

# Evolution und Spieltheorie

# Scientia Nova

Herausgegeben von

Rainer Hegselmann, Gebhard Kirchgässner,

Hans Lenk, Siegwart Lindenberg,

Werner Raub, Thomas Voss

Bisher erschienen u. a.:

*Robert Axelrod*, Die Evolution der Kooperation

*Karl H. Borch*, Wirtschaftliches Verhalten bei Unsicherheit

*Churchman/Ackoff/Arnoff*, Operations Research

Erklären und Verstehen in der Wissenschaft

*Bruno de Finetti*, Wahrscheinlichkeitstheorie

*Richard C. Jeffrey*, Logik der Entscheidungen

Mathematische Methoden in der Politikwissenschaft

*Nagel/Newman*, Der Gödelsche Beweis

*John von Neumann*, Die Rechenmaschine und das Gehirn

*Erhard Oeser*, Wissenschaft und Information

*Howard Raiffa*, Einführung in die Entscheidungstheorie

*Erwin Schrödinger*, Was ist ein Naturgesetz?

*Rudolf Schüßler*, Kooperation unter Egoisten: vier Dilemmata

*Thomas Voss*, Rationale Akteure und soziale Institutionen

*Hermann Weyl*, Philosophie der Mathematik und Naturwissenschaft

# Evolution und Spieltheorie

Herausgegeben von Ulrich Mueller

R. Oldenbourg Verlag München 1990

Die englischsprachigen Beiträge wurden vom Herausgeber  
übersetzt.

**CIP-Titelaufnahme der Deutschen Bibliothek**

**Evolution und Spieltheorie** / hrsg. von Ulrich Mueller. –

München : Oldenbourg, 1990

(Scientia nova)

ISBN 3-486-55839-0

NE: Mueller, Ulrich [Hrsg.]

© 1990 R. Oldenbourg Verlag GmbH, München

Das Werk einschließlich aller Abbildungen ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlages unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Bearbeitung in elektronischen Systemen.

Umschlagentwurf: Dieter Vollendorf

Gesamtherstellung: WB-Druck, Rieden

ISBN 3-486-55839-0

# Inhalt

<i>Ulrich Mueller</i> Einleitung	1
<i>John Maynard Smith und G.R. Price</i> Die Logik des Konflikts	15
<i>John Maynard Smith</i> Spieltheorie und die Evolution von Konfliktstrategien	25
<i>John Maynard Smith</i> Kann eine gemischte Strategie in einer endlichen Population evolutionsstabil sein?	29
<i>Peter Schuster und Karl Sigmund</i> Zu einer Dynamik des Sozialverhaltens: Strategische und genetische Modelle von Konflikten zwischen Tieren	37
<i>Ulrich Mueller</i> Optimale Vergeltung zwecks optimaler Kooperation	61
<i>Joel S. Brown, Michael J. Sanderson und Richard E. Michod</i> Die Evolution sozialen Verhaltens durch Reziprozität	83
<i>Robert Axelrod</i> Normen unter evolutionärer Perspektive	105
<i>Sandra L. Vehrencamp</i> Die Evolution von despotischen oder egalitären Gesellschaftsformen	129
<i>D. Timothy Bishop, Chris Cannings und John Maynard Smith</i> Abnutzungskrieg mit zufallsverteilten Auszahlungen	155
<i>John Maynard Smith und Geoffrey A. Parker</i> Die Logik asymmetrischer Auseinandersetzungen	169
Literaturverzeichnis	199
Quellenverzeichnis	210
Sachregister	211
Autorenregister	213



## *Einleitung*

Die Spieltheorie wurde von ihren Gründern, dem Mathematiker John von Neumann (1903–1957) und dem Ökonomen Oskar Morgenstern (1902–1977) entworfen als eine normative Theorie darüber, wie sich rationale, nutzenmaximierende Akteure optimal zu verhalten hätten in Situationen strategischer Interaktion, in denen es keine völlige Gleichsinnigkeit der Einzelinteressen gibt.

Die elementaren Begriffe der Spieltheorie sind die Spieler, ihre Handlungsstrategien und ihre Nutzen- oder Auszahlungsfunktionen, die den Nutzen der jeweiligen Spielergebnisse für den einzelnen Spieler ausdrücken. Wir können es zunächst bei einem intuitiven Verständnis dieser Begriffe bewenden lassen; wer mit der Spieltheorie gänzlich unvertraut ist, findet formale Definitionen dieser elementaren Begriffe am Ende der Einleitung.

Die wichtigste von diesen elementaren Begriffen abgeleitete Idee ist die des Gleichgewichts: ein Ergebnis, eine Konfiguration der Strategieentscheidungen der einzelnen Spieler, ist genau dann ein Gleichgewicht, wenn, grob gesprochen, jedes einseitige Abweichen von diesem Ergebnis den betreffenden Spieler nur schlechter oder höchstens gleich gut stellen kann. Folglich hat keiner der Spieler ein Interesse, von einem Gleichgewicht, wenn es einmal erreicht ist, abzuweichen.

Unterstellen wir überdies bei den Spielern eine Art von Verständnis des Spieles, so können wir die Frage, welche Wahl die einzelnen Spieler in einem Spiel treffen werden, so beantworten: sie werden sich – ob sogleich oder nach längerem Hin und Her – in einem Gleichgewicht wiederfinden, sofern ein solches existiert. Diese Antwort hilft uns nicht viel weiter bei mehreren Gleichgewichten, insbesondere nicht in dem Fall suboptimaler Gleichgewichte, in denen einige sich schlechter und keiner sich besser stellt als in anderen, ebenfalls möglichen Gleichgewichten: ist man erst einmal dort, so wird einen ein einseitiges Abweichen auch nur schlechter stellen, so sehr ein simultanes, koordiniertes Abweichen aller hin zu einem optimalen Gleichgewicht alle mindestens gleich gut stellen würde. Die Frage nach der Erreichbarkeit optimaler Gleichgewichte kann auf verschiedene Weise beantwortet werden. Entweder wir fragen, mit welchen Strategien in welchen Spielen rationale Egoisten einander dazu bringen können, gemeinsam zu einem optimalen Gleichgewicht zu kommen, ohne die in einer solchen Bewegung gegebenen Möglichkeiten gegenseitiger Ausbeutung auszunutzen – diese Frage wird in diesem Band in den Aufsätzen von Brown et al., Mueller und Axelrod ausführlich diskutiert. Oder aber wir lassen einfach als Axiom bindende Kontrakte zwischen den Spielern zu – damit gehen wir von der allgemeinen, nicht-kooperativen Spieltheorie zu einem Sonderzweig der Spieltheorie, der Theorie kooperativer Spiele über. Bindende Kontrakte, und damit die Theorie kooperativer Spiele überhaupt werden allerdings in diesem Buch keine Rolle spielen.

Zwei Beispiele zur Illustration der allgemeinen Definitionen: Das Spiel Knobeln besteht aus zwei Spielern, drei Strategien (Schere, Papier, Stein) und der Auszahlungsfunktion: Schere schneidet Papier, Papier wickelt Stein, Stein schleift Schere, wobei der Gewinner einen Punkt erhält und der Verlierer einen abgezogen bekommt. Spielen beide Spieler dieselbe Strategie, so erhalten beide die Auszahlung  $e$ .

		<i>Spieler B</i>		
		<i>Stein</i>	<i>Schere</i>	<i>Papier</i>
<i>Spieler A</i>	<i>Stein</i>	$e, e$	$1, -1$	$-1, 1$
	<i>Schere</i>	$-1, 1$	$e, e$	$1, -1$
	<i>Papier</i>	$1, -1$	$-1, 1$	$e, e$

(1)

wobei die Ziffern vor dem Komma die Auszahlungen an den Spieler A und die Ziffern nach dem Komma die Auszahlungen an den Spieler B bezeichnen.

Ein anderes Spiel ist das Vorfahrtsspiel: Zwei einander entgegenkommene Fahrer wollen an einer engen Kreuzung jeweils nach links abbiegen, was für beide nicht gleichzeitig möglich ist. Setzen wir willkürlich Auszahlungen fest (Blebschaden =  $-1000$ , langes Warten =  $-10$ , kurzes Warten =  $-1$ ) so können wir dieses Spiel durch die folgende Auszahlungsmatrix beschreiben:

		<i>Fahrer B</i>	
		<i>Fahren</i>	<i>Warten</i>
<i>Fahrer A</i>	<i>Fahren</i>	$-1000, -1000$	$0, -1$
	<i>Warten</i>	$-1, 0$	$-10, -10$

(2)

Das Spiel Knobeln besitzt, falls  $e < 1$ , dann nur unter den gemischten Strategien ein Gleichgewicht (Spieler A:  $1/3$  Stein,  $1/3$  Schere,  $1/3$  Papier; Spieler B:  $1/3$  Stein,  $1/3$  Schere,  $1/3$  Papier). Für  $e > 1$  besitzt Knobeln nur drei reine Gleichgewichte (Spieler A: Stein; Spieler B: Stein. Spieler A: Schere; Spieler B: Schere. Spieler A: Papier; Spieler B: Papier). Das Vorfahrtsspiel besitzt genau zwei reine Gleichgewichte: (Fahren; Warten) und (Warten; Fahren). Beim Knobeln ist überdies, falls  $e = 0$ , die Summe der Auszahlungen eines jeden der möglichen Ereignisse konstant, also die Summe der Nutzenveränderungen gleich Null; dies ist beim Vorfahrtsspiel nicht der Fall. Dieser Unterschied ist bedeutsam: nur wenn die Summe der jeweiligen Auszahlungen nicht von Ereignis zu Ereignis konstant bleibt, ist es sinnvoll, Optimalitäts- oder überhaupt Effizienzgesichtspunkte anzusprechen.

Die Theorie der Konstanzsummenspiele ist mathematisch einfacher, kompakter, aber die Theorie der Nicht-Konstanzsummenspiele ist natürlich wichtiger für das Verständnis strategischer Interaktion in der realen Welt. Neben



anderem verklammert sie die allgemeine Spieltheorie mit der neoklassischen Mikroökonomie.

Die Spieltheorie durchlief von der Mitte der vierziger – von Neumann's und Morgenstern's „Theory of Games and Economic Behavior“ erschien 1944 – bis zum Anfang der fünfziger Jahre eine Phase rascher Entwicklung; es waren in den Verhaltenswissenschaften vor allem die Ökonomen, die sich neue Anstöße für ihre eigenen theoretischen Grundlagen erhofften, sei es für die Theorie von Oligopolen und Kartellen, sei es für Modelle von Tarifaueinandersetzungen und Arbeitskämpfen, sei es für die Theorie öffentlicher Güter. Blickt man auf diese erste Phase der Entwicklung der Spieltheorie und ihre Anwendungen in der Mikroökonomie zurück, so muß das Urteil mehrdeutig ausfallen: trotz der unbestreitbaren Kraft der neuen Ideen sind die – vor allem ökonomischen – Anwendungen nicht wirklich überzeugend geworden. Die zunehmende mathematische Verfeinerung hat bei aller Brillanz die Theorie nicht kreativer, sondern eher steriler gemacht. In keinem Zweig der Mikroökonomie – und der Verhaltenswissenschaften allgemein – konnte die Spieltheorie die vorgefundenen theoretischen Fundamente ersetzen.

In den sich anschließenden 20 Jahren bis Anfang der siebziger Jahre wurde die weitere Entwicklung der Spieltheorie durch Mathematiker geprägt, denen an der exakten Definition von Axiomen und der Strenge von Beweisen mehr gelegen war als an der Ausweitung und Anwendung der Theorie. Seit Beginn der siebziger Jahre hat die Spieltheorie in einer Reihe von Teilgebieten einen neuen Aufschwung genommen, der unvermindert bis heute anhält. Hier sind zu nennen: die Theorie von iterativen Spielen, die aus einer ganzen Serie von Spielrunden bestehen; die Theorie von dynamischen Spielen, in denen die Spieler ihre Entscheidungen nicht simultan, sondern sukzessive, jeweils in Kenntnis früherer Entscheidungen der anderen Spieler treffen können; und schließlich die Theorie von solchen Spielen, in denen die Spieler nur unvollständige und gegebenenfalls auch asymmetrische Information über die Struktur des Spiels oder den bisherigen Spielverlauf haben.

Gemeinsam ist all diesen Entwicklungen, daß sie unverändert in der Tradition der klassischen Spieltheorie als einer Theorie rationaler Wahl stehen und damit unverändert nur eine normative, nicht aber eine deskriptive Theorie sozialen Handelns anzubieten haben. Sie bringen Aussagen hervor, wie Spieler sich in bestimmten Situationen verhalten sollten, wenn sie ihren Nutzen maximieren wollen, nicht aber Aussagen, wie sich reale Akteure in bestimmten Situationen im allgemeinen tatsächlich verhalten werden.

Zwei Gründe lassen sich nennen, warum die klassische Spieltheorie – auch in den beschriebenen modernen Entwicklungen – nicht zu Aussagen des letzteren Typs kommt, um die sich doch jede erklärende Theorie sozialer Realität bemühen muß.

Der eine Grund ist die Beliebigkeit der Rationalitätskriterien, die durch die Anforderungen nach logischer Konsistenz der zugrundeliegenden subjektiven Präferenzordnungen allein nur unwesentlich eingeschränkt wird. Solange

man Nutzen nicht mit einem objektiven Maßstab messen kann, oder anders ausgedrückt: solange man eine gegebene subjektive Präferenzordnung nicht auf objektive Richtigkeit überprüfen kann, kann man auch nicht über die Rationalität oder Effizienz von beobachteten Strategiewahlen urteilen; stets läßt sich in der sozialen Realität wie im Labor ad hoc irgendein nicht direkt beobachtbarer, psychischer Nutzen annehmen, mit dessen Hilfe auch das bizarrste beobachtete Verhalten noch als zweckmäßig gedeutet werden kann. Auch dort wo Nutzen direkt in Geldeinheiten gemessen werden kann, bieten zusätzliche Aspekte wie langfristige Stabilität, Erreichung von Zielschwellen statt perfekter Maximierung o.ä. genügend Raum für solche Interpretationen. Solange also die Spieltheorie mit einem letztlich subjektiven Nutzenbegriff arbeitet, ist sie als Grundlage von empirisch testbaren, d.h. deskriptiven und nicht bloß normativen Theorien sozialen Verhaltens untauglich.

Der andere Grund ist die Abwesenheit jeder evolutionären Perspektive. Sowohl die Spieler wie die ihnen offenstehenden Handlungsoptionen sind in der Realität einer beständigen Dynamik unterworfen: die Ergebnisse eines Spiels oder gar einer Serie von Spielen verändern die Strategien, die Auszahlungsfunktionen und damit die Spieler selbst. Für diese Dynamik, insbesondere dort wo sie nicht stochastisch ist, sondern aus Lern- und Anpassungsprozessen der Spieler hervorgeht, ist aber in der klassischen Spieltheorie kein Platz. Das Rationalhandlungsmodell der Spieltheorie hat natürlich implizit eine empirische Basis, mit der seine Relevanz für das Verständnis der sozialen Wirklichkeit begründet wurde. Dies ist die implizite Unterstellung, daß Akteure aus Erfahrung lernen können, insbesondere unter der Disziplin der Marktkonkurrenz, wenn sie sehen, wie andere mit anderen Entscheidungen Nutzen besser maximieren und sie selbst mit ihren Entscheidungen in Gefahr geraten, vom Markt gedrängt zu werden. Auf diese empirischen Lern- und Anpassungsprozesse wird aber nur vorthoretisch hingewiesen, sie sind nicht Bestandteil der Theorie selbst.

Der Maßstab, mit dem Evolution letztlich gemessen wird, ist das Überleben der Akteure und ihrer Nachkommen. Ohne die evolutionäre Perspektive aber kann man im unentwegten Fluß der Veränderung wichtiges nicht von unwichtigem unterscheiden: nämlich zu erkennen, was überlebensrelevant ist und wessen Veränderung letztlich darüber entscheidet, was zu späteren Zeitpunkten überhaupt noch und was nicht mehr vorhanden ist.

So gesehen ist es nicht überraschend, daß die Spieltheorie nicht in der Ökonomie und der Soziologie sondern in der Verhaltensbiologie durch die Integration der evolutionären Perspektive erstmals den Durchbruch zu einer deskriptiven, und damit empirisch prüfaren Theorie sozialen Verhaltens schaffte. In der Verhaltensbiologie haben wir, was die Wissenschaften von menschlichem Sozialverhalten – trotz oder vielleicht auch wegen des sovielerreicheren und komplexeren Gegenstandes – noch nicht haben: einen objektiven Nutzenmaßstab und damit einen objektiven Maßstab zum Messen von Evolution. Um diese Entwicklung in der Spieltheorie, welche ebenfalls mit

dem Beginn der 70er Jahre einsetzte, geht es in diesem Buch. Lehrreich ist zugleich nachzuvollziehen, warum sich dieser Durchbruch in der Biologie erst relativ spät – eine Generation nach von Neumann und Morgenstern – vollzog.

Die Anwendung des spieltheoretischen Instrumentariums in der Biologie ließ deshalb solange auf sich warten, weil dort Evolution seit der Formalisierung des Darwin–Mendelschen Evolutionsmodells stets als ein Optimierungsprozeß einer Population auf einer viel–dimensionalen Mannigfaltigkeit verstanden wurde, dessen Gradient, ausgedrückt in durchschnittlicher Fitness der Population, stets nicht–negativ sein soll. Dies ist der erste Teil des Fundamentalgesetzes der natürlichen Selektion und ein geeignetes Modell für die Evolution der meisten physiologischen Merkmale. Das Unterhautfettgewebe beispielsweise isoliert gegen Kälte, wird aber nicht so gut durchblutet und erhöht das Körpergewicht beträchtlich; Haare sind leichter und wärmen auch, sind aber anfällig gegen Parasiten, verhindern überdies die rasche Wärmeabgabe nach außen bei körperlicher Anstrengung. Dicke des Unterhautfettgewebes, Dichte des Haarleides und Verteilung der Schweißdrüsen werden sich auf ein den jeweiligen Umweltbedingungen entsprechendes Optimum hin entwickeln. Der hier interessierende Punkt ist, daß dieser Evolutionsprozeß Ergebnis einer frequenz–unabhängigen Selektion ist: die Wohlangepaßtheit der angesprochenen Merkmalsausprägungen ist unabhängig von ihren jeweiligen Häufigkeiten in der Population, der die betreffenden Organismen angehören. Wohlgemerkt: die Fitness einer bestimmten Merkmalsausprägung ist natürlich nicht unabhängig von der Verteilung alternativer Merkmalsausprägungen in der Population: gibt es gut wärmeisolierte Mutanten in einer Population, die in einer kalten Zone lebt, so haben schlechter wärmeisolierte eine geringere relative Fitness als wenn die Mitglieder der Population alle gleich schlecht wärmeisoliert sind. Ob aber eine neue Merkmalsausprägung zu größerer oder geringerer Fitness führt, hängt nur von ihrer Angepaßtheit an die physische Umgebung ab, nicht aber von den Häufigkeiten alternativer Merkmalsausprägungen.

Anders aber, wenn die Angepaßtheit gewisser Merkmale von der sozialen Umgebung des Organismus abhängt und dort von den Häufigkeiten alternativer Merkmalsausprägungen in der Population: dann haben wir eine frequenzabhängige Selektion der betreffenden Merkmale. Es ist charakteristisch für soziale Verhaltensweisen, also Strategien der Kommunikation, des Kämpfens, der Partnerwahl, der Kooperation usw., daß ihre Wohlangepaßtheit und damit ihre Selektion frequenzabhängig ist. Mit welcher Sprache man sich in einer gegebenen sozialen Umgebung gut verständigt, hängt davon ab, welche Sprache dort normalerweise gesprochen wird. Allgemein ausgedrückt: die Wohlangepaßtheit miteinander konkurrierender Merkmalsausprägungen ändert sich mit ihrer Häufigkeit in der Population. Der Evolutionsprozeß ändert sich dadurch tiefgreifend. Gleichgewichte bei frequenzabhängiger Selektion sind im allgemeinen nicht mehr Optima in dem Sinn, daß der Gradient der durchschnittlichen Fitness auf allen Bahnen hin zum Gleichgewicht stets

nicht-negativ ist; nun kann er sehr wohl auch negativ sein.

Solange dieser Gradient nicht-negativ ist, geht jede Fitnesssteigerung einer neuen Mutante auch mit einer Steigerung der Durchschnittsfitness in der Population einher: das Wohl des Einzelnen und das Wohl der Art gehen parallel. Bei frequenzabhängiger Selektion können das Wohl der neuen Mutante und das Wohl der Art auseinander laufen: das Durchsetzen einer neuen Mutante kann die Durchschnittsfitness der Art senken. Das Ergebnis des Evolutionsprozesses ist hier Stabilität, nicht notwendig aber Optimalität. Die Übernahme des spieltheoretischen Instrumentariums hat die Theorie frequenzabhängiger Selektion, welche die Grundlage zum Verständnis der Evolution sozialer Verhaltensweisen ist, auf eine neue Grundlage gestellt. Bevor wir diese allgemein definieren, wollen wir uns die zentralen Ideen an einem Beispiel vergegenwärtigen. Das Beispiel stammt von Ronald Fisher, in seiner Lösung des Problems ist im Grunde genommen der entscheidende Gedankengang bereits enthalten, obwohl Fisher vom spieltheoretischen Instrumentarium, das in den dreißiger Jahren noch ganz unterentwickelt war, keinen Gebrauch machte.

Ronald Fisher, den der sozialwissenschaftlich vorgebildete Leser vor allem aus der Statistik kennen dürfte, schuf gemeinsam mit J.B. Haldane und S. Wright in den zwanziger Jahren die klassische mathematische Populationsgenetik. Das hier angesprochene Problem ist die Sexualproportion, die, wenn nicht zusätzliche genetische Mechanismen im Spiel sind, bei den sich sexuell fortpflanzenden Arten in dem Lebensalter der maximalen Reproduktionschancen gerade 1 : 1 ist. Daß sich hinter dieser Gleichverteilung der Geschlechter ein Problem verbirgt – dies zeigt den genialen Blick des Forschers Fisher – ergibt sich aus einem Vergleich mit der jahrtausende alten Erfahrung des Menschen als Viehzüchter.

Der limitierende Faktor bei der Fortpflanzung sind die weiblichen, nicht die männlichen Organismen. Ein Mann und zehn Frauen können in einem Jahr zehnmal so viele Kinder produzieren wie zehn Männer und eine Frau. Entsprechend hat der Mensch als Viehzüchter die Sexualproportion beim Vieh stets zugunsten der weiblichen Tiere verändert. Je mehr Frauen in einer Population (bis hin zu einem je nach Umständen festzulegenden Minimum von Männern), um so größer das Wachstums- und damit auch das Evolutionspotential einer Population. Warum hat die Evolution nicht eine solche schiefe Sexualproportion, sagen wir von 1 : 20, oder noch mehr hervorgebracht?

Man könnte die Gleichverteilung als Ergebnis irgendeines allgemeinen Naturgesetzes ansehen, vergleichbar irgendwelchen Symmetrieeigenschaften der Materie im Bereich der Elementarteilchen. Gegen eine solche Annahme spricht, daß etwa beim Menschen die Sexualproportion bei der Einnistung des befruchteten Eis in der Gebärmutter Schleimhaut auf 1.8 männlich gegen 1 weiblich geschätzt wird, dieses Verhältnis wegen der Übersterblichkeit männlicher Foeten bei der Geburt auf 1.05 : 1 sinkt und eben erst zwischen 20 und 30, dem Alter maximaler Reproduktionschancen, das 1 : 1 Verhältnis

erreicht. Also könnte die Evolution durchaus auch im Erwachsenenalter eine von der Gleichverteilung abweichende Sexualproportion erreichen. Warum ist das nicht geschehen? Fisher gab auf diese Frage folgende Antwort:

Eine Population habe etwa ein Verhältnis von 20 weibliche auf 1 männlichen Nachkommen genetisch fixiert. Da jeder Organismus aber genau eine Mutter und einen Vater hat, heißt dies, daß ein Mann durchschnittlich 20 mal so viele Nachkommen hat wie eine Frau. Lassen wir nun eine Mutante auftauchen, die Nachkommen im Verhältnis von, sagen wir, 20 Männer zu 1 Frau in die Welt setzt. Diese Mutante wird, wenn wir die Population als groß annehmen, anfangs 20.05 mal so viele Nachkommen haben wie der Durchschnitt und wird entsprechend rasant anwachsen. Allgemein ausgedrückt: bei jeder von der Gleichverteilung abweichenden Sexualproportion werden Mutanten, die mehr von dem seltenen Geschlecht produzieren als der Durchschnitt, einen Selektionsvorteil haben. In spieltheoretischer Terminologie können wir sagen, daß es auf jede von der Gleichverteilung abweichende Sexualproportion eine bessere Antwort gibt als sie selbst. Damit folgt auch, daß auf jede von der Gleichverteilung abweichende Sexualproportion die Gleichverteilung eine bessere Antwort ist. Betrachten wir als nächstes eine Population, in der Gleichverteilung herrscht. Nun wird jedes Geschlecht im Durchschnitt dieselbe Anzahl von Nachkommen haben, also hat keine Mutante mit einer von der Gleichverteilung abweichenden Sexualproportion der Nachkommenschaft einen Selektionsvorteil gegenüber der Gleichverteilung selbst.

Unsere Argumentation in umgekehrter Reihenfolge wiederholt lautet: die Gleichverteilung ist gegen sich selbst gespielt genau gleich gut wie alle Mutanten mit ungleichen Sexualproportionen, aber eine Mutante mit Gleichverteilung wird in allen Populationen mit einer ungleichen Sexualproportion einen Selektionsvorteil haben.

Wir haben hier alle Ideen schon vor uns, die John Maynard Smith, der die Spieltheorie in die Theorie frequenzabhängiger Selektion einführte, zu dem zentralen Begriff einer evolutionsstabilen Strategie (evolutionarily stable strategy = ESS) verband:

In einer großen Population gebe es verschiedene alternative Strategien aus einer Menge  $S$ . Es gebe einen Maßstab  $U(s_x, s_y)$  für den evolutionären Wert einer Strategie  $s_x$ , wenn sie gegen Strategie  $s_y$  gespielt wird. Die Strategie  $s_x \in S$  ist genau dann eine evolutionsstabile Strategie ESS, wenn gilt:

$$U(s_x, s_x) > U(s_x, s_z) \quad (3.a)$$

oder

$$U(s_x, s_x) = U(s_x, s_z) \text{ und } U(s_x, s_x) > U(s_z, s_x) \quad (3.b)$$

für alle  $s_x \in S$  und  $s_x \neq s_z$ . Eine ESS ist also eine Gleichgewichtsstrategie gegen sich selbst. Dies ist nur eine notwendige, nicht aber eine hinreichende

Bedingung, wie wir gleich sehen werden.

Man beachte, daß (3.a) und (3.b) die Möglichkeit nicht ausschließen, daß

$$U(s_x, s_x) > U(s_x, s_z) \quad (4)$$

Bedingung (3.a) wird als die Gleichgewichtsbedingung bezeichnet –  $s_x$  ist eine Gleichgewichtsstrategie gegen sich selbst. Bedingung (3.b) ist die Stabilitätsbedingung –  $s_x$  destabilisiert alle Konkurrenten und ist damit die einzige stabile Strategie.

Betrachten wir zunächst die Definitionen anhand des erweiterten Knobeln-Spieles, auf das wir weiter oben schon zu sprechen kamen, und nehmen wir uns wieder die gemischte Strategie (1/3 Stein, 1/3 Schere, 1/3 Papier) vor. Es gilt:

$$\begin{aligned} U(s_{\text{gemischt}}, s_{\text{gemischt}}) &= e/3 \\ U(s_{\text{Schere}}, s_{\text{gemischt}}) &= U(s_{\text{Stein}}, s_{\text{gemischt}}) = U(s_{\text{Papier}}, s_{\text{gemischt}}) = e/3 \\ U(s_{\text{gemischt}}, s_{\text{Schere}}) &= U(s_{\text{gemischt}}, s_{\text{Papier}}) = U(s_{\text{gemischt}}, s_{\text{Stein}}) = e/3 \\ U(s_{\text{Schere}}, s_{\text{Schere}}) &= U(s_{\text{Papier}}, s_{\text{Papier}}) = U(s_{\text{Stein}}, s_{\text{Stein}}) = e. \end{aligned}$$

Für  $e < 0$  ist Bedingung (3.a) nicht erfüllt, aber Bedingung (3.b). Also ist dann die gemischte Strategie ESS. Für  $0 > e > 1$  gibt es überhaupt keine ESS, da die gemischte Strategie zwar im Gleichgewicht mit sich selbst ist, aber den zweiten Teil der Bedingung (3.b) nicht erfüllt. Für  $e > 1$  ist jede der drei reinen Strategien eine ESS. Es ist leicht einsehbar, daß bei gemischten ESS nie Bedingung (3.a), sondern immer nur Bedingung (3.b) erfüllt sein kann. Da im Vorfahrtsspiel keine reine oder gemischte Strategie im Gleichgewicht gegen sich selbst ist, kann es in diesem Spiel auch keine ESS geben.

Um zu sehen, was (4) konkret heißt, gehen wir wieder zu Fishers Problem zurück. Eine maximal zugunsten des Frauenanteils ungleiche Sexualproportion ergibt, gegen sich selbst gespielt, zweifellos eine höhere Durchschnittsfitness als die Gleichverteilung – die ESS in diesem Beispiel – gegen sich selbst gespielt. Dennoch wird die Mutante mit der ungleichen Sexualproportion der Mutante mit der Gleichverteilung erliegen. Auf dem zwangsläufigen Weg der Evolution von jener Ungleichverteilung hin zur ESS Gleichverteilung wird jedoch *die durchschnittliche Fitness der Population abnehmen*, was es bei frequenzunabhängiger Selektion nach dem Fundamentalgesetz der natürlichen Selektion gar nicht geben kann. Nehmen wir an, die Population von 1:20 war stationär, dann reichte für die Ersatzproduktion 1.05 Nachkommen pro Frau. Bleibt diese Nachkommenzahl pro Frau gleich auf dem evolutionären Weg hin zur Gleichverteilung, so sinkt dabei die Produktion von Nachkommen auf nur 52.5% der Ersatzproduktion und die Fitness von 1 auf .525.

Drei weitere Anmerkungen sind zu dem zentralen Begriff einer evolutionsstabilen Strategie zu machen, der uns explizit oder implizit in allen Beiträgen dieses Sammelbandes begegnen wird.

1. Der Begriff ist im Kontext der theoretischen Populationsgenetik entstanden. Selektion – um die geht es hier – hat es aber mit Phänotypen, nicht mit Genotypen zu tun. Also kann die gesamte Theorie evolutionsstabiler Strategie unabhängig von irgendwelchen Annahmen über genetische Grundlagen beobachtbaren Verhaltens oder über genetische Mechanismen der Vererbung entwickelt werden. Der von Fisher beschriebene Mechanismus gilt unverändert auch für Gesellschaften, die etwa durch selektive Abtreibung weiblicher Foeten oder Tötung weiblicher Neugeborener die Sexualproportion zugunsten des männlichen Anteils verschieben: dort werden Brautpreise steigen und Mitgifte sinken und Eltern, die sich an der Verschiebung der Sexualproportion nicht beteiligen, werden ihren langfristigen Reproduktionserfolg über den Durchschnitt der Bevölkerung heben können.

Die Theorie gilt für die Selektion individuell erlernter und kulturell weitergegebener Verhaltensweisen in gleicher Weise wie für die Selektion genetisch festgelegter und durch Fortpflanzung weitergegebener Verhaltensweise. Die beiden Typen von Selektion unterscheiden sich zweifellos in der Geschwindigkeit der durch sie vorangetriebenen Evolution, ihre Mechanismen sind aber dieselben.

2. Wir irren, wenn wir das Wohl der Art, oder, nüchterner ausgedrückt, das Wachstumspotential der Population als das für den Gang der Evolution entscheidende Kriterium ansehen. Dies ist vielmehr das Wachstumspotential einzelner, miteinander konkurrierender Alternativen auf der Ebene der individuellen Akteure.
3. Oft haben wir eine gemischte evolutionsstabile Strategie. Dies läßt sich in verschiedener Weise deuten: entweder wir nehmen an, daß Mitglieder der Population die entsprechenden reinen Strategien in der von dem gemischten Gleichgewicht vorgegebenen Häufigkeiten spielen. Oder wir nehmen an, daß die Mitglieder der Population selbst gemischte Strategien spielen (wobei keinesfalls alle Mitglieder exakt dieselbe Mischung zu spielen hätten wie die Gesamtpopulation; es reichte aus, daß sich die individuellen Häufigkeiten zu der geforderten Verteilung in der Gesamtpopulation aufsummierten). Diese doppelte Interpretation ist jedoch voller Fallgruben. In unserer Anwendung der ESS Definition (3.a) und (3.b) auf unser Knobeln-Beispiel (1) fanden wir, daß für  $e < 0$  die gemischte Strategie (1/3 Stein, 1/3 Schere, 1/3 Papier) eine ESS ist. Das gilt natürlich nur, wenn diese gemischte Strategie auch auf der Individualebene gespielt werden kann. Können auf der Individualebene hingegen nur die reinen Strategien gespielt werden, so ist die entsprechende gleichverteilte Mischung auf Populationsebene keine ESS. Hier wird man eine instabile Drift der Populationsanteile der drei Strategien erhalten. Gemischte Strategien auf der Individualebene sind problematisch schon für die Theorie und überdies empirisch schwer nachzuweisen. John Maynard Smith äußert sich hierzu im dritten und vierten

Beitrag dieses Bandes. Aber auch gemischte Strategien nur auf Populationsebene eröffnen eine bedeutsame, für die Sozialwissenschaften neue Perspektive: die eines balancierten Polymorphismus, der zwar das evolutionäre Optimum verfehlt, dafür aber evolutionär stabil ist. Ein solcher ergibt sich, wenn für mehrere Strategien  $s_x, s_y \dots$  gilt:

$$U(s_x, s_y) > U(s_y, s_y) \quad \text{und} \quad U(s_y, s_x) > U(s_x, s_x) \quad (5)$$

Die eine Strategie kann also jeweils erfolgreich eine Population der anderen unterwandern, die andere Strategie jedoch nicht verdrängen. Die allgemeine Idee eines evolutionär stabil balancierten Polymorphismus für sich schon wirft ein neues und frisches Licht auf viele soziale Sachverhalte, die wir bislang in der funktionalistischen Tradition nur in Begriffen normgerechten und abweichenden Verhaltens zu sehen gelehrt wurden: lügen und die Wahrheit sagen, loyal sein und die Treue brechen, kämpfen und fliehen . . . .

War die Idee evolutionstabiler Strategien der erste Schritt zur Begründung der evolutionären Spieltheorie, so war der zweite die Idee, evolutionstabile Strategien – die ja immer auf eine ganze Population bezogen sind – als asymptotisch stabile Gleichgewichtspunkte in dynamischen Systemen aufzufassen. Die ersten Überlegungen hierzu stammen von den englischen Mathematikern P. Taylor, L. Jonker und E.C. Zeeman und wurden von einer Wiener Arbeitsgruppe um J. Hofbauer, P. Schuster und K. Sigmund weiter ausgebaut.

Durch die Verbindung mit dieser hochentwickelten mathematischen Theorie wurden wiederum weitere neue Perspektiven für die Spieltheorie eröffnet. Man kann nun beliebig viele Strategien simultan gegeneinander antreten lassen – in deterministischen wie in stochastischen Modellen. Man kann überdies die Dynamik in jedem Punkt des Zustandsraums des Populationssystems studieren, nicht nur in der Umgebung von Gleichgewichtspunkten. Das Ausschöpfen dieser neuen Perspektiven ist in vollem Gang; man hat eben erst begonnen, neueste Entwicklungen in der Theorie dynamischer Systeme, etwa aperiodische, nicht-punktförmige Attraktoren in den Modellen dynamischer Populationsspiele zu berücksichtigen.

Wissenschaftsgeschichtlich interessant ist übrigens, daß bei der Entstehung der evolutionären Spieltheorie die grundlegenden neuen Ideen nicht von Mathematikern stammten, sondern von Substanzwissenschaftlern, die sich ihrerseits nur von den intuitiven Ideen der bis dahin existierenden Spieltheorie bei ihrer Suche nach geeigneten Modellen frequenzabhängiger Selektion anleiten ließen. Erst nachträglich kamen Mathematiker hinzu und verliehen dem neuen Instrumentarium die notwendige Tiefe und Strenge.

Die evolutionäre Spieltheorie, so wie sie in der Evolutionsbiologie entstanden ist, stellt den ersten überzeugenden Versuch dar, die Spieltheorie von einer normativen zu einer deskriptiven, d.h. empirisch prüfbar Theorie strategischer Interaktion weiterzuentwickeln. Möglich wurde dies durch die



Idee großer Populationen von Spielern und der Verbindung mit einem evolutionären Selektionsmechanismus. Entscheidend hierfür wiederum ist aber das Vorhandensein eines objektiven Nutzenmaßstabs in Gestalt biologischer Fitness.

Nachdem diese neue evolutionäre Spieltheorie überwiegend im Kontext der Verhaltensbiologie und der Populationsgenetik entstanden ist, wird auch nicht überraschen, daß die meisten empirischen Anwendungen bisher auch in der Biologie versucht wurden. Die Anwendung des gesamten Instrumentariums der evolutionären Spieltheorie auf den Gegenstandsbereich der Sozialwissenschaften wird, so darf man vermuten, davon abhängen, ob es gelingt, in ihnen einen vergleichbar überzeugenden objektiven Nutzenmaßstab zu definieren. Man kann einen solchen einmal im Bereich der kulturellen Fitness bestimmter Verhaltensweisen suchen. So wendet sich Axelrod in seinem hier abgedruckten Aufsatz der Frage zu, wie lang – teilweise Jahrtausende lang – gepflegte Verhaltensweisen wie etwa Kannibalismus, Sklaverei oder vergleichsweise harmlosere wie Rauchen in der Öffentlichkeit in relativ kurzer Zeit verschwinden können, während wiederum andere Verhaltensweisen in kurzer Zeit zu kulturell akzeptierten Normen werden können. Zum anderen ist zu fragen, ob nicht auch für so kulturbestimmte Organismen wie die Menschen das physische Überleben der Generationslinien nicht doch auch der entscheidende objektive Nutzenmaßstab ist, nach dem die Rationalität des Handelns in sozialen Interaktionen letztlich gemessen wird. In langsam oder gar nicht mehr wachsenden Populationen drückt sich biologische Fitness als zentraler Evolutionsparameter ja ohnehin nicht in einer möglichst großen Zahl unmittelbarer Nachkommen aus und muß möglicherweise überhaupt noch ganz anders definiert werden als wir das gegenwärtig tun. Man darf auch nicht in den Irrtum verfallen, etwa den biologischen Reproduktionserfolg eines deutschen Soziologen mit dem eines kenianischen Bauern zu vergleichen. Konkurrent um Selektionsvorteile ist immer zuerst der Nachbar: der Nachbar im Raum, im Berufsfeld, in der Geburtskohorte. In einer Zeit, in der die Erkenntnis Platz greift, daß die Ökologie, die natürliche Grundlage unserer biologischen Existenz, auch unser Schicksal als Kulturwesen bestimmen wird, dürfte der gewohnte weltanschauliche Widerstand in den Sozialwissenschaften gegen solche Überlegungen an Überzeugungskraft verlieren. Sicher ist freilich auch, daß in dieser zentralen Frage – eines objektiven Nutzenmaßstabs im Gegenstandsbereich der Sozialwissenschaften – bloße Analogien zur Biologie nicht weiterhelfen.

Die drei ersten Aufsätze von J. Maynard Smith (zwei davon mit Koautoren) entwickeln die Theorie evolutionsstabiler Strategien. Der erste dieser Aufsätze (zusammen mit G. Price von 1973) ist gewissermaßen der Geburtsartikel der evolutionären Spieltheorie. Im Rückblick ist es beeindruckend, welch ein Scharfsinn und welch ein Gedankenreichtum sich in diesem auf formale Darstellung fast ganz verzichtenden Text verbirgt. Der Aufsatz von P. Schuster und K. Sigmund, der Übersichtscharakter hat, entwickelt dann die Theorie

dynamischer Populationsspiele. Diese ersten fünf Aufsätze zeigen die theoretischen Grundlagen der evolutionären Spieltheorie auf. Die folgenden fünf Aufsätze wenden sich mit diesem Instrumentarium dann verschiedenen zentralen Feldern sozialer Interaktion zu: T. Bishop und C. Cannings entwickeln eine allgemeine Theorie von Abnutzungskonflikten (das sind alle Konflikte, die durch langandauernden Ressourceneinsatz, nicht aber durch einen einzelnen Kampf entschieden werden). S. Vehrenkamp untersucht die Ursprünge sozialer Ungleichheit, J.S. Brown, M.J. Sanderson und R.E. Michod und U. Mueller die Bedingungen endogener Evolution von Kooperation zwischen Nicht-Verwandten und R. Axelrod schließlich die Bedingungen der endogenen Evolution von Normen. Ein Aufsatz von J. Maynard Smith und G. Parker behandelt asymmetrische Konflikte. Die meisten Aufsätze wurden etwas gekürzt. Entweder wurden dabei Abschnitte weggelassen, in denen elementare Definitionen gegeben wurden, die der Leser an dieser Stelle entweder schon kennt oder leicht weiter oben nachschlagen kann. Oder aber es wurden Abschnitte gestrichen, in denen die Autoren das Instrumentarium der evolutionären Spieltheorie auf populationsgenetische Fragestellungen im engeren Sinn anwenden. Diese liegen außerhalb des Rahmens dieses Sammelbandes. Der Leser sollte sich zunächst die drei ersten Beiträge vornehmen, danach ist die Reihenfolge beliebig.

Axelrod ist Politikwissenschaftler, Schuster ist Chemiker, Mueller ist Soziologe. Alle anderen Autoren sind entweder Biologen oder Mathematiker. In dieser Verteilung der Disziplinen spiegelt sich die bisherige Entwicklung des neuen Arbeitsgebietes wider.

Über die Grundlagen der Spieltheorie kann man sich unterrichten etwa in Vorob'ev (1977), Rauhut et al. (1979), Ordeshook (1986) oder Rasmusen (1989). Die beiden ersteren sind in der mathematischen Darstellung strenger und ausführlicher. Ordeshook, sehr gut geschrieben, zeigt die Spieltheorie in Zusammenhang mit anderen formalisierten Entscheidungswissenschaften; Rasmusen stellt die neuen Gebiete von dynamischen Spielen und von Spielen mit asymmetrischer Information dar. In keinem dieser Bücher werden allerdings Fragestellungen der evolutionären Spieltheorie näher behandelt. Hier empfiehlt sich J. Maynard Smiths (1982) einführende Monographie, in der dann aber wieder die spieltheoretischen Grundlagen zu kurz kommen. Nützlich zur Einarbeitung in die weitverzweigte Literatur zum Begriff evolutionsstabiler Strategien ist Hines' (1987) umfangreicher Übersichtsartikel. Der sozialwissenschaftlich vorgebildete Leser könnte nach der Lektüre der biologischen Aufsätze sich über einige der elementaren Begriffe der Populationsbiologie vergewissern wollen – wozu Wilson und Bossert (1973) gut geeignet ist. Biologen können sich in Axelrod (1987) – wie dieser Sammelband in der Reihe *Scientia Nova* in deutscher Übersetzung erschienen – über Anwendungen der neuen Ideen in den Sozialwissenschaften belesen. Eine anspruchsvolle Darstellung dynamischer Populationsspiele im Kontext der theoretischen Populationsbiologie findet man bei Hofbauer und Sigmund (1984), eine an-

spruchsvolle Darstellung der evolutionären Spieltheorie aus der Perspektive der herkömmlichen Spieltheorie bei van Damme (1987, Kap. 9).

Möge dieser Sammelband dazu beitragen, Sozialwissenschaftler ebenso wie Biologen und Mathematiker auf das enorme Potential hinzuweisen, das in jenen neuen Ideen steckt, die wir unter den Begriff der evolutionären Spieltheorie fassen. Man könnte sich für vieles gegenseitig die Augen öffnen.

Ich bin zu Dank verpflichtet: Frau Dagmar Haas für das Schreiben des Textes, Frau Ute Berressem und Herrn Dr. Andreas Engel für das Herstellen der Druckvorlage und Frau Gabriele Witt für redaktionelle Mitarbeit.

### Formale Definitionen

Ein Spiel bestehe aus Spielern, ihren Strategien und einer Auszahlungsfunktion. Es gebe eine Anzahl von Akteuren oder Spielern:  $1, 2, \dots, i, \dots, n$ . Jeder dieser Spieler  $i$  kann aus einer Menge von verschiedenen Handlungsweisen oder Strategien  $S_i : s_{i1}, s_{i2}, \dots, s_{ik}$  eine Strategie auswählen, wobei die Menge  $S_i$  von Spieler zu Spieler verschieden sein kann. Die Beschränkung auf endliche oder auch nur abzählbare Mengen von Spielern und Strategien ist nicht notwendig. In diesem Buch wird der Leser sowohl Kontinua von Spielern – etwa den relativen Anteil eines bestimmten Spielertyps in einer großen Population – wie auch Kontinua von Strategien – etwa die Zeitspanne, die man auf irgendein Ereignis zu warten sich entscheidet – kennenlernen. Das Cartesische Produkt der Strategien der Spieler  $\mathbf{S} := S_1 \times S_2 \times \dots \times S_n$  soll der Ereignisraum des Spieles heißen.

Jedes Element  $s \in \mathbf{S}$  dieses Raumes, eines der möglichen Ereignisse des Spieles, ist ein  $n$ -Tupel, eine der  $\mathbf{S}$  verschiedenen möglichen Konfigurationen der jeweiligen Entscheidungen der  $n$  Spieler. Sodann gebe es eine Auszahlungsfunktion aus  $\mathbf{R}^n$  in  $\mathbf{R}^n$ : jedes Ereignis  $s$  führe zu einer bestimmten – positiven oder negativen – Nutzenzuweisung  $U_i(s)$  an Spieler  $i$ , welche Auszahlung heißen soll. Nutzen wird rein operational definiert, in dem Sinn, daß Spieler  $i$  imstande ist, alle Ereignisse und ihre Folgen für sich selbst in eine Präferenzordnung zu bringen, die vollständig und transitiv ist. Für je zwei Ereignisse  $s'$  und  $s''$  gilt entweder  $U_i(s') > U_i(s'')$  oder  $U_i(s') < U_i(s'')$  oder  $U_i(s') \sim U_i(s'')$ . Letzteres soll heißen: Spieler  $i$  ist zwischen  $s'$  und  $s''$  indifferent. Transitiv bedeutet, daß aus  $U_i(s') < U_i(s'')$  und  $U_i(s'') < U_i(s''')$  folgt:  $U_i(s') < U_i(s''')$ .

Den Nutzen zukünftiger Ereignisse können wir mit der Wahrscheinlichkeit ihres Eintretens gewichten; diesen Erwartungsnutzen können wir quantitativ fassen, indem wir unterstellen, daß für jeweils drei verschiedene Ereignisse  $s', s'', s'''$  mit  $U_i(s') > U_i(s'') > U_i(s''')$  gilt: es gibt genau eine Wahrscheinlichkeit  $p$  dergestalt, daß für Spieler  $i$

$$pU_i(s') + (1 - p)U_i(s''') \sim U_i(s'') \quad (6)$$

Wenn wir als  $s'$  das von  $i$  an die erste Präferenzstelle und als  $s''$  das an die letzte Präferenzstelle gesetzte Ereignis wählen, so können wir auf diese Weise den Nutzen eines jeden anderen Ereignisses  $s''$  bestimmen. Verstehen wir Nutzen in diesem Sinn als Netto-Erwartungsnutzen, so können wir das Indifferenzsymbol „ $\sim$ “ in (1) durch das Gleichheitszeichen „ $=$ “ ersetzen; damit unterstellen wir die Existenz einer kardinalen Nutzenfunktion in den Köpfen der Spieler.

Zur Entscheidung der Spieler, eine Strategie aus der Menge der ihnen zur Verfügung stehenden zu wählen, ist zu sagen, daß ein Spieler  $i$  entweder eine reine Strategie wählen kann – etwa  $s_{i2}$  – oder aber daß er eine stochastische Wahl treffen kann – er spiele etwa  $s_{i1}$  mit Wahrscheinlichkeit  $p_1$ ,  $s_{i2}$  mit Wahrscheinlichkeit  $p_2$  usw., oder allgemein ausgedrückt: er spiele mehrere ihm mögliche Strategien entsprechend einer bestimmten Wahrscheinlichkeitsverteilung über  $S_i$ . Diese Wahrscheinlichkeitsverteilung soll eine gemischte Strategie heißen.

Welche Ereignisse werden sich durch die Entscheidungen der  $n$  rationalen Spieler realisieren? Zentral für die Beantwortung dieser Frage ist der Begriff des Gleichgewichts: ein Ereignis  $s \in S$  ist ein Gleichgewicht, wenn, grob gesprochen, jedes einseitige Abweichen von diesem Ereignis jeden der beteiligten Spieler nur gleich gut oder schlechter stellen kann. Formal:

sei  $s^* := (s_1^*, s_2^*, \dots, s_i^*, \dots, s_n^*)$ .  $s^*$  ist genau dann ein Gleichgewicht, wenn gilt:

$$U_i(s_1^*, s_2^*, \dots, s_i^*, \dots, s_n^*) \geq U_i(s_1^*, s_2^*, \dots, s_i', \dots, s_n^*) \quad (7)$$

für alle dem Spieler  $i$  zur Verfügung stehenden Strategien  $s_i' \neq s_i^*$ , und für alle Spieler  $1, 2, \dots, i, \dots, n$ . Sind die Spieler in der Konfiguration ihrer Entscheidungen einmal bei einem Gleichgewicht angelangt, so werden sie dabei bleiben.

## John Maynard Smith und G.R. Price

### Die Logik des Konflikts

#### Zusammenfassung

Konflikte zwischen Tieren der selben Spezies sind üblicherweise „begrenzt“, indem daß sie keine ernsthaften Verletzungen verursachen. Dies wurde oft erklärt mittels Gruppenselektion oder Artselektion für ein Verhalten, welches für die Spezies, nicht aber notwendigerweise auch für das Individuum optimal ist. Spieltheorie und Computersimulationen zeigen jedoch, daß eine in diesem Sinn „begrenzte“ Strategie dem einzelnen Tier ebenso nützt wie der Spezies.

In einer typischen Auseinandersetzung zwischen zwei männlichen Tieren der selben Spezies gewinnt der Sieger Geschlechtspartner, Dominanzrechte, ein günstiges Territorium oder andere Vorteile, die dazu führen werden, daß seine Gene in zukünftigen Generationen mit höherer Wahrscheinlichkeit vertreten sein werden als die Gene des Verlierers. Entsprechend möchte man erwarten, daß die natürliche Selektion Waffen von maximaler Wirkung und Kampfstile für einen „totalen Krieg“ zwischen männlichen Tieren bis zum Tod hin entwickeln würde. Tatsächlich aber sind intraspezifische Auseinandersetzungen üblicherweise vom Typ „begrenzter Krieg“ Typ, unter Verwendung von oft nicht sehr wirksamen Waffen oder von ritualisierten Kampfaktiken, die selten einem der beiden Gegner einen ernsthaften Schaden zufügen. Bei vielen Schlangenarten, z.B. kämpfen die Männchen miteinander, indem sie ringen, ohne ihre Giftzähne zu benutzen. Männliche Rothirsche (*Odocoileus hominus*) kämpfen voller Wut, aber ohne nennenswerten Schaden anzurichten; sie rempeln einander an, oder rammen Geweih gegen Geweih, stoppen zugleich aber einen Angriff, sobald der Gegner sich unter Darbietung der ungeschützten Flanke seines Körpers abwendet. Beim arabischen Oryx (*Oryx leucoryx*) sind die langen nach hinten gebogenen Hörner so ineffizient für einen tatsächlichen Kampf, daß zwei Männchen, die damit kämpfen wollen, gezwungen sind, sich mit ihren Köpfen zwischen den Knien hinzuknien, um ihre Hörner nach vorwärts richten zu können. (Für weitere Beispiele siehe Collins 1944, Darwin 1882, Hingston 1933), Huxley et al. 1956, Lorenz 1956 und Wynne-Edwards 1962).

Wie kann man solche Merkwürdigkeiten erklären wie giftige Schlangen, die miteinander bloß ringen, Hirsche, die keine „Schläge unter der Gürtellinie“ austeilen wollen, und Antilopen, die sich zum Kämpfen hinknien?

Üblicherweise wird für die ritualisierte Form von solchen Auseinandersetzungen die Erklärung akzeptiert, daß viele Individuen ernsthaft verletzt

würden, wenn solche ritualisierten Kampfformen nicht existierten, was dem Überleben der Art abträglich wäre (so z.B. Huxley, 1956). Das Problem bei dieser Erklärung ist, daß sie die Existenz von Gruppenselektion voraussetzt. Obwohl man nicht grundsätzlich das Wirken von Gruppenselektion als einen Anpassungsmechanismus im Rahmen der Evolution ausschließen kann, ist dieser Selektionstyp wohl unter sehr speziellen Umweltbedingungen wirksam. Wir nehmen deshalb an, daß Gruppenselektion für sich allein die komplexen anatomischen und Verhaltensanpassungen für „begrenzten Konflikt“ nicht erklären kann, die sich in so vielen Spezies finden, sondern daß es auch eine Individualselektion für diese Verhaltensweisen geben muß. Dies bedeutet, daß eine Strategie des „begrenzten Krieges“ auch dann für einzelne Tiere vorteilhaft sein muß.

Wir wollen hier einfache formale Modelle von Konfliktsituationen betrachten und fragen, welche Strategie von der Individualselektion begünstigt werden wird. Wir betrachten zunächst Konflikte in Spezies, die gefährliche Waffen besitzen, welche anderen Mitgliedern dieser Spezies schwere Verletzungen zufügen können. Dann betrachten wir Konflikt in Spezies, wo schwere Verletzungen ausgeschlossen sind, so daß der siegreiche Kämpfer einfach der ist, welcher am längsten am Ort der Auseinandersetzung ausharrt. Für jedes Modell suchen wir eine Strategie, die unter natürlicher Selektion stabil ist; d.h., wir suchen eine „evolutionsstabile Strategie“ oder ESS. Der Begriff einer evolutionsstabilen Strategie ist grundlegend für unsere Überlegungen; dieser Begriff wurde teils aus der Spieltheorie, teils aus dem Werk von MacArthur und Hamilton über die Evolution der Sexualproportion entwickelt. Grob gesprochen, ist eine ESS eine Strategie, gegen die, falls die meisten der Mitglieder einer Population spielen, keine mutante Strategie eine höhere reproduktive Fitness erzielen kann.

### *Eine Computersimulation*

Wir wollten mittels einer Computersimulation testen, ob es wenigstens in der Theorie möglich ist, daß ein Verhalten vom Typ „begrenzter Krieg“ im Rahmen der Individualselektion erklärt werden kann.

Wir betrachten eine beliebige Spezies mit gefährlichen Waffen, welche schwere Verletzungen zufügen können. Wir nehmen zwei verschiedene Typen von Konflikttaktiken an, die konventionelle Taktik *C*, welche im allgemeinen keine schweren Verletzungen verursacht, und die gefährliche Taktik *D*, welche, wenn sie für eine gewisse Zeit angewandt wird, den Gegner schwer verletzen kann. (Dies bedeutet für das Schlangenbeispiel, daß bloßes Ringen eine *C*-Taktik ist und das Benützen der Giftzähne eine *D*-Taktik wäre. Bei vielen Arten sind *C*-Taktiken einfach nur Droh- und Einschüchterungsverhalten auf Distanz, ohne irgendeinen körperlichen Kontakt). Wir stellen uns einen Konflikt zwischen zwei Individuen als eine Serie von alternierenden „Zügen“ vor. Bei jedem Zug kann einer der Kämpfenden entweder eine *C*

oder eine *D*-Taktik anwenden, oder aber er kann fliehen, *R*. Wendet einer der Kämpfenden die *D*-Taktik an, so unterstellen wir eine bestimmte Wahrscheinlichkeit, mit der sein Gegner ernsthaft verletzt wird. Wir unterstellen, daß ein Kämpfender, welcher schwer verletzt wurde, stets flieht. Wenn einer der Kämpfenden flieht, ist der Kampf zu Ende, und der Gegner hat gewonnen. Ein möglicher Konflikt zwischen zwei Kämpfenden *A* und *B* kann also in folgender Weise dargestellt werden:

A's Züge C C C C C C C C C C C D C C C C C C C D  
 B's Züge C C C C C C C C C C C D C C C C C C C R

und Ende des Kampfs: *A* hat gewonnen.

Spielt ein Kämpfender *D* im ersten Zug eines Kampfs, oder spielt er *D* in Reaktion auf einen *C*-Zug seines Gegners, so soll dies eine „Provokation“ heißen. Eine Provokation nach dem Eröffnungszug soll heißen eine „Eskalation“ eines Kampfs vom *C*- zum *D*-Niveau. Weiterhin soll gelten, daß ein Kämpfender, der auf eine Provokation ebenfalls mit *D* antwortet, eine „Vergeltung“ ausübt. Im oben unterstellten Beispiel provoziert *A* in seinem zwölften und zwanzigsten Zug; *B* übt Vergeltung nach der ersten Provokation, flieht aber nach der zweiten, und überläßt *A* den Sieg. Am Ende eines jeden Konflikts soll es „Auszahlungen“ an jeden der beiden Kämpfenden geben. Diese Auszahlungen werden definiert als Maß der Auswirkungen dieses Kampfs auf den reproduktiven Erfolg des jeweiligen Individuums. Drei Faktoren gehen in diese Auszahlungen ein: der Vorteil des Gewinnens im Verhältnis zum Verlieren, der Nachteil, der sich aus schwerer Verletzung ergibt, und die Nachteile, die sich aus den Zeit- und Energieinvestitionen für den Kampf selbst ergeben.

Eine „Strategie“ eines der Kämpfenden ist eine Menge von Regeln, welche den Taktiken *C*, *D*, und *R* eine bestimmte Spielwahrscheinlichkeit als Funktion dessen zuweist, was im bisherigen Verlauf der Auseinandersetzung bereits geschehen ist (Es wird unterstellt, daß nichts von früheren Auseinandersetzungen mit demselben oder anderen Gegnern sich im Gedächtnis der beiden Kämpfenden erhalten hat). Für eine Computersimulation haben wir fünf mögliche Strategien entworfen, die uns alle von einer *a priori* Basis aus als optimal in bestimmten Umständen erschienen. Diese fünf Strategien waren:

- (1) „Maus“: Spielt niemals *D*. Flieht sofort, wenn Gegner *D* spielt, bevor die Möglichkeit einer schweren Verletzung aufkommt. Spielt ansonsten *C*, bis der Konflikt eine bestimmte, vorweg festgelegte Anzahl von Zügen gedauert hat.
- (2) „Falke“: Spielt immer *D*. Setzt den Konflikt fort, bis selbst schwer verletzt, oder bis der Gegner flieht.
- (3) „Angeber“: Spielt *D*, wenn er selbst eröffnet. Antwortet auf *C* mit *D*. Antwortet auf *D* mit *C*. Flieht, sobald Gegner ein zweites Mal *D* spielt.