Emerich Sumser
Evolution der Ethik

Emerich Sumser

Evolution der Ethik

Der menschliche Sinn für Moral
im Licht der modernen Evolutionsbiologie

DE GRUYTER

D25

ISBN 978-3-11-040811-9
e-ISBN (PDF) 978-3-11-041098-3
e-ISBN (EPUB) 978-3-11-041111-9

Library of Congress Cataloging-in-Publication Data
A CIP catalog record for this book has been applied for at the Library of Congress.

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek
Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über http://dnb.dnb.de abrufbar.

© 2016 Walter de Gruyter GmbH, Berlin/Boston
Coverabbildung: Werk eines unbekannten Streetartisten,
Foto: © Manfred Aleithe, Freiburg i. Br. 2015
Druck und Bindung: CPI books GmbH, Leck
♾ Gedruckt auf säurefreiem Papier
Printed in Germany

www.degruyter.com

Vorwort

Bei dem vorliegenden Buch handelt es sich um ein interdisziplinäres Projekt. Derartige Unternehmungen einer konstruktiven Zusammenarbeit scheinen ja angesichts des zunehmenden gesellschaftlichen Konflikts zwischen Natur- und Geisteswissenschaften nötiger denn je. Bei mir, dem Autor, erhält dieser Konflikt zusätzlich eine persönliche Qualität: Als Theologe und als Biologe – mit Hauptfach Evolutionsbiologie – ist es mir unmöglich, das eine vom andern zu trennen. Die echte Integration ist mir nicht nur ein intellektuelles, sondern ein existenzielles Bedürfnis. Auch wenn es nicht gelingt, ausnahmslos alle Fragen zu harmonisieren, so habe ich doch stets erlebt, dass die intensive Beschäftigung mit beiden Fachbereichen ungeahnte Integrationsmöglichkeiten eröffnet, die ich als eine persönliche Bereicherung meines Lebens und meiner Wahrnehmung erlebe. Insofern ist mir diese Arbeit ein echtes Herzensanliegen. So wünsche ich dem Leser/der Leserin, dass ihm/ihr das vorliegende Buch –neben einer Einführung in die evolutive Natur der Ethik – auch zu einer Integrationshilfe in diesem Sinn wird, zu einem Leitfaden, sich in der Lebenswelt der Geisteswissenschaften – insbesondere der Theologie – und der Naturwissenschaften zu bewegen, ohne die eine von der andern abspalten zu müssen.

Interdisziplinarität bedeutet ja, dass Grundlagen und Instrumente des Diskurses von allen Beteiligten akzeptiert und verstanden werden können. Dies wird in der vorliegenden Arbeit durchgängig gewährleistet. Die „Evolution der Ethik“ wurde zwar als Dissertation im Fachbereich Moraltheologie erstellt, doch zu keinem Zeitpunkt werden metaphysische Aussagen als Argumente zugelassen. Wo Metaphysik vorkommt, wird sie nicht argumentativ verwendet, sondern dient ausschließlich zur Illustration, welche weiteren Möglichkeiten sich dadurch ergeben würden. Durch diese Beschränkung auf prinzipiell falsifizierbare Argumente sollte es jedem möglich sein – auch dem atheistischen Naturwissenschaftler – der Argumentation in diesem Buch bis zum Schluss zu folgen. So lässt sich das Buch sowohl als naturwissenschaftlicher wie auch als sozialwissenschaftlicher oder philosophischer Beitrag zur Diskussion um die Natur der Ethik lesen. Dass es sich dabei auch um eine theologische Arbeit handelt, ist auf weite Strecken nur implizit wahrzunehmen.

Danken möchte ich meinem Doktorvater Prof. Eberhard Schockenhoff für die anregende Begleitung und den guten Mix aus Unterstützung und Freiheit. Herrn Prof. Ulrich Lüke für sein sorgfältiges Gutachten. Wichtige Impulse während der Arbeit kamen von Prof. David Sloan Wilson, Petter Johansson, Prof. Jonathan Haidt, Dr. Scott Gilbert, Dr. Tage Rai, Dr. Joachim Kittel und Prof. Wolfram Welte. Vielen Dank für eure Anregungen und Diskussionen. Meinen drei Korrekturlesern,

den Biologen und Theologen Gesche Beile, Jörg Müller und Anna Oschowitzer ebenfalls ein herzliches Dankeschön dafür, dass ihr es mir nicht einfach gemacht und sowohl formell als auch inhaltlich wesentliche Verbesserungen gefordert und gefördert habt.

Mein Dank gilt weiterhin den Bischöfen der Erzdiözese Freiburg, Dr. Oskar Saier und Dr. Robert Zollitsch, die mich von Anfang an auch in meiner naturwissenschaftlichen Laufbahn unterstützt und schließlich zur Durchführung dieser Arbeit ermutigt haben.

Inhalt

1 Einleitung und Methodik — 1
1.1 Situation — **1**
1.2 Die Theologie als Gesprächspartner — **4**
1.2.1 Das implizite Projekt: Integration — **6**
1.2.2 Das explizite Projekt: Beschreibung von Ethik und Moral — **8**
1.3 Weltanschauliche Transparenz und Problemfelder — **10**
1.4 Der Aufbau der Arbeit — **13**

Teil I **Prinzipien der Evolution**

2 Veränderungen in der Evolutionstheorie — 21
2.1 Historischer Abriss — **21**
2.1.1 19. Jahrhundert — **21**
2.1.2 Neodarwinismus und Synthetische Theorie — **22**
2.1.3 Die Moderne Synthese — **23**
2.1.4 Soziobiologie – Der »Egoismus« der Gene — **25**
2.1.5 Wichtige Prinzipien soziobiologischen Denkens — **26**
2.1.6 Evolutionstheorie – Wohin? — **29**
2.2 Multi-Level-Selektion — **30**
2.2.1 »Major Transitions« – Die großen Übergänge — **31**
2.2.2 Gruppenselektion — **33**
2.3 EvoDevo — **36**
2.3.1 Evolvierbarkeit als Eigenschaft phänotypischer Variation — **37**
2.3.2 Phylogenetische Stabilisierbarkeit — **44**
2.3.3 Vererbbarkeit – Evolution in vielen Dimensionen — **48**
2.4 EcoEvoDevo – Integration der Ökologie — **56**
2.5 Innovation — **58**
2.5.1 Das Homologiekriterium — **59**
2.5.2 Mechanismen der Innovation — **61**
2.5.3 Makroevolution — **62**
2.6 Evolutionäre Psychologie — **63**
2.6.1 Kognitive Module aus der Steinzeit — **63**
2.6.2 Die „Module“ einer neuen evolutionären Psychologie — **66**
2.7 Die Integration der Modelle – Was sich verändert hat — **67**
2.8 Fazit — **69**

3 Kulturelle Evolution — 70
3.1 Die (eingeschränkte) Universalität von Evolution — **71**
3.2 Memetik – Kulturelle Evolution als Replikationsprozess — **73**
3.2.1 Kritik am Mem-Konzept — **75**
3.3 Kulturelle Evolution als Konstruktionsprozess — **75**
3.3.1 Kulturelle Attraktoren — **76**
3.3.2 Kulturelle Populationsdynamik — **77**
3.3.3 Die »evolutive Landschaft« der Kultur — **78**
3.4 Wege kultureller Evolution — **79**
3.4.1 Koevolution — **79**
3.4.2 Kulturelle Evolution durch Nischenkonstruktion — **80**
3.4.3 Kulturelle Vererbung — **81**
3.4.4 Mem-artige Transmission — **82**
3.4.5 Kulturelle Evolution durch Zufall — **83**
3.5 Aufwachsen in einer sozialen, kulturellen Umgebung — **84**
3.5.1 Werkzeuggebrauch — **85**
3.5.2 Vertrauen – Ein Spezifikum menschlicher Umgebung — **86**

4 Evolution der Moral — 90
4.1 Die (prä-)historische Phylogenese von Moral — **91**
4.1.1 Egalitäre Gemeinschaften — **92**
4.1.2 Hierarchische Gemeinschaften — **95**
4.1.3 Gesellschaftliche Strukturen — **98**
4.1.4 Hierarchischer Weg – Egalitäres Ergebnis — **102**
4.2 Die unvermeidliche Dialektik der faktischen Moral — **103**
4.2.1 Gegenläufige Kräfte — **103**
4.2.2 Ein Beispielfall: Die Rangordnung der Liebe — **106**
4.2.3 Fazit — **108**
4.3 Der Erkenntnisgewinn evolutionären Denkens — **108**
4.3.1 Ultimate und proximate Ursachen – eine Entlarvung? — **109**
4.3.2 »Zweckhaftigkeit« von Verhalten — **112**
4.4 Diskursprobleme — **114**
4.4.1 Kategorienfehler – Dialog auf zwei Ebenen — **114**
4.4.2 Weitere Fallen für den Diskurs — **115**
4.5 Die wenig hilfreiche Rolle der (deutschen) Medien — **116**
4.6 Fruchtbarer Diskurs — **118**

5 Evolution des Helfens — 120
5.1 Altruismus unter Multi-Level-Selektion — **120**
5.1.1 Lösung auf der Ebene der Gene – Verwandtenselektion — **122**

5.1.2 Lösung auf der Ebene des Individuums – Reziprokes Verhalten — **125**
5.1.3 Helfen als Fehlleistung — **127**
5.1.4 Lösung auf der Ebene der Gruppe – Multi-Level-Selektion — **128**
5.2 Praxis des Helfens — **135**
5.2.1 Ökonomische Spiele als Analysewerkzeuge — **135**
5.2.2 Vertrauen — **136**
5.2.3 Reputation — **139**
5.2.4 Soziale Netzwerke — **144**
5.2.5 WEIRDos — **146**
5.3 Sanktionen – »Soziale Selektion« — **149**
5.3.1 Bestrafung — **149**
5.3.2 Antisocial Punishment — **153**
5.3.3 Policing – Dritt-Parteien-Bestrafung — **155**
5.3.4 Institutionen — **155**
5.3.5 Übernatürliches Policing – Religionen als Sprungbrett der Zivilisation — **157**
5.4 Ertrag des Kapitels — **166**
5.4.1 Menschen sind anders — **166**
5.4.2 Wie altruistisch ist Altruismus? — **168**

Teil II **Natur des moralischen Sinns**

6 Soziale Kognition — 173
6.1 Emotionen — **174**
6.1.1 Emotionen sind Handlungsanweisungen — **175**
6.1.2 Emotionen vermitteln Relevanz — **177**
6.1.3 Der Vorteil unwillkürlicher Signale — **178**
6.2 Somatische Marker — **182**
6.3 Empathie — **184**
6.3.1 Verbindung schafft Verbindlichkeit — **187**
6.3.2 Die ungleichen Zwillinge — **188**
6.3.3 Theory of Mind (ToM) — **191**
6.3.4 Das Aufbrechen von Verantwortung — **192**
6.4 Die überraschenden Fähigkeiten von Tieren — **193**
6.4.1 Emotionale Tiere — **194**
6.4.2 Zwischen Reduktionismus und Anthropomorphismus — **196**
6.4.3 Vervollständigung des Bildes — **198**
6.4.4 Fazit — **201**

6.5 Unterscheidend Menschliches — **202**
6.5.1 Das Prinzip »Kooperation« — **203**
6.5.2 Shared Intentionality — **205**
6.5.3 Fazit — **212**

7 Allgemeine Kognition — 214
7.1 Selbst-Bewusstsein — **214**
7.1.1 Die erstaunlichen Fähigkeiten des Unbewussten — **214**
7.1.2 Das „Ich“ — **222**
7.1.3 Das Narrative Selbst — **232**
7.2 Entwicklungsprinzipien — **238**
7.2.1 Die Suche nach Glück — **238**
7.2.2 Mechanismen der Persönlichkeitsentwicklung — **242**
7.3 Freiheit des Willens — **246**
7.3.1 Das Unbewusste in Kontrolle — **249**
7.3.2 Freiheit und Determinismus — **257**
7.3.3 Ein hypothetisches Modell — **265**
7.3.4 Die „Idee des Freien Willens“ und moralisches Verhalten — **270**
7.3.5 „Ich“ und Verantwortung — **271**
7.3.6 Zusammenschau und Ausblick zur Moral — **274**

8 Moralpsychologie — 276
8.1 Die Rolle von Intuition und Rationaler Abwägung — **276**
8.1.1 Piaget und Kohlberg – Der Rationalismus des 20. Jahrhunderts — **276**
8.1.2 Jonathan Haidt – Primat der Intuition — **278**
8.1.3 Darcia Narvaez – Gleichwertigkeit von Intuitionen und Argumenten — **280**
8.1.4 Beurteilung der Ansätze von Haidt und Narvaez — **283**
8.1.5 Der Einfluss von Emotionen auf moralische Urteile — **285**
8.1.6 Der Einfluss bewusster oder rationaler Prozesse — **290**
8.1.7 Framing-Effekte – Kontext kann entscheidend sein. — **291**
8.1.8 Joshua Greene – »Dual-Process-Model« — **292**
8.2 Die verborgene Genese von Normen — **294**
8.2.1 Phylo-Genese: Geltung durch Akkomodation — **295**
8.2.2 Onto-Genese: Der Weg zur faktischen Geltung — **296**
8.3 Prinzipien des Moralischen Urteilens — **297**
8.3.1 Beurteilung von Handlungen – Trolleyologie — **297**
8.3.2 John Mikhail und Marc Hauser – »Moral Grammar« — **300**
8.3.3 Beurteilung von Handelnden — **302**

8.3.4 Zuverlässige Signale — **304**
8.4 Werte — **306**
8.4.1 Tabus und Sakrale Werte – Wenn Heiliges ins Spiel kommt — **307**
8.4.2 Jonathan Haidt – Fünf universelle Themenbereiche — **310**
8.4.3 Darcia Narvaez – „Triune Ethics“ — **313**
8.4.4 Spezifische Wertsetzungen — **316**
8.5 Moralisches Denken dient sozialem Handeln — **321**
8.5.1 Der Effekt von Anonymität – „Intuitiver Politiker“ — **321**
8.5.2 Der Effekt eines Alibis – »Moralische Heuchelei« — **322**
8.5.3 „Staatsanwalt“ und „Pressesprecher“ — **325**
8.5.4 Unbedingte Verpflichtung – Der„Intuitive Theologe“ — **328**
8.5.5 Der Einfluss von Macht – Hypo- und Hyperkritik — **329**
8.5.6 Wechsel der Perspektive — **331**
8.5.7 Rai und Fiske – Moral als »Relationship Regulation« — **333**
8.5.8 Moral verbindet Individuen zu Gemeinschaften — **334**
8.5.9 In-Group oder Out-Group — **336**
8.6 „Der Strich, der das Gute vom Bösen trennt… * — **338**
8.6.1 Verantwortung — **338**
8.6.2 Von Helden und Monstern — **346**

Teil III **Anthropologische Ethik**

9 Möglichkeiten einer Evolutionären Ethik — 353
9.1 Darwinsche Impulse für die Ethik — **353**
9.1.1 Moral bei Darwin — **353**
9.1.2 Darwinismus (von dem sich Darwin wohl distanziert hätte) — **355**
9.2 Argumentationstypen im interdisziplinären Dialog — **357**
9.2.1 Interpretation als „Empirie“ — **357**
9.2.2 Der Bezug aufs Selbsterleben — **359**
9.2.3 Der Rückbezug auf Metaphysik — **361**
9.3 Teleologie — **365**
9.3.1 Teleologie durch Metaphysik — **366**
9.3.2 Teleologie ohne Metaphysik — **373**
9.3.3 Bewertung der teleologischen Konzepte — **374**
9.4 Metaethik – Gibt es objektive Normen? — **375**
9.4.1 Der Einwand der kulturellen Variabilität und ökologischen Bedingtheit — **376**
9.4.2 Der Einwand der Evolutionären Entstehung — **379**
9.4.3 Der Verdacht des Projektivismus — **381**

9.4.4 Der Einwand der »Absonderlichkeit« — **383**
9.4.5 Metaphysik als „Joker“ — **388**
9.5 Der Naturalistische Fehlschluss — **389**
9.6 Versuche einer normativen Evolutionären Ethik — **391**
9.6.1 Robert Richards – Moral durch Gruppenselektion — **392**
9.6.2 Brian Zamulinski – Moral als Evolutionäres Nebenprodukt — **401**
9.6.3 Michael Schmidt-Salomon – Evolutionärer Humanismus (EH) — **406**
9.7 Metaethische Überlegungen — **416**
9.7.1 Die Notwendigkeit einer Wertsetzung — **416**
9.7.2 Ceteris Paribus Untersuchungen — **418**
9.7.3 Der Mehrwert der Selbst-Realisierung — **421**
9.7.4 Was sollen wir tun? — **422**

10 »BEZIEHUNGSTYP-ETHIK« — 424
10.1 Die drei natürlichen Beziehungskonzepte — **425**
10.1.1 Mentale Konzepte bilden soziale Strukturen — **427**
10.1.2 Mentale Konzepte stellen soziale Fragen — **429**
10.1.3 Das Konzept der Interaktion — **431**
10.1.4 Das Konzept der Identität — **436**
10.1.5 Das Konzept der Intimität — **439**
10.1.6 Die Rechtfertigung von Bestrafungen — **442**
10.1.7 Falsche Zuordnungen — **444**
10.1.8 Die Zuschreibung von „Schuld“ in den drei Beziehungskonzepten — **445**
10.1.9 Die Asymmetrie zwischen Interaktion – Identität – Intimität — **447**
10.2 Die Metakategorie »Universalität« – Ein evolutionäres Nebenprodukt — **452**
10.2.1 Die verantwortlichen Anpassungen — **452**
10.2.2 Eine universale Ethik der SICHERHEIT — **455**
10.2.3 Die Evolution des Menschenrechtsethos — **464**
10.2.4 Extremformen menschlichen Lebens — **468**
10.2.5 Eine universale Ethik des ENGAGEMENTS — **472**
10.3 Die Möglichkeit normativer Aussagen — **483**
10.3.1 Einwände — **483**
10.3.2 Vom deskriptiven Modell zu präskriptiven Aussagen — **487**

11 Nächstenliebe — 491
11.1 Nächstenliebe als eine Tugend — **491**
11.1.1 Die Entwicklungspsychologie der Nächstenliebe — **491**
11.1.2 Selbstliebe und Nächstenliebe — **496**

11.2 Nächstenliebe und Weltanschauung — **499**
11.2.1 Idee und Motivation — **501**
11.2.2 Atheistisch-materialistische Möglichkeiten einer $Person_{3U}$ — **503**
11.2.3 Nondualistisch-buddhistische Möglichkeiten einer $Person_{3U}$ — **508**
11.2.4 Christlich-personale Möglichkeiten einer $Person_{3U}$ — **514**
11.2.5 Der praktische Einfluss von Weltanschauungen — **528**

12 Rückblick und Ausblick eines Biologen und Theologen — 534
12.1 Eine neue Biologie — **534**
12.2 Die interdisziplinäre Arbeit als Zusammenschau — **536**
12.3 Moral und Ethik — **537**
12.4 »BEZIEHUNGSTYP-ETHIK« — **538**
12.5 Die Struktur der Wirklichkeit — **540**

Anhang

A.1 Nicht-lineare Dynamik komplexer Systeme — 545

A.2 Mechanismen generationenübergreifender epigenetischer Vererbung — 549

A.3 Evolution eusozialer Superorganismen — 553

A.4 Ein Wettstreit der Memplexe: Evolutionärer Humanismus (EH) und Christliches Ethos (CE) — 562
Die Beurteilung von Personen und Handlungen — **563**
Freiheit und Schuld — **569**
Der eigene Anspruch und der Anspruch anderer — **571**
Die Person – Menschenrechte, Menschenwürde — **572**
Selbst-Realisierung in den Memplexen — **576**
Bemerkungen zum „Wettstreit“ — **578**

Literatur — 579

Index — 634

1 Einleitung und Methodik

1.1 Situation

Typisch für die Postmoderne ist die enorme Diversifizierung der Lebenswelten. Die Welt kann kaum noch durch eine einzelne Zentralperspektive begriffen werden. Die Religionen, die sich ehemals als Volksreligionen wie selbstverständlich angeboten hatten, sind eine Möglichkeit unter vielen geworden. Man muss sich so in verschiedenen Lebenswelten zurechtfinden, deren Eigenschaften gelegentlich auseinanderfallen und deren Grundlagen teilweise widersprüchlich sind. Als weltanschauliche Hauptkontrahenten treten hier die Naturwissenschaften und die Religiosität in Erscheinung, die oft als unvereinbar gegensätzlich stilisiert werden. Die daraus folgende innere Nicht-Beheimatung kann durch eine Abschottung in eine religiöse Sonderwelt einerseits oder durch einen kompletten Auszug aus der Religiosität andererseits aufgelöst werden. Die Alternativen dazu sind Formen einer „friedlichen Koexistenz“: Man erlebt die religiöse Welt als Aussteigen aus der Realität, in eine Welt, wo man mal abschalten kann und andere spirituelle, nicht-öffentliche Bedürfnisse stillt. Die *Sehnsucht nach einer echten Integration* der Lebensbereiche weicht dann oft einer Resignation und einer Kompartimentierung ohne Berührungspunkte. Heraus kommt ein „religiöses Ich“, das vom andern abgetrennt existiert. Die Suche nach einer echten Integration wird dabei von einer polarisierenden Medienwelt zusätzlich erschwert und verlangt von demjenigen, der sie unternimmt, eine hohe Eigenleistung und aktive, gezielte Informationssuche. Das Risiko ist außerdem groß, dann von weniger integrativen Zeitgenossen angefeindet zu werden. Die vorliegende Arbeit möchte in dieser Situation ein Beispiel geben und die Mittel zur Verfügung stellen, wie man sich in den verschiedenen Wissenschaftswelten bewegen kann, ohne immer wieder die eine von der andern abspalten zu müssen.

Die Biologie inszeniert sich in der Hand von Atheisten derzeit gern als Allerklärungs-Instrument. Im Rahmen eines soziobiologischen Weltbilds erscheinen die Geisteswissenschaften, Ethik und die Religion dann als funktional erklärbare Epiphänomene evolutionärer Überlebensstrategien, auf die in einem zweiten Schritt dann auch verzichtet werden kann.[1] Gegenüber solchen „Erklärungsver-

1 Edward Osborne Wilson, *Sociobiology: The New Synthesis* (Cambridge: Belknap Press, 1975), 562–564.

suchen“, die die Phänomene *weg*erklären, statt sie verständlich zu machen,[2] wehren sich die Geisteswissenschaften, drohen aber ins Hintertreffen zu geraten, da die Wahrheitskompetenz von der Öffentlichkeit bei den Naturwissenschaften gesehen wird. Angesichts der geringen Schützenhilfe aus den Reihen der Biologen musste es so zu Abgrenzung, Immunisierung und zum weitgehenden Verzicht auf den Dialog kommen. Unter allen Geisteswissenschaften war hier die Theologie wohl jene, die am aktivsten weiterhin den Dialog und den Disput gesucht hat. Dies ist nicht verwunderlich, denn da die Theologie ein Paradigma vertritt, das einerseits die Gesamtheit der Wirklichkeit in den Blick nimmt und andererseits für Menschen eine alltagsrelevante Frohe Botschaft sein können soll, konnte sie die medial präsente Herausforderung der Soziobiologie nicht einfach totschweigen und zum Alltagsgeschäft übergehen. Auch aufgeschlossene Naturwissenschaftler fordern von der Theologie den Dialog, wozu es dann auch gehöre, die eigenen Begriffe wie „Seele“, „Geist“, „creatio continua“ und ähnliches klarer zu definieren.[3] Wo es zu einer *aufgeschlossenen* Zusammenarbeit kommt, führt dies häufig zu sehr respektablen Ergebnissen.[4]

In der Öffentlichkeit präsenter ist derzeit die Radikalisierungsbewegung hin zu einem entschiedenen Atheismus, der den politischen Einfluss der Kirchen nicht mehr hinnehmen will.[5] Die in diesem Rahmen bewusst kontrovers geführten Dispute versuchen nicht, die Möglichkeiten des Gesprächs auszuloten und sind deshalb auch innerhalb ihres eigenen Fachbereichs nicht motiviert, die aktu-

---

2 Robert Spaemann, “Deszendenz und Intelligent Design,” in *Schöpfung und Evolution – Eine Tagung mit Papst Benedikt XVI. in Castel Gandolfo*, ed. S O Horn und S Wiedenhofer (Augsburg: St. Ulrich Verlag, 2007), 57–64.

3 So der Religionsanthropologe Pascal Boyer in der ZEIT (http://www.zeit.de/2008/34/P-Boyer; Zugriff am 26.08.2011). Einige Theologen tun dies durchaus: in Deutschland z.B. Ulrich Lüke (2001, 2006), Caspar Söling (1995) oder Godehard Brüntrup (2008).

4 z.B. die 1966 gegründete Zeitschrift „Zygon: Journal of Religion & Science“ (www.zygonjournal.org), die 1987 gegründete John Templeton Foundation (www.templeton.org) und in Deutschland das forum-grenzfragen (www.forum-grenzfragen.de). Ein herausragendes Zeugnis fruchtbarer Zusammenarbeit zum Thema Ethik ist etwa Philip Clayton und Jeffrey Schloss [Hrsg.], *Evolution and Ethics. Human Morality in Biological & Religious Perspective* (Cambridge: William B Eerdmans, 2004).

5 In Deutschland ist hier die Giordano-Bruno-Stiftung (www.giordano-bruno-Stiftung.de) mit vielen namhaften Wissenschaftlern und „Deutschlands Chef-Atheist“ (SPIEGEL, 29.5.2007) Michael Schmidt-Salomon als Geschäftsführer maßgeblich. In den USA ist die Radikalisierung viel massiver. Hier wird die starke Kreationismus-Bewegung von Wissenschaftlern (zurecht) als Bedrohung wahrgenommen (David Sloan Wilson, pers. Komm.). Dies führt als Gegenreaktion zu einem äußerst aggressiven, kompromisslosen „New Atheism“ mit Richard Dawkins (Evolutionsbiologe, UK), Sam Harris (Neurobiologe) und dem im Dezember 2011 verstorbenen Christopher Hitchens (Journalist) als Leitfiguren.

ellsten und anschlussfähigsten Hypothesen und Erkenntnisse einzubringen. Biologische „Fakten“ zeichnen sich hier durch eine geringe Aktualität, Eklektizismus oder übertriebene Gewissheit aus und bei den theologischen „Fakten“ findet man wenig Mut zur Neuinterpretation.

Der Hinweis aus der Theologie, dass man erst einmal abwarten wolle, ob sich die naturwissenschaftlichen Hypothesen überhaupt bewähren, ist für das Kirchliche Lehramt sicherlich angemessen, darf aber nicht zu Bequemlichkeit im Dialog führen. Und wer schließlich als Theologe im konstruktiven Dialog direkt engagiert sein möchte, hat keine andere Wahl, als die derzeit aktuellen Ergebnisse – gemäß ihrer Stichhaltigkeit – ernst zu nehmen, aber gleichzeitig auch ein Gegenüber zu bleiben. Es geht um ein Mit- und ein Gegeneinander, in dem der eine den anderen befruchtet und man sich gegenseitig auf Einseitigkeiten aufmerksam macht. Eine Veränderung der Lehre – wie sie derzeit in der Evolutionsbiologie stattfindet – ist dann nicht Grund zur Klage[6] oder Häme, sondern ein Gewinn bei dem beide „Gegner“ gereift hervorgehen.[7]

Die Römisch-Katholische Theologie hat gemäß ihrem eigenen Selbstverständnis dabei nichts zu verlieren, sondern nur zu gewinnen: *„Deshalb wird die methodische Forschung in allen Disziplinen, wenn sie in einer wirklich wissenschaftlichen Weise und gemäß den sittlichen Normen vorgeht, niemals dem Glauben wahrhaft widerstreiten, weil die profanen Dinge und die Dinge des Glaubens sich von demselben Gott herleiten.“*[8] Naturwissenschaftliche Wahrheiten können den theologischen nicht entgegenstehen. Wo ein Konflikt vorhanden ist, geht es deshalb entweder darum, die naturwissenschaftlichen Fakten klar zu bekommen, oder die Bedeutung der eigenen theologischen Lehre neu zu erkennen und deren geschichtliche Ausformulierungen zu re-interpretieren, was in der Vergangenheit ja immer wieder vorgekommen ist.[9]

---

6 Christoph Kardinal Schönborn stellt fest, dass die Naturwissenschaft sich nicht dafür entschuldigt, wenn sie jemanden jahrelang beschimpft hat, für etwas, das sich jetzt als richtig herausstellt; S O Horn und S Wiedenhofer [Hrsg.], *Schöpfung und Evolution – Eine Tagung mit Papst Benedikt XVI. in Castel Gandolfo* (Augsburg: St. Ulrich Verlag, 2007), S. 145.

7 In solchem „Kampf“ ist es wichtig, einander die Freiheit zur internen Veränderung einzuräumen und den „Gegner“ so als bleibendes, befruchtendes Gegenüber zu erhalten; vgl. Karl Rahner, “Christlicher Humanismus” in *Schriften zur Theologie VIII* (Einsiedeln: Benziger, 1967), 258 f.

8 II. Vatikanisches Konzil: Pastoralkonstitution „*Gaudium et spes*“, GS 36.

9 *„Aber grundsätzlich und nach der Erfahrung der Geschichte ist es eben doch so, daß in solchen Konfliktfällen zwischen Theologie und Naturwissenschaft die Theologie ebensogut und oft gezwungen wird, sich selber zu revidieren, sich selber besser zu verstehen, der Naturwissenschaft nachzugeben.“(S.* 67) Karl Rahner, “Zum Verhältnis von Naturwissenschaft und Theologie,” in *Schriften zur Theologie XIV* (Einsiedeln: Benziger, 1980), 63 – 72.

1.2 Die Theologie als Gesprächspartner

In der vorliegenden Arbeit wird aus praktischen Gründen großteils auf Vertreter der römisch-katholischen Theologie Bezug genommen. Es handelt sich um die zahlenmäßig größte Denomination und für den Autor hat dies den doppelten Vorteil der eigenen Verwurzelung und eines offiziellen Lehramtes. Dennoch sollen nur solche Aussagen verwendet werden, bei denen auch ein großer konfessionsübergreifender Konsens erwartet werden kann.

Die aussichtsreichsten Anknüpfungspunkte zur Naturwissenschaft bietet dabei das *kommunikationstheoretische Offenbarungsverständnis*, das sich im Lauf des 20. Jahrhunderts zunehmend in der römisch-katholischen Kirche durchgesetzt und dort zur »anthropologischen Wende« geführt hat. Das Vorgängermodell, das auch heute noch – nun aber deutlich eingeschränkte – Geltung beansprucht, ist das instruktionstheoretische Paradigma der Neuscholastik und des 19. Jahrhunderts. Es geht davon aus, dass es einerseits eine rein natürliche, sichere Erkenntnismöglichkeit Gottes gibt, dass aber »Offenbarung« durch belehrende Mitteilung ansonsten geheimnisvoller Inhalte geschieht, die vom Menschen nicht erkannt werden können, von der Kirche verwaltet werden und „wegen der Autorität des offenbarenden Gottes" zu glauben seien.[10] Das neue kommunikationstheoretische Paradigma geht dagegen davon aus, dass Offenbarung nicht die Mitteilung von Sachverhalten meint, sondern die Selbstmitteilung Gottes. »Offenbarung« ist ein kommunikatives, interpersonales und geschichtliches Geschehen. Karl Rahner spricht vom „Übernatürlichen Existenzial" des Menschen, und bestimmt damit eine inhärente Selbstmitteilung Gottes als *wesentliche Eigenschaft* jeder menschlichen Existenz. Mitteilung setzt allerdings Empfangsbereitschaft voraus, so dass der Mensch in freier Wahl entscheidet, ob er sich dafür öffnet und so den Horizont auf die An-Wesenheit des ganz Anderen aufbricht und zum »Hörer des Wortes« von Gottes Selbstmitteilung wird, oder ob nicht.[11]

Obwohl theologische und naturwissenschaftliche Anthropologie demnach konvergieren müssten, ist doch eine Identität prinzipiell nicht erreichbar. Die theologische Anthropologie geht nie ganz in der anderen auf, weil in beiden zwar die Bezogenheit auf einen Grund und Ursprung gegeben ist, aber nur in der theologischen zugleich das Ziel als Gegenüber aufscheint. So dass das Wort Gottes als »natürliche Offenbarung« in der Natur des Menschen und in der gesamten Wirklichkeit zwar stets ergeht, aber doch auch erst erhorcht werden muss, um im

10 vgl. I. Vatikan. Konzil (1870): Dogmat. Konst. „*Dei filius*" über den katholischen Glauben, DS 3000 – 3045.

11 Karl Rahner entwickelt dieses Kommunikationsmodell von Offenbarung vor allem in Karl Rahner, *Hörer des Wortes* (München: Kösel, 1969).

eigentlichen Sinn „Offenbarung“ als *Ausgesprochenes oder Aus-Geschwiegenes eines ganz Anderen* sein zu können.[12]

Das kommunikationstheoretische Paradigma beschreibt eine doppelte Wirklichkeit, weil Kommunikation immer zwei Seiten, die eines Senders und die eines Empfängers voraussetzt. Es ist offensichtlich, dass die Seite des menschlichen Empfängers theologisch wie biologisch in den Blick genommen werden kann. Die Seite des göttlichen Senders zu beschreiben scheint zwar zunächst eine typisch theologische Aufgabe zu sein, doch dies täuscht in zweifacher Weise. Zum einen kann zumindest das Gesendete, die Botschaft, auch naturwissenschaftlich erfasst werden, weil es in der Reaktion des Empfängers rekonstruierbar wird. Die Botschaft kann hier ebensogut Wahrheit wie Illusion repräsentieren. Zum anderen muss die Theologie anerkennen, dass sie im Grunde auch nicht mehr vermag, als ausschließlich die Botschaft wahrzunehmen und von ihr aus weiterzudenken, während der Sender selbst der ganz Verborgene bleibt.

Theologisch klingt es so:
Obwohl Offenbarung Gottes nicht von dieser Welt ist, geschieht sie doch immer in diese *konkrete* Welt hinein und damit in Abhängigkeit von Raum und Zeit und in einer geschichtlichen und wahrnehmbaren Gestalt.[13] Weil es sich um eine Selbstmitteilung Gottes handelt, ist ihr Charakter personal und kommunikativ und zielt auf das horchende Gegenüber: Einen Menschen, zu dessen wesentlichen Eigenschaften es gehört, auf diesen An-Spruch hin existenziell ausgerichtet zu sein.[14]

Biologisch klingt es so:
In der kognitiven Entwicklung von Kindern lässt sich eine Neigung beobachten, Ereignisse als intentional verursacht zu erklären, die Welt als ein Ergebnis von Design mit einem bestimmten Zweck zu verstehen und andere als allwissend und unsterblich zu betrachten. Wir kommen als „natürlich Religiöse“ zur Welt, weil die Art und Weise, wie unser Gehirn Probleme löst, einen „gott-förmigen“ konzeptionellen Raum schafft, der nur darauf wartet, mit den Details jener Kultur gefüllt zu werden, in die wir hineingeboren werden.[15]

---

12 vgl. ebd., bes. 137–149 und 213f.

13 Heinrich Fries, “Fundamentaltheologie” in *Sacramentum Mundi*, Band 2 (Freiburg i. Br.: Herder, 1968), 145.

14 vgl. Rahner, *Hörer des Wortes,* 211–214. // Herbert Vorgrimler, “Der Begriff der Selbsttranszendenz in der Theologie Karl Rahners” in *Wagnis Theologie – Erfahrungen mit der Theologie Karl Rahners* (Freiburg im Breisgau: Herder, 1979), 244.

15 Justin L. Barrett, “Born Believers,” *New Scientist* 2856 (2012): 38–41. // Der Verdacht, dass es sich deshalb um einen kindischen Glauben handelt – wie jenen an den Weihnachtsmann – ist

Auch wenn beide Formulierungen das Phänomen jeweils nur beschreiben, so bleibt die Art und Weise, wie sie dies tun, doch nicht ohne spezifische Auswirkung. Wie man über etwas *am* Menschen spricht beeinflusst immer auch das Bild, das man sich *vom* Menschen macht und zwar auch dann, wenn man keine weltanschaulichen Grenzüberschreitungen begeht.[16] Es gibt jedoch nicht nur einen formalen Unterschied, sondern auch einen inhaltlichen: Für beide Fachbereiche gilt *„Von Gott reden heißt vom Menschen reden.“* Aber nur für die Theologie gilt auch die Umkehrung: *„Vom Menschen reden heißt von Gott reden.“*[17] Dieser theologische Grundsatz macht Anthropologie erst zu einer theo-logischen Disziplin.[18]

1.2.1 Das implizite Projekt: Integration

Ein Vergleich kann die Ausrichtung und die Leistung dieser Arbeit verdeutlichen. In der Offenbarung durch die Heilige Schrift gibt es einen Kanon, dessen Schriftbestand von Archäologen und Theologen irgendwann zusammengetragen, bestimmt und definiert werden musste. Dabei ist es nicht selten sogar von Vorteil, wenn der Archäologe Atheist ist, da dieser die Rekonstruktion des Textes unvoreingenommener ausführen kann. Sobald der Text gesichert ist, kann man sich an die Interpretation machen, wobei vor allem die Entstehungsbedingungen und der spezifische Kontext berücksichtigt werden müssen. In paralleler Weise besitzt auch die natürliche Offenbarung einen bestimmten Inhalt, der nach und nach immer besser erkannt wird, der aus den verschiedenen Wissenschaftsdisziplinen

unbegründet. Offensichtlich kann man aufgrund von rationalem Denken als Erwachsener wieder religiös werden – was beim Weihnachtsmann kaum möglich scheint. Es gibt auch viele andere rationale Überzeugungen, die ebenfalls in der Kindheit beginnen, wie die Permanenz von Objekten, die kausale Vorhersagbarkeit, dass andere Intentionen haben, dass die Mutter uns liebt usw; ebd., „The Santa Delusion“, 41.

16 vgl. Rahner, “Zum Verhältnis von Naturwissenschaft und Theologie.”

17 Fries, “Fundamentaltheologie”, 147.

18 Die Gefahr, dass dadurch der Mensch entweder zu einer bloßen Funktion Gottes – zu einer Emanation statt eines echten freien Gegenübers – degradiert oder von einem übermächtigenden Gott okkupiert wird, muss dann noch durch ein zweites Axiom abgewendet werden: *„Die radikale Abhängigkeit von ihm* [Gott, Anm. d. Verf.] *wächst nicht in umgekehrter, sondern in gleicher Proportion mit einem wahrhaftigen Selbstand vor ihm.“* Karl Rahner, “Über das Verhältnis von Natur und Gnade” in *Schriften zur Theologie I* (Zürich: Benziger, 1954), 183. // Je freier der Mensch also wird und je autonomer er sich selbst realisiert, desto präsenter und durchschlagender ist Gott in dessen Handlungen. Dies ist freilich nur dann nicht paradox, wenn es sich um ein Verhältnis freigebender Liebe handelt.

möglichst unvoreingenommen zusammengetragen und zu einem sinnvollen Ganzen rekonstruiert werden muss. Die naturwissenschaftliche Anthropologie ist daher so etwas wie der (sich nach und nach enthüllende) Kanon der göttlichen Offenbarung im Modus der menschlichen Natur. Neue Erkenntnisse führen hier zu ständiger Modifizierung und Präzisierung. Damit ist es eine theologisch bedeutsame Aufgabe, den aktuellen „Schriftbestand" dieses anthropologischen Kanons lesbar zu machen und eine je aktuelle Anthropologie zu beschreiben. Dies ist ein Ziel – vom Umfang her das größte – der vorliegenden Arbeit.

Eine weitere Aufgabe besteht dann darin, die naturwissenschaftliche Anthropologie von der Theologie her zu erschließen. Dies gelingt durch die Bestimmung der eigenen Möglichkeiten: Welche theologischen Schulen und Theorien bieten gute Anschlussmöglichkeiten? Wo werden, in oft völlig unterschiedlichen Worten, die gleichen Inhalte ausgedrückt? Wo entdeckt man Parallelen und wo kommt es zu unversöhnlichen Widersprüchen? Identität ist dabei nicht erstrebenswert, denn sie würde ebenfalls den Verlust der Interdisziplinarität bedeuten. Es handelt sich ja um bleibend verschiedene Erkenntnisebenen, die nicht monoton mit einer Stimme sprechen dürfen, sondern immer nur polyphon sich selbst treu bleiben.

Wo Konflikte auftreten, müssen diese analysiert werden: Ein Konflikt zwischen zutreffenden Fakten und einer Weltanschauung muss zu einer Veränderung dieser Weltanschauung führen. Bezieht sich der Konflikt dagegen auf die *Interpretation* von Fakten, ist es also ein Konflikt zwischen zwei verschiedenen Weltanschauungen oder gibt es plausible Alternativinterpretationen,[19] dann muss möglicherweise Widerstand geleistet und die Konflikthaftigkeit ausgehalten werden, wobei man im interdisziplinären Gespräch von beiden Seiten erwarten darf, dass sie ihre Möglichkeiten des Aufeinander-Zu-Gehens auch tatsächlich ausreizen und sich nicht hinter entbehrlichen Bollwerken verschanzen. Um sich hier richtig zu positionieren ist es unabdingbar, die Sicherheit der naturwissen-

19 Es gibt zwei Arten der Interpretation: Erstens den Versuch, die Daten in einen plausiblen Zusammenhang zu bringen, der aber selbst nur hypothetisch ist. Dies ist ein legitimes und notwendiges naturwissenschaftliches Verfahren und führt zu prinzipiell falsifizierbaren, so genannten „Just-So-Stories". Zweitens den Versuch aufgrund von weltanschaulichen Vorentscheidungen überhaupt nur bestimmte Interpretationen zuzulassen. Dabei wird der Bereich der Naturwissenschaft verlassen. Diese Vorgehensweise ist innerhalb der Naturwissenschaft nicht legitim und auch außerhalb sollten die Prämissen der Vorentscheidung redlicherweise transparent gemacht werden.

schaftlichen Aussagen zu kennen: Handelt es sich um eine Hypothese, eine Theorie oder um eine Gewissheit.[20]

Diese Arbeit bewegt sich daher von zwei Seiten – durch die Entwicklung einer aktuellen Anthropologie einerseits und durch das Aufzeigen von Anschlussmöglichkeiten und damit der weltanschaulichen Konkurrenzfähigkeit der Theologie andererseits – auf jene Schwelle zu, wo der anthropologische Kanon lesbar ist und der Schritt zu einer religiösen Einstellung, also »Hörender einer darin enthaltenen Selbstmitteilung Gottes« zu werden, nicht mehr als dissoziierend erscheinen muss, sondern als integrierend empfunden werden kann. Der Leser wird an die Schwelle zwischen Beschreibung und Offenbarung gebracht, doch ob er sie überschreitet bleibt ihm selbst überlassen. Jeder Schritt weiter würde die Interdisziplinarität am Ende wieder preisgeben. Vielleicht wäre dadurch der theologische Charakter der Arbeit deutlicher, so dass man sich nicht mehr fragen müsste, warum diese Arbeit eine Dissertation in Theologie darstellt. Doch ob sie eine theologische Arbeit ist oder nicht, entscheidet in diesem Fall nicht der Autor, sondern der Leser. Er soll – und muss im interdisziplinären Gespräch – die freie Möglichkeit behalten, zum »Hörer« zu werden oder nicht.

1.2.2 Das explizite Projekt: Beschreibung von Ethik und Moral

In der vorliegenden Arbeit geht es nicht um die Darstellung einer allgemeinen Anthropologie, sondern um eine naturwissenschaftliche Beschreibung des Phänomens von Ethik und Moral und deren anthropologischer Voraussetzungen, Möglichkeiten und Begrenzungen. Diese Fokussierung bietet mehrere Vorteile:

Eingrenzung auf empirisch erschlossene Phänomene

In einer umfassenden Anthropologie müssten Themen wie Tod, Transzendenzbezug und Religiosität des Menschen behandelt werden, zu denen zwar Hypothesen, aber kaum Daten vorliegen. Der Fokus auf die Ethik macht hier eine Beschränkung möglich und geboten, die sich noch enger am Empirischen orientieren kann. Ein ausschlaggebendes Kriterium für die Wahl des Themas war daher die ausreichende Verfügbarkeit entsprechender Studien.

---

20 Will man die Naturwissenschaft dabei nicht um ihre Eigenständigkeit und damit den Dialog um seine Kraft bringen, dürfen zur Einschätzung der *naturwissenschaftlichen* Stichhaltigkeit dann aber keine Fremdkriterien wie »Übereinstimmung mit *metaphysischen* Axiomen« (z. B. Rahner 1967a, 1258) verwendet werden. Hier fühlen sich Naturwissenschaftler zu Recht nicht ernst genommen.

Vergleichbarkeit durch Messbarkeit

In der Ethik verbindet sich das Weltbild mit den konkreten Entscheidungen des Alltags. Dies macht moralische Phänomene für sozialpsychologische und für neurophysiologische Experimente zugänglich. Man erhält so quantitative Daten. Dies eröffnet außerdem die Möglichkeit des Vergleichs mit ähnlichem Verhalten bei Tieren.

Potentielle praktische Relevanz der Ergebnisse

Das erwartete Ergebnis ist eine Beschreibung der menschlichen Wirklichkeit des Phänomens Moral und Ethik. Solche deskriptiven Aussagen können neben der Tatsache, dass sie interessant sind und den Menschen besser verstehen lassen, dreierlei praktisch-ethische Relevanz haben: Erstens können dadurch die menschlichen Möglichkeiten und Unmöglichkeiten erkannt werden. So ist es ein ethischer Grundsatz, dass das Unmögliche auch nicht gefordert werden kann. Zweitens besitzt jeder Ethikentwurf bestimmte Prämissen. Wer solche Prämissen mit deskriptiven Aussagen verbindet, kann so zu anthropologisch begründeten normativen Aussagen kommen (die aber nur dann korrekt sind, wenn die Prämissen auch tatsächlich wahr sind). Drittens können die Bedingungen und Faktoren erkannt werden, die dafür verantwortlich sind, warum Menschen sich eher prosozial oder egoistisch, eher gewaltbereit oder unterstützend verhalten. So können jene pädagogischen und umweltgestalterischen Maßnahmen erkannt werden, die das gewünschte Verhalten fördern.

Universale Perspektive

Das Thema Ethik und Moral ist im Vergleich zu einer Gesamtanthropologie zwar eingeschränkt, hat aber doch eine universale Perspektive, weil in diesen Themen bereits die Frage nach einem Sinn des Seins und nach der Vollendung und Verfehlung der eigenen Existenz auftaucht. Es geht also bei diesem Teilbereich für den Einzelnen bereits um das Ganze seines Mensch-Seins.

1.3 Weltanschauliche Transparenz und Problemfelder

Wenn Gott sich in der Schöpfung selbst mitteilt, dann muss man in ihr auch eine Struktur entdecken können, die von ihm spricht.[21] Der Evolutionsbiologe Richard Dawkins sagt aber diesbezüglich:

> The universe we observe has precisely the properties we should expect if there is, at bottom, no design, no purpose, no evil and no good, nothing but blind, pitiless indifference.[22]

Dies ist eine steile These, die aber nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen ist. Die entscheidende Frage ist, ob man zu dieser Erkenntnis allein aufgrund naturwissenschaftlicher Fakten gelangen kann oder ob hier nicht doch zuvor schon eine weltanschauliche Entscheidung getroffen wurde. Dieser und anderer Fragen wird in der vorliegenden Arbeit nachgegangen, indem eine deskriptive Anthropologie erarbeitet wird, wie sie sich aus den Erkenntnissen der modernen Biologie und Sozialpsychologie heute ergibt. Ihre Interdisziplinarität zeichnet sich dadurch aus, dass auf die über einen gemeinsamen Nenner hinausgehenden metaphysischen oder weltanschaulichen Voraussetzungen der betreffenden Fachbereiche argumentativ bewusst verzichtet wird. Transzendente Wirklichkeiten werden also weder vorausgesetzt noch ausgeschlossen. Soweit dies möglich ist, soll ein nichtintentionaler Blick auf die empirische Wirklichkeit geworfen werden. Ein solches Projekt stößt aber auf mehrere Schwierigkeiten:

Weltanschauung kann nicht ganz vermieden werden: Der gemeinsame Nenner findet sich in der methodischen Beschränkung auf Daten und deren logische Folgerungen und auf im Gesamtzusammenhang plausible und falsifizierbare Interpretationen. Zusätzlich müssen aber zwei Prämissen notwendig vorausgesetzt werden, damit man sich interdisziplinär gegenseitig befruchten kann. In diesen Prämissen verbirgt sich zwar ein Weltbild,. doch dieses ist so gewählt, dass es als gemeinsamer Ausgangspunkt für Naturwissenschaft und eine „anthropologisch gewendete“ Theologie dienen kann:

– Notwendige Prämisse 1: *Alle kausalen Einflüsse, gleich ob transzendenten oder immanenten Ursprungs, müssen um wirksam zu sein, materielle Wirklichkeit erlangen*. Das bedeutet, dass sie zumindest prinzipiell naturwissenschaftlich

21 Biblisch z. B. angedeutet in Gen 1,27: Der Mensch als „Abbild Gottes“; Weish 7,22 – 8,1: der alles erfüllende Geist Gottes; vor allem aber Röm 1,20: „Seit Erschaffung der Welt wird seine unsichtbare Wirklichkeit an den Werken der Schöpfung mit der Vernunft wahrgenommen, seine ewige Macht und Gottheit.“

22 Richard Dawkins, *River out of Eden. A Darwinian View of Life* (NY: Basic Books, 1995), 133.

nachweisbar sind. Es wird angenommen, dass es keine rein geistige Wirksamkeit gibt. Das bedeutet nicht, dass es keine transzendente Wirklichkeit gibt, sondern es bedeutet, dass diese – wenn es sie gibt – eine bestimmte Wirkweise hat, nämlich so, dass sie sich der Kreatur so vermittelt, dass diese das Empfangene selbst aktiv wirkt und nicht nur passiv empfängt.[23] Prämisse 1 läuft also nicht auf einen Materialismus hinaus, sondern dient der Vermeidung eines Dualismus.

– Notwendige Prämisse 2: *Der Ursprung kann in der Struktur des Seienden wiedererkannt werden.* Auf biologischer Ebene wird dies durch evolutiv geformte und sich entwickelnde Lebewesen gewährleistet, auf theologischer Ebene ist dies die Bedingung der Möglichkeit, dass Kreatur überhaupt zur Selbstmitteilung eines Schöpfers werden kann.

Nicht-Intentionalität ist illusorisch: In Kapitel 7.1.1 wird deutlich werden, dass wir die Auswirkungen unserer Intentionen nicht bewusst kontrollieren können. Wenn ein Ziel vorhanden ist – für einen Theologen vielleicht der Wunsch, den eigenen Glauben zu bestätigen, für einen katholischen Theologen vielleicht zusätzlich der Wunsch, dem Lehramt nicht zu widersprechen –, dann richtet sich unwillkürlich die Aufmerksamkeit darauf, und die unbewussten kognitiven Kräfte bewegen das ganze Denksystem unweigerlich in Richtung auf dieses Ziel, es sei denn es stellen sich unüberwindliche Hindernisse in den Weg.

Vermutlich besitzt jeder solche unbewussten Biases, die die eigenen Überzeugungen lieber bestätigen als widerlegen möchten. Ein Projekt wie das vorliegende, von einem Biologen und katholischen Theologen durchgeführt, *wird solche Biases besitzen.* Während der Arbeit mussten allerdings häufig die erwarteten Ergebnisse aufgrund der Evidenzen revidiert werden, so dass die Hoffnung besteht, dass die Voreingenommenheit nicht allzu sehr aufs Ergebnis durchschlagen konnte. Die Korrekturen aufgrund von Daten erfolgten allerdings meist zugunsten der theologischen Position, was durchaus misstrauisch stimmen darf. Ob und wo in dieser Arbeit ein unbewusster Bias im Weg stand, muss von anderen, die diesen Bias nicht besitzen – zumindest nicht als unbewussten –, geprüft werden. Nach einem Projekt der Zusammenschau und der Integration bedarf es deshalb notwendig einer Phase der Differenzierung und der detaillierten Kritik aus anderen Blickwinkeln.

23 Karl Rahner, "Evolution, Evolutionismus" in *Sacramentum Mundi*, Band 1 (Freiburg i. Br.: Herder, 1967a), Spalte 1253 f. // siehe ausführlicher Kap. 9.3.1.2.

Naturwissenschaftliche Erkenntnisse ändern sich: Das Untersuchungsfeld, das dargestellt wird, erlebt gerade in diesen ersten Jahrzehnten des 21. Jahrhunderts einen Umbruch und die Modelle sind im Fluss. Es wurde daher in der Arbeit auf exotische Theorien verzichtet und nur allgemein respektierte Forschungsergebnisse herangezogen,[24] die bereits eine gewisse Eigendynamik erkennen lassen und sich ins umbrechende Gesamtfeld bereichernd und plausibel einfügen. Schon sehr bald werden sich vermutlich viele dieser Modelle erhärten und andere werden modifiziert oder verworfen werden.

Der interdisziplinäre Dialog leidet unter Einseitigkeit: Während die Theologie ihre Anschlussfähigkeit zur Naturwissenschaft postulieren und anstreben muss, gibt es kein entsprechendes notwendiges Interesse der Naturwissenschaften an der Theologie. Was die Theologie hier einzubringen hat, ist ihre kritische, philosophische Kompetenz, indem sie die impliziten weltanschaulichen Voraussetzungen aufdeckt und so den Raum für Alternativinterpretationen offenhält, und ihre theologische Kompetenz – als ein quasi-prophetischer Dienst –, indem sie vom eigenen Menschenbild her Anregungen gibt, wo inhaltliche Engführungen zu vermuten sind und in welche Richtung möglicherweise erkenntnisbringend geforscht werden könnte.

Es besteht die Gefahr von Missverständnissen: Da viele wesentliche Begriffe bereits innerhalb der Fachbereiche uneinheitlich verwendet werden, ist im interdisziplinären Dialog umso mehr mit Missverständnissen zu rechnen. Der erste Schritt bei einem Konflikt ist deshalb die Klärung, was denn jeweils gemeint ist. Üblicherweise gehört dazu, dass man eine gemeinsame Sprache findet. Dies ist aber oft nicht praktikabel und die Gefahr, den anderen falsch zu verstehen, scheint geradezu ein wesentliches Element dieser Form von Dialog zu sein.

Es können in dieser Arbeit sicher nicht alle begrifflichen Gefahren ausgeräumt werden, doch an manchen kritischen Stellen werden die verwendeten Begriffe im Verlauf der Arbeit geklärt. Besonders notorisch ist allerdings die Diskrepanz bei den beiden Hauptbegriffen dieser Arbeit »Moral« und »Ethik«. Diese können bei den verschiedenen Philosophen so Unterschiedliches bedeuten, dass man manchmal den Eindruck erhält, es müsse sich wohl um beliebig definierbare, selbst inhaltslose Kategorien handeln. Allerdings lassen sich hier und vor allem im

24 Eine Ausnahme ist allerdings der kaum rezipierte Ethikentwurf von Brian Zamulinski (Kap. 9.6.2), der darin aber das nützliche Denkmuster der »Moral als evolutionäres Nebenprodukt« ausarbeitet.

Alltagsgebrauch Tendenzen erkennen, denen ich in dieser Arbeit folgen möchte. Demnach bezieht sich **»Moral«** eher auf Verpflichtungen und Verbote, deren Einhaltung entweder von außen eingefordert werden kann, oder mindestens ihren Übertreter in seinem Ansehen und seiner Vertrauenswürdigkeit sinken lässt. Der Begriff **»Ethik«** wird dagegen eher dann verwendet, wenn es um die Suche nach dem über die Pflichten hinaus „Besseren" geht oder um die Entwicklung von Tugenden. Darüber hinaus verwende ich den Begriff **»Moral«** hier als empirischen, *beschreibenden* Überbegriff der Phänomene, so wie es in der biologischen Literatur üblich ist. Als **»Ethiken«** bezeichne ich dagegen jene philosophischen und normativen Entwürfe, die ein „Sollen" konzeptuell zu begründen versuchen. In diesem Sinn werden in der vorliegenden Arbeit die Begriffe »Moral« und »Ethik« verwendet. Wenn davon abgewichen wird (z. B. in der Darstellung des Evolutionären Humanismus, Kap. 9.6.3), wird dies jeweils angezeigt.

1.4 Der Aufbau der Arbeit

Im ersten Teil der Arbeit **„Prinzipien der Evolution" (Kap. 2 – 5)** werden die Aussagen und Erkenntnisse der modernen Evolutionsbiologie dargestellt. Obwohl die Wissenschaftler schon vor über 20 Jahren begonnen haben, die Grundaussagen der Soziobiologie zu relativieren und sich nach und nach von deren Axiomen zu verabschieden,[25] ist dies in den deutschen Medien bis heute nicht angekommen. Stattdessen wird dort die »Soziobiologie« weiter als Leitbild inszeniert. Der gerade stattfindende Paradigmenwechsel in der Biologie, der in diesem Abschnitt vorgestellt wird, führt hier in mancher Hinsicht zu einem radikalen Umdenken. Die bahnbrechenden Wiederentdeckungen, die in **Kapitel 2** dargestellt werden, betreffen einerseits die Wirkung der Selektion auf verschiedenen Ebenen („Multi-Level-Selektion") und andererseits die Zusammenführung von Evolution, Entwicklungsbiologie und Ökologie in einer neuen Disziplin „(Eco) EvoDevo".

In **Kapitel 3** werden dann die Besonderheiten der Kulturellen Evolution behandelt, die zwar schon vergleichsweise früh anerkannt wurde, wo die Modelle aber auch erst in den letzten Jahren ein einigermaßen zufriedenstellendes Niveau erreicht haben. Die Abhandlung ist in diesem Abschnitt mitunter recht fachwissenschaftlich, doch es erscheint mir wichtig, aufgrund der hartnäckigen Verbreitung der „alten" Evolutionsbiologie, hier eine auch für Insider überzeugende

25 Carmen J Schifellite, *Biology after the Sociobiology Debate: What Introductory Textbooks say about the Nature of Science and Organisms* (NY: Peter Lang, 2011), bes. 184 – 214.

Darstellung zu bieten. Deswegen werden immer wieder auch die dahinterstehenden Mechanismen beschrieben.

In **Kapitel 4** wird dann zusammengetragen, was man heute über die Evolution von Moral vermutet. Die hypothetische, phylogenetische Entwicklung macht auf die funktionale und evolutionsentscheidende Bedeutung menschlicher Moral aufmerksam. Sie offenbart sich dabei als uneinheitlich in ihrem Ursprung und ihrer sozialen Funktion und ihre dialektische Qualität wird von hier aus verstehbar. Schließlich geht es darum, die Auswirkungen einer evolutionären Denkweise für das Thema dieser Arbeit zu erkennen, deren ausgesprochen ästhetische Logik zu entdecken und ihre Fähigkeit, Dinge nicht nur zu beschreiben (proximat), sondern in ihrer Bedeutung zu verstehen (ultimat).

In **Kapitel 5** kommt die neue Evolutionstheorie schließlich auf den experimentellen Prüfstand. Mithilfe Ökonomischer Spiele können die inhärenten evolvierten Strategien untersucht und ihre Praxisrelevanz und Häufigkeit festgestellt werden. Es zeigt sich, dass das unterschiedliche Verhalten der Menschen in sozialen Interaktionen nicht allein durch die klassische Soziobiologie erklärbar ist, sondern die erweiterte Evolutionstheorie benötigt. Durch den Paradigmenwechsel wird nun auch der Altruismus, das „zentrale theoretische Problem der Soziobiologie“,[26] biologisch verständlich und muss dazu nicht auf einen versteckten Egoismus der Gene reduziert werden.[27] Vielmehr wird sogar ein »Prinzip der Kooperation« als entscheidender Motor für die großen Schritte der Evolution erkennbar.

Im zweiten Teil der Arbeit **Natur des moralischen Sinns (Kap. 6 – 8)** werden die verschiedenen moral-relevanten, kognitiven Fähigkeiten des Menschen und die daraus resultierende, charakteristische Gestalt seines moralischen Sinnes vorgestellt. In **Kapitel 6** werden die verschiedenen Elemente der *sozialen* Kognition besprochen – zum Beispiel Emotionen, Empathie oder „Shared Intentionality“ – und im Vergleich mit ähnlichen Fähigkeiten der Tiere wird ihre typisch menschliche Gestalt herausgearbeitet. Deren Eigenart beruht offenbar auf einer hohen Bereitschaft zu vertrauen, innere Zustände miteinander zu teilen und zu kooperieren.

In **Kapitel 7** geht es um die *allgemeinen* kognitiven Fähigkeiten: um die überraschende Begabung des Unbewussten, zielgerichtet und authentisch wirksam zu werden; um die Bedingungen für Selbstbewusstsein und dessen ontoge-

26 Wilson, *Sociobiology: The New Synthesis, 3.*

27 Mit dieser problematischen „Lösung“ haben sich viele Theologen auseinandergesetzt; z. B. Andreas Knapp (1989), Hubert Meisinger (1996), Holmes Rolston III (1999) oder Stephen Pope (2007).

netische dialogische Entwicklung und um die Frage, ob der Mensch überhaupt Freiheit und damit Verantwortung für seine Entscheidungen besitzt. In diesem Kapitel wird außerdem deutlich, wie verbreitet nicht-lineare Dynamiken in den komplexen biologischen Systemen sind. Wer die Reaktionen solcher Systeme verstehen will – und wer in Zukunft überhaupt von sich behaupten möchte, er verstünde etwas von der Biologie des Menschen – kommt nicht umhin, sich mit nicht-linearem Denken vertraut zu machen und sich von einem einseitigen, intuitiv linearen Kausaldenken zu verabschieden. In Anhang 1 (S. 433) werden deshalb die Eigenschaften solcher komplexer Systeme dargestellt. Die Zustände komplexer Systeme sind zum Beispiel nicht mehr so sehr abhängig von ihren Ausgangsbedingungen, als vielmehr von – einer häufig begrenzten Anzahl – Konvergenzpunkten. Komplexe Dynamiken sind typisch für biologische Systeme und gelten in genetischen Netzwerken, im Gehirn, in der Persönlichkeitsentwicklung, in sozialen Gemeinschaften, in Wirtschaftssystemen, in Ökosystemen usw.

Nach der Klärung der kognitiven Voraussetzungen kann dann in **Kapitel 8** die empirische Gestalt des moralischen Sinns beschrieben und die dazugehörigen aktuellen Modelle beurteilt und in ihrer Verschiedenheit und Eigenart gewürdigt werden. Moral zeigt sich dabei als ein uneinheitliches, nicht für objektive Wahrheitsfindung, sondern eher für soziale Kompetenz optimiertes System. Schließlich lassen sich von hier aus die Bedingungen erkennen, unter denen Menschen eher moralisch oder eher unmoralisch handeln.

Im dritten Teil der Arbeit **„Anthropologische Ethik“ (Kap. 9 – 11)** werden die Möglichkeiten und Unmöglichkeiten dargestellt, von einer deskriptiven Anthropologie aus zu begründetem ethischem Handeln zu gelangen. In **Kapitel 9** werden die gängigen Begründungsstrukturen und philosophischen Hindernisse vorgestellt und unter einem interdisziplinären Horizont – der offen ist für beides, metaphysische und nicht-metaphysische Lösungen – evaluiert.

Im Anschluss werden konkrete Versuche einer evolutionären Ethikbegründung untersucht, die jeweils unterschiedliche ultimate Ursachen postulieren: Robert Richards’ Moral als Gruppen-Anpassung, Brian Zamulinskis Moral als evolutionäres Nebenprodukt und Michael Schmidt-Salomons »Evolutionärer Humanismus«, der von Individualselektion ausgeht.

Schmidt-Salomon verwendet die Religionen dabei teilweise verzerrend als Negativschablone, um vor deren „erbärmlicher Praxis“[28] dem eigenen Entwurf Glanz und gleichzeitig seinem atheistischen Anliegen Nachdruck zu verleihen.

28 Fairer wäre es Theorie an Theorie zu messen; Rahner, “Christlicher Humanismus”, 243.

Sein Evolutionärer Humanismus hat als „Leitbild“ der Giordano-Bruno-Stiftung, zu der viele namhafte Wissenschaftler gehören, in Deutschland erheblichen öffentlichen Einfluss und Medienpräsenz. Daher wird zusätzlich in **Anhang 4** vergleichend gezeigt, dass das christlich-theologische Ethos – das zugegebenermaßen häufig nicht die christliche Praxis bestimmt – eine erheblich größere Konsistenz und Nähe zur modernen Biologie aufweist.

In **Kapitel 10** wird im Anschluss an zwei neue psychologische Modelle[29] ein eigenes Modell einer »BEZIEHUNGSTYP-ETHIK« formuliert und begründet, nach der Menschen eine natürliche Veranlagung besitzen, ihre sozialen Handlungen gemäß der Beziehungstypen *„Interaktion“*, *„Identität“* und *„Intimität“* zu verstehen. Es wird weiter postuliert, dass eine zunehmende Zahl von Menschen eine Metakategorie der *„Universalität“* anerkennen, die als evolutionäres Nebenprodukt entsteht. Menschen mit dieser psychologischen Konstitution werden im betreffenden Abschnitt als *Personen*$_{3U}$ bezeichnet. Es wird dann untersucht, wie das moralische System einer *Person*$_{3U}$ theoretisch aussehen müsste. Dabei werden bekannte ethische Fragen und ungelöste Probleme wiederentdeckt: Die Allgemeinen Menschenrechte, die Pflichtenethik, die Rangordnung der Liebe, Gerechtigkeit als aktiver Ausgleich, globale Solidarität und als ethische Maximalmöglichkeit die Nächstenliebe. Die bekannte philosophische Konflikthaftigkeit dieser ethischen Fragen wird durch das Modell verständlich und erscheint hier als Folge eines Konflikts zwischen den verschiedenen Beziehungskonzepten.

Normative Schlussfolgerungen werden zunächst keine gezogen, da es sich um die *Beschreibung* eines Moralsystems handelt, zu dem eine *Person*$_{3U}$ natürlicherweise tendieren müsste. Um dies normativ zu validieren würden jedoch Nachweise benötigt, dass die Einstellung einer *Person*$_{3U}$ nicht nur ein realer psychologischer Zustand mancher Menschen ist, sondern dass sie *wesentlich* zum Mensch-Sein gehört. Dafür fehlt aber die empirische Grundlage. Allerdings werden am Ende des Kapitels kurz die Bedingungen und Konsequenzen einer normativen Betrachtung skizziert.

In **Kapitel 11** wird dann zunächst dargestellt welche Eigenschaften »Nächstenliebe« – als ethische Maximalmöglichkeit einer *Person*$_{3U}$ – hat. Dabei wird auch auf das Verhältnis zwischen Selbst- und Nächstenliebe eingegangen und auf die Möglichkeit einer Selbst-Realisierung durch Selbstlosigkeit. Schließlich wird nach dieser Charakterisierung untersucht, welche psychologische Unterstützung eine *Person*$_{3U}$ für die Realisierung dieser ethischen Maximalmöglichkeit »Nächstenliebe« von verschiedenen Weltanschauungen erwarten kann. Die Untersuchung

29 Moral als »Relationship Regulation« von Tage Rai und Alan Fiske (2010) und die »Triune Ethics« von Darcia Narvaez (2008).

ist hypothetischer Natur. Die atheistische und die buddhistische Weltanschauung können nur aus einer Außensicht beurteilt werden und nur die christliche aus einer Innenperspektive. Es wird hilfreich sein, wenn andere hier Einseitigkeiten ausbügeln, Kritik äußern und damit helfen, das deskriptive Moralmodell von *Personen*$_{3U}$ und seine Abhängigkeit von verschiedenen Weltanschauungen besser zu verstehen.

Während sich eine Beurteilung der atheistischen und der buddhistischen Leistungsfähigkeit aus diesem Grund verbietet, kann sehr wohl festgestellt werden, dass die christliche Theologie genau dann eine ausgesprochen gute psychologische Unterstützung für »Nächstenliebe« bietet, wenn eine gläubige *Person*$_{3U}$ ihre Beziehung zu Gott im Rahmen des Beziehungstyps „universale Intimität" versteht und lebt. Eine Feststellung, die – zunächst rein pragmatisch – dem christlichen Weltbild eine hohe ethische Leistungsfähigkeit für all jene Menschen bescheinigt, die sich tatsächlich als *Personen*$_{3U}$ verstehen. Ein Blick auf die empirischen Nachweise für eine Praxis der Nächstenliebe zeigt, dass Weltanschauungen hier wirksam sind und altruistische Verhaltensweisen mal mehr und mal weniger unterstützen.

Das **Kapitel 12** widmet sich schließlich dem Rückblick und Ausblick.

Im Anhang finden sich außerdem Abhandlungen zu **A1** Nicht-linearen Systemen, **A2** Epigenetischer Vererbung, **A3** Evolution eusozialer Superorganismen und **A4** Dem Christlichen Ethos im Vergleich zum Evolutionären Humanismus.

Teil I **Prinzipien der Evolution**

2 Veränderungen in der Evolutionstheorie

2.1 Historischer Abriss

2.1.1 19. Jahrhundert

Die Evolutionstheorie ist seit ihrer Formulierung durch Charles Darwin einer ständigen Veränderung unterworfen. Das, was bei den meisten Zeitgenossen im Kopf ist, ist weder die Originalversion von Charles Darwin, noch die aktuellste Version, sondern meist jene, die sich in den siebziger und achtziger Jahren herausgebildet hat und bis heute die Medien dominiert, vermutlich weil sie sehr profiliert und provokant daherkommt und so meinungsbildend eingesetzt werden kann.[1] Ein kurzer chronologischer Abriss mag deutlich machen, dass diese Theorie, zumal sie erst 150 Jahre alt ist, keinesfalls in Stein gemeißelt ist, sondern bis heute und vermutlich auch in der weiteren Zukunft einer steten Veränderung und Verbesserung unterworfen ist.[2]

Schon vor Charles Darwin hat Jean-Baptiste de Lamarck (1744 – 1829) eine wissenschaftliche Theorie zur Evolution entwickelt. Er nahm an, dass sich über lange Zeiträume hinweg die heute lebenden Pflanzen und Tiere aus Urformen gebildet hätten. Hierfür postulierte er einen Mechanismus, der dafür sorgt, dass im Laufe des Lebens erworbene Eigenschaften an die kommende Generation weitergegeben werden. Häufiger Gebrauch einer Eigenschaft führt zu einer verstärkten Ausprägung, während Nichtgebrauch das Merkmal verschwinden lässt. Der Hals von Giraffen würde auf diese Weise von Generation zu Generation länger werden, je mehr sie sich nach dem Laub von Bäumen ausstrecken müssen.[3] Wenn

---

1 vgl. Sebastian Linke, *Darwins Erben in den Medien – Eine Wissenschafts- und Mediensoziologische Fallstudie zur Renaissance der Soziobiologie* (Bielefeld: transcript Verlag, 2007).

2 Wo nicht anders angezeigt, richtet sich diese Zusammenfassung nach Ulrich Kutschera, *Evolutionsbiologie* (Stuttgart: Ulmer, 2006), S. 26 – 83 und Eva Jablonka und Marion J Lamb, *Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life* (Cambridge, MA: MIT Press, 2005): 9 – 41.

3 Die Annahme, dass erworbene Eigenschaften vererbbar seien und an die Nachkommen weitergegeben würden, ist der gravierende Unterschied zum Neodarwinismus des 20 Jahrhunderts. In den entsprechenden Lehrbüchern wurde der Lamarckismus daher gelegentlich als Kontrastfolie zum Darwinismus dargestellt. Jedoch gilt dies nur für den Neodarwinismus, nicht für den darwinschen Darwinismus: Charles Darwin ging wie selbstverständlich davon aus, dass vererbbare Merkmale durch Gebrauch und Nichtgebrauch gestärkt oder reduziert würden. Vgl. Charles Darwin, *The Origin of Species by Means of Natural Selection* (London: Penguin, 1859/1968): Kapitel V, “laws of variation”, bes. 175 – 182.

heute von »Lamarckismus« gesprochen wird, ist dies gemeint: Die Vererbung im Laufe des Lebens erworbener Merkmale.

Etwa ein halbes Jahrhundert nach Lamarck, im Jahr 1858, veröffentlichte Charles Lyell in einer Lesung vor der Linnean Society einen Brief von Alfred Russel Wallace mit Kommentaren von Charles Darwin.[4] Hier entwickeln beide ihre unabhängig voneinander gewonnenen Erkenntnisse über jenen anderen Evolutionsmechanismus, der auf zufälliger Variation, Vererbung und Selektion beruht.

1. **Variation** – Individuelle Merkmalsausprägungen führen zu Varianten.
2. **Vererbung** – Die varianten Merkmale können an die Nachkommen weitergegeben werden, wie man an der Tierzucht erkennen kann.
3. **Selektion** – Manche Varianten bringen ihren Trägern reproduktive Vorteile, so dass sie in den folgenden Generationen den Originaltypus verdrängen (Wallace: „*Struggle for existence*“, S. 54).

Im darauf folgenden Jahr erschien bereits das Grundlagenwerk „On the Origin of Species“. Es wurde bald zum Standardwerk der Evolutionslehre und selbst Wallace sprach vom »Darwinismus«.[5] Die aus den drei Prinzipien folgenden Thesen des Darwinismus waren:

- Die gemeinsame Abstammung aller Lebewesen und damit die Wandelbarkeit der Arten.[6]
- Das langsame Voranschreiten von Veränderungen (»Gradualismus«). Erst innerhalb langer Zeiträume führe Evolution vom Einfachen zum Komplexeren und zur Entstehung neuer Arten.

2.1.2 Neodarwinismus und Synthetische Theorie

Für die weitere Entwicklung der Evolutionstheorie war es bedeutsam, dass der deutsche Zoologe und Zellbiologe August Weismann (1834 – 1914) den Unterschied

4 Diese Lesung wurde anschließend publiziert: Charles Darwin und Alfred R Wallace, “On the Tendency of Species to form Varieties; and on the Perpetuation of Varieties and Species by Natural Means of Selection,” *Journal of the Proceedings of the Linnean Society, Zoology* 3 (1858): 45 – 62.

5 z. B. Alfred R Wallace, *Darwinism: An Exposition of the Theory of Natural Selection, with some of its Applications* (Cambridge, MA: Univ. Press, 1889/2009).

6 Die Abstammung des Menschen behandelte Darwin jedoch erst ausdrücklich in seinem 1871 erschienenen Buch „The Descent of Man“. Dort liest man: *„Man, as I have attempted to shew, is certainly descended from some ape-like creature.“* (Kapitel 20, „The causes which…“, S. 658). Diese Behauptung wurde von den Gegnern der Evolutionstheorie gerne bildlich aufgegriffen, indem sie Darwins Kopf auf einem Affenkörper darstellten. Bis heute hält sich ähnlicher Spott in kreationistischen Kreisen.

zwischen somatischen Zellen und Keimzellen, die für die Vererbung zuständig sind, entdeckte und dadurch die Hypothese von Lamarck von der Vererbung erworbener Merkmale zunächst widerlegte. Gemeinsam mit Wallace, der den „Lamarckismus“ schon immer abgelehnt hatte, wurde August Weismann so zum Begründer des sogenannten »Neodarwinismus«, der sich durch eine strikte Ablehnung lamarckistischer Evolution und eine Betonung ihrer *Ungerichtetheit* auszeichnete.

Bis in die vierziger Jahre des 20. Jahrhunderts fand man in den Lehrbüchern dann eine äußerst heterogene Mischung von Hypothesen und Theorien bezüglich der Evolutionslehre. Eine Reihe von Naturwissenschaftlern machte sich deshalb systematisch daran, die Argumente zu prüfen und Thesen experimentell zu untermauern oder zu widerlegen. Beteiligte Wissenschaftler waren Ernst Mayr (1904 – 2005), Theodosius Dobzhansky (1900 – 1975), Julian Huxley (1887 – 1975), Bernhard Rensch (1900 – 1990) und viele mehr. Die Aussagen der Synthetischen Evolutionstheorie lassen sich folgendermaßen charakterisieren:

- Vererbung geschieht durch die Weitergabe von Genen innerhalb der Keimbahn. Die Gene sitzen auf den Chromosomen im Zellkern und tragen die Informationen für Merkmale.
- Unterschiede im Phänotyp können nur vererbt und selektiert werden, wenn sie aus Unterschieden im Genotyp resultieren. Veränderungen im Genotyp geschehen durch zufällige Mutationen oder durch Rekombination und sind unabhängig von der Entwicklung des Individuums.
- Die evolvierende Einheit ist die Population als Fortpflanzungsgemeinschaft.[7] Veränderung geschieht üblicherweise nicht in Sprüngen, sondern schrittweise über lange Zeiträume hinweg.

2.1.3 Die Moderne Synthese

Im Jahr 1954 entschlüsselten James D. Watson und Francis Crick schließlich die Identität der Erbinformation als DNA. Damit konnte die Frage nach der Wirkungsebene der Selektion nicht mehr nur spekulativ, sondern mit konkreten Modellen angegangen werden.

Darwin ging von der Möglichkeit aus, dass ein Merkmal zum Wohle der Gruppe evolvieren könne, und zu Beginn des 20. Jahrhunderts wurde von vielen ganz selbstverständlich davon gesprochen, dass Merkmale, die offensichtlich von

7 vgl. Theodosius Dobzhansky, *Die Genetischen Grundlagen der Artbildung* (Jena: Gustav Fischer, 1939): 7 und 130 ff.

Nachteil für das Individuum waren, dem „Erhalt der Gruppe“ oder dem „Erhalt der Art“ dienen. Diese Selektion auf der Ebene von Gruppen und Arten wurde zum Beispiel als Erklärung für die Existenz altruistischer Merkmale angesehen.

Im Anschluss an die Entdeckung der DNA präsentierte William Hamilton (1936 – 2000) nun eine andere Lösung für das Altruismusproblem: Er entwickelte das mathematische Konzept der »Inklusiven Fitness«.[8] Hierbei geht es um die Frage, wie ein Gen nicht nur seinen direkten Nachkommen, sondern auch den mit ihm identischen Kopien in anderen Individuen nützlich sein kann. Beides erhöht seine Fitness. Danach setzt sich die Gesamtfitness eines Individuums zusammen aus seiner *eigenen* Fähigkeit Gene in die nächste Generation zu übermitteln (direkte Fitness) und der Fähigkeit, die gleichen Gene *über andere* an deren Nachkommen und so in die nächste Generation zu übertragen (indirekte Fitness). Die mathematischen Modelle müssen die indirekte Fitness dabei entsprechend der Wahrscheinlichkeit gewichten, mit der das für die Fitness relevante Gen im Nutznießer vorhanden ist.

Bei Nicht-Verwandten lässt sich diese Wahrscheinlichkeit kaum ermitteln,[9] doch für Verwandte lässt sie sich ganz einfach statistisch angeben: Eltern, Kinder und Geschwister besitzen ein identisches Gen mit einer Wahrscheinlichkeit von 50 %, Neffen oder Nichten von 25 %, Cousins von 12,5 %, Zwillinge von 100 % usw. Die einfache Formel für die Selektion von Merkmalen, die Hamilton 1964 publizierte lautet $r * B > C$. Der Fitnessvorteil eines Merkmals für den Nutznießer (B) multipliziert mit dessen Verwandtschaftsgrad (r) muss größer sein als die Kosten (C) für den Träger des Merkmals, damit dieses positiv selektiert wird. Ein Merkmal, das dazu führt, dass jemand auf drei direkte Nachkommen verzichtet ($C = 3$), dafür aber seinen Geschwistern ($r = 0{,}5$) ermöglicht sieben zusätzliche Nachkommen ($B = 7$) zu produzieren, wird seine Vorkommenshäufigkeit in der nachfolgenden Generation erhöhen ($0{,}5 * 7 > 3$).[10]

---

8 William D Hamilton, “The Genetical Evolution of Social Behaviour I,” *J Theor Biol* 7 (1964): 1 – 16.

9 Für diesen Fall hat David Queller (1985) allerdings eine Verallgemeinerung von Hamiltons Gleichung entwickelt, die auch für Interaktionen zwischen Nichtverwandten und sogar zwischen Arten gilt.

10 In jüngerer Zeit ist die Theorie der Inklusiven Fitness kritisiert worden: (A) Sie sei praktisch nicht messbar. Leichter zu handhaben sei dagegen die Messung der direkten Fitness eines Empfängers, also des Fitnessgewinns, den dieser aufgrund der Investitionen anderer erhält; vgl. Stuart A West und Andy Gardner, “Altruism, Spite, and Greenbeards,” *Science* 327 (2010): 1341 – 44. (B) Die Voraussetzungen für ihre Gültigkeit träfen nur selten zu, weshalb sie als generelles Modell unbrauchbar sei; vgl. Martin A Nowak, Corina E Tarnita, und Edward O Wilson, “The Evolution of Eusociality,” *Nature* 466 (2010): 1057 – 62. Diese Kritik wurde in einem gemeinsamen Artikel von über einhundert renommierten Wissenschaftlern vehement zurückgewiesen und ist noch lange nicht ausdiskutiert: Patrick Abbot et al., “Inclusive Fitness Theory and Eusociality,” *Nature* 471

2.1.4 Soziobiologie – Der »Egoismus« der Gene

Ein Gen kodiert für ein Protein. Dieses Protein ermöglicht dem Organismus dann, sich besser oder schlechter fortzupflanzen als Organismen mit vergleichbaren Protein-Varianten und erhöht oder erniedrigt entsprechend dessen Fitness. Was der Organismus an die nächste Generation weitergibt ist aber nicht das Protein selbst, sondern das zugehörige Gen. Es kommt so unweigerlich zu einem erhöhten Anteil der fitteren Gene in nachfolgenden Generationen. Vererbt wird also der »Genotyp«. Dieser bestimmt die Eigenschaften des Organismus, seinen so genannten »Phänotyp«. Der Phänotyp ist nun ausschlaggebend für die Fitness des Organismus und bestimmt damit die Häufigkeit des Genotyps in der nachfolgenden Generation.

Es gibt also zwei Ebenen: Der vererbbare und evolvierende Genotyp und der fitnessbestimmende Phänotyp. Beide sind zwar miteinander verbunden, können aber getrennt betrachtet werden.[11] Der Begriff »Egoistisches Gen«[12] beschreibt die Tatsache, dass ein Gen für seine eigene Zu- oder Abnahme in der Population verantwortlich ist, weil es sich in dem Maße durchsetzt, wie die Fitness des Phänotyps, den es hervorbringt.[13] Ein fitterer Phänotyp kann dabei Eigenschaften haben, die dem Wohlbefinden des Organismus schaden. Das Wohlbefinden oder andere Eigenschaften des Organismus sind keine Kriterien für evolutionären Erfolg, sondern allein die Fähigkeit, den Genotyp in die nächste Generation zu transferieren. Die verantwortlichen Gene erscheinen daher »egoistisch«. Richard Dawkins war derjenige, der mit seinem Bestseller-Buch *„The Selfish Gene“ (1976)* diesen neuen Ansatz einer großen Öffentlichkeit zugänglich machte.

Die metaphorische Sprache macht einerseits die evolutionäre Irrelevanz der organismischen Interessen deutlich, andererseits suggeriert es einen dahinterstehenden Willen. Dies ist missverständlich, da es sich bei Genen, obwohl ihre Eigenschaften die Richtung der Evolution vorgeben, ja nicht tatsächlich um intentionale Entitäten handelt. Metaphorische Rede ist hier jedoch weit verbreitet. Zur Verdeutlichung erscheinen im folgenden Satz die metaphorischen Aussagen in

---

(2011): E1–E4. Sollte sich diese Kritik doch als berechtigt erweisen, könnte dies zu einer Revolution bei den evolutionstheoretischen Modellen führen.

11 Es ist die besondere Leistung Darwins, dass er diese beiden Ebenen getrennt und dadurch untersuchbar gemacht hat – ohne bereits die Identität des Genotyps zu kennen. Vgl Richard Lewontin und Richard Levins, *Biology Under the Influence – Dialectical Essays on Ecology, Agriculture, and Health* (New York: Monthly Review Press, 2007): 31 f und 230 f.

12 Richard Dawkins, *The Selfish Gene* (New York: Oxford University Press, 1976/1989): 11.

13 Dies alles gilt selbstverständlich nur unter der Annahme, dass keine anderen Kräfte (Vulkanausbrüche, Beutegreifer, etc.) diesen Prozess behindern. Vgl. Elliott Sober, *The Nature of Selection. Evolutionary Theory in Philosophical Focus* (Cambridge, MA: MIT Press, 1984): 27 f.

einfachen Guillemets (›‹): Mit dem Begriff „›Egoistisches‹ Gen“ wird ausgedrückt, dass das ›Interesse‹ eines Gens nicht immer mit dem Interesse seines Trägers identisch ist, und es sich ›aus Sicht‹ der Gene sogar ›lohnen‹ kann, den Träger zu ›opfern‹ wenn dadurch die Häufigkeit ›eigener‹ Kopien in der Population erhöht wird.

Derartige Formulierungen können leicht dazu führen, dass der Unterschied zwischen dem metaphorischen »Egoismus« des Gens und dem psychologischen Egoismus des Trägers nicht mehr wahrgenommen wird. Die Rede vom »Egoistischen Gen« wurde manchmal so missverstanden, dass der genetisch-evolutive Prozess nur Merkmale hervorbringen könne, die auch *ethisch* als egoistisch zu bewerten seien. Der metaphorische »Egoismus« der Gene, bedeutet jedoch nur, dass das kodierte Merkmal erfolgreicher als seine Varianten darin ist, adaptive Probleme zu lösen, und dass es daher in der Population häufiger wird. Dies kann ebenso dazu führen, dass ein Organismus andere ausnutzt, wie dazu, dass sich ein anderer altruistisch für sie opfert. Die Soziobiologie versucht zu zeigen, wie es möglich ist, dass moralische und altruistische Merkmale durch den Prozess der Natürlichen Selektion und mit dem »Egoismus« der Gene als Motor entstehen können. Psychologischer Egoismus und Altruismus sind dann nur zwei unterschiedliche Strategien, durch die (»egoistische«) Gene in die nachfolgende Generation weitergegeben werden.

2.1.5 Wichtige Prinzipien soziobiologischen Denkens

Das Denken der klassischen Soziobiologie beruht auf drei „-ismen“: a) Gen-Zentrismus, b) Reduktionismus und c) Adaptationismus. Alle drei kommen in der Behauptung zum Ausdruck:

> An organism is just a gene’s way of reproducing itself.[14]

Gen-Zentrismus: Unterscheidung Genotyp/Phänotyp

Die Gene, die den Genotyp darstellen, besitzen in der Soziobiologie die Funktion von sich vervielfältigenden »Replikatoren«[15]. Der aus dem Genotyp resultierende

---

14 Richard Dawkins zit. in: Jeffrey P Schloss, “Introduction: Evolutionary Ethics and Christian Morality: Surveying the Issues” in *Evolution and Ethics. Human Morality in Biological & Religious Perspective*, Hrsg. P Clayton und J P Schloss (Cambridge: William B Eerdmans, 2004): S. 5.

15 „*A replicator is anything in the universe of which copies are made.*“ Richard Dawkins, *The Extended Phenotype: The Gene as the Unit of Selection* (Oxford: Freeman, 1982): S. 83.

Organismus mit seinen Merkmalen – diese bilden den Phänotyp – wird als »Vehikel«[16] betrachtet, mithilfe dessen sich die Replikatoren vervielfältigen. Die strikte Unterscheidung zwischen Genotyp und Phänotyp ist eines der grundlegenden Prinzipien der Soziobiologie. Ein Gen vermehrt sich nur dann, wenn der Phänotyp, den es hervorruft, für die Vermehrung geeignet ist. Bestimmte Phänotypen finden sich nur dann häufig in der Population, wenn sie den verantwortlichen Genen zur Ausbreitung verholfen haben. Solche Phänotypen nennt man angepasst. Ihre Angepasstheit beruht aber allein auf der Fähigkeit, den verantwortlichen Genen zur Replikation verholfen zu haben.[17]

Reduktionismus: Unterscheidung Ultimat/Proximat

Die Existenz eines Merkmals kann stets auf zweierlei Weise erklärt werden, nämlich ultimat (durch Fernursachen) oder proximat (durch Nahursachen).

Beispiel: Warum blühen viele Blumen im Frühling?[18] Die ultimate Antwort darauf ist, weil es die optimale Zeit ist, um die Reproduktion im Lauf des Jahres sicherzustellen. Blüten, die zu früh blühen, laufen Gefahr vom Frost zerstört zu werden. Die Blüten, die zu spät blühen, können dagegen möglicherweise keine reifen Früchte mehr bilden. Die proximate Antwort auf diese Frage lautet dagegen: Diese Blumen blühen im Frühling, weil die zunehmende Tageslänge bei ihnen die Produktion von Hormonen auslöst, die die Blütenbildung anregen.

Beide Male handelt es sich um Kausalitäten, die aber jeweils auf einem anderen Niveau wirksam sind. Ultimate Ursachen sind üblicherweise versteckt und können nicht direkt gemessen, sondern nur mittels Indizien postuliert werden. Proximate Ursachen können mit dem richtigen Instrumentarium unmittelbar gemessen werden. Jedes genetisch beeinflusste Verhalten hat sowohl unmittelbare proximate Ursachen, wie die Emotionen, die es ausgelöst haben, als auch ultimate Ursachen, die erklären, warum sich diese Reaktion im Durchschnitt der Generationen als vorteilhaft für den zugehörigen Replikator erwiesen hat. „Proximat“ sind diejenigen Ursachen, die im Leben jedes Individuums aktuell wirken. „Ultimat“ heißen dagegen die in der Geschichte einer Art selektiv wirksamen Ursa-

16 „*A vehicle is any unit, discrete enough to seem worth naming, which houses a collection of replicators and which works as a unit for the preservation and propagation of those replicators.*“ ebd., S. 114.

17 Wie man an den Definitionen von Replikator und Vehikel in den vorhergehenden Fußnoten sehen kann, ist dieses Konzept generalisierbar und kann selbst auf kulturelle Entitäten angewendet werden, wo die Replikatoren von Dawkins als »Meme« bezeichnet werden. Siehe hierzu die Diskussion in Kapitel 3.2.

18 vgl. David Sloan. Wilson, *Evolution for Everyone: How Darwin's Theory Can Change the Way We Think about Our Lives* (New York, NY: Delacorte Press, 2007), S. 255.

chen, die für die Herausbildung und Erhaltung eines bestimmten Merkmals verantwortlich sind.

Adaptationismus: Annahme von Angepasstheit

Der Begründer der Soziobiologie, Edward Osborne Wilson, definiert »Angepasstheit« als die Eigenschaft eines Merkmals, dass es unter für diese Spezies üblichen Umweltbedingungen in der Population durch Selektion stabilisiert wird.[19] Der ausschlaggebende Punkt ist *erstens,* dass ein Merkmal, das noch nie adaptiv war, gar nicht in der Population vorkommen sollte, und *zweitens,* dass jedes Merkmal, das jetzt nicht mehr adaptiv ist, über längere Zeiträume hinweg aus der Population verschwinden sollte. Die Soziobiologie geht daher methodisch zunächst davon aus, dass ein beobachtbares Merkmal auch eine Anpassung darstellt (»Adaptationismus«): Es wird in einem ersten Schritt eine Vorhersage gemacht, welche Eigenschaften ein optimal angepasstes Merkmal besitzen sollte. Die Abweichungen von der Vorhersage sind nun interessant, weil in einem zweiten Schritt die Gründe – üblicherweise proximate – dafür gesucht werden können, warum nicht-adaptives Verhalten beobachtet wird.[20] So könnte es sich um eine ehemalige Anpassung handeln, deren früherer adaptiver Wert aufgrund der veränderten Umwelt nicht mehr erkennbar oder ins Gegenteil umgeschlagen ist[21] oder das Merkmal ist zwar durchschnittlich nützlich, aber nicht im konkreten Fall oder es tritt als Nebeneffekt eines anderen seinerseits adaptiven Merkmals auf. Wird außerdem noch die Kultur als evolutiv wirksamer Faktor hinzugenommen, verkompliziert sich das Bild enorm, da genetisch nicht-adaptive Merkmale kulturell stabilisiert werden können. Kein Soziobiologe wird daher behaupten, dass jedes Merkmal immer eine Anpassung sei. Dennoch wird methodisch zunächst einmal davon ausgegangen.

Edward O Wilson betont die zentrale Rolle des Adaptationismus für die Soziobiologie, wenn er sagt:

> The pervasive role of natural selection in shaping all classes of traits in organisms can be fairly called the central dogma of evolutionary biology. When relentlessly pressed, this proposition may not produce an absolute truth, but it is [...] the light and the way.[22]

---

19 Edward Osborne Wilson, *Sociobiology: The New Synthesis, S. 21.*

20 David Sloan Wilson, *Darwin's Cathedral: Evolution, Religion, and the Nature of Society* (Chicago: Univ. of Chicago Press, 2002), S. 171 ff.

21 David Sloan Wilson, *Evolution for Everyone, S. 51 – 57.*

22 [Hervorh. d. Verf.] Edward Osborne Wilson, *Sociobiology: The New Synthesis, S. 21f.*

Die Vielzahl von Interpretationsmöglichkeiten birgt die Versuchung, für nahezu jedes Merkmal eine Adaptations-Geschichte nicht nur zu finden, sondern auch zu *er*finden.[23] Man nennt solche plausiblen aber noch nicht als zutreffend erwiesenen Interpretationen »Just-So-Stories«. Sie sind notwendige Ausgangspunkte für evolutionäre Forschung, es handelt sich um „ungeprüfte Hypothesen" und der richtige Umgang mit diesen ist die empirischen Evidenzen beizubringen.[24]

Kritik am Adaptationismus (auch aus den Reihen der Biologen) ist überall dort berechtigt, wo der Anpassungswert eines Merkmals als dessen eigentliche Realität konstruiert wird, also dort, wo aus dem Satz von E O Wilson: *„Behavior and social structure, like all other biological phenomena, can be studied as „organs", extensions of the genes that exist because of their superior adaptive value.*" (ebd., S. 22), ein **„can only be studied"** gemacht wird. Die Soziobiologie tut gut daran, sich bewusst zu bleiben, dass ihr Fokus auf den Anpassungswert keine wissenschaftstheoretische Notwendigkeit, sondern eine methodische Selbstbeschränkung darstellt.

2.1.6 Evolutionstheorie – Wohin?

Wie schon erwähnt war ein großes Verdienst von Darwin, dass er mit seiner Theorie die Beiträge der (damals) spekulativen internen Faktoren (Mutation des Genotyps, aber auch physiologische oder neurologische Prozesse) zur phylogenetischen Entwicklung von denen der untersuchbaren externen Faktoren (Natürliche Selektion des Phänotyps) trennen konnte. Dies war die Grundlage für den unglaublichen Erfolg der Evolutionswissenschaft bis heute. Doch dieser Erfolg führte auch dazu, dass die neodarwinistische Moderne Synthese klare Grenzen hat, die immer deutlicher sichtbar werden. Angesichts des komplexen Zusammenspiels von Genotyp, Phänotyp und Umwelt, entpuppt sich beim heutigen Stand der Forschung die strikte Trennung von internen und externen Faktoren als Bremse und Hindernis für den weiteren Fortschritt der Evolutionswissenschaft.

Tiefgreifende Veränderungen sind derzeit im Gange. Obwohl sich eine kleiner werdende Zahl – auch respektabler – Biologen noch dagegen wehrt, so kann man doch feststellen, dass sich die Evolutionsbiologie aufgemacht hat, in einem erneuten Integrationsversuch die untragbar gewordenen Erklärungsdefizite und Gegenbeispiele der genzentrierten Synthetischen Theorie in ein neues Modell zu

23 vgl. Volker Sommer, *Darwinisch Denken – Horizonte der Evolutionsbiologie* (Stuttgart: Hirzel, 2008), S. 98 ff.
24 David Sloan Wilson, *Evolution for Everyone, S. 62.*

gießen, das bis dato jedoch noch keine endgültige Form gefunden hat. Die Vertreter sprechen von der »Erweiterten Synthese« oder von »Evolution in vier (oder fünf) Dimensionen«.[25]

Die gravierendsten Ergänzungen, die vor allem in den letzten 10 bis 20 Jahren die Grenzen der Klassischen Soziobiologie und der Modernen Synthese aufgesprengt haben, sind die Erforschung der Prinzipien der Kulturellen Evolution, die Wiederentdeckung der Gruppenselektion und die Neufokussierung auf das sich ontogenetisch entwickelnde Individuum, die als EvoDevo-Bewegung[26] bekannt geworden ist. Alle drei befinden sich noch in einem frühen Stadium der Theorie und Details sind häufig noch spekulativ. Die Grundlinien sind jedoch empirisch bereits gut abgesichert.

2.2 Multi-Level-Selektion

Charles Darwin setzte wie selbstverständlich voraus, dass die Natürliche Selektion auf Gruppen wirken und so Anpassungen zum Wohl der Gemeinschaft hervorbringen kann.[27] Diese Sichtweise hielt sich bis in die Mitte des 20. Jahrhunderts. Spätestens mit dem einflussreichen Buch „*Adaptation and Natural Selection*“ von George C. Williams (1966) entschied sich die wissenschaftliche Gemeinschaft aber mehrheitlich dagegen. Er legt darin – ausgehend von der Populationsbiologie – dar, dass Selektion auf höherer Ebene fast immer schwach sei im Vergleich zu jener auf niedereren Ebenen. Gruppenselektion könne daher zwar prinzipiell vorkommen, würde aber faktisch stets von der Individualselektion übertroffen.[28] Es kam

25 vgl. z. B. Massimo Pigliucci, “Phenotypic Plasticity,” in *Evolution – The Extended Synthesis*, Hg. M Pigliucci and G B Müller (Cambridge, Mass.: MIT Press, 2010), 355–78 // Jablonka und Lamb, *Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. // Theunis Piersma and Jan A van Gils, *The Flexible Phenotype. A Body-Centred Integration of Ecology, Physiology, and Behaviour* (Oxford: Univ. Press, 2011).

26 Bei Integration der Umwelteinflüsse nun auch „EcoEvoDevo“.

27 So erklärt er den suizidalen Stich der Honigbiene: „... *if on the whole the power of stinging be useful to the social community, it will fulfill all the requirements of natural selection, though it may cause the death of some few members*.“ Charles Darwin, *The Origin of Species*, Kap. 6, *Organs of little apparent importance*, S. 230.

28 vgl. bes. S. 114 in der Ausgabe von 1996. // Es ist bezeichnend, dass sich diese Einschätzung auf theoretische Argumente und das Prinzip der Sparsamkeit stützte und weniger auf experimentelle Nachweise; vgl. David Sloan Wilson, “Instant Expert – Evolution of Selfless Behaviour,” *New Scientist* 2824 (2011): i – viii. // David Sloan Wilson, „Multilevel Selection and Major Transitions,“ in *Evolution – The Extended Synthesis*, Hg. Massimo Pigliucci und Gerd B Müller (Cambridge, MA: MIT Press, 2010): 84.

schnell zu einem breiten Konsens: „*Group-related adaptations do not, in fact, exist.*“ (Williams 1966, S. 93)

45 Jahre nach Williams behauptet nun der Evolutionsbiologe Andrew Gardner: „*Everyone agrees, that group selection occurs.*“[29] Was war in der Zwischenzeit passiert? Drängende empirische Hinweise hatten sich angesammelt, die nicht mehr geleugnet werden konnten[30] und die zugehörigen Modelle wurden schließlich verändert. Man gelangte im Wesentlichen zurück zu den Aussagen von Charles Darwin, diesmal aber theoretisch *und* empirisch untermauert.[31]

2.2.1 »Major Transitions« – Die großen Übergänge

Die bedeutendsten evolutiven Entwicklungssprünge geschehen offensichtlich, wenn Gruppen von Individuen so miteinander interagieren, dass sie zu einem neuen Individuum höherer Ebene werden. Von Genen und Proteinen zur Zelle, von prokaryotischen zu eukaryotischen Zellen, von der Einzelzelle zum Vielzeller, von asexuellen zu sexuellen Populationen und von solitären Organismen zu sozialen Gemeinschaften. Solche Übergänge nennt man »Major Transitions«.[32] Sie sind die großen Ereignisse innerhalb der Diversifizierung des Lebenden. Sie sind der Schritt zum jeweils nächsten Level. Ein Kennzeichen dafür ist, dass die ehemaligen Gruppenmitglieder voneinander abhängig werden und sich spezialisieren: Sie werden zu einem neuen „In-dividuum“ im wörtlichen Sinn.

Die Fitness eines Individuums ergibt sich als Produkt aus seiner Lebenskraft *(viability)* und seiner Fortpflanzungsfähigkeit *(fecundity)*. Durch Erhöhung eines oder beider dieser Faktoren, lässt sich die Fitness steigern. Eine Möglichkeit die Lebenskraft zu vergrößern, ist der Zusammenschluss von Individuen zu größeren Einheiten. Dies kann dem Einzelnen Vorteile bringen durch größeren Schutz vor

29 zit. in Marek Kohn, “The Needs of the Many,” *Nature* 456 (2008): 296.

30 Einige wissenschaftshistorisch wichtige Beispiele nennt David Sloan Wilson (2010, S. 85 – 87). // Vgl. auch Marc E Borrello, “The Rise, Fall and Resurrection of Group Selection,” *Endeavour* 29 (2005): 43 – 47.

31 David Sloan Wilson und Elliott Sober, “Reintroducing Group Selection to the Human Behavioral Sciences,” *Behav Brain Sci* 17 (1994): 585 – 608. // Samir Okasha, *Evolution and the Levels of Selection* (Oxford: Clarendon, 2006). // David Sloan Wilson und Edward O Wilson, “Rethinking the Theoretical Foundation of Sociobiology,” *The Quarterly Review of Biology* 82 (2007): 327 – 48. // Eine knappe, gute Einführung in die Diskussion unter Berücksichtigung beider Seiten bietet Marek Kohn (2008), S. 296 – 299.

32 J Maynard Smith und E Szathmary, *The Major Transitions in Evolution* (New York: Oxford Univ. Press, 2004).

Feinden und effizientere Nahrungssuche, dem stehen aber die Nachteile einer Gruppe wie höhere Nahrungskonkurrenz und größere Auffälligkeit gegenüber.

Beispiel: Volvocine Algen sind dichter als Wasser. Ein auf Dauer tödliches Absinken wird durch den Schlag ihrer Flagellen verhindert. Auch für die Nahrungsaufnahme sind die Flagellen wichtig, denn da diese Algen in ruhigem Wasser leben, sind sie darauf angewiesen, sich fortzubewegen um Ressourcen zu erschließen. Für die Lebenskraft der volvocinen Algen ist daher ihre Flagellenaktivität in großem Maß verantwortlich. Ein Konflikt entsteht bei der Fortpflanzung: Da sie sich wegen ihrer steifen Zellwand nicht fortpflanzen können, solange sie Flagellen besitzen, müssen diese vorher von ihrem Basalkörper getrennt und deaktiviert werden.[33]

Für die einzellige Alge gibt es keine Alternative, als diese Investition zu irgendeinem Zeitpunkt zu leisten, denn auch die Fitness eines Individuums mit hoher Lebenskraft wird Null, wenn gar keine Fortpflanzung stattfindet. Unter den Volvocinen Algen gibt es aber auch koloniale Formen. Diese können den temporären Verlust der Motilität durch eine Differenzierung in reproduktive und somatische Zellen umgehen. Die reproduktiven Zellen liegen im Inneren der Kolonie und produzieren den Embryo, der sich durch Zellteilung zu einer Tochterkolonie entwickelt. Die somatischen Zellen gewährleisten währenddessen die dauerhafte Beweglichkeit der Kolonie. Beides, Fortpflanzung und Nahrungssuche, kann hier gleichzeitig stattfinden. Obwohl die Fitness der Einzelzellen (als Produkt aus Lebenskraft und Fortpflanzungsfähigkeit) im kolonialen Verband nahezu null ist, erwirbt die Kolonie durch Kooperation der spezialisierten Zellen eine hohe Gruppen-Fitness. Kolonien volvociner Algen bestehen aus genetisch nahezu identischen Einzelzellen. Daher ist die Konkurrenz innerhalb der Kolonie minimal und Selektion tritt zwischen den verschiedenen Kolonien als Gruppenselektion auf.

Eine Gruppe ist also genau dann ein »Evolutionäres In-dividuum«, wenn...:

1. ...sie eine gemeinsame Gruppenfitness besitzt, die von der durchschnittlichen Fitness der Mitglieder unabhängig ist und damit einigen der wirksamen selektiven Kräfte als ein unteilbares Ganzes begegnet (indivisibility).
2. ...ein Medium vorhanden ist, das Veränderungen der Gruppe vererbbar oder tradierbar macht (heritability).

Hier erhält der Satz „Das Ganze ist mehr als die Summe seiner Teile“ eine klare biologische Bedeutung.

33 Richard E Michod et al., “Life-History Evolution and the Origin of Multicellularity,” *J Theor Biol* 239 (2006): 257–72. // Richard E Michod, “Evolution of Individuality during the Transition from Unicellular to Multicellular Life,” *PNAS* 104 Suppl (2007): 8613–18.

2.2.2 Gruppenselektion

Genetisch

Betrachten wir zunächst nur die genetische Evolution, ohne ein bestimmtes Verhalten oder gar Einflüsse der Kultur zu berücksichtigen. In diesem Fall nimmt der egoistische Phänotyp *innerhalb* einer Gruppe stets zu (»within-group selection«). Kommt es jedoch zu Konkurrenz zwischen Gruppen (»between-group selection«), so wird sich im direkten Vergleich diejenige mit einem hohen Anteil an Kooperatoren stärker vermehren, als eine mit wenigen.

> Selfishness beats altruism within groups. Altruistic groups beat selfish groups. Everything else is commentary.[34]

Wenn der Unterschied zwischen den Gruppen groß genug ist, kann die relative Häufigkeit des selbstlosen Phänotyps über alle Gruppen hinweg zunehmen, auch wenn innerhalb jeder einzelnen Gruppe der egoistische Phänotyp zugenommen hat. Derartige Konstellationen mögen auf den ersten Blick selten scheinen, und bereits kleine Abweichungen von den Bedingungen scheinen die Waage zugunsten der Individualselektion zu kippen. Doch die empirischen Hinweise sprechen eine andere Sprache: Derartige Prozesse finden offenbar real und nicht selten statt.

Beispiel: Das Team des Mikrobiologen Benjamin Kerr kultivierte das bekannte Bakterium Escherichia coli auf Nährplatten und infizierte es anschließend mit einem Virus (Phage T4), der in einer sich aggressiv und einer sich langsam vermehrenden Form vorkommt. Mithilfe von automatisierten Pipetten wurde die natürliche Ausbreitung des Virus von einer Schale zur nächsten simuliert. Wenn beide Virentypen zusammen in eine Schale eingebracht wurden, so verdrängte der aggressive Typus stets den langsamen. Wurden sie dagegen in getrennten Schalen kultiviert, dann hing der Erfolg von den Ausbreitungsmöglichkeiten ab. Bei unbeschränkter Ausbreitungsmöglichkeit war der aggressive erfolgreicher, bei beschränkter Ausbreitungsmöglichkeit der langsame. Bei realistischen Umweltbedingungen mit begrenzten Ressourcen hat der langsame Typus daher gute Aussichten, sich in der Population mit einer hohen Häufigkeit zu erhalten.[35]

Ein vollständiger Erfolg der langsamen Variante ist auf diese Weise allerdings nur dann zu erreichen, wenn die schnelle jeweils zum Aussterben der Gruppe führt. Damit sich die langsame Variante irgendwann „aus eigener Kraft“ durchsetzt, bräuchte es zusätzlich die Evolution von Mechanismen, die die Konkurrenz mit der

---

34 David Sloan Wilson und Edward Osborne Wilson, “Evolution: Survival of the Selfless,” *New Scientist* 2628 (2007): 46.

35 Benjamin Kerr et al., “Local Migration Promotes Competitive Restraint in a Host-Pathogen ‘Tragedy of the Commons’,” *Nature* 442 (2006): 75–78.

schnellen Variante verhindern. Im Fall des Phagen könnten dies zum Beispiel Mechanismen sein, die eine Mischinfektion und damit die direkte Konkurrenz verhindern. Im Fall der Volvocinen Algen wird Konkurrenz durch die genetische Identität der Zellen verhindert; im Fall der Gene unter anderem durch deren Zusammenfassung auf Chromosomen. Die Gene können sich so nicht mehr unabhängig voneinander replizieren. „*It* [die Harmonie des Organismus oder einer Gruppe; Anm.] *requires the evolution of mechanisms that prevent subversion from within.*“[36] Für solche Mechanismen wäre dann Selektion auf der Ebene der Gruppe verantwortlich.

Wichtige Faktoren bei der Evolution menschlicher Gemeinschaften sind jene physiologischen Prozesse, die zu Verbundenheit und gegenseitigem Vertrauen führen. Auch hier handelt es sich um Mechanismen, die die hohen Kosten von Konkurrenz vermeiden und damit zumindest teilweise wohl auf Ebene der Gruppe selektiert sind. Wer sich verbunden fühlt, kann besser kooperieren, und wer einander vertraut, muss keine Energien zur Sicherung der eigenen Investition verschwenden. Die frei werdenden Ressourcen können zur Erreichung äußerer Ziele eingesetzt werden. Die gemeinsame Fitness wird so unabhängig von der durchschnittlichen Fitness der Mitglieder und die Gruppe wird in manchen Aspekten zu einem evolutionären In-dividuum.

Zusätzlich können in menschlichen Gemeinschaften kulturelle Einflüsse und die Möglichkeit differentiellen Verhaltens eine Rolle spielen. Mathematische Modelle zeigen zum Beispiel, dass die Ausbreitungschance eines selbstlosen Merkmals stark erhöht ist, wenn die Möglichkeit besteht, die Kooperationspartner zu wählen.[37] Kooperatoren können sich so selektiv zusammenfinden und jene höchst konkurrenzfähigen Gemeinschaften bilden, die von Zuverlässigkeit, Vertrauen und hoher Einsatzbereitschaft geprägt sind.

Kulturell

Unter den Bedingungen kultureller Evolution kann sich ein Merkmal innerhalb kürzester Zeit in einer Gemeinschaft (eventuell sogar zu 100 %) etablieren. Das „Aussterben“ der Konkurrenzschwachen findet hier in der Regel nicht körperlich-organismisch statt, sondern etwa indem eine Idee oder Technik vollständig durch eine attraktivere ersetzt wird. Es gibt dann nur noch Gruppen mit dem neuen

36 Wilson, *Evolution for Everyone, 135. // vgl. ebd., 125 – 143* .

37 Julia Poncela et al., “Complex Cooperative Networks from Evolutionary Preferential Attachment,” *PLoS ONE* 3 (2008): e2449. // Ronald Noé und Peter Hammerstein, “Biological Markets: Supply and Demand determine the Effect of Partner Choice in Cooperation, Mutualism and Mating,” *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35 (1994): 1 – 11.

Merkmal, das alte (im Beispiel die unterlegene Idee oder Technik) ist verschwunden.

Doch auch hier existiert das Problem, dass Merkmale, die den Erfolg des Einzelnen im Vergleich zu anderen Gruppenmitgliedern maximieren, gleichzeitig dem Gemeinwohl schaden. Es braucht daher ebenfalls Anpassungen auf der Ebene der Gruppe, die einer solchen Konkurrenz zwischen den einzelnen Gruppenmitgliedern entgegenwirken. In menschlichen Gemeinschaften sind dies zum Beispiel Sanktions- und Belohnungssysteme, die Bildung von Institutionen, die über Rechte und Pflichten wachen, und schließlich die Festlegung und Durchsetzung von Konventionen, Normen und Gesetzen.

Derartige Anpassungen sind üblicherweise nicht rein kulturell, sondern greifen auch auf natürliche und genetisch bedingte Fähigkeiten und menschliche Reaktionsnormen zurück. Der Sinn für Gerechtigkeit muss uns zum Beispiel nicht anerzogen werden, aber die Institutionen, die Gerechtigkeit garantieren, sind kulturell geformt und geplant. Der Prozess und seine Produkte verstärken sich dabei gegenseitig: Die Unterdrückung der Konkurrenz innerhalb der Gruppe ermöglicht Selektion auf Ebene der Gruppe, diese führt wiederum dazu, dass Anpassungen entstehen, die die Unterdrückung der Konkurrenz effektiver machen und damit wieder die Selektion auf Gruppenebene gegenüber jener auf der Individualebene stärken usw. Gerade weil der Mensch ein kulturelles Wesen ist, konnte Gruppenselektion in seiner Phylogenese außerordentlich wirksam werden.[38]

David Sloan Wilson, der maßgeblich daran beteiligt war, dass die Theorie der Selektion auf der Ebene der Gruppe, nach der zeitweisen Verabschiedung ab den 60er Jahren, heute wieder nahezu allgemein anerkannt wird, äußert eine Gefahr und weist dabei der Moral einen funktionalen Platz in diesem Gefüge zu:

> Within-group selection is only suppressed, not stopped, so constant vigilance is needed to maintain prosocial behavior. Indeed, many aspects of human morality can be interpreted as the apparatus that evolved to make group selection a strong force in our species.[39]

Was das Themengebiet dieser Arbeit betrifft, ist Marc Borrello aber wohl zuzustimmen, dass Moral oder Altruismus noch nicht dadurch erklärt werden, dass eine bestimmte Selektionsebene eingeführt wird, sondern nur als Ergebnis eines

38 Bezüglich möglicher Synergieeffekte zwischen Gruppenselektion und kulturellen Errungenschaften vgl. Christopher Boehm, *Hierarchy in the Forest: The Evolution of Egalitarian Behavior* (Cambridge: Harvard University Press, 1999), 205 – 52.

39 David Sloan Wilson, “Instant Expert – Evolution of Selfless Behaviour”, vi.

komplexen Zusammenspiels von Selektion auf verschiedenen Ebenen und den kontingenten Einflüssen von Kultur und Historie.[40]

2.3 EvoDevo

Ein wichtiger Verdienst Darwins war, dass er ein Modell der Entwicklung beschrieb, mit dem die externen Kräfte der Evolution von den damals methodisch kaum zugänglichen, internen Kräften der ontogenetischen Entwicklung kausal konsequent getrennt werden konnten.[41] Den einzigen Berührungspunkt zwischen beiden Kräften sieht der Darwinismus darin, dass die inneren Kräfte Phänotypen hervorbringen, die zu den extern herrschenden Kräften passen oder auch nicht und so selektiert werden. Nur durch diese konsequente Trennung, war es der Evolutionswissenschaft möglich, den Prozess der Natürlichen Selektion, die nun autonom gedacht wurde, in den Blick zu bekommen. Die für die Hypothesenbildung äußerst fruchtbare Unterscheidung von ultimat und proximat ist eine Konsequenz aus dieser Trennung: Nur die ultimaten Fragen sind jene, die von der Evolutionstheorie beantwortet werden. Für die proximaten Fragen sind andere Fachbereiche zuständig und ihre Beantwortung schien keine Relevanz für den Gang der Evolution zu haben, da keine Rückwirkung auf die Gene erwartet wurde.

So notwendig diese Trennung zum damaligen Zeitpunkt war, um die Wissenschaft voranzubringen, so sehr hat sie sich nun zu einer Erkenntnisbremse entwickelt.[42] Organismen sind nämlich nicht die bloßen Produkte eines ablaufenden inneren Programms, sondern einer komplexen Interaktion von inneren wie äußeren Kräften, die üblicherweise eine nicht-lineare Dynamik zeigen.[43] Heute existieren moderne Methoden, mit denen sich das Zusammenspiel dieser Faktoren untersuchen lässt. Unter der Bezeichnung »EvoDevo« – eine Wortschöpfung aus Evolution und Development – versuchen Wissenschaftler eine neue, „Erweiterte Synthese“[44] zu schaffen, und wo zusätzlich noch die Umweltfaktoren in den Blick geraten, entsteht schließlich die Fachdisziplin »EcoEvoDevo«.[45]

---

40 Borrello, “The Rise, Fall and Resurrection of Group Selection”, 46.

41 vgl. Lewontin and Levins, *Biology Under the Influence – Dialectical Essays on Ecology, Agriculture, and Health,* 31 f und 230 f.

42 ebd., 30 und 231.

43 siehe Anhang 1.

44 vgl. Massimo Pigliucci und Gerd B Müller, eds., *Evolution – The Extended Synthesis* (Cambridge, Mass.: MIT Press, 2010).

45 Scott F Gilbert und David Epel, *Ecological Developmental Biology. Integrating Epigenesis, Medicine, and Evolution* (Sunderland, Mass.: Sinauer, 2009).

2.3.1 Evolvierbarkeit als Eigenschaft phänotypischer Variation

Variation war innerhalb der Evolutionsbiologie immer ein ambivalentes Phänomen. Während es einerseits klar ist, dass Evolution ohne Veränderung nicht stattfinden kann, war – nicht nur für die Kritiker – ebenso klar, dass eine gravierende, *richtungslose* Veränderung häufig ein Merkmal unbrauchbar machen und damit die Fitness des Organismus verringern würde. Die „Lösung" dieses Problems durch die Annahme eines Gradualismus, schien nicht mit dem Fossilbericht übereinzustimmen[46] und hätte wohl größere Zeiträume benötigt, um die komplexen und innovativen Formen des Lebens hervorzubringen. Wenige Evolutionsbiologen waren wirklich zufrieden, aber eine bessere Lösung schien nicht zur Hand. Das Problem, das nicht nur theoretisch, sondern ganz konkret vom evolvierenden Leben gelöst werden muss, ist: Wie erreicht man vererbbare Variation, die groß genug ist, den evolutiven Prozess voran zu treiben, aber nicht so groß, dass evolvierende Organismen meist dabei zugrunde gehen?

Zunächst lässt sich feststellen, dass eine gewisse Variabilität der Normalzustand ist. Aus ein und demselben Genotyp entwickeln sich, in Interaktion mit der Umwelt, unterschiedliche Phänotypen, wie man besonders leicht am Wachstum von Pflanzen beobachten kann.[47] Physikalische oder chemische Unregelmäßigkeiten oder die Einflüsse der Umwelt stellen unterschiedliche Herausforderungen an jeden Organismus. Dieser muss daher die Mittel haben, seine Funktionstüchtigkeit gegen die sich verändernde Umwelt aufrechtzuerhalten.[48] Das gelingt nur, indem er selbst plastisch darauf reagiert.

Eine hohe Plastizität kann nun in zwei Richtungen wirksam werden. **1. Als Variabilität:** Ein Organismus kann *ohne genetische Veränderung* bereits flexibel auf seine Umwelt reagieren.[49] **2. Als Robustheit:** Die Auswirkungen einer *genetischen Veränderung* können durch flexible Ausprägung abgepuffert werden. Ein plastischer Phänotyp fördert also sinnvolle Veränderungen (variabel) und grenzt

46 vgl. Stephen Jay Gould, *Punctuated Equilbrium* (Cambridge Massachusetts: Belknap Press, 2007), bes. 14 – 38.

47 Ernst Mayr, *What Evolution Is* (NY: Basic Books, 2001), 128 ff. // Piersma und Gils, *The Flexible Phenotype, 174.* // Ein experimentelles Beispiel findet sich bei Günter Vogt et al., "Production of Different Phenotypes from the same Genotype in the same Environment by Developmental Variation," *Journal of Experimental Biology* 211 (2008): 510 – 23.

48 Pigliucci, "Phenotypic Plasticity", 355 – 59.

49 Besonders deutlich ist dies im Fall von flexiblem Verhalten. Wenn Nahrungsknappheit herrscht, kann man zum Beispiel auswandern oder auf eine andere Nahrungsquelle ausweichen. Vgl. Piersma und Gils, *The Flexible Phenotype,* 183.

gleichzeitig die Folgen kritischer Veränderungen ein (robust).[50] Diese Kombination aus Variabilität bei gleichzeitiger Robustheit führt zu **Evolvierbarkeit.**[51] Kirschner und Gerhart (2010) beschreiben drei Mechanismen, die dem in der Ontogenese dienen: Explorative Prozesse, Schwache Verknüpfung und Kompartimentierung.[52]

2.3.1.1 Explorative Prozesse und Phänotypische Akkomodation

Wirbeltierextremitäten gibt es in vielen hochangepassten Ausführungen, als Hände, Flossen, Flügel, Grabschaufeln usw. Alle bestehen aus Knochen, Knorpel, Bindegewebe, Muskeln, Gefäßen und Haut und sind innerviert. Um zu funktionieren müssen alle Bestandteile korrekt zueinander platziert werden. Wie gelingt dies?

Eine Wirbeltiergliedmaße entsteht aus einer Extremitätenknospe. Aus dem Mesoderm der Knospe entwickeln sich Knorpelvorlagen, die später teilweise verknöchern. Dabei wird mittels selektiver Verstärkung und Abbau von Elementen aus einem massiven Knorpel ein stabiler und leichter Knochen mit filigranen Stützelementen, die sich entsprechend der Kraftlinien des mechanischen Stresses ausgerichtet haben. Die dazugehörigen Muskeln haben ihren Ursprung im Mesoderm des Körpermyotoms und ihre Vorläuferzellen müssen zunächst von dort in die Extremitätenknospe einwandern.[53] Wird die Knospe an eine andere Stelle, zum Beispiel an den Kopf, verpflanzt, so wandern die Vorläuferzellen dort hin und lassen die Muskeln dort entstehen. Die Motorneurone, die die Muskeln schließlich innervieren, werden zunächst im Überfluss produziert. Ihre Axone gehen vom Rückenmark aus in alle Richtungen weg und erreichen die Muskeln, wo auch immer im Körper sie sich befinden. Wenn sie nicht auf Muskeln treffen, sterben sie ab. Das Gefäßsystem schließlich wächst in die verbliebenen Räume ein und wird dabei von hypoxischen Umgebungen angezogen. Ohne einem Wegeplan zu folgen, erreichen die Gefäße dadurch zielsicher jene Bereiche des größten Bedarfs. Die nötigen Verbindungen entstehen also nicht, indem ein genauer Lageplan repro-

50 Erika Crispo, "Modifying Effects of Phenotypic Plasticity on Interactions among Natural Selection, Adaptation and Gene Flow," *Journal of Evolutionary Biology* 21 (2008): 1460 – 69.

51 »Phänotypische Plastizität« hat daher in einer *veränderlichen Umwelt* erhebliche Fitnessvorteile. // vgl. Annalise B Paaby und Matthew V Rockman, "Cryptic Genetic Variation: Evolution's Hidden Substrate," *Nat Rev Genet* 15 (2014): 247 – 58.

52 Die folgende Darstellung orientiert sich an Marc W Kirschner und John C Gerhart, "Facilitated Variation," in *Evolution – The Extended Synthesis*, ed. M Pigliucci und G Müller (Cambridge, Mass.: MIT Press, 2010), 259 – 69.

53 Scott Gilbert, *Developmental Biology* (Sunderland, MA: Sinauer, 2010), 486 – 88.

duziert wird, sondern indem explorative Prinzipien, befolgt werden. Außerdem wird zunächst im Überfluss produziert und erst später das Unnötige ausselektiert und abgebaut. Auf diese Weise wird ein System erreicht, das sehr flexibel ist, wenig anfällig für Störungen, fähig auf den aktuellen Bedarf zu reagieren und damit in der Lage einer morphologischen Veränderung, zum Beispiel im Knochenbau, mühelos zu folgen, ohne dass dazu genetische Veränderungen nötig wären. Eine Fähigkeit die »Phänotypische Akkomodation« genannt wird.

Beispiel: Der „Star" der »Phänotypischen Akkomodation« ist die Zweibeinige Ziege, die der Tiermediziner Everhard J. Slijper im Jahr 1942 beschrieb. Die Ziege konnte von Geburt an ihre Vorderbeine nicht benutzen. Sie lernte aber schnell, sich auf den Hinterbeinen hüpfend fortzubewegen. Die posthume Untersuchung zeigte, dass sich vor allem der Beckenbereich von dem anderer Ziegen deutlich unterschied. Die Form der Beckenknochen hatte sich offenbar an die andere Verwendung angepasst. Ebenso hatte sich die dazugehörige Muskulatur verändert, einschließlich einer neuen Sehne, die bei Ziegen sonst nicht existiert. Interessanterweise hat die neue Morphologie große Ähnlichkeit zu jener, die man bei zweibeinigen Säugetierspezies findet: Der komprimierte Thorax und das verlängerte Sitzbein ähnelten denen beim Känguru, das weite Brustbein dagegen dem bei Orang-Utans, die ebenso wie die Ziege den Schwanz nicht als Stütze verwenden können. In neuerer Zeit wurden zur »Phänotypischen Akkomodation« Experimente an Mäusen und Fischen durchgeführt, die zu ähnlichen Ergebnissen führten.[54]

Man bemerke: Ein Verhalten hat sich geändert und der ganze Komplex aus Knochen, Muskeln, Sehnen, Nerven und Blutgefäßen hat sich dem angepasst und dadurch eine anatomische Neuheit hervorgebracht.[55]

---

54 Emily M Standen, Trina Y Du, und Hans C E Larsson, "Developmental Plasticity and the Origin of Tetrapods," *Nature* 513 (2014): 54 – 58. // Colin Barras, "Adapt First, Mutate Later," *New Scientist* 225, (2015): 29 f.

55 Gilbert and Epel, *Ecological Developmental Biology. Integrating Epigenesis, Medicine, and Evolution*, 388. // Die Hypothese, dass unser menschliches Gehirn nur aus einem glücklichen Zufall heraus vor 2,5 Mio Jahren größer wurde, beruht auf Phänotypischer Akkomodation. Das Wachstum des Schädels wird bei unseren Vorfahren durch die Krafteinwirkung des Kaumuskels beschränkt. Zum betreffenden Zeitpunkt kam es in der humanen Linie jedoch zu einer Einzelmutation, die zu einer substanziellen Verkleinerung des Kaumuskels führt. Hat dies womöglich die Ausweitung des Schädels und die Vergrößerung des Gehirns ermöglicht? Hansell H Stedman et al., "Myosin Gene Mutation Correlates with Anatomical Changes in the Human Lineage," *Nature* 428 (2004): 415 – 18. // Man kann weiter spekulieren, dass die Einführung von gekochter Nahrung dann eine wichtige Rolle spielte; vgl. Richard Wrangham, *Catching Fire – How Cooking Made Us Human* (London: Profile Books, 2010), 42. Auch wenn es eine elegante Geschichte ergibt, ist die kausale Verknüpfung der Ereignisse hier hoch spekulativ.

2.3.1.2 Schwache Verknüpfung

Auf vielen Ebenen des Lebens – sei es auf der molekularen, zellbiologischen, genetischen, physiologischen, bedingt auch auf der neuro- oder verhaltensbiologischen – finden sich Kernprozesse, die in sich kaum verändert werden und noch in sehr entfernt verwandten Organismengruppen nahezu identisch vorkommen. Selektion hat bei ihnen offenbar deshalb kaum Änderungen zugelassen, weil sonst vitale Funktionen gefährdet wären. Typisch für solche Kernprozesse ist, dass sie trotz ihrer Unveränderlichkeit in vielen unterschiedlichen Funktionen und Zusammenhängen verwendet werden. Viele davon haben zum Beispiel zentrale, vielseitige Funktionen in der Ontogenese und der Physiologie. Die Spezifität eines Merkmals wird in heutigen Organismen vermutlich selten durch einzigartige Prozesse erzeugt, sondern üblicherweise durch die einzigartige Kombination der zur Verfügung stehenden Kernprozesse und durch deren räumlich oder temporal veränderte Aktivität. Dies erklärt, warum trotz einer kaum steigenden Zahl von Genen, evolutionäre Innovation auf komplexem Niveau stattfindet. Variation wird dadurch zu einer Frage der Regulation bereits vorhandener Prozesse. Für die Frage nach Evolvierbarkeit bei gleichzeitiger Robustheit interessiert jedoch nicht die Regulation selbst, sondern wodurch Prozesse auf eine Weise regulierbar werden, dass die Entstehung neuer Kombinationen erleichtert wird, die gleichzeitig eine hohe Wahrscheinlichkeit haben, in einem bestimmten Kontext nützlich – oder zumindest nicht letal – zu sein.

Regulation geschieht durch Austausch von Information. Die Informationssysteme im biologischen Bereich arbeiten dabei häufig mit »Schwacher Verknüpfung«. Schwache Verknüpfung bedeutet, dass die Eigenschaften des Signals den Eigenschaften des Resultats nur wenig entsprechen. Ein typisches Beispiel sind Nervensignale. Die Nervenzelle verbindet die vielen chemischen Inputs über ein elektrisches Signal mit chemischen Outputs an einer entfernten Stelle. Die Nervenzelle selbst besitzt nur zwei Zustände: aktiv und inaktiv. Die Komplexität des Inputs wird also nicht übertragen. Dennoch induziert das einfache Signal wiederum einen komplexen Output. Die Komplexität des Inputs ist aber von der Komplexität des Outputs isoliert. Dies ermöglicht, dass die Inputseite unabhängig von der Outputseite variieren und evolvieren kann. Neue Input-Output-Regeln können so in einem Schritt etabliert werden und die Charakteristiken von Input oder Output können sich verändern, ohne dass die Gegenseite rekonfiguriert werden muss.

Es hat sich gezeigt, dass »Schwache Verknüpfung« eine wesentliche Eigenschaft all jener Kernprozesse ist, die Informationen transportieren: Signale mit geringem Informationsgehalt lösen eine komplexe, vorprogrammierte Antwort des Kernprozesses aus. Kommt es zu einer neuen Signal-Antwort-Verknüpfung, so muss der Output nicht erst einzeln aus molekularen Fragmenten zusammenge-

baut werden, sondern ist sofort als eine komplexe, in anderem Kontext bewährte Antwort da, aus der dann (ähnlich wie die Motoneuronen, die die Muskeln innervieren, s. o.) die nachteiligen Elemente ausselektiert werden können, um den Output den aktuellen Bedürfnissen anzupassen. Systeme Schwacher Verknüpfung existieren vermutlich auf nahezu allen biologischen Ebenen.[56]

2.3.1.3 Kompartimentierung und Modularisierung

Es ist ein ungeheurer Vorteil, wenn man nicht jedes Mal von Null anfangen und „das Rad neu erfinden" muss, sondern wenn man auf vorhandene Strukturen zurückgreifen kann. Für die Evolution komplexer Organismen war diese Ökonomie vermutlich sogar absolut notwendig. Sollen Kernprozesse, die üblicherweise unentbehrlich sind, nicht verändert, sondern einfach nur neu kombiniert werden, so muss ein Problem gelöst werden: Wie kann ein Prozess gleichzeitig verschiedene Funktionen ausüben oder wie ein bestimmtes Signal ganz unterschiedliche Prozesse auslösen und sich dabei nicht selbst in die Quere kommen? Die Biologie hat eine elegante und mächtige Antwort auf dieses Problem gefunden: Kompartimentierung.

Jeder vielzellige Organismus ist in einzelne Bereiche, in Kompartimente, eingeteilt, von denen jedes eine eigene individuelle Signatur aus Transkriptionsfaktoren und Signalmolekülen besitzt. Dadurch ist es eindeutig erkennbar. So ist es möglich, dass ein Prozess im einen Kompartiment Zellen zur Vermehrung anregt, in einem anderen zur Ausdifferenzierung oder zum Zelltod führt, und in wieder einem anderen ist der Prozess gänzlich unterdrückt. Derselbe Prozess kann in benachbarten Zellen zu völlig unterschiedlichen Resultaten führen. Die vorhandene räumliche und zeitliche Information – welcher Ort im sich entwickelnden Organismus und welcher Zeitpunkt der Entwicklung – ermöglicht es, bewährte Prozesse in spezifischen Zusammenhängen flexibel einzusetzen.

Diese funktional voneinander isolierten Bereiche können sich nun unabhängig voneinander entwickeln: Wenn sich ein Arm verändert, muss sich nicht auch das Bein verändern. In der Realität ist dies vielleicht kein gutes Beispiel, denn die Isolation ist gerade hier nicht vollkommen und Finger und Zehen beim Menschen zeigen phänotypische Kovariation. Möglicherweise hat die Vergrößerung des Großen Zehs im Zusammenhang mit dem Aufrechten Gang dazu geführt, dass der Daumen ebenfalls an Größe zunahm und dass er dann, weil sich die Spitzen von Daumen und Zeigefinger nun berühren konnten, neue Aufgaben

56 Kirschner und Gerhart (2010, S. 265 f) bringen Beispiele aus der Signaltransduktion, der Transkription, der genetischen Regulation und der Achseninduktion beim Embryo.

übernehmen konnte.[57] Andererseits war die extreme morphologische Veränderung, die den Flügel der Fledermaus hervorgebracht hat, offenbar nur dadurch möglich, dass bei ihnen irgendwann eine vehemente Trennung der Entwicklung von Vorder- und Hinterextremitäten stattgefunden hat.[58] Experimentelle Untersuchungen haben in den letzten Jahren eine beeindruckende Menge an Nachweisen dafür erbracht, dass minimale Veränderungen des räumlichen oder zeitlichen Expressionsmusters einzelner Gene oder der Regulation von Signalmolekülen für dramatische morphologische Unterschiede verantwortlich sein können.

Beispiel 1: Alle Darwin-Finken besitzen zwar dieselben Gene für die Entwicklung ihrer Schnäbel, aber diese werden unterschiedlich reguliert. So wird der Schnabel zum prominentesten Unterschied zwischen den verschiedenen Arten. Durch künstliche Manipulation des Bmp4-Levels (Bone morphogenetic protein 4) kann jeweils ein anderer Schnabeltyp hervorgerufen werden.[59] Dieselbe Arbeitsgruppe fand bei Untersuchungen an Hühner- und Alligatorenembryonen heraus, dass zwei Signalmoleküle[60] dafür verantwortlich sind, ob ein Hühnerschnabel entsteht oder eine Alligatorenschnauze. Beim Alligator findet man die beiden Signalmoleküle nur entlang der Kopfseiten, beim Hühnchen aber zusätzlich in der Mitte. Wenn man das Signalmuster des Alligatorenembryo auf einen Hühnerembryo überträgt, entwickelt dieser nicht einen Schnabel, sondern etwas, das einer Alligatorenschnauze im selben Stadium zum Verwechseln ähnlich sieht. [61] Aus ethischen Gründen müssen solche Embryonen in einem frühen Stadium abgetötet werden.

Beispiel 2: Der Schildkrötenpanzer.[62] Scott Gilbert und sein Team konnten zeigen, dass FGF10, das in anderen Organismen in den Extremitätenknospen vorkommt, bei Schildkrötenembryos in der Haut nachgewiesen werden kann. Die Anwesenheit dieses Wachstumsfaktors führt dazu, dass Rippen-Vorläuferzellen in die Haut einwandern. So kommt es dort zur Entstehung der Rippen. Die

---

57 Campbell Rolian, Daniel E Lieberman, und Benedikt Hallgrimsson, "The Coevolution of Human Hands and Feet," *Evolution* 64 (2010): 1558 – 68.

58 Nathan M Young und Benedikt Hallgrimsson, "Serial Homology and the Evolution of Mammalian Limb Covariation Structure," *Evolution* 59 (2005): 2691 – 2704. // Vgl. auch Kimberly L Cooper und Clifford J Tabin, "Understanding of Bat Wing Evolution Takes Flight," *Genes & Development* 22 (2008): 121 – 24.

59 Arhat Abzhanov et al., "Bmp4 and Morphological Variation of Beaks in Darwin's Finches," *Science* 305 (2004): 1462 – 65.

60 *hedgehog* und FGF8 *(fibroblast growth factor)*.

61 vgl. Sujata Gupta, "Chicken Revisits Its Dinosaur Past," *New Scientist* (2011): 6 – 7. // Die Auswahl der Embryonen ist nicht zufällig: Krokodilartige und Vögel sind die beiden einzigen lebenden Taxa, die direkt von den Dinosauriern abstammen. Es handelt sich um monophyletische Schwestergruppen, die viele Merkmale gemeinsam haben. Unter anderem ähneln sich die Embryonalstadien sehr.

62 Judith Cebra-Thomas et al., "How the Turtle Forms Its Shell: A Paracrine Hypothesis of Carapace Formation," *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 304B (2005): 558 – 69.

Anwesenheit verschiedener *Bone Morphogenetic Proteine* führt schließlich zur Verknöcherung der umgebenden Dermis. Der Schildkrötenpanzer entsteht. Weder die Einwanderung der Rippen in die Haut noch die Verknöcherung der Dermis benötigen größere genetische Veränderungen. Dies ist ein besonders eindrucksvolles Beispiel, wie der räumliche Wechsel in ein anderes Kompartiment ohne Zwischenstadien zu drastischen Veränderungen führen kann.

An dieser Studie kann man erkennen, dass die Erwartung einer lückenlosen Phylogenese und die Forderung von Zwischenformen (»Missing Links«) im Fossilbericht nicht immer gerechtfertigt ist:

> This relatively rapid means of carapace formation would allow for the appearance of turtles in the fossil record without obvious intermediates.[63]

Ein Prozess kann innerhalb eines Kompartiments weitgehend unabhängig entwickelt und verfeinert werden. Er kann dann als funktionierendes Ganzes, als Modul, in einen anderen Bereich übertragen werden, wo er in neue Zusammenhänge gerät, mit neuen Partnern interagiert, sich im Lauf der Zeit für die neuen Aufgaben optimiert und so, auf schnelle und unkomplizierte Weise, vergleichsweise häufig nicht-letale, evolutionäre Neuheiten hervorbringen.

> It is this tinkering with bits and pieces of animal bodies, rather than radical re-invention of the body, that has fuelled the astonishing biological innovation among arthropods and vertebrates in particular.[64]

Auf allen Ebenen biologischen Lebens lassen sich Merkmale finden, die durch ihre Eigenschaften Variation auf eine Weise erleichtern, dass die Wahrscheinlichkeit einer fatalen Veränderung verringert und die einer sinnvollen erhöht ist. Die Anwendung in unterschiedlichsten Kontexten, die Universalität und die Konserviertheit solcher Prinzipien wie Kompartimentierung, Schwache Verknüpfung oder Exploratives Verhalten, sind ein Hinweis auf ihre zentrale Wichtigkeit. Für die Entwicklung komplexer Lebewesen anhand einer begrenzten Menge Information, die in eine sich verändernde Umwelt hineingestellt sind, ist jede einzelne Ontogenese ohne solche Mechanismen unvorstellbar. Es gibt daher einen starken Selektionsdruck, dass Organismen gleichzeitig evolvierbar und robust sind.

Phänotypische Variabilität ist aber weder nur ontogenetisch wichtig, noch erhöht sie nur die Frequenz des plastischen Genotyps in der nächsten Generation, sie führt auch zu *qualitativer Phylogenese* und zu *Innovation*.

63 ebd., 558.
64 Dan Jones, “Winning Combinations,” *New Scientist* 2766 (2010): 49.

2.3.2 Phylogenetische Stabilisierbarkeit

Es ist die herausragende Eigenschaft genetischer Information, dass sie konservativer ist als andere bekannte, biologische Informationseinheiten. Daher ist in der Praxis die Frage nach der phylogenetischen Stabilisierbarkeit identisch mit der Frage, ob die genetische Erbinformation so verändert werden kann, dass die Eigenschaften eines varianten Phänotyps von nachfolgenden Generationen genetisch vererbt und dadurch zuverlässig reproduziert werden können. In andern Worten: Gibt es – entgegen dem neodarwinistischen „Dogma" – Informationsfluss vom Phänotyp zum Genotyp?

Das erste Problem, das gelöst werden müsste, betrifft die Populationsdynamik. Ein einzelnes Individuum mit einem neuen Merkmal genügt üblicherweise nicht, um sich in einer Population durchzusetzen oder eine neue zu gründen. Die EvoDevo geht hierzu von folgenden Annahmen aus:

1. Ein varianter Phänotyp ist üblicherweise nicht zufällig, sondern eine Reaktion auf Impulse aus der Umwelt.
2. Der Phänotyp lag innerhalb der Möglichkeiten des bestehenden Genotyps, sonst wäre er nicht entstanden. Somit ist es wahrscheinlich, dass auch andere Mitglieder der Population unter demselben Umwelteinfluss dieses Merkmal zeigen.

Es braucht in diesem Modell also keine lange Reihe von zufälligen Mutationen, um adaptive Merkmale hervorzubringen und es scheint wahrscheinlich, dass bei entsprechenden Impulsen aus der Umwelt nicht nur ein Einzelorganismus, sondern gleich ein größerer Teil der Population diesen Phänotyp quasi schlagartig ausprägt. Das Problem der konventionellen Evolutionstheorie, dass der Träger einer auf zufälliger Mutation beruhenden Errungenschaft allein da stehen müsste, als »Hopeful Monster«[65] in einer Population von „Normalen", löst sich damit auf.

Das zweite Problem betrifft die Erklärung, wie es gelingen kann, dass ein phänotypisches Merkmal seine Ausprägung genetisch etabliert, so dass es in zukünftigen Generationen dann zuverlässig und umweltunabhängig auftritt. Wie wird aus einem umweltabhängigen Ereignis der Ontogenese ein phylogenetisches Ereignis von Evolution?

Als Kandidaten dafür werden drei Prozesse diskutiert: Der »Baldwin-Effekt«, »Genetische Assimilation« und »Genetische Akkomodation«.[66]

---

65 Goldschmidt (1940), zit. in Stuart A Newman, "Dynamical Patterning Modules," in *Evolution – The Extended Synthesis*, ed. M Pigliucci and G B Müller (Cambridge, Mass.: MIT Press, 2010), 293.

66 Der Vorgang der Assimilation nimmt in der neueren Literatur *(2005 – 2011)* einen recht großen Raum ein und drängt das umfassendere Konzept der »Genetischen Akkomodation« deutlich in

2.3.2.1 Der Baldwin-Effekt

Der »Baldwin-Effekt«, der auf einen Artikel von James Marc Baldwin (1861–1934) aus dem Jahr 1896 zurückgeht,[67] beschreibt wie eine Merkmalsvariante zu Evolution führen kann, wenn sie sich in einer spezifischen Umwelt als lebensfähig erweist und dieser Umweltzustand anhält. Die Variabilität der Merkmalsausprägung wird dadurch entweder breiter oder verschiebt sich in eine Richtung. Durch die Natürliche Selektion vorhandener oder neu entstehender genetischer Varianten kann dann im Lauf der Zeit das adaptive Feintuning der neuen Reaktionsnormen stattfinden. Während Baldwin, ein Psychologe, zunächst vor allem von *Verhaltens*spektren ausgeht, bezieht sich Iwan Iwanowitsch Schmalhausen (1884–1963), der unabhängig ein ähnliches Konzept entwickelte, auf jede Kategorie phänotypischer Merkmale. Dies entspricht der modernen Verwendung des Begriffs »Baldwin-Effekt«.[68]

2.3.2.2 Genetische Assimilation

Das Konzept der »Genetischen Assimilation« wurde von Conrad Hal Waddington (1905–1975) im Anschluss an konkrete Experimente formuliert. Einige seiner Fruchtfliegen zeigten bei Hitzeeinwirkung ein bestimmtes Muster der Flügeladern. Durch künstliche Selektion prägten deren Nachkommen nach wenigen Generationen auch ohne den Hitzeimpuls dieses Muster aus.[69] Waddington betont daher, dass die phänotypische Variante zunächst kanalisiert wird, also in einer Weise stabilisiert wird, dass sie diesen spezifischen Phänotyp zuverlässig reproduziert, unabhängig davon, ob der Umweltimpuls weiter existiert. Die kanalisierte Merk-

---

den Hintergrund. Während die Genetische Assimilation (genAss) klar definiert ist und damit leicht auch im Experiment erkennbar wird, leidet der Begriff der Genetischen Akkomodation (genAkk) darunter, dass alle möglichen epigenetischen oder genetischen Prozesse unabhängig von der Richtung, in die sie verlaufen, und unabhängig vom Resultat, das entsteht, darunter subsummiert werden (vgl. West-Eberhard 2003, S. 153f). Der Begriff beschreibt dadurch letztlich Alles und Nichts, und man weiß noch wenig über ein Ereignis, wenn es nur als „Genetische Akkomodation" bezeichnet wird. Unglücklicherweise hat dieser Umstand zu einer inkonsequenten Verwendung der Begriffe geführt. Für West-Eberhard (2003) ist genAss wie beschrieben, ein Sonderfall von genAkk. Andere sehen beide als gegenläufige Prozesse, die sich unter anderem darin unterscheiden, dass sie die Phänotypische Plastizität erhöhen (genAkk) oder verringern (genAss), z. B. Gilbert und Epel (2009, S. 384). Klärend wirken hier die Artikel von Crispo (2007) und Pigliucci (2010). An Letzteren lehnt sich die Einteilung in dieser Arbeit an.

67 James M Baldwin, "A New Factor in Evolution," *The American Naturalist* 30 (1896): 536–53.

68 vgl. Pigliucci, "Phenotypic Plasticity", 366.

69 C H Waddington, "Canalization of Development and Genetic Assimilation of Acquired Characters," *Nature* 183 (1959): 1654–55. // Ch Waddington, "Genetic Assimilation of an Acquired Character," *Evolution* 7 (1953): 118–26.

malsvariante wird im Lauf der Zeit durch Natürliche Selektion genetisch festgeschrieben.[70] Der scheinbar kleine Unterschied der Kanalisation bedeutet, dass die Phänotypische Plastizität unter »Genetischer Assimilation« zunächst abnimmt,[71] während sie beim »Baldwin-Effekt« gleich bleibt oder zunimmt.

2.3.2.3 Der Überbegriff »Genetische Akkomodation«

Der Begriff »Genetische Akkomodation« wurde von Mary Jane West-Eberhard (2003) eingeführt. Er bezieht sich auf sämtliche genetischen Veränderungen, die durch phänotypische Innovationen hervorgerufen werden.[72] Damit handelt es sich um einen Überbegriff, unter den sowohl der »Baldwin-Effekt« als auch die »Genetische Assimilation« fallen.

Beispiel: Der nordamerikanische Tomatenschwärmer *(Manduca quinquemaculata)* zeigt einen temperaturabhängigen Polyphänismus. Bei einer Temperatur von 20 °C entwickelt er einen schwarzen, bei 28 °C dagegen einen grünen Phänotyp. Dies scheint ein adaptiver Trade-Off zu sein, da die dunkle Morphe das Sonnenlicht effizienter absorbiert, während die grüne Morphe besser getarnt ist. Beim nahverwandten Tabakschwärmer *(Manduca sexta)* gibt es zwar keinen Polyphänismus, doch findet man hier gelegentlich eine Mutation, die zu einem schwarzen Phänotyp führt. Wenn Tabakschwärmer während ihrer Entwicklung zur Raupe hitzebehandelt werden (6 h bei 42 °C), entstehen die normalen grünen Raupen. Anders bei der schwarzen Mutante: Hier entwickeln sich verschiedene Phänotypen von schwarz bis grün.

Mithilfe von Selektionsexperimenten versuchten Suzuki und Nijhout (2006) bei *M. sexta* einen echten Polyphänismus zu etablieren. Es wurden dazu 3 Zuchtgruppen aufgestellt: (a) Selektion zu Polyphänismus: Individuen der schwarzen Mutante, deren Nachkommen bei Hitze grün werden, wurden miteinander fortgepflanzt, (b) Selektion zu Monophänismus: Mutante Individuen, die schwarz bleiben wurden miteinander fortgepflanzt und (c) eine Vergleichsgruppe ohne Selektion.

In Gruppe (a) erschien der grüne Phänotyp nach 13 Generationen zuverlässig nach Hitzebehandlung. In Gruppe (b) blieb der schwarze Phänotyp nach 7 Generationen trotz Hitzebehandlung zuverlässig schwarz. Diese selektierten Linien wurden ab der 14. Generation ohne Hitzebehandlung weitergezüchtet. Dabei zeigte sich bei der polyphänen Gruppe (a) eine Reaktion, die erstaunlich genau derjenigen von *M. quinquemaculata* entspricht: Unter 28,5 °C waren die

70 Ein Beispiel geben Fabien Aubret und Richard Shine, "Genetic Assimilation and the Postcolonization Erosion of Phenotypic Plasticity in Island Tiger Snakes," *Current Biology* 19 (2009): 1932–36. Junge Inselpopulationen der Tigerschlange *Notechis scutatus* entwickeln bei vornehmlich großer Beute große Köpfe plastisch, wogegen alte Populationen auf Inseln bereits genetisch darauf fixiert sind.

71 vgl. aber Paul M Brakefield, "Evo-Devo and Constraints on Selection," *Trends Ecol Evol* 21 (2006): 362–68.

72 Mary J West-Eberhard, *Developmental Plasticity and Evolution* (New York: Oxford Univ. Press, 2003), 153. // In der neueren Literatur wird nun fast ausschließlich dieser Begriff verwendet.

Raupen üblicherweise schwarz, darüber jedoch mehrheitlich grün. Bei der monophänen Gruppe (b) blieben die Raupen bei jeder Temperatur schwarz.

Die plastische, umweltabhängige Ausprägung eines Merkmals ist häufig adaptiv. Wenn nun die Umstände, die diesen Phänotyp hervorgerufen haben, unverändert weiter wirken, kann sich diese Merkmalsausprägung in der Population ausbreiten. Eine epigenetische Stabilisierung ist wahrscheinlich. Vermutlich wird es nun Fälle geben, in denen es für den Organismus kostengünstiger oder sicherer ist, wenn dieses Merkmal genetisch hervorgerufen wird und nicht mehr durch Impulse aus der Umwelt induziert oder epigenetisch stabilisiert werden muss. Wenn dieser Zustand lange genug fortdauert, sollte es aufgrund der Natürlichen Selektion schließlich zu einer genetischen Stabilisierung und Fixierung des Merkmals kommen. Sobald dies geschieht, wird der Phänotyp von da an entweder unabhängig von der Umwelt (Genetische Assimilation) oder als spezifische Antwort auf bestimmte Umweltsignale (zum Beispiel Baldwin-Effekt) zuverlässig hervorgebracht. In dem Experiment von Suzuki und Nijhout (2006) standen für die polyphänen Raupen der Gruppe (a) zwei mögliche Reaktionen zur Verfügung, deren Realisierung an sehr genau definierte Umweltbedingungen geknüpft war. Die monophäne Gruppe (b) kannte am Ende dagegen nur eine Reaktionsnorm, die schwarze Morphe. Sicherlich ist es dabei innerhalb der kurzen Zeit nicht zur genetischen Fixierung durch eine Mutation gekommen. Zwischenschritte oder andere Wege sind wahrscheinlicher. Mögliche Mechanismen für Genetische Akkomodation sind:

- Die genetische Regulation kann sich an die Erfordernisse der Umwelt dynamisch anpassen. Bleibt die Umwelt stabil, so erhält sich auch der Phänotyp.
- Das Merkmal kann epigenetisch vorläufig oder dauerhaft stabilisiert werden. Das gelingt ebenfalls indem die Regulation der beteiligten Gene verändert wird, diesmal durch epigenetische Faktoren. Durch quantitative oder qualitative Beeinflussung Regulatorischer Gene und von Expressionsmustern kann das betroffene genetische Netzwerk angepasst werden.[73]
- Es können epigenetische oder genetische Restriktionen gelöst werden, so dass vormals enge Reaktionsnormen aufgeweitet, aufgesplittet oder neu definiert werden.
- Es können kryptische Gene zum Vorschein kommen. Dies sind Gene, die zwar zur genetischen Variabilität der Population gehören, aber phänotypisch und

73 Typische Veränderungsmöglichkeiten der Genexpression sind Heterochronie, Heterotopie, Heterometrie und Heterotypie; vgl. Gilbert und Epel, *Ecological Developmental Biology. Integrating Epigenesis, Medicine, and Evolution,* Kapitel 4.

damit auch selektiv zuvor nicht wirksam waren, weil sie zum Beispiel epigenetisch stillgelegt wurden.
- Durch das Selektionsregime können bestimmte Genkombinationen in den Individuen vermehrt zusammentreffen, sich in der Population durchsetzen und zur Fixation gelangen.

Diese Konzepte außer-genetischer Evolution sind nicht neu. Sie erfuhren jedoch ab dem Moment, da die DNA und mit ihr die Grundlagen genetischer Vererbung entdeckt wurden, scharfe Ablehnung von Seiten der wissenschaftlichen Gemeinde. Phylogenetisch relevante Vererbung schien nur über den genetischen Weg einer „nackten" DNA zu verlaufen. Die eben vorgestellten Mechanismen der Akkomodation ermöglichen (quasi-lamarckistisch), dass auch erworbene Eigenschaften so vererbt werden, dass sie zu Evolution führen.[74]

2.3.3 Vererbbarkeit – Evolution in vielen Dimensionen

Jablonka und Lamb (2005, 2007) formulieren die jetzt weithin akzeptierte These, dass es zusätzlich zum bekannten genetischen Weg der Vererbung weitere gibt. Sie identifizieren insgesamt fünf (oder vier)[75] Wege: Genetik, Epigenetik, Entwicklung, die Weitergabe von Verhalten und die – weitgehend den Menschen vorbehaltene – der symbolischen Tradierung. Der genetische Weg ist ausreichend bekannt. Im Folgenden werden die vier zusätzlichen Wege vorgestellt.

2.3.3.1 Epigenetische Vererbung

Epigenetische Effekte sind noch nicht lange untersuchbar. Die notwendigen Methoden wurden erst in den letzten Jahren entwickelt. Die am längsten bekannte und am leichtesten nachzuweisende Form epigenetischer Veränderung betrifft die Methylierung der DNA. Methylgruppen bewirken, dass die DNA an der methylierten Stelle weniger abgelesen wird. Im Lauf der Ontogenese wird dies aktiv eingesetzt, um die Expressionsmuster nach dem zeitlichen und räumlichen Bedarf zu steuern. Umweltbedingte Methylierungen konstituieren dadurch so etwas wie ein zelluläres Gedächtnis. Lange wurde bezweifelt, dass diese Muster in die

74 vgl. Carl D Schlichting und Matthew A Wund, "Phenotypic Plasticity and Epigenetic Marking: An Assessment of Evidence for Genetic Accomodation," *Evolution* 68 (2014): 656–72.

75 Die Anzahl fünf bezieht sich auf ihren Artikel (2007), wo sie anmerken, dass die Trennung zwischen dem „epigenetic" und dem „behavioral" Weg nicht scharf ist und überlappt. Sie führen daher einen zusätzlichen „developmental" Weg ein (S. 358f).

nächste Generation übertragen werden können, doch in der Zwischenzeit gibt es hierfür zweifelsfreie experimentelle Bestätigungen.[76] Sie – und andere derartige Markierungen – modifizieren offenbar auch die DNA in den Keimzellen und haben eine reelle Chance, die Prozesse von Meiose und Gametenbildung unverändert zu überstehen. So können erworbene Eigenschaften und Inhalte des zellulären Gedächtnisses des Elternorganismus an die nachfolgende und weitere Generationen übermittelt werden.[77]

Weitere mögliche Mechanismen epigenetischer Beeinflussung sind verschiedene Formen von metabolischen Rückkoppelungen, strukturellen Veränderungen, Chromatin-Markierungen oder RNA-Interferenz. Der interessierte Leser findet eine kurze Beschreibung dieser Mechanismen in Anhang 2.

Die letzten Jahrzehnte der Forschung haben gezeigt, dass epigenetische Vererbung stattfindet. Die Tatsache, dass sie in verschiedensten Organismengruppen nachzuweisen ist, und dass sie in Situationen relevant ist, die im Leben eines Organismus zentral sind und ihn lebenszeitlich prägen, lässt dabei die Vermutung zu, dass epigenetische Vererbung im Reich des Lebendigen eher allgegenwärtig und häufig ist als selten.[78]

2.3.3.2 Vererbung durch Entwicklungswege

Grundsätzlich kann ein Phänotyp von einer Generation zur nächsten weitergegeben werden, indem spezifische Auslöser für die Ausprägung dieses Phänotyps an der Keimbahn vorbei tradiert werden. Hierzu gehört die Beeinflussung der Nachkommen durch Hormone oder Pheromone,[79] durch die Weitergabe von

---

76 z. B. Matthew D Anway et al., "Epigenetic Transgenerational Actions of Endocrine Disruptors and Male Fertility," *Science* 308 (2005): 1466 – 69 // Vardhman K Rakyan et al., "Transgenerational Inheritance of epigenetic States at the murine AxinFu Allele occurs after maternal and paternal Transmission," *PNAS* 100 (2003): 2538 – 43.

77 vgl. Pilar Cubas, Coral Vincent, und Enrico Coen, "An Epigenetic Mutation Responsible for Natural Variation in Floral Symmetry," *Nature* 401 (1999): 157 – 61. // Dies bedeutet aber auch, dass durch Umweltgifte induzierte Schäden evtl. über Generationen weitergegeben werden. Vgl. Anway et al. (2005).

78 Eva Jablonka und Marion J Lamb, "Transgenerational Epigenetic Inheritance," in *Evolution – The Extended Synthesis*, ed. M Pigliucci und G B Müller (Cambridge, Mass.: MIT Press, 2010), 153 und 163.

79 Der Wechsel der Wanderheuschrecken von der solitären Form zur Schwarmform wird zum Beispiel so ausgelöst. A McCaffery und S Simpson, "A Gregarizing Factor Present in the Egg Pod Foam of the Desert Locust *Schistocerca gregaria*," *The Journal of Experimental Biology* 201 (1998): 347 – 63. // Jablonka und Lamb, "Transgenerational Epigenetic Inheritance", 160.

Umweltinformationen etwa in der Plazenta, durch die Muttermilch oder durch Ausscheidungen[80] oder durch parentales Verhalten.

Eine Arbeitsgruppe um Michael Meaney erfasste die Dauer, mit der Rattenmütter sich ihren Jungen durch Lecken und Fellpflege während der ersten Woche zuwendeten. Viel Zuwendung resultiert dabei in Jungen, die offen sind für Neues, unter Stress wenig Angst zeigen und, wenn es sich um Weibchen handelt, ihren eigenen Jungen ebenfalls viel Zuwendung zukommen lassen. Für wenig Zuwendung gilt das Gegenteil. Das mütterliche Verhalten wird also in die Tochtergeneration weitergegeben. Die Unterschiede im Verhalten waren mit einer veränderten Genexpression in der Hypothalamus-Hypophysen-Nebennieren-Achse verbunden, die für die Reaktion auf Stress verantwortlich ist. Weitere Analysen brachten dabei erhebliche epigenetische Veränderungen zum Vorschein. Es gab eine deutliche Korrelation mit Veränderungen der Methylierung am Startsignal (*Promoter*) für ein Glucocorticoid-Rezeptor-Gen im Hippocampus. Außerdem wurde eine veränderte Acetylierung von Histonen und ein verändertes Bindeverhalten eines Transkriptionsfaktors am betroffenen Glucocorticoid-Rezeptor festgestellt. Der kausale Zusammenhang zwischen diesen epigenetischen Veränderungen und dem Verhalten konnte durch die pharmakologische Verhinderung des Acetylierungsprozesses gezeigt werden, wodurch die Unterschiede zwischen den Gruppen verschwanden. In einer späteren Studie wurde gezeigt, dass die Expression von über 900 Genen direkt oder indirekt durch die mütterliche Zuwendung beeinflusst wird, und dass die Methylierungen zwar grundsätzlich stabil, aber auch noch in adulten Ratten pharmakologisch rückgängig gemacht werden können, wodurch sich das entsprechende Verhalten wieder verändert.[81] Das modifizierte Rezeptorgen behält seinen Zustand während der Lebenszeit der Ratte und wird dann mithilfe der mütterlichen Zuwendung an die Töchter übertragen, in denen sich ein vergleichbares epigenetisches Muster als Antwort darauf ausprägt. Hier geschieht epigenetische Vererbung an der Keimbahn vorbei, die das Verhalten der Folge-

80 Die Futterwahl von Kaninchen wird zum Beispiel durch die Ernährung der Mutter während der Schwangerschaft, während der Säugephase und durch ihren Kot beeinflusst. Ágnes Bilkó, Vilmos Altbäcker, und Robyn Hudson, "Transmission of Food Preference in the Rabbit: The Means of Information Transfer," *Physiology & Behavior* 56 (1994): 907–12. // Die Wichtigkeit von Muttermilch für die Entwicklung des Immunsystems und für die Kenntnis von Antigenen ist ebenfalls gut dokumentiert. Laura M'Rabet et al., "Breast-Feeding and Its Role in Early Development of the Immune System in Infants: Consequences for Health Later in Life," *The Journal of Nutrition* 138 (2008): 1782S – 1790S.

81 Ian C G Weaver, Michael J Meaney, und Moshe Szyf, "Maternal Care Effects on the Hippocampal Transcriptome and Anxiety-Mediated Behaviors in the Offspring that are Reversible in Adulthood," *PNAS* 103 (2006): 3480 – 85.

generation beeinflusst. Der Übergang zum epigenetischen und zum folgenden Vererbungsweg ist hier fließend.

2.3.3.3 Vererbung durch Verhalten

Wir sind alle mit der Vorstellung vertraut, dass genetisch determinierte Verhaltensmerkmale so selektiert werden, dass es zu Anpassung und Evolution kommen kann. Darum geht es hier nicht! Was hier zur Debatte steht, ist die Frage: Wie kann Verhalten *unabhängig* von der Selektion genetischer Varianten zu Evolution führen?

Tarbutniks

Jablonka und Lamb (2005) führen ihr Konzept mit einem Gedankenexperiment ein: Die Tarbutniks[82] seien rattenähnliche Säuger, die in Familiengruppen leben und sich untereinander genetisch nicht unterscheiden. Trotzdem werden sie Variationen im Phänotyp besitzen. Eine solche Variation ist die Vorliebe für Beeren in einer Familie und die Vorliebe für Nüsse in einer anderen. Es handelt sich um lernfähige Tiere, daher kann Verhalten an die nächste Generation weitergegeben werden. Doch da man Nüsse in Bäumen findet, werden die Nussliebhaber darüber hinaus auch andere Fähigkeiten und andere Muskelgruppen entwickeln als die Beerenliebhaber. Bei der Partnerwerbung ist es üblich, dass das Männchen dem Weibchen ein Brautgeschenk offeriert. Angenommen ein Weibchen aus einer Beeren-Familie wird von zwei Männchen umworben, eines bietet ihr Nüsse an, das andere Beeren: Das Weibchen wird sich wohl für den Beerenmann entscheiden. Die Population wird auf diese Weise langsam aber sicher divergieren und die Subpopulationen können zu „cultural species“[83] werden, ohne dass sich Gene verändern müssen. Unter Umständen kommt es jedoch zu genetischen Nachfolgebewegungen. Die Unabhängigkeit von Verhalten und Genen wird daher in realen Systemen nicht unendlich andauern.

Soziales Lernen

Viele Tiere erlernen oder perfektionieren im Lauf ihres Lebens verschiedene Fähigkeiten und Strategien. Laubenvögel verbessern ihre Nester von Jahr zu Jahr, manche Singvögel lernen einen lokalen Dialekt, Ratten lernen, wie sie an die

---

82 Der Name leitet sich ab vom hebräischen „Tarbut“ = Kultur.

83 ... also reproduktiv getrennt; Jablonka und Lamb, *Evolution in Four Dimensions*, 159.

Samen von Kiefernzapfen gelangen können, indem sie von ihrer Mutter einen halb-abgeernteten Zapfen zum Weiter-bearbeiten erhalten usw. Ein Beispiel für Lernverhalten bei Tieren, das Aufsehen erregt hat, waren die Milchflaschen öffnenden Meisen von Großbritannien. In einer Zeit, als die Milchflaschen noch morgens vom Milchmann vor der Haustüre abgestellt wurden, entdeckten offenbar mehrere Meisen unabhängig voneinander,[84] dass sich unter dem Aludeckel eine schmackhafte Schicht Sahne befindet, an die man mit wenig Mühe gelangen konnte. In den 40er Jahren war dieses Verhalten unter den Meisen Englands weitverbreitet und hatte sogar andere Vogelarten „infiziert". In einigen Städten lernten die Meisen sogar den Wagen des Milchmanns zu erkennen, flogen ihm hinterher und versuchten die Flaschen schon auf der Ladefläche zu öffnen.[85] Es ist klar, dass es sich nicht um die Folge einer genetischen Mutation handelte, sondern um eine Innovation, die sich ausbreitete. Eine genauere Analyse zeigte, dass die Meisen aber nicht das Verhalten der „Experten" imitierten, sondern nur lernten, dass an diesem Ort – in den Milchflaschen – eine begehrte Nahrung zu finden ist. Jede Meise musste dann selbständig einen Weg finden, um an die Sahne zu gelangen. Es handelte sich hier um nicht-imitatives Lernen. Derartige Verhaltenstraditionen findet man auch bei Nahrungsvorlieben, Balzverhalten, Kommunikation, elterlicher Fürsorge, Feindvermeidung und anderen zentralen Aspekten tierischen Lebens. Bei Vögeln und Säugern ist nicht-imitatives Lernen offenbar nicht selten.[86]

Anders sieht dies aus bei Lernen durch Imitation. Während Menschenkinder regelrecht darauf „programmiert" scheinen, Vorbilder exakt zu imitieren, ist dasselbe bei Tieren in weit geringerem Grad vorhanden.[87] Bewegungsimitation ist kein selbstverständlicher Bestandteil ihres Repertoires. Aber es gibt Nachweise, die zeigen, dass Schimpansen eine Reihe von verschiedenen sozialen Lernformen, inklusive Imitation, im Labor anwenden können.[88] Wie relevant dies für wildle-

84 Louis Lefebvre, "The Opening of Milk Bottles by Birds: Evidence for Accelerating Learning Rates, but against the Wave-of-Advance Model of Cultural Transmission," *Behavioural Processes* 34 (1995): 43 – 53.

85 Jablonka und Lamb, *Evolution in Four Dimensions*, 169 ff.

86 ebd., 171.

87 Victoria Horner und Andrew Whiten, "Causal Knowledge and Imitation/emulation Switching in Chimpanzees," *Animal Cognition* 8, no. 3 (2005): 164 – 81. //Josep Call, Malinda Carpenter, und Michael Tomasello, "Copying Results and Copying Actions in the Process of Social Learning: Chimpanzees *Pan troglodytes* and Human Children *Homo sapiens*," *Animal Cognition* 8 (2005): 151 – 63. // Siehe außerdem Kapitel 6.5.2.

88 Der Unterschied zu Kindern ist aber auch hier enorm; vgl. Andrew Whiten et al., "Emulation, Imitation, over-Imitation and the Scope of Culture for Child and Chimpanzee," *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364 (2009): 2417 – 28.

bende Menschenaffen ist, ist nicht klar. Wo Imitation zweifellos eine Rolle spielt, ist bei Vokalimitationen, wenn Singvögel oder Meeressäuger einen Gesang erlernen. In der Studie von Whiten et al. (2009) kristallisiert sich ein vermutlich folgenreicher Unterschied im Sozialen Lernen heraus: Wenn Menschenaffen einmal eine Technik erlernt haben, scheinen sie unempfänglich zu werden für andere, auch bessere Strategien. Menschen übernehmen dagegen problemlos verschiedene Strategien in ihr Repertoire. Sie sammeln Verhaltensmöglichkeiten. Dies, so folgern die Forscher, könnte einer der Gründe sein, warum beim Menschen kumulative Kultur in viel größerem Ausmaß entsteht, als bei Menschenaffen. Vererbung durch Soziales Lernen hebt sich in einigen wichtigen Eigenschaften von der genetischen Form der Vererbung ab:

- Die Neuerung ist nicht zufällig und blind, sondern zielgerichtet und sinnvoll. Bewegungsabläufe werden nicht zufällig aneinandergereiht. Es gibt offenbar Kriterien, die es ermöglichen abzuschätzen, was sinnvoll sein kann. Über dieselben Kriterien verfügen wohl auch die potentiellen Imitatoren. Auch sie wählen aus.[89]
- Daraus folgt, dass der Empfänger aktiv ist, Informationen sucht und selbst entscheidet, welche er übernehmen möchte und welche nicht.
- Informationen können zwischen beliebigen Individuen ausgetauscht werden. Sie müssen dazu nicht miteinander verwandt sein.

Ein neues Verhalten kann sich durch soziales Lernen ausbreiten, das steht außer Frage. Führt dies aber auch zu evolutionären Konsequenzen?

Jerusalemer Ratten

In den 80er Jahren wurde in Pinienwäldern Jerusalems eine Population von Hausratten *(Rattus rattus)* entdeckt, die eine Methode beherrschten, mit der sie an die Kerne von Pinienzapfen gelangen.[90] Dazu entfernen sie die Zapfenschuppen spiralförmig von unten nach oben. Junge Ratten und solche von außerhalb dieser Population erlernen die Methode nur, wenn sie bereits zum Teil abgeerntete Zapfen als Muster erhalten. Durch eine Kombination aus verschiedenen Kreuzungs- und Adoptionsexperimenten, konnte nachgewiesen werden, dass die Fähigkeit keine genetische Grundlage hat, sondern erlernt wird (offenbar ohne Imitation). Mit dieser neuen Nahrungsressource verbindet sich ein neuer, baum-

89 Jablonka und Lamb, *Evolution in Four Dimensions, 175.*

90 R Aisner und J Terkel, "Ontogeny of Pine Cone Opening Behaviour in the Black Rat, *Rattus rattus*," *Animal Behaviour* 44 (1992): 327–36.