas, Welker, Millan und Pinheiro 2003). Die Tiere sind auf die eine Blutmahlzeit in der Nacht angewiesen. Fällt das Körpergewicht durch Hungern auf einen Wert von 75 % des Ausgangsgewichts, können die Tiere ihren Körper nicht mehr selbst erwärmen. Dies ist etwa 60 Stunden nach der letzten vollen Mahlzeit der Fall (McNab 1973). Der Jagderfolg liegt für erwachsene Tiere bei 93 %, für Jungtiere bei 67 % (Wilkinson 1984). Tiere, die in der Nacht keinen Jagderfolg hatten, betteln nach Wilkinsons Beobachtungen andere um Nahrung an. Den Erkenntnissen Wilkinsons zufolge wird das Blut insbesondere dann hochgewürgt und geteilt, wenn es sich bei den Bettelnden um enge Verwandte handelt. Das Verhalten wird aber auch bei entfernt verwandten Tieren beobachtet, wenn diese

gemeinsame Schlafplätze aufsuchen. In einer definierten Zeitspanne konnte Wilkinson 110-mal das Hochwürgen von Blut beobachten, davon 77-mal zwischen einer Mutter und deren Nachwuchs. Bei 21 der anderen 33 Blutmalzeiten gab es einen gewissen Grad an Verwandtschaft, in 12 der Fälle nicht. Es zeigte sich, dass das Hochwürgen von Blut zwischen nicht oder entfernten Verwandten dann geschieht, wenn die Tiere häufig die gleichen Schlafplätze aufsuchen.

Wilkinson machte Versuche mit einer künstlich zusammengesetzten Gruppe (aus dem Nordwesten von Costa Rica in der Hacienda La Pacifica: vier Weibchen, darunter einmal Großmutter und Enkelin, die anderen nicht verwandt, aber mit hohem Grad an Assoziation; aus dem 50 km entfernt gelegenen Nationalpark Santa Rosa: drei Weibchen, ein Junges und ein nicht mit dieser Gruppe assoziiertes Männchen). Immer eines der Tiere wurde von der Mahlzeit ausgeschlossen und später wieder zur Gruppe hinzugesetzt. Es zeigte sich, dass von insgesamt 13 beobachteten Fällen des Hochwürgens von Blut 12 Fälle in den zuvor bestehenden Gruppen stattfanden und darüber hinaus meist in den gleichen Zweiergruppen. Nur in einem Fall wurde einem Tier der anderen Gruppe Blut gegeben. Dem Männchen wurde nicht geholfen.

Interessante Experimente mit einem vertauschten Versuchsetting und ähnlichen Ergebnissen machten hier kürzlich auch Ripperger, Carter, Duda, Koelpin, Cassens, Kapitzka, Josic, Berrío-Martínez, Page und Mayer mit Gruppen von Fledermäusen, die aus dem Labor ins Freiland entlassen wurden. Auch hier blieben viele der Partnerschaften stabil (Ripperger et al. 2019).

Wilkinson beschreibt das Verhalten des Teilens von Blutmalzeiten als reziproken Altruismus (Wilkinson 2014). Er sieht dabei drei Bedingungen als notwendig an: 1.) Es gibt genügend paarweise Begegnungen, sodass es auch zum Rollentausch kommt und es einen Nettonutzen für die Helfer gibt. 2.) Der Nutzen aus der Hilfe übersteigt die Kosten für die Hilfe. Der Gewinn an Überlebenszeit wird angesichts dessen Lage als höher bewertet als die Abgabe eines Teiles von Nahrung für einen Helfer, der zuvor eine volle Mahlzeit hatte. Zahlen werden mit 400 Sekunden Fütterung angegeben. Dies entspricht etwa zwölf Stunden zusätzliche Überlebenszeit. 3.) Die Tiere müssen einander erkennen und diejenigen nicht füttern, die zuvor selbst keine Hilfe geleistet haben (Wilkinson 1984).

Für eine Ernährungsform wie bei der des Gemeinen Vampirs mit nur einer Mahlzeit pro Nacht, keinerlei Reserven und einem nicht garantierten Jagderfolg, schätzt Wilkinson die jährliche Mortalitätsrate für erwachsene Tiere auf einen Wert von 82 %. Die Beobachtungen aus der Natur legen aber eine Mortalität von 24 % nahe. Wilkinson schlussfolgert daraus, dass das Teilen von Blutmalzeiten von der natürlichen Selektion begünstigt werde (Wilkinson 1990, S. 81).

Auch computerbasierte Modelle legen diese Annahme nahe (Witkowski 2007), wenn hier auch weniger das Erkennen und Ausschließen von Defektoren für die Stabilität einer Gruppe den entscheidenden Faktor für den Erfolg der Gruppe bildet, als vielmehr die Versorgung der Jungtiere ins Gewicht zu fallen scheint. Defektoren können sich selbst versorgen, Jungtiere nicht. In der Modellrechnung konnte gezeigt werden, dass bei einer Gruppengröße von 20 Individuen mit vier Jungtieren und einer angenommenen Erfolgsrate bei der Blutmahlzeit von 93 % die Gruppe auch mit sieben Defektoren stabil blieb. Sinkt die Erfolgsrate, sinkt die Zahl tolerierbarer Defektoren, bis hin zum Verlust der Jungtiere. Die Gruppe wird geschwächt, und die Defektoren sind davon genauso betroffen wie die Helfer.

Es zeigen sich im Modell Netzwerkeffekte, die sich auch in den Untersuchungen an den Fledermäusen immer mehr herausstellen und in Zusammenhang mit einem noch deutlich stärker ausgeprägten Sozialleben stehen als nur dem Teilen von Nahrung. Das Leben in festen Gruppen mit einander bekannten Individuen sichert das Überleben in Anbetracht der herausfordernden Ernährungsweise. Mit Blick auf die bei adulten Tieren relativ hohen Erfolgsraten bei der nächtlichen Jagd wundert es zudem auch nicht, wenn das Hochwürgen von Blut kein ständig zu beobachtendes Phänomen ist. In der aktuellen Untersuchung zum Mikrobiom von *Desmodus rotundus* etwa wurde nur in 29 % der untersuchten Kontakte („mouth-to-body“ und „mouth-to-mouth“) das Teilen von Blut beobachtet (Yarlagadda et al. 2021). Bringt man diese Ergebnisse mit den aktuellen Untersuchungen von Ripperger und Carter zusammen, mag das Teilen von Blut auch deshalb nicht so häufig (nötig) sein, weil Jagdgruppen den Jagderfolg erhöhen und das Hochwürgen weniger häufig notwendig machen. Ripperger und Carter weisen in diesem Zusammenhang darauf hin, dass eine gemeinsame Jagd und das Teilen und Verteidigen von Wunden weniger kostspielig ist als das Hochwürgen von Blut. Die Autoren sprechen von einer Feedbackschleife aus Jagdverhalten und sozialen Präferenzen (Ripperger und Carter 2021, S. 12).

Das Teilen von Blutmahlzeiten ist ein Teil dieses sozialen Systems. In einer festen Gruppe mit einander bekannten Tieren kann ausbleibender Jagderfolg aufgefangen werden, wenn sich ausreichend Tiere an der Hilfe beteiligen. Dies betrifft auch das Aufziehen der Jungtiere, für die mitunter Fütterungen durch nicht-verwandte Gruppenmitglieder beobachtet werden. Verwandtschaft spielt eine Rolle, aber sie spielt nicht die Hauptrolle für das Bilden einer stabilen Gruppe und den Aufbau eines Netzwerks. Wie Experimente von Carter und Wilkinson gezeigt haben, spielt es für das Geben von Nahrung eine um den Faktor 8,5 größere Rolle, zuvor selbst Nahrung empfangen zu haben, als miteinander verwandt zu sein (Carter und Wilkinson 2013a). In etwa zwei Drittel der Fälle waren die Tiere nicht miteinander verwandt. Unter

Verwandten aber wurden größere Mengen Blut abgegeben. Dabei zeigte sich, dass auch Jungtiere auf große Spenden ihrer Mütter mit großen Spenden an ihre hungernden Mütter reagieren. Zudem wurde in den Experimenten etwas beobachtet, was man bereits aus Wilkinsons Daten (Wilkinson 1984) und einer Blutmahlzeit pro Nacht verbunden mit nur einem Aufbruch zur Jagd in einer Nacht ableiten muss und worauf auch Witkowski (Witkowski 2007, S. 311) mit Blick auf die Menge an Blut hinweist: Geht man von einer Spende von Blut umgerechnet auf eine zusätzliche Überlebenszeit von 12 Stunden aus, braucht es für eine dem Hungertod nahe Fledermaus mehr als eine Blutspende. Tatsächlich wurde in Experimenten beobachtet, dass die Tiere durchschnittlich drei Spenden von unterschiedlichen Tieren erhielten. Ein neues Licht werfen die Untersuchungen auch auf die Annahme, es seien bettelnde Tiere, die Nahrung erhielten. In 62 % der Fälle ging das Teilen einer Blutmahlzeit von den Helfern selbst aus. Das Verhalten des Teilens von Blutmahlzeiten scheint nicht aus fehlerhaftem Erkennen von Verwandten zu resultieren, nicht aus dem Bedrängen möglicher Helfer durch bettelnde Fledermäuse und nicht allein aus zufälligen Begegnungen, sondern vielmehr aus stabilen Partnerschaften in verschiedenen sozialen Bereichen (Carter und Wilkinson 2013a).

Inwieweit das Teilen von Blutmahlzeiten ein Beispiel für direkte Reziprozität oder gar für eine Strategie wie TIT FOR TAT ist, kann aus der Fachliteratur und aus den Experimenten an *Desmodus rotundus* nicht eindeutig bewertet werden. Wilkinsons Annahme, Defektoren würden durch das Verweigern von Futter in einer reziproken Situation bestraft (Wilkinson 1984), bedarf dabei stärkerer Voraussetzungen als die Möglichkeit, das Teilen von Blutmahlzeiten allein über Netzwerknutzen zu erklären. Wie Carter und Wilkinson (Carter und Wilkinson 2013a) aber zeigen, sind die Interaktionen der Tiere nicht allein durch Zufall und damit durch ungerichtetes Verhalten zu erklären, sondern eher über ein reziprokes Netzwerk, in dem die Tiere bestimmte Partner anderen vorziehen. Die Autoren sehen die Kooperation bei *Desmodus rotundus* dabei eher in einem biologischen Markt abgebildet als in iterierten dyadischen Interaktionen (Carter und Wilkinson 2013a). Wenn auch Vampirfledermäuse eine bereits recht gut erforschte Tierart sind, hält ihr Sozialleben gewiss noch viele spannende Fragen und Entdeckungen bereit.

Literatur:

James H. Brown (1968) Activity patterns of some neotropical bats, in: *Journal of Mammalogy* 49, S. 754-757, Gerald G. Carter, Ryane Logsdon, Bryan D. Arnold, Angelica Menchaca und Rodrigo A. Medellín (2012) Adult vampire bats produce contact calls when isolated: acoustic variation by species, population, colonies, and individual, in: *PloS One* 7(6), S. 1-11, Gerald G. Carter und Gerald S. Wilkinson (2013a) Food sharing in vampire bats: reciprocal help predicts donations more than

relatedness or harassment, in: *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280, 20122573, G. G. Carter und Gerald S. Wilkinson (2013b) Does food sharing in vampire bats demonstrate reciprocity?, in: *Communicative and Integrative Biology* 6, e25783, S. 1-6, G. G. Carter und Gerald S. Wilkinson (2016) Common vampire bat contact calls attract past food-sharing partners, in: *Animal Behaviour* 116, S. 45-51, J. A. Crespo, J. M. Vanella, B. J. Blood und J. M. de Carlo (1961) Observaciones ecologicas del vampiro "Desmodus R. Rotundus" (Geoffroy) en el norte de Cordoba, in: *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6, S. 131-160, Walter W. Dalquest (1955) Natural history of the vampire bats of eastern Mexico, in: *The American Midland Naturalist* 53, S. 79-87, Hans G. Erkert (2002). Aktivitätsperiodik der Chiropteren, in: *Teilband/Part 61 Volume 2: The Flight of Bats. Morphologie und Funktion der sensorischen Systeme bei Chiropteren (Handbuch der Zoologie)*, S. 83-129, Mariellea B. Freitas, A. F. Welker, S. F. Millan und E. C. Pinheiro (2003) Metabolic responses induced by fasting in the common vampire bat *Desmodus rotundus*, in: *Journal of Comparative Physiology B* 173, S. 703-707, George G. Goodwin und Arthur M. Greenhall (1961) A review of the bats of Trinidad and Tobago. Descriptions, rabies infection, and ecology, in: *Bulletin of the American Museum of Natural History* 122, S. 187-302, A. M. Greenhall, Uwe Schmidt und William Lopez-Forment (1969) Field observations on the mode of attack of the vampire bat (*Desmodus rotundus*) in Mexiko, in: *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México* 40, S. 245-252, A. M. Greenhall (1970) The use of a precipitin test to determine host preferences of the vampire bats, *Desmodus rotundus* and *Diaemus youngi*, in: *Bijdragen tot de Dierkunde* 40(1), S. 36-39, A. M. Greenhall, Gerhard Joermann und Uwe Schmidt (1983) *Desmodus rotundus*, in: *Mammalian Species* 202, S. 1-6, Erwin Kulzer (Hrsg.): *Biologie. Band 3. Chiroptera (Handbuch der Zoologie)*, 2005, Samuel B. Linhart (1975) The biology and control of vampire bats, in: George M. Baer (Hrsg.): *The Natural History of Rabies*, 2. Aufl., S. 221-241, Guillermo F. Mann (1950) Succión de sangre por *Desmodus*, in: *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 1, S. 7-8, Jader Marinho-Filho und Ivan Sazima (1989) Activity patterns of six phyllostomid bat species in southeastern Brazil, in: *Braslian Journal of Biology* 49, S. 777-782, Gary F. McCracken und Gerald S. Wilkinson (2000) Bat Mating Systems, in: Elizabeth G. Crichton und Philip H. Krutzsch (Hrsg.): *Reproductive Biology of Bats*, S. 361-362, William N. McFarland und William A. Wimsatt (1969) Renal function and its relation to ecology of the vampire bat, *Desmodus rotundus*, in: *Comparative Biochemistry and Physiology – Part A: Molecular & Integrative Physiology* 28, S. 985-1006, Brian K. McNab (1973) Energetics and the distribution of vampires, in: *Journal of Mammalogy* 54, S. 131-144, Simon P. Ripperger, Gerald G. Carter, Niklas Duda, Alexander Koelpin, Björn Cassens, Rüdiger Kapitza, Darija Josic, Jineth Berrío-Martínez, Rachel A. Page und Frieder Mayer (2019) Vampire Bats that Cooperate in the Lab Maintain Their Social Networks in the Wild, in: *Current Biology* 19, S. 4139-4144, S. P. Ripperger und Gerald G. Carter (2021) Social foraging in vampire bats is predicted by long-term cooperative relationships, in: *PloS Biology* 19(9), S. 1-17, Augusto Ruschi (1952) Morcegos do estado do Espírito Santo IX, in: *Boletim do Museo de Biologia Professor Mello Leitão* 9A, S. 1-88, Collin C. Sanborn (1931) Protection against vampire bats, in: *Journal of Mammalogy* 12, S. 312-313, Uwe Schmidt und Uwe Manske (1973) Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*), in: *Zeitschrift für Säugetierkunde* 47, S. 143-149, U. Schmidt, Arthur M. Greenhall und William Lopez-Forment (1970) Vampire bat control in Mexico, in: *Bijdragen tot de Dierkunde* 40(1), S. 74-76, U. Schmidt, Arthur M. Greenhall und William Lopez-Forment (1971) Ökologische Untersuchungen der Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*) im Staate Puebla, Mexiko, in: *Zeitschrift für Säugetierkunde* 36, S. 360-370, Uwe Schmidt (1973) Olfactory threshold and odour discrimination of the vampire bat, in: *Periodicum Biologorum* 75, S. 89-92, U. Schmidt: Vampirfledermäuse – Familie Desmodontidae (Chiroptera), 1978, U. Schmidt, Arthur M. Greenhall und William Lopez-Forment (1970) Vampire bat control in Mexico, in: *Bijdragen tot de Dierkunde* 40(1), S. 74-76, U. Schmidt, P. Schlegel, H. Schweizer, G. Neuweiler (1991) Audition in vampire bats, *Desmodus rotundus*, in: *Journal of Comparative Physiology A* 168, S. 45-51, U. Schmidt: Morphologie und Funktion der sensorischen Systeme bei Chiropteren, 2002, in: *Handbuch der Zoologie*, Simon Ripperger und Gerald G. Carter (2021) Social foraging in vampire bats is predicted by long-term cooperative relationships, in: *PloS Biology* 19(9), S. 1-17, Dennis C. Turner: *The vampire bat: a field study in behavior and ecology*, 1975, Gerald S. Wilkinson (1984) Reciprocal food sharing in vampire bats, in: *Nature* 308 (5955), S. 181-184, G. S. Wilkinson (2000) Food Sharing in Vampire Bats, in: *Scientific American, February 1990*, S. 76-82, G. S. Wilkinson (2001) Bat blood donors: Feeding and sharing in vampire bat colonies, in: D. McDonald und S. Noris (Hrsg.): *The new encyclopedia of*

mammals, S. 766-767, Don E. Wilson (1979) Reproductive patterns, in: Robert J. Baker, J. Knox Jones Jr., Dillard C. Carter (Hrsg.): *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*, Part III, S. 317-378, William A. Wimsatt (1962) Responses of captive vampires to cold and warm environment, in: *Journal of Mammalogy* 50, S. 185-191, W. A. Wimsatt (1969) Transient behavior, nocturnal activity patterns and feeding efficiency of vampire bats (*Desmodus rotundus*) under natural conditions, in: *Journal of Mammalogy* 50(2), S. 233-244, Mark Witkowski (2007) Energy sharing for swarms modeled on the common vampire bat, in: *Adaptive Behavior* 15(3), S. 307-328, Karthik Yarlalagadda, Imran Razik, Ripan S. Malhi und Gerald G. Carter (2021) Social convergence of gut microbiomes in vampire bats, in: *Biology Letters* 17, S. 1-6.

Literaturverzeichnis

- Allee, Warder C. (1927). Animal Aggregations, in: *Quarterly Review of Biology* 2, S. 367-398.
- Allee, Warder C. (1938). *The social life of animals*. New York: W.W. Norton & Company.
- Allee, Warder C. (1938/1951). *Cooperation among animals with human implications*. New York: H. Schuman.
- Allen, Benjamin und Martin A. Nowak (2016). There is no inclusive fitness at the level of the individual, in: *ScienceDirect* 12, S. 122-128.
- Allen, Benjamin, Martin A. Nowak und Edward O. Wilson (2013). Limitations of inclusive fitness, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 10(110), S. 20135-20139.
- Arnold, Eckhart (2013). Simulation models of the evolution of cooperation as proofs of logical possibilities. How useful are they?, in: *Etica e Politica* 15(2), S. 101-138.
- Arnold, Eckhart (2015). How models fail. In: *Collective agency and cooperation in natural and artificial systems*. Hrsg. von Catrin Misselhorn. Philosophical Studies Series, Band 122. Cham: Springer. S. 261-279.
- Axelrod, Robert M. (1984). *The Evolution of Cooperation*. New York: Basic Books.
- Axelrod, Robert M. (2005). *Die Evolution der Kooperation: Studienausgabe*. 6. Auflage. München: Oldenbourg.
- Axelrod, Robert M. und William D. Hamilton (1981). The evolution of cooperation, in: *Science* 211, S. 1390-1396.
- Bailer-Jones, Daniela M. (2002). Naturwissenschaftliche Modelle: Von Epistemologie zu Ontologie. In: *Argument und Analyse – Sektionsvorträge*. Hrsg. von Ansgar Beckermann und Christian Nimtz. GAP4e-Proceedings. url: <http://www.gap4.de/pdf/6%20WT01%20Bailer-Jones.pdf>.
- Barrell, Bart, Gillian Air und Clyde Hutchinson (1976). Overlapping genes in bacteriophage ϕ X174, in: *Nature* 264, S. 34-41.
- Baschetti, Riccardo (2007). Evolutionary, neurobiological gene-based solution of the ideological “puzzle” of human altruism and cooperation, in: *Medical Hypotheses* 69, S. 241-249.
- Bateson, William (1928). The problems of heredity and their solution. In: *Scientific Papers of William Bateson*, Band 2. Hrsg. von R. C. Punnett. Cambridge: Cambridge University Press. url: <https://wellcomecollection.org/works/knf7x892>.
- Becker, Gary S. (1974). Altruism, egoism, and genetic fitness: economics and sociobiology, in: *Journal of Economic Literature* 14, S. 817-826.
- Becker, Karl Otwin: *Der Homo oeconomicus als Homo ludens*. Vortrag am 30. Juni 1996 anlässlich des 125-jährigen Stiftungsfestes der Studentenverbindung Leonensia. [Vortragsskript].
- Beckermann, Ansgar (2003). *Einführung in die Logik*. Berlin: de Gruyter.
- Benenson, Itzhak und Paul M. Torrens (2004). *Geosimulation: Automata-based Modeling of Urban Phenomena*. New York: John Wiley and Sons.

- Bergstrom, Theodore C. (1995). On the evolution of altruistic ethical rules for siblings, in: *The American Economic Review* 85, S. 58-81.
- Bergstrom, Theodore C. (2002). Evolution of social behavior: individual and group selection, in: *Journal of Economic Perspectives* 16, S. 67-88.
- Berninghaus, Siegfried K., Karl-Martin Ehrhart und Werner Güth (2010). *Strategische Spiele: Eine Einführung in die Spieltheorie*. 3. Auflage, Berlin, Heidelberg: Springer.
- Beurton, Peter (2005). "Genbegriffe". In: *Philosophie der Biologie: eine Einführung*. Hrsg. von Ulrich Krohs und Georg Toepfer. 1. Auflage, Frankfurt am Main: Suhrkamp. S. 195-211.
- Bielka, Heinz (2002). *Geschichte der Medizinisch-Biologischen Institute Berlin-Buch*. 2. Auflage. Heidelberg: Springer.
- Binmore, Ken (2013). *Spieltheorie*. Stuttgart: Reclam.
- Bonneuil, Christophe (2008). Producing identity, industrializing purity: Elements for a cultural history of genetics. In: *Conference: Heredity in the Century of the Gene (A Cultural History of Heredity IV)*. Preprint 343, Berlin: Max-Planck-Institut für Wissenschaftsgeschichte. S. 81-110.
- Bowles, Samuel (2006). Group competition, reproductive levelling, and the evolution of human altruism, in: *Science* 314, S. 1569-1572.
- Bowles, Samuel (2009). Did warfare among ancestral hunter-gatherers affect the evolution of human social behaviors?, in: *Science* 324, S. 1293-1298.
- Bowles, Samuel und Herbert Gintis (2002). Homo reciprocans, in: *Nature* 415(6868), S. 125-127.
- Bowles, Samuel und Herbert Gintis (2004). The evolution of strong reciprocity: cooperation in heterogeneous populations, in: *Theoretical Population Biology* 65, S. 17-28.
- Boyd, Robert (1989). Mistakes allow evolutionary stability in the repeated Prisoner's Dilemma game, in: *Journal of Theoretical Biology* 136, S. 47-56.
- Boyd, Robert und Peter J. Richerson (2009). Culture and the evolution of human cooperation, in: *Philosophical transactions of the Royal Society B: Biological sciences* 364(1533), S. 3281-3288.
- Boyd, Robert, Herbert Gintis, Samuel Bowles (2010). Coordinated Punishment of Defectors Sustains Cooperation and Can Proliferate When Rare, in: *Science* 328(5978), S. 617-620.
- Boyd, Robert, Herbert Gintis, Samuel Bowles und Peter J. Richerson (2003). The evolution of altruistic punishment, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100, S. 3531-3535.
- Bratman, Michael (1992). Shared co-operative activity, in: *Philosophical Review* 101(2), S. 327-341.
- Bratman, Michael (2014). *Shared Agency: A Planning Theory of Acting Together*. Oxford: Oxford University Press.
- Brosius, Jürgen und Stephen J. Gould (1992). On „genomenclature“: a comprehensive (and respectful) taxonomy for pseudogenes and other „junk DNA“, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 89, S. 10706-10710.

- Brosnan, Sarah F., Ryan L. Earley und Lee A. Dugatkin (2003). Observational Learning and Predator Inspection in Guppies (*Poecilia reticulata*), in *Ethology* 109, S. 823-833.
- Brown, James H. (1968). Activity patterns of some neotropical bats, in: *Journal of Mammalogy* 49(4), S. 754-757.
- Brown, Jerram L. (1983). Cooperation – a biologist’s dilemma. In: *Advances of the study of behaviour*. Hrsg. von J. S. Rosenblatt. New York: Academic Press. S. 1-37.
- Brown, Terence A. (2007). *Genome und Gene. Lehrbuch der molekularen Genetik*. 3. Auflage. Heidelberg: Spektrum.
- Bshary, Redouan und Alexandra S. Grutter (2005). Punishment and partner switching cause cooperative behaviour in a cleaning mutualism, in: *Biology Letters* 1, S. 396-399.
- Bshary, Redouan und Alexandra S. Grutter (2006). Image scoring causes cooperation in a cleaning mutualism, in: *Nature* 441, S. 975-978.
- Buller, David J. (1998). Etiological theories of function: a geographical survey, in: *Biology and Philosophy* 13, S. 505-527.
- Campbell, Neil A. und Jürgen Markl (Hrsg.) (2000). *Biologie*. 2. Auflage. Heidelberg, Berlin [u. a.]: Spektrum Akad. Verlag.
- Carter, Gerald G. (2014). The Reciprocity Controversy, in: *Animal Behavior and Cognition* 1(3), S. 368-386.
- Carter, Gerald G. und Gerald S. Wilkinson (2013a). Food sharing in vampire bats: reciprocal help predicts donations more than relatedness or harassment, in: *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280, 20122573. PMID: PMC3574350, S. 1-6, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2012.2573>.
- Carter, Gerald G. und Gerald S. Wilkinson (2013b). Does food sharing in vampire bats demonstrate reciprocity?, in: *Communicative and Integrative Biology* 6, e25783, S. 1-6, <http://dx.doi.org/10.4161/cib.25783>.
- Carter, Gerald G. und Gerald S. Wilkinson (2016). Common vampire bat contact calls attract past food-sharing partners, in: *Animal Behaviour* 116, S. 45-51.
- Carter, Gerald G., Ryane Logsdon, Bryan D. Arnold, Angelica Menchaca und Rodrigo A. Medellín (2012). Adult vampire bats produce contact calls when isolated: acoustic variation by species, population, colonies, and individual, in: *PloS One* 7 (6), e38791, S. 1-11. doi:10.1371/journal.pone.0038791.
- Coakley, Sarah und Martin A. Nowak (2013). Introduction: Why Cooperation makes a Difference. In: *Evolution, Games, and God: The Principle of Cooperation*. Hrsg. von Martin A. Nowak und Sarah Coakley. Cambridge, Massachusetts und London: Harvard University Press. S. 1-34.
- Collier, John D. (2000). Autonomy and process closure as the basis for functionality. In: *Closure. Emergent Organizations and Their Dynamics*. Hrsg. von J. L. R. Chandler und G. van de Vijver. New York: New York Academy of Sciences. S. 280 - 291.

- Comins, Hugh N., Robert M. May und Michael P. Hassell (1994). Species Coexistence and Self-Organizing Spatial Dynamics, in: *Nature* 370, S. 290-292.
- Connor, Richard C. (1986). Pseudoreciprocity: investing in mutualism, in: *Animal Behaviour* 34, S. 1652-1654.
- Cordero, Otto X., Laura-Anne Ventouras, Edward F. DeLong und Martin F. Polz (2012). Public good dynamics drive evolution of iron acquisition strategies in natural bacterioplankton populations, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (49), S. 20059-20064.
- Crespo, J. A., J. M. Vanella, B. J. Blood und J. M. de Carlo (1961). Observaciones ecológicas del vampiro “*Desmodus R. Rotundus*” (Geoffroy) en el norte de Córdoba, in: *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6, S. 131-160.s
- Cummins, Robert (1975). Functional analysis, in: *Journal of Philosophy* 72, S. 741-764.
- Dalquest, Walter W. (1955). Natural history of the vampire bats of eastern Mexico, in: *The American Midland Naturalist* 53, S. 79-87.
- Darwin, Charles (1859/1985). *The Origin of Species: By Means of Natural Selection, or the Preservation of favoured Races in the Struggle for Life*. London: Penguin Books.
- Darwin, Charles (1859/2002). *Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder die Erhaltung der begünstigten Rassen im Kampfe um's Dasein*. Köln: Parkland Verlag.
- Darwin, Charles (1871). *The Descend of Man, and Selection in Relation to Sex*, Band 2 (I). London: John Murray. url: http://darwin-online.org.uk/converted/pdf/1871_Descent_F937.2.pdf.
- Davies, Paul Sheldon (2001). *Norms of Nature: Naturalism and the Nature of Functions*. Cambridge (MA): The MIT Press.
- Dawkins, Richard (1976/2007). *Das egoistische Gen*. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
- Dawkins, Richard (2016). *The Extended Phenotype: The Long Reach of the Gene*. Oxford: Oxford University Press.
- de Vries, Hugo (1903). *Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung von Arten im Pflanzenreich*, Band II. Leipzig: Veit & comp. url: <https://wellcomecollection.org/works/mxxt5eeh>.
- de Vries, Hugo (1904/1906). *Species and Varieties. Their Origin by Mutation*. 2. Auflage. Chicago: The Open Court Publishing Company; London: Kegan Paul, Trench, Truber & Co. url: <https://wellcomecollection.org/works/n289kcj8>.
- de Waal, Frans B. M. (2000). Attitudinal reciprocity in food sharing among brown capuchin monkeys, in: *Animal Behaviour* 60(2), S. 253-261.
- Diekmann, Andreas (2010). *Spieltheorie: Einführung, Beispiele, Experimente*. 2. Auflage. Reinbek bei Hamburg: Rowohlt-Taschenbuch Verlag.
- Dimitriadou, Sylvia, Svante Winberg, Per-Ove Thörnqvist, Darren P. Croft und Safi K. Darden (2021). Brain monoaminergic activity during predator inspection in the Trinidadian guppy (*Poecilia reticulata*), in: bioRxiv. url: <https://doi/10.1101/2021.11.25.469990>, Preprint.

- Dobzhansky, Theodosius (1970). *Genetics of the Evolutionary Process*. New York: Columbia University Press.
- Doebli, Michael und Christoph Hauert (2005). REVIEWS AND SYNTHESIS: Models of cooperation based on the Prisoner's Dilemma and the Snowdrift game, in: *Ecology letters* 8(7), S. 748-766.
- Dugatkin, Lee Alan (1991). Predator inspection, tit-for-tat and shoaling: a comment on Masters and Waite, in: *Animal Behaviour* 41, S. 898-900.
- Dugatkin, Lee Alan (1992). Tendency to inspect predators predicts mortality risk in the guppy (*Poecilia reticulata*), in: *Behavioral Ecology* 3, S. 124-128.
- Dugatkin, Lee Alan (1997). *Cooperation Among Animals: An Evolutionary Perspective*. Oxford, New York: Oxford University Press.
- Dugatkin, Lee Alan (2008). *Wie kommt die Güte in die Welt? Wissenschaftler erforschen unseren Sinn für den anderen*. Berlin: Berlin University Press.
- Dugatkin, Lee Alan und Michael S. Alfieri (1991a). Guppies and the Tit for Tat strategy: preference based on past interaction, in: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28(4). S. 243-246.
- Dugatkin, Lee Alan und M. S. Alfieri (1991b). Tit-For-Tat in guppies (*Poecilia reticulata*): the relative nature of cooperation and defection during predator inspection, in: *Evolutionary Ecology* 6, S. 300-309.
- Dugatkin, Lee Alan und Jean-Guy J. Godin (1992). Prey approaching predators: a cost-benefit perspective, in: *Annales Zoologici Fennici* 29, S. 233-252.
- Dugatkin, Lee Alan und Andrew Sih (1995). Essay on Contemporary Issues in Ethology: Behavioral Ecology and the Study of Partner Choice, in: *Ethology* 99(4), S. 265-277.
- Dugatkin, Lee Alan und David Sloan Wilson (1993). Fish behaviour, partner choice experiments and cognitive ethology, in: *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 3, S. 368-372.
- Durrett, Richard und Simon A. Levin (1994). The Importance of Being Discrete (and Spatial), in: *Theoretical Population Biology* 46, S. 363-394.
- Eibl-Eibesfeldt, Irenäus (1980). *Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung: Ethologie*. 6. Auflage. München, Zürich: Piper.
- Eisenführ, Franz und Martin Weber (1993). *Rationales Entscheiden*. Berlin: Springer.
- Eriksson, Kimmo und Pontus Strimling (2012). The hard problem of cooperation, in: *Public Library of Science ONE* 7(7), e40325, S. 1-12. doi:10.1371/journal.pone.0040325.
- Erkert, Hans G. (2002). Aktivitätsperiodik der Chiropteren. In: *Teilband/Part 61 Volume 2: The Flight of Bats. Morphologie und Funktion der sensorischen Systeme bei Chiropteren (Handbuch der Zoologie)*. Hrsg. von Hans G. Erkert, Ulla M. Lindhe Norberg und Uwe Schmidt. Berlin: de Gruyter, S. 83-129.
- Etter, Christa (2003). *Nachgründungsdynamik neugegründeter Unternehmen in Berlin im interregionalen Vergleich: Interaktionseffekte zwischen Unternehmen, unternehmerischem Umfeld,*

- Kooperationsbeziehungen und unternehmerischem Erfolg*. Dissertation. FU Berlin.
https://refubium.fu-berlin.de/bitstream/handle/fub188/12172/00_etter.pdf?sequence=1&isAllowed=y
- Falk, Raphael (2004). Long live the genome! So should the gene, in: *History and Philosophy of the Life Sciences* 26, S. 105-121.
- Fehr, Ernst und Urs Fischbacher (2003). The nature of human altruism, in: *Nature* 425, S. 785-791.
- Field, Alexander J. (2001). *Altruistically Inclined?: The Behavioral Sciences, Evolutionary Theory, and the Origins of Reciprocity*. Michigan: University of Michigan Press.
- Fisher, Ronald Aylmer (1930/1999). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press.
- Fodor, Jerry und Massimo Piattelli-Palmarini (2010). *What Darwin Got Wrong*. New York: Farr, Strauss und Giroux.
- Franck, Dierk (1997). *Verhaltensbiologie*. 3. Auflage. Stuttgart [u. a.]: Thieme.
- Freitas, Mariella B., A. F. Welker, S. F. Millan und E. C. Pinheiro (2003). Metabolic responses induced by in the common vampire bat *Desmodus rotundus*, in: *Journal of Comparative Physiology B* 173, S. 703-707. doi: 10.1007/s00360-003-0383-3. Epub 2003 Sep 12. PMID: 13680131.
- Frigg, Roman und Stephan Hartmann (2020). Models in Science. In: *Stanford Encyclopedia of Philosophy*. url: <https://plato.stanford.edu/entries/models-science/#OntoWhatMode>. [zuletzt aufgerufen am: 10.01.2021]
- Fudenberg, Drew und Eric Maskin (1990). Evolution and Cooperation in Noisy Repeated Games, in: *The American Economic Review* 80(2), S. 274-79.
- Gardner, Andy (2019). Quick Guide: The greenbeard effect, in: *Current Biology* 29, R425–R473. url: [https://www.cell.com/current-biology/pdf/S0960-9822\(19\)30391-4.pdf](https://www.cell.com/current-biology/pdf/S0960-9822(19)30391-4.pdf).
- George, Carl Joseph Winder (1960). *Behavioral Interaction of the Pickerel (Esox Niger LeSueur and Esox Americanus LeSueur) and the Mosquito-fish (Gambusia Patruelis (Baird and Girard))*. PhD thesis, Harvard University.
- Gethmann, Carl F. (1995/2004). "Rationalität". In: Jürgen Mittelstraß (Hrsg.). *Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie*, Band 3. 2. Auflage. Stuttgart, Weimar: J.B. Metzler. S. 468-481.
- Ghiselin, Michael T. (1974). A Radical Solution to the Species Problem, in: *Systematic Zoology* 23(4), S. 536-544.
- Ghiselin, Michael T. (1984). "Definition," "Character," and Other Equivocal Terms, in: *Systematic Zoology* 33, S. 104-110.
- Gilbert, Margaret (1990). Walking together: A paradigmatic social phenomenon, in: *Midwest Studies in Philosophy* 15(1), S. 1-14.
- Gilbert, Margaret (2008). Two Approaches to Shared Intention: An Essay in the Philosophy of Social Phenomena, in: *Analyse & Kritik* 30(2), S. 483–514.
- Gilbert, Margaret (2013). *Joint Commitment: How We Make the Social World*. New York: Oxford University Press.

- Gilbert, Walter (1978). Why genes in pieces?, in: *Nature* 271, S. 501.
- Gintis, Herbert (2000). Strong reciprocity and human sociality, in: *Journal of Theoretical Biology* 206, S. 169-179.
- Godin, Jean-Guy J. (1997). Behavioral ecology of fishes: adaptations for survival and reproduction. In: *Behavioral Ecology of Teleost Fishes*. Hrsg. von Jean Guy J. Godin. Oxford: Oxford University Press. S. 1-9.
- Godin, Jean-Guy J. und Scott A. Davis (1995). Who dares, benefits: predator inspection behaviour in the guppy (*Poecilia reticulata*) deters predator pursuit, in: *Proceedings: Biological Sciences* 259 (1355), S. 193-200.
- Godin, Jean-Guy J. und Lee Alan Dugatkin (1996). Female Mating Preference for Bold Males in the Guppy, *Poecilia reticulata*, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 93(19), S. 10262-10267.
- Goldschmidt, Richard (1940/1982). *The Material Basis of Evolution*. New Haven (CT): Yale University Press.
- Goodman, Nelson (1955). *Fact, Fiction, and Forecast*. Cambridge (Mass.): Harvard University Press.
- Goodwin, George G. und Arthur M. Greenhall (1961). A review of the bats of Trinidad and Tobago. Descriptions, rabies infection, and ecology, in: *Bulletin of the American Museum of Natural History* 122, S. 187-302.
- Grafen, Alan (1999). From Darwinism, the individual-as-maximizing-agent analogy and bet-hedging, in: *Proceedings of the Royal Society of London B* 266, S. 799-803.
- Greenhall, Arthur M. (1970). The use of a precipitin test to determine host preferences of the vampire bats, *Desmodus rotundus* and *Diaemus youngi*, in: *Bijdragen tot de Dierkunde* 40(1), S. 36-39.
- Greenhall, Arthur M., Gerhard Joermann und Uwe Schmidt (1983). *Desmodus rotundus*, in: *Mammalian Species* 202, S. 1-6.
- Greenhall, Arthur M., Uwe Schmidt und William Lopez-Forment (1969). Field observations on the mode of attack of the vampire bat (*Desmodus rotundus*) in Mexiko, in: *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México* 40, S. 245-252.
- Gros, François (1991). *Les secrets du gène*. 2. Auflage. Paris: Editions Odile Jacob.
- Güth, Werner (1991). *Game Theory's Basic Question – Who is a Player? Examples, Concepts and Their Behavioral Relevance*, in: *Journal of Theoretical Politics* 3, S. 403-435.
- Güth, Werner (1992). *Spieltheorie und ökonomische (Bei)Spiele*. Berlin, Heidelberg: Springer.
- Haldane, John Burdon Sanderson (1932). *The Causes of Evolution*. London: Longmans Green.
- Haldane, John Burdon Sanderson (1955). Population Genetics, in: *New Biology* 18, S. 34-51.
- Hamilton, William D. (1963). The Evolution of Altruistic Behavior, in: *The American Naturalist* 97(896), S. 1390-1396.
- Hamilton, William D. (1964a, b). The genetical evolution of social behavior I und II, in: *Journal of Theoretical Biology* 7, S. 1-16 und S. 17-52.

- Hamilton, William D. (1996). *Narrow Roads of Gene Land: The Collected Papers of W. D. Hamilton*, Band 1. Oxford, New York, Heidelberg: W. H. Freeman, Springer.
- Hardy, Godfrey H. (1908). *Mendelian proportions in a mixed population*, in: *Science* 28(706), S. 49-50.
- Hauert, Christoph (2006). Evolutionary Dynamics and the Problem of Cooperation (Abstract Vortrag 21. September 2006), unter: https://cftc.ciencias.ulisboa.pt/complex/abstracts/abstract_hauert.pdf. [zuletzt aufgerufen am: 13.09.2021]
- Heil, Martin, Alejandro Barajas-Barron, Domancar Orona-Tamayo, Natalie Wielsch, Ales Svatos und Micky Eubanks (2014). Partner manipulation stabilises a horizontally transmitted mutualism, in: *Ecology Letters* 17(2), S. 185-192.
- Hempel, Carl Gustav (1965). The logic of functional analysis. In: *Aspects of Scientific Explanation and Other Essays in the Philosophy of Science*. Hrsg. von C. G. Hempel. New York: The Free Press; London: Collier-MacMillan. S. 297-330.
- Hofbauer, Josef und Karl Sigmund (2003). Evolutionary Game Dynamics, in: *Bulletin of the American Mathematical Society* 14, S. 479-519.
- Hofstadter, Douglas R. (1983). *Metamagikum. Kann sich in einer Welt voller Egoisten kooperatives Verhalten entwickeln?*, in: *Spektrum der Wissenschaft* 8, S. 8-14.
- Holler, Manfred J., Gerhard Illing und Stefan Napel (2019). *Einführung in die Spieltheorie*. Berlin, Heidelberg: Springer.
- Hull, David L. (1978). A matter of individuality, in: *Philosophy of Science* 45, S. 335-360.
- Huxley, Thomas H. (1860). Darwin on the origin of species, in: *Westminster Review N.S.* 17, S. 541-570 (Collected Essays, vol. 2, London 1893, S. 22-79).
- Huxley, Thomas H. (1888). The struggle for Existence: A Programme, in: *Nineteenth Century* 23, S. 163-165.
- Illies, Christian (2006). *Philosophische Anthropologie im biologischen Zeitalter: zur Konvergenz von Moral und Natur*. 1. Auflage, Frankfurt am Main: Suhrkamp.
- Imhof, Lorens A., Drew Fudenberg und M. A. Nowak (2005). Evolutionary cycles of cooperation and defection, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102(31), S. 10797-10800.
- Jacob, François und Jaques Monod (1961). Genetic Regulatory Mechanisms in the Synthesis of Proteins, in: *Journal of Molecular Biology* 1961(3), S. 318-356. url: https://www.gs.washington.edu/academics/courses/braun/55106/readings/jacob_and_monod.pdf.
- Jacob, François (1977). Evolution and Tinkering, in: *Science* 196(4295), S. 1161-1166.
- Jacob, François (1988). *Die Innere Statue: Autobiographie des Genbiologen und Nobelpreisträgers*. Ammann: Zürich.
- Jennings, Herbert S. (1911). „Genotype“ and „pure line“, in: *Science* 34(885), S. 841-842.
- Johannsen, Wilhelm (1909). *Elemente der exakten Erblchkeitslehre: mit Grundzügen der biologischen Variationsstatistik; in dreißig Vorlesungen*. Jena: G. Fischer.

- Johannsen, Wilhelm (1911). The genotype conception of heredity, in: *The American Naturalist* 45, S. 129-159.
- Johannsen, Wilhelm (1923). Some remarks about units in heredity, in: *Hereditas* 4, S. 133-141.
- Junker, Thomas (2006). *Die Evolution des Menschen*. München: C. H. Beck.
- Kandori, Michihiro (1992). Social norms and community enforcement, in: *The Review of Economic Studies* 59, S. 63-80.
- Kappeler, Peter M. (2006). *Verhaltensbiologie*. Berlin, Heidelberg [u. a.]: Springer.
- Kappeler, Peter M. und Carel van Schaik (2006). *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution*. Berlin: Springer.
- Kerr, Benjamin, Peter Godfrey-Smith und Marcus W. Feldmann (2004). What is altruism?, in: *Trends in Ecology & Evolution* 19(3), S. 135-140.
- Koenig, Walter D. (1988). Reciprocal Altruism in Birds: A Critical Review, in: *Ethology and Sociobiology* 9, S. 73-84.
- Kohlberg, Elon und Jean-Francois Mertens (1986). On the strategic stability of equilibria, in: *Econometrica* 54(5), S. 1003-1039.
- Kohler, Robert E. (1994). *Lords of the Fly: Drosophila Genetics and the Experimental Life*. Chicago und London: The University of Chicago Press.
- Kollock, Peter (1998). Social Dilemmas – The Anatomy of Cooperation, in: *Annual Review of Sociology* 24(1), S. 183-214.
- Kraines, David und Vivian Kraines (1989). Pavlov and the prisoner's dilemma, in: *Theory and Decision* 26, S. 47-79.
- Krohs, Ulrich (2004). *Eine Theorie biologischer Theorien: Status und Gehalt von Funktionsaussagen und informationstheoretischen Modellen*. Berlin; Heidelberg [u. a.]: Springer.
- Krohs, Ulrich und Georg Toepfer (Hrsg.) (2005). *Philosophie der Biologie: eine Einführung*. 1. Auflage. Frankfurt am Main: Suhrkamp.
- Kropotkin, Pëtr Alekseevič (1902/2008). *Mutual Aid: A Factor of Evolution*. London: Forgotten Books.
- Kulzer, Erwin (Hrsg.) (2005). *Biologie. Band 3. Chiroptera (Handbuch der Zoologie)*. Berlin: de Gruyter.
- Landwehrmann, Friedrich (1976/2017). "Kooperation". In: *Historisches Wörterbuch der Philosophie (HWPh)* online. Hrsg. von Joachim Ritter, Karlfried Gründer und Gottfried Gabriel. Schwabe Verlag. doi:10.24894/HWPh.2062.
- Laubichler, Manfred D. (2005). Systemtheoretische Organismuskonzeption. In: *Philosophie der Biologie: eine Einführung*. Hrsg. von Ulrich Krohs und Georg Toepfer. 1. Auflage, Frankfurt am Main: Suhrkamp. S. 109-124.
- Lawrence, Eleanor und Henderson, Isabelle F. (2000). *Henderson's Dictionary of Biological Terms*. 12. Auflage. Harlow [u. a.]: Prentice Hall.

- Lehmann, Laurent und Laurent Keller (2006). The evolution of cooperation and altruism – a general framework and a classification of models, in: *Journal of Evolutionary Biology* 19(5), S. 1365-76.
- Lehrman, Daniel S. (1970). Semantic and conceptual issues in the nature-nurture problem. In: *Development and the Evolution of Behaviour: Essays in Memory of T. C. Schneirla*. Hrsg. von Lester R. Aronson. San Francisco: Freeman. S. 17-52.
- Leopold-Wildburger, Ulrike, Reinhard Selten und Werner Güth: *Mathematische Theorie strategischer Spieler oder kurz nichtkooperative Spieltheorie* [Manuskript].
- Li, Yinuo, Hong Sun, Xioayuan Ma, Ann Lu, Renate Lux, David R. Zusman und Wenyan Shi (2003). Extracellular polysaccharides mediate pilus retraction during social motility of *Myxococcus xanthus*, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100, S. 5443-5448.
- Licht, Thomas (1989). Discriminating between Hungry and Satiated Predators: The Response of Guppies (*Poecilia reticulata*) from High and Low Predation Sites, in: *Ethology* 82(3), S. 238-243.
- Liebermann, Erez, Christoph Hauert und Martin A. Nowak (2005). Evolutionary dynamics on graphs, in: *Nature* 433, S. 312-316.
- Lincoln, Roger L., Geoffrey A. Boxshall und Paul F. Clark (1998). *A Dictionary of Ecology, Evolution and Systematics*. 2. Auflage. Cambridge: Cambridge University Press.
- Linhart, Samuel B. (1975). The biology and control of vampire bats. In: *The Natural History of Rabies*. Hrsg. von George M. Baer. 2. Auflage. New York, London u. a.: Academic Press. S. 221-241.
- Linné, Carl von (1736). *Fundamenta Botanica, quae Majorum Operum Prodrumi instar Theoriam Scientiae Botanices per breves Aphorismos tradunt*. Amsterdam: Salomon Schouten. url: <https://linnean-online.org/119998/#?s=0&cv=17>.
- Linné, Carl von (1737). *Genera plantarum eorumque characteres naturales secundum numerum, figuram, situm, & proportionem omnium fructificationis partium*. Leiden: Conrad Wishoff. url: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/141482#page/7/mode/1up>.
- Linné, Carl von (1764). *Museum Ludovicae Ulrica Reginae Suecorum, Gothorum, Vandalorumque*. Holmiae (Stockholm): Laur. Salvius. url: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/209402#page/7/mode/1up>.
- Lombardo, Michael P. (1985). Mutual Restraint in Tree Swallows: A Test of the TIT FOR TAT Model of Reciprocity, in: *Science* 227, S. 1363-1365.
- Lombardo, Michael P. (1990). Tree Swallows and TIT FOR TAT. Response to Koenig, in: *Ethology and Sociobiology* 11, S. 521-528.
- Lorenz, Kuno (1995/2004). "Antinomie". In: *Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie*, Band 1. 2. Auflage. Hrsg. von Jürgen Mittelstraß. Stuttgart, Weimar: J.B. Metzler. S. 131-132.
- Lorenz, Kuno (1995/2004). "Klasse (logisch)". In: *Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie*, Band 2. 2. Auflage. Hrsg. von Jürgen Mittelstraß. Stuttgart, Weimar: J.B. Metzler. S. 403-405.
- Lorenz, Kuno (1995/2004). "Merkmal". In: *Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie*, Band 2. 2. Auflage. Hrsg. von Jürgen Mittelstraß. Stuttgart, Weimar: J.B. Metzler. S. 850-851.

- Luce, Robert Duncan und Howard Raiffa (1957). *Games and Decisions*. New York: Wiley.
- Luhmann, Niklas (1964a). Funktionale Methode und Systemtheorie, in: *Soziale Welt* 15, S. 1-25.
- Luhmann, Niklas (1964b). Zweck – Herrschaft – System. Grundbegriffe und Prämissen Max Webers, in: *Der Staat* 3, S. 129-158.
- Luhmann, Niklas (1987/2018). *Soziale Systeme: Grundriß einer allgemeinen Theorie*. 17. Auflage. Frankfurt am Main: Suhrkamp.
- Luhmann, Niklas (2020). *Einführung in die Systemtheorie*. 8. Auflage. Hrsg. von Dirk Baecker. Transkription der im Wintersemester 1991/92 an der Universität Bielefeld von Niklas Luhmann gehaltenen Vorlesung. Heidelberg: Carl-Auer.
- Magurran, Anne E. (1990). The adaptive significance of schooling as an antipredator defense in fish, in: *Annales Zoologici Fennici* 27, S. 51-66.
- Magurran, Anne E. und Anthony Higham (1988). Information Transfer across Fish Shoals under Predator Threat, in: *Ethology* 78(2), S. 153-158.
- Mann, Guillermo F. (1950). Succión de sangre por *Desmodus*, in: *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 1, S. 7-8. url: <http://www.memoriachilena.gob.cl/archivos2/pdfs/MC0066041.pdf>.
- Marinho-Filho, Jader und Ivan Sazima (1989). Activity patterns of six phyllostomid bat species in southeastern Brazil, in: *Brasilian Journal of Biology* 49, S. 777-782.
- Marx, Karl (1872/1972). *Das Kapital: Kritik der Politischen Ökonomie*. In: Marx-Engels-Werke (MEW), Band 23. Berlin: Dietz.
- May, Robert M. (1987). More evolution of cooperation, in: *Nature* 327(6117), S. 15-17.
- May, Robert M. (2006). Network Structure and the Biology of Populations, in: *Trends in Ecology and Evolution* 21, S. 394-399.
- Maynard Smith, John (1964). Group selection and kin selection, in *Nature* 201, S. 1145-1147.
- Maynard Smith, John und George R. Price (1973). The Logic of Animal Conflict, in: *Nature* 246(5427), S. 15-18.
- Mayr, Ernst (1955). Integration of genotypes: synthesis. Cold Spring Harbor Symp., in: *Quantitative Biology* 20, S. 327-333.
- Mayr, Ernst (1959). What are we? Cold Spring Harbor Symp., in: *Quantitative Biology* 24, S. 1-14.
- Mayr, Ernst und Peter D. Ashlock (1991). *Principles of Systematic Zoology*. 2. Auflage. New York, NY; Hamburg [u. a.]: McGraw-Hill.
- McCracken, Gary F. und Gerald S. Wilkinson (2000). Bat Mating Systems. In: *Reproductive Biology of Bats*. Hrsg. von Elizabeth G. Crichton und Philip H. Krutzsch. London and San Diego: Academic Press. S. 361-362.
- McFarland, David (Hrsg.) (1987). *The Oxford Companion to Animal Behaviour*. Oxford [u. a.]: Oxford University Press.

- McFarland, William N. und William A. Wimsatt (1969). Renal function and its relation to ecology of the vampire bat, *Desmodus rotundus*, in: *Comparative Biochemistry and Physiology – Part A: Molecular & Integrative Physiology* 28, S. 985-1006.
- McLaughlin, Peter (2001). *What Functions Explain: Functional Explanation and Self-Reproducing Systems*. Cambridge [u. a.]: Cambridge University Press.
- McLaughlin, Peter (2005). "Funktion". In: *Philosophie der Biologie: eine Einführung*. Hrsg. von Ulrich Krohs und Georg Toepfer. 1. Auflage, Frankfurt am Main: Suhrkamp. S. 19-35.
- McLaughlin, Peter (2007). On selection of, for, with and against. In: *Thinking about Causes: from Greek Philosophy to Modern Physics*. Hrsg. von Peter K. Machamer und Gereon Wolters. Pittsburgh, Pa.: University of Pittsburgh Press. S. 265-283.
- McLaughlin, Peter (2010). *What Fodor got right about Darwin and what he didn't*. Unveröffentlicht.
- McLaughlin, Peter (2011). The Arrival of the Fittest: what natural selection explains. In: *Explanation, Prediction, and Confirmation*, Band 2. Hrsg. von Dennis Dieks, Wenceslao J. Gonzalez, Stephan Hartmann, Thomas Uebel und Marcel Weber. Dordrecht; New York, NY: Springer. S. 203-222.
- McLaughlin, Peter und Hans-Jörg Rheinberger (1982). Darwin und das Experiment, in: *Dialektik* 5, S. 27-43.
- McLaughlin, Peter und Hans-Jörg Rheinberger (1985). Darwin und der Begriff des Organismus. In: *Organismus und Selektion – Probleme der Evolutionsbiologie: 17. Arbeitsgespräch zu Fragen der Phylogenetik und Systematik in der Außenstelle Lochmühle, 25.-27. März 1983*; mit Beiträgen von Kurt Bayertz [u. a.], Band 35. Aufsätze und Reden der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. Frankfurt am Main: Kramer. S. 7-22.
- McNab, Brian K. (1973). Energetics and the distribution of vampires, in: *Journal of Mammalogy* 54, S. 131-144.
- Medicus, Gerhard, Gabriele Uhl und Marcus Anhäuser (2002). "Kooperation". In: *Lexikon der Biologie*, Band 8. Heidelberg: Spektrum Akad. Verlag. S. 168.
- Mendel, Gregor (1865/1901). *Versuche über Pflanzenhybriden*. Leipzig: Wilhelm Engelmann. url: <https://archive.org/details/versucheberpfla00tschgoog/mode/2up?ref=ol&view=theater>.
- Metzler Lexikon Philosophie: url: www.spektrum.de/lexikon/philosophie/kooperation/1150. [zuletzt aufgerufen am: 14.05.2021]
- Meyer, Martin F. (1999). "Kooperation". In: *Metzler Philosophielexikon*. Hrsg. von Peter Prechtel und Franz-Peter Burkard. Stuttgart: J.B. Metzler. S. 303.
- Milinski, Manfred (1987). TIT FOR TAT in sticklebacks and the evolution of cooperation, in: *Nature* 325, S. 433-435.
- Milinski, Manfred (1990). No alternative to tit-for-tat cooperation in sticklebacks, in: *Animal Behaviour* 39(5), S. 989-991.
- Milinski, Manfred, David Külling und Rolf Kettler (1990). Tit for Tat: sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) 'trusting' a cooperating partner, in: *Behavioral Ecology* 1, S. 7-11.

- Milinski, Manfred, Dominik Pflüger, David Külling und Rolf Kettler (1990). Do Sticklebacks Cooperate Repeatedly in Reciprocal Pairs?, in: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27, S. 17-21.
- Mill, John Stuart (1848/1965). *Principles of Political Economy: With Some of Their Applications to Social Philosophy*. Toronto: University of Toronto Press.
- Mittelstraß, Jürgen (1995/2004). "Eigenschaft". In: *Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie*, Band 1. 2. Auflage. Hrsg. von Jürgen Mittelstraß. Stuttgart, Weimar: J.B. Metzler. S. 522-523.
- Morgan, Thomas Hunt (1917). The theory of the gene, in: *The American Naturalist* 51, S. 513-544.
- Morgan, Thomas Hunt (1932). *The Scientific Basis of Evolution*. New York: W. W. Norton & Company.
- Morgan, Thomas Hunt (1935). The relation of genetics to physiology and medicine, in: *Scientific monthly* 41(1), S. 5-18.
- Morgan, Thomas Hunt und Clara J. Lynch (1912). The linkage of two factors in Drosophila that are not sex-linked, in: *The Biological Bulletin* 23, S. 174-182.
- Morison, Robert (1669). *Hortus regius Blesensis auctus*. Londini: Typis Tho. Roycroft impensis Jacobi Allestry.
- Morton, Arthur L. (1962). *The Life and Ideas of Robert Owen*. London: Lawrence & Wishart.
- Mueller, Ulrich (Hrsg.) (1990). *Evolution und Spieltheorie*. München: Oldenbourg.
- Müller-Wille, Staffan und Hans-Jörg Rheinberger (2009). *Das Gen im Zeitalter der Postgenomik. Eine wissenschaftshistorische Bestandsaufnahme*. Frankfurt am Main: Suhrkamp.
- Muller, Hermann J. (1922). Variation due to change in the individual gene, in: *The American Naturalist* 56, S. 32-50.
- Nagel, Ernest (1961). *The Structure of Science: Problems in the Logic of Scientific Explanation*. New York [u. a.]: Harcourt, Brace and World.
- Nash, John F. (1950). Equilibrium Points in N-Person Games, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 36, S. 48-49.
- Nash, John F. (1951). Non-Cooperative Games, in: *Annals of Mathematics* 54, S. 286-295.
- Neander, Karen (1991). Functions as selected effects: the conceptual analyst's defense, in: *Philosophy of Science* 58, S. 168-184.
- Neumann, John von (1928). Zur Theorie der Gesellschaftsspiele, in: *Mathematische Annalen* 100, S. 295-320.
- Neumann, John von (1966). *Theory of Self-Reproducing Automata*. Hrsg. von Arthur W. Burks. Urbana und London: University of Illinois Press.
- Neumann, John von und Oskar Morgenstern (1944/1953). *Theory of Games and Economic Behavior*. Princeton: Princeton University Press.
- Nisbet, Robert A. (1968). "Cooperation". In: *International encyclopedia of the social sciences*, Band 3. Hrsg. von David L. Sills und Robert K. Merton. New York: Macmillan. S. 384-390.
- Nowak, Martin A. (2004). Prisoners of the dilemma, in: *Nature* 427(6974), S. 491-491.

- Nowak, Martin A. (2006). Five Rules for the Evolution of Cooperation, in: *Science* 314(5805), S. 1560-1563.
- Nowak, Martin A. (2011). *SuperCooperators: Altruism, Evolution, and Why We Need Each Other to Succeed*. New York: The Free Press.
- Nowak, Martin A. (2013a). Natural Cooperation. In: *Neurosciences and the Human Person: New Perspectives on Human Activities. The Proceedings of the Working Group, 8.-10. November 2012*. Hrsg. von Antonio M. Battro, Stanislas Dohaene, Marcelo Sánchez Sorondo und Wolf J. Singer. Vatican City: Pontifical Academy of Sciences, *Scripta Varia* 121. S. 237-240.
- Nowak, Martin A. (2013b). Five Rules for the Evolution of Cooperation. In: *Evolution, Games, and God: The Principle of Cooperation*. Hrsg. von Martin A. Nowak und Sarah Coakley. S. 99-114.
- Nowak, Martin A. (2013c). *Kooperative Intelligenz: Das Erfolgsgeheimnis der Evolution*. 1. Auflage, München: C.H. Beck.
- Nowak, Martin A. (2014). Warum sind wir hilfsbereit?, in: *Spektrum Spezial Biologie – Medizin – Hirnforschung* 1/2014, S. 78-83.
- Nowak, Martin A. und Benjamin Allen (2015). Inclusive fitness theorizing invokes phenomena that are not relevant for the evolution of eusociality, in: *Public Library of Sciences Biology* 13(4): e1002134. url: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002134>.
- Nowak, Martin A. und Robert M. May (1992). Evolutionary Games and Spatial Chaos, in: *Nature* 359, S. 826-829.
- Nowak, Martin A. und Karl Sigmund (1992). Tit for Tat in heterogenous populations, in: *Nature* 355, S. 250-253.
- Nowak, Martin A. und Karl Sigmund (1993). A strategy of win-stay, lose-shift that outperforms tit-for-tat in the prisoner's dilemma game, in: *Nature* 364, S. 56-58.
- Nowak, Martin A. und Karl Sigmund (1994). The alternating prisoner's dilemma, in: *Journal of Theoretical Biology* 168, S. 219-226.
- Nowak, Martin A. und Karl Sigmund (1998a). Evolution of indirect reciprocity by image scoring, in: *Nature* 393, S. 573-577.
- Nowak, Martin A. und Karl Sigmund (1998b). The Dynamics of Indirect Reciprocity, in: *Journal of Theoretical Biology* 194, S. 561-574.
- Nowak, Martin A. und Karl Sigmund (1999). Phage-lift for game theory, in: *Nature* 398, S. 367-368.
- Nowak, Martin A. und Karl Sigmund (2004) Evolutionary Dynamics of Biological Games, in: *Science* 303, S. 793-799.
- Nowak, Martin A., Corina E. Tarnita und Tibor Antal (2010). Evolutionary dynamics in structured populations, in: *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365, S. 19-30.
- Ohtsuki, Hishashi, Christoph Hauert, Erez Liebermann und Martin A. Nowak (2006). A simple rule for the evolution of cooperation on graphs and social networks, in: *Nature* 441, S. 502-505.

- Oyama, Susan (1985/2000). *The Ontogeny of Information: Developmental Systems and Evolution*. 2. Auflage. Durham (NC): Duke University Press.
- Panchanathan, Karthik und Robert Boyd (2004). Indirect Reciprocity Can Stabilize Cooperation without the Second-Order Free Rider Problem, in: *Nature* 432, S. 499-502.
- Pimentel, Ana Flávia Nogueira, Tamires dos Santos Carvalho, Fernando Lima, Monica Lima-Maximino, Marta Candeias Soares, Caio Maximino (2019). Conditional approach as cooperation in predator inspection: A role for serotonin?, in: *Behavioural Brain Research* 365, S. 164-169.
- Pimentel, Richard A. und Rhonda Riggings (1987). The nature of classic data, in: *Cladistics* 3, S. 201-209.
- Pitcher, Tony J. (Hrsg.) (1986). *The behaviour of teleost fishes*. London & Sydney: Croom Helm.
- Pitcher, Tony J. (1991). Who Dares, Wins: The Function and Evolution of Predator Inspection Behaviour in Shoaling Fish, in: *Netherlands Journal of Zoology* 42, S. 371-391.
- Pradel, Julia, Harald A. Euler, Detlef Fetchenhauer (2009). Spotting altruistic dictator game players and mingling with them: the elective assortment of classmates, in: *Evolution and Human behavior* 30, S. 103-113.
- Press, William H. und Freeman J. Dyson (2012). Iterated Prisoner's Dilemma contains strategies that dominate any evolutionary opponent, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences – PNAS* 109(26), S. 10409-10413.
- Price, George R. (1970). Selection and Covariance, in: *Nature* 227, S. 520-552.
- Quine, Willard Van Orman (1969). *Ontological Relativity and Other Essays*. New York: Columbia University Press.
- Rádl, Emanuel (1905/1909-13). *Geschichte der Biologischen Theorien: Geschichte der Entwicklungstheorien in der Biologie des XIX. Jahrhunderts*, Band 2. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann. url: <https://archive.org/details/geschichtederbio00rd>.
- Rapoport, Anatol (1998). *Decision Theory and Decision Behaviour*. London: Macmillan.
- Rapoport, Anatol und Albert M. Chammah (1965/2009). *Prisoner's Dilemma*. Ann Arbor: The University of Michigan Press. url: <https://www.press.umich.edu/pdf/9780472061655-fm.pdf>.
- Ratnieks, Francis L. W., Kevin R. Foster und Tom Wenseleers (2011). Darwin's special difficulty: the evolution of "neuter insects" and current theory, in: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65, S. 481-492.
- Rheinberger, Hans-Jörg (2006). *Experimentalsysteme und epistemische Dinge*. Göttingen: Wallstein.
- Rheinberger, Hans-Jörg und Staffan Müller-Wille (2009). *Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts*. Frankfurt am Main: Fischer Taschenbuch.
- Richerson, Peter J. und Robert Boyd (2005). *Not by Genes Alone: How Culture Transformed Human Evolution*. Chicago: University of Chicago Press.
- Rieck, Christian (2007). *Spieltheorie – eine Einführung*. Eschborn: Christian Rieck Verlag.

- Rieppel, Oliver C. (2007). Species: kind of individuals or individuals of a kind, in: *Cladistics* 23, S. 373-384.
- Ripperger, Simon P., Gerald G. Carter, Niklas Duda, Alexander Koelpin, Björn Cassens, Rüdiger Kapitza, Darija Josic, Jineth Berrío-Martínez, Rachel A. Page und Frieder Mayer (2019). Vampire bats that cooperate in the lab maintain their social networks in the wild, in: *Current Biology* 19, S. 4139-4144.
- Ripperger, Simon P. und Gerald G. Carter (2021). Social foraging in vampire bats is predicted by long-term cooperative relationships, in: *PloS Biology* 19(9), S. 1-17: e3001366. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001366>.
- Ritter, Joachim, Karlfried Gründer und Gottfried Gabriel (Hrsg.) (1976). *Historisches Wörterbuch der Philosophie*, Band 4. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft.
- Roughley, Neil (2015). Resentment, empathy, and moral normativity. In: *Forms of Fellow Feeling: Empathy, Sympathy, Concern and Moral Agency*. Hrsg. von Neil Roughly und Thomas Schramme. Cambridge: Cambridge University Press. S. 225-247.
- Rubinstein, Ariel (1991). Comments on the interpretation of Game Theory, in: *Econometrica* 59, S. 909-924.
- Ruschi, Augusto (1952). Morcegos do estado do Espírito Santo IX, in: *Boletim do Museu de Biologia Professor Mello Leitão* 9A, S. 1-88.
- Ruse, Michael (1971). Functional statements in biology, in: *Philosophy of Science* 38, S. 87-95.
- Russell Hardin (1971). Collective action as an agreeable N-Prisoner's Dilemma, in: *Behavioral Science* 16, S. 472-481.
- Sachs, Joel L., Ulrich G. Mueller, Thomas P. Wilcox und James J. Bull (2004). The evolution of cooperation, in: *The Quarterly Review of Biology* 79, S. 135-160.
- Sanborn, Collin C. (1931). Protection against vampire bats, in: *Journal of Mammalogy* 12, S. 312-313.
- Schaxel, Julius (1919/1922). *Grundzüge der Theoriebildung in der Biologie*. 2. Auflage. Jena: Gustav Fischer.
- Schmidt, Uwe (1973). Olfactory threshold and odour discrimination of the vampire bat, in: *Periodicum Biologorum* 75, S. 89-92.
- Schmidt, Uwe (1978). *Vampirfledermäuse – Familie Desmodontidae (Chiroptera)*. Neue Brehm-Bücherei Nr. 515. Wittenberg: Ziemsen.
- Schmidt, Uwe (2002). Morphologie und Funktion der sensorischen Systeme bei Chiropteren. In: *Teilband/Part 61 Volume 2: The Flight of Bats. Morphologie und Funktion der sensorischen Systeme bei Chiropteren (Handbuch der Zoologie)*. Hrsg. von Ulla M. Lindhe Norberg, Uwe Schmidt und Hans Erkert. Berlin: de Gruyter, S. 29-82.
- Schmidt, Uwe, Arthur M. Greenhall und William Lopez-Forment (1970). Vampire bat control in Mexico, in: *Bijdragen tot de Dierkunde* 40(1), S. 74-76.

- Schmidt, Uwe, Arthur M. Greenhall und William Lopez-Forment (1971). Ökologische Untersuchungen der Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*) im Staate Puebla, Mexiko, in: *Zeitschrift für Säugetierkunde* 36, S. 360-370.
- Schmidt, Uwe und Uwe Manske (1973). Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*), in: *Zeitschrift für Säugetierkunde* 47, S. 143-149.
- Schmidt, Uwe, P. Schlegel, H. Schweizer und G. Neuweiler (1991). Audition in vampire bats, *Desmodus rotundus*, in: *Journal of Comparative Physiology A* 168, S. 45-51.
- Schwartz, Sara (2000). The differential concept of the gene: past and present. In: *The Concept of the Gene in Development and Evolution. Historical and Epistemological Perspectives*. Hrsg. von Peter J. Beurton, Raphael Falk und Hans-Jörg Rheinberger. Cambridge: Cambridge University Press. S. 26-39.
- Sellars, Wilfried (2002). *Der Empirismus und die Philosophie des Geistes*. 2. Auflage, Paderborn: Mentis.
- Selten, Reinhard (1965). Spieltheoretische Behandlung eines Oligopolmodells mit Nachfrageträgheit, in: *Zeitschrift für die gesamte Staatswissenschaft* 12, S. 301-324.
- Selten, Reinhard (1975). Reexamination of the Perfectness Concept for Equilibrium Points in Extensive Games, in: *International Journal of Game Theory* 4, S. 25-55.
- Selten, Reinhard (1978). The chain store paradox, in: *Theory and Decision* 9, S. 127-159.
- Selten, Reinhard und Peter Hammerstein (1984). Gaps in Harley's argument on evolutionarily stable learning rules and in the logic of "tit for tat", in: *Behavioral and Brain Sciences* 7(1), S. 115-16.
- Selten, Reinhard und Axel Ostmann (2001). Imitation Equilibrium, in: *Homo Oeconomicus* 18, S. 111-150.
- Shi, Wenyuan und David R. Zusman (1993). The two motility systems of *Myxococcus xanthus* show different selective advantages on various surfaces, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 90, S. 3378-3382.
- Shubik, Martin (Hrsg.) (1965). *Sozialtheorie und Sozialwissenschaften*. Frankfurt am Main: S. Fischer.
- Sieg, Gernot (2005). *Spieltheorie*. 2. Auflage. München, Wien: Oldenbourg.
- Simpson, George Gaylord (1967). *The Meaning of Evolution*. 2. Auflage. New Haven: Yale University Press.
- Smith, Adam (1774). *An Inquiry into the Nature and Causes of the Wealth of Nations*. Band 1. url: https://www.google.de/books/edition/An_Inquiry_Into_the_Nature_and_Causes_of/WrBaAAAACAAJ?hl=de&gbpv=1&dq=%22An+Inquiry+into+the+Nature+and+Causes+of+the+Wealth+of+Nations%22&pg=PA229&printsec=frontcover.
- Sober, Elliott (1981). Evolutionary theory and the ontological status of properties, in: *Philosophical Studies* 40, S. 147-176.
- Sober, Elliott (1984). *The Nature of Selection: Evolutionary Theory in Philosophical Focus*. Chicago: University of Chicago Press.

- Sober, Elliott (1995). Natural Selection and Distributive Explanation: A Reply to Neander, in: *British Journal for the Philosophy of Science* 46(3), S. 384-397.
- Sober, Elliott (2000). *Philosophy of Biology*. Boulder (CO): Westview.
- Sober, Elliott und David S. Wilson (1999). *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*. Harvard: MA: Harvard University Press.
- Stewart, Alexander J. und Joshua B. Plotkin (2012). Extortion and cooperation in the Prisoner's Dilemma, in: *Proceedings of the National Academy of Science* 109(26), S. 10134-10135.
- Stewart, Alexander J. und Joshua B. Plotkin (2013). From extortion to generosity, evolution in the Iterated Prisoner's Dilemma, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110(38), S. 15348-15353.
- Stewart, Alexander J. und Joshua B. Plotkin (2014) Collapse of cooperation in evolving games, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(49), S. 17558-17563.
- Storch, Volker und Ulrich Welsch (2005). *Kurzes Lehrbuch der Zoologie*. 8. Auflage, München: Spektrum, Akad. Verlag.
- Storch, Volker, Ulrich Welsch und Michael Wink (2013). *Evolutionsbiologie*. 3. Auflage. Berlin: Springer.
- Stotz, Karola (2005). Organismen als Entwicklungssysteme. In: *Philosophie der Biologie: eine Einführung*. Hrsg. von Ulrich Krohs und Georg Toepfer. 1. Auflage, Frankfurt am Main: Suhrkamp. S. 338-356.
- Sturtevant, Alfred H. (1913). The linear arrangement of six sex-linked factors in *Drosophila*, as shown by their mode of association, in: *Journal of Experimental Zoology* 14, S. 43-59.
- Sturtevant, Alfred H. (1915). The behavior of the chromosomes as studied through linkage, in: *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* 13, S. 234-287.
- Sugden, Robert (1986). *The Economics of Rights, Co-operation, and Welfare*. Oxford: Basil Blackwell.
- Tarnita, Corina E., Edward O. Wilson und Martin A. Nowak (2010). The evolution of eusociality, in: *Nature* 466(7310), S. 1057-1062.
- Thiel, Christian (1995/2004). "Funktion". In: *Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie*, Band 1. 2. Auflage. Hrsg. von Jürgen Mittelstraß. Stuttgart, Weimar: J.B. Metzler. S. 691-692.
- Thiel, Christian (1995/2004). "Paradoxon". In: *Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie*, Band 3. 2. Auflage. Hrsg. von Jürgen Mittelstraß. Stuttgart, Weimar: J.B. Metzler, S. 46.
- Thode, Sunniva Katharina, Ewelina Rojek, Mikolaj Kozłowski, Rafi Ahmad und Peik Haugen (2018). Distribution of siderophore gene system on a *Vibrionaceae* phylogeny: Database searches, phylogenetic analyses, and evolutionary perspectives, in: *PLoS ONE* 13 (2): e0191860. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191860>.
- Toepfer, Georg (2004). *Zweckbegriff und Organismus: über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme*. Würzburg: Königshausen und Neumann.

- Toepfer, Georg (2011). *Historisches Wörterbuch der Biologie: Geschichte und Theorie der biologischen Grundbegriffe*. Stuttgart; Weimar: Metzler.
- Tomasello, Michael (2016). *Eine Naturgeschichte der menschlichen Moral*. Berlin: Suhrkamp.
- Tomasello, Michael, Alicia P. Melis, Claudio Tennie, Emily Wyman und Esther Herrmann (2012). Two Key Steps in the Evolution of Human Cooperation: The Interdependence Hypothesis, in: *Current Anthropology* 53(6), S. 673-692.
- Traulsen, Arne und Martin A. Nowak (2006). Evolution of cooperation by multilevel selection, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103(29), S. 10952-10955.
- Trivers, Robert (1971). The Evolution of Reciprocal Altruism, in: *The Quarterly Review of Biology* 46, S. 35-57.
- Trivers, Robert (1985). *Social Evolution*. Menlo Park (Calif.), [u. a.]: Benjamin Cummings Publ.
- Trivers, Robert (2006). Reciprocal altruism: 30 years later. In: *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and evolution*. Hrsg. von Peter M. Kappeler und Carel P. van Schaik. Heidelberg: Springer. S. 67-83.
- Turner, Dennis C. (1975). *The vampire bat: a field study in behavior and ecology*. Baltimore: John Hopkins University Press.
- Turner, Paul E. (2003). A virus booster for game theory, in: *American Society of Microbiology News* 69(6), S. 289-295.
- Turner, Paul E. (2005). Cheating Viruses and Game Theory, in: *American Scientist* 93(5), S. 428-435.
- Turner, Paul E. und Lin Chao (1999). Prisoner's dilemma in an RNA virus, in: *Nature* 398, S. 441-443.
- Turner, Paul E. und Lin Chao (2003). Escape from the Prisoner's Dilemma in RNA Phage f6, in: *The American Naturalist* 161(3), S. 497-505.
- Velicer, Gregory J., Richard E. Lenski und Lee Kroos (2002). Rescue of social motility lost during evolution of *Myxococcus xanthus* in an asocial environment, in: *Journal of Bacteriology* 184(10), S. 2719-2727.
- Velicer, Gregory J. und Yuen-Tsu N. Yu (2003). Evolution of novel cooperative swarming in the bacterium *Myxococcus xanthus*, in: *Nature* 425(6953), S. 75-78.
- Wagner, Günter P. (2001). Characters, units, and natural kinds: an introduction. In: *The Character Concept in Evolutionary Biology*. Hrsg. von Günter P. Wagner. San Diego, Calif [u. a.]: Academic Press. S. 1-10.
- Walsh, Denis M. (1996). Fitness and function, in: *The British Journal for the Philosophy of Science* 47, S. 553-574.
- Waters, C. Kenneth (2000). Molecules made biological, in: *Revue Internationale de Philosophie* 52, S. 539-564.
- Watson, James D. und Francis H. Crick (1953). A structure for deoxyribose nucleic acid, in: *Nature* 171, S. 737-738.

- Wedekind, Claus und Manfred Milinski (2000). Cooperation through Image Scoring in Humans, in: *Science* 288, S. 850-852.
- Weinberg, Wilhelm (1908). Über den Nachweis der Vererbung beim Menschen, in: *Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg* 64, S. 369-382.
- Werner, Fritz Clemens (1970). *Die Benennung der Organismen und Organe nach Größe, Form, Farbe und anderen Merkmalen*. Halle (Saale): Niemeyer.
- West, Stuart A. und Andy Gardner (2013). Adaptation and Inclusive Fitness, in: *Current Biology* 23, R577-R584. url: <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2013.05.031>.
- West, Stuart A., Ashleigh S. Griffin und Andy Gardner (2007a). Social semantics: altruism, cooperation, mutualisms, strong reciprocity, and group selection, in: *Journal of Evolutionary Biology* 20(2), S. 415-432. url: <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01258.x>.
- West, Stuart A., Ashleigh S. Griffin und Andy Gardner (2007b). Evolutionary Explanations for Cooperation, in: *Current Biology* 17(16), R661-R672. url: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.06.004>.
- West, Stuart A., Claire El Mouden und Andy Gardner (2011). Sixteen common misconceptions about the evolution of cooperation in humans, in: *Evolution and Human Behavior* 32(4), S. 231-262.
- Wiese, Harald (2005). *Kooperative Spieltheorie*. München; Wien: Oldenbourg.
- Wieser, Wolfgang (2007). *Gehirn und Genom*. München: C.H. Beck.
- Wilkinson, Gerald S. (1984). Reciprocal food sharing in vampire bats, in: *Nature* 308(5955), S. 181-184.
- Wilkinson, Gerald S. (1985). The social organization of the common vampire bat, I. Pattern, and cause of association, in: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17, S. 111-121.
- Wilkinson, Gerald S. (1987). Altruism and co-operation in bats. In: *Recent advantages in the study of bats*. Hrsg. von M. Brock Fenton, Paul Racey und Jeremy M. V. Rayner. Cambridge: Cambridge University Press. S. 299-323. url: <https://www.researchgate.net/publication/260246872>.
- Wilkinson, Gerald S. (2000). Food Sharing in Vampire Bats, in: *Scientific American, February 1990*, S. 76-82.
- Wilkinson, Gerald S. (2001). Bat blood donors: Feeding and sharing in vampire bat colonies. In: *The new encyclopedia of mammals*. Hrsg. von D. McDonald und S. Noris. Abingdon: Andromeda Oxford Ltd. S. 766-767.
- Williams, George C. (1986). Comments on Sober's „The Nature of Selection“, in *Biology and Philosophy* 1, S. 114-122.
- Williams, George C. (1996). *Adaption and Natural Selection*. Princeton (N. J.): Princeton University Press.
- Wilson, David S. (1975). A theory of group selection, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 72, S. 143-146.

- Wilson, Don E. (1979). Reproductive patterns. In: *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*, Part III. Hrsg. von Robert J. Baker, J. Knox Jones Jr. und Dillard C. Carter. Special Publications, The Museum, Texas Tech University, 16. S. 317-378.
- Wilson, Edmund B. (1912). Some aspects of cytology in relation to the study of genetics, in: *The American Naturalist* 46, S. 57-67.
- Wilson, Edward O. (1994). *Naturalist*. Washington, DC: Island Press [u. a.].
- Wimsatt, William A. (1962). Responses of captive vampires to cold and warm environment, in: *Journal of Mammalogy* 50, S. 185-191.
- Wimsatt, William A. (1969). Transient behavior, nocturnal activity patterns and feeding efficiency of vampire bats (*Desmodus rotundus*) under natural conditions, in: *Journal of Mammalogy* 50(2), S. 233-244.
- Wimsatt, William A. (1972). Teleology and the logical structure of function statements, in: *Studies in History and Philosophy of Science* 3, S. 1-80.
- Wimsatt, William A. und Harold Trapido (1952). Reproduction and the female reproductive cycle in the tropical American vampire bat, *Desmodus rotundus murinus*, in: *American Journal of Anatomy* 91, S. 415-446.
- Winter, Stefan (2019). *Grundzüge der Spieltheorie. Ein Lehr- und Arbeitsbuch für das (Selbst-)Studium*. 2. Auflage. Berlin: Springer Gabler. url: <http://doi.org/10.1007/978-3-662-58215-2>.
- Witkowski, Mark (2007). Energy sharing for swarms modeled on the common vampire bat, in: *Adaptive Behavior* 15(3), S. 307-328.
- Wolfram, Stephen (2002). *A new kind of science*. 1. Auflage. Champaign Ill.: Wolfram Media.
- Wolters, Gereon (1995/2004). "Modell". In: *Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie*, Band 2. 2. Auflage. Hrsg. von Jürgen Mittelstraß. Stuttgart, Weimar: J.B. Metzler. S. 911-913.
- Wright, Larry (1973). Functions, in: *The Philosophical Review* 82(2), S. 139-168.
- Wright, Sewall (1922). Coefficients of Inbreeding and Relationship, in: *The American Naturalist* 56(645), S. 330-338.
- Wright, Sewall (1931). Evolution and the Genetics of Population, in: *Genetics* 16, S. 97-159.
- Wright, Sewall (1968). *Evolution and the Genetics of Populations*, Bd. 1: *Genetic and biometric foundations*. Chicago [u. a.]: Univ. of Chicago Pr.
- Wynne-Edwards, Vero C. (1962). *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Edingburgh: Oliver & Boyd.
- Yarlagadda, Karthik, Imran Razik, Ripan S. Malhi und Gerald G. Carter (2021). Social convergence of gut microbiomes in vampire bats, in: *Biology Letters* 17: 20210389, S. 1-6. 20210389 <https://doi.org/10.1098/rsbl.2021.0389>.