



**Gruppenselektion  
und  
methodologischer Evolutionismus**

**Peter Kappelhoff  
März 2006**



1. Weder naiver Gruppenselektionismus noch genzentrierter Reduktionismus
2. „kin selection“ als Verwandtschaftsgruppenselektion
3. Ein allgemeines Mehrebenenselektionsmodell
4. Kulturelle Gruppenselektion und methodologischer Evolutionismus



Gruppenselektion und methodologischer Evolutionismus

1. Weder naiver Gruppenselektionismus noch genzentrierter Reduktionismus

## Naiver Gruppenselektionismus

Der **naive Gruppenselektionismus** behauptet die Evolution von Verhaltensweisen, die der Gruppe (Art, Dem, Population) insgesamt einen Vorteil verschaffen, durch Gruppenselektion. Die Erklärung ist latent funktionalistisch und orientiert sich an einem übergeordneten Gruppen-„Interesse“.

**Haupteinwand:** Strategien, die dem Gruppen-„Interesse“ dienen, sind evolutionär nicht stabil und können durch individuell „eigennützige“ Strategien unterwandert werden.

**Kernfrage:** Ist Gruppenselektion möglich, wenn der Vorteil auf Gruppenebene den Nachteil auf Individualebene überwiegt?



## Genzentrierter Reduktionismus

### Verwandtschaftsselektion:

Altruismus ist definiert als eine Verhaltensweise, die Ego schadet (c) und Alter nützt (b).

	A	S
A	$1 - c + b$	$1 - c$
S	$1 + b$	1

$-c < 0 < b$

Der durch Altruismus gegenüber einem Verwandten induzierte Fitnessvorteil für das codierende Gen kann ausreichen, um den Fitnessnachteil von Ego (mehr als) wettzumachen, wenn gilt:

$$c < r b \quad \text{(Hamiltons Regel)}$$

Die **Gesamteignung** von A ist größer als die von S.

(Die Gesamteignung ist definiert als Summe des (hier: negativen) Fitnessbeitrags von Ego und den mit den jeweiligen **Verwandtschaftsgraden** r gewichteten Fitnessbeiträgen (hier: positiv) der mit Ego verwandten Alteri, soweit sich diese ursächlich auf die altruistische Hilfeleistung von Ego zurückführen lassen.)



Gruppenselektion und methodologischer Evolutionismus

1. Weder naiver Gruppenselektionismus noch genzentrierter Reduktionismus

## Genzentrierter Reduktionismus

### **Genzentrierte Sicht:**

Gene sind die Einheiten der Selektion und damit die eigentlichen **Replikatoren**. Individuen und erst recht Gruppen sind nur Träger (**Vehikel**) von Genen.

### **„Egoismus“ der Gene:**

Der phänotypische „Altruismus“ der Verhaltensweise A ist in Wahrheit Ausdruck des umfassenden genetischen „Eigeninteresses“ (Gesamtfitness) des für A codierenden Gens.

### **Gegenargument:**

Die Gesamteignung als Mittelwert über Selektionskontexte gibt keinen Aufschluss über die ebenenspezifische Zurechnung von Fitnesskonsequenzen und damit über die **Relevanz und das Mischungsverhältnis von Gen-, Individual- und Gruppenselektion** in einem empirischen Selektionsprozess (*Mittelwertsfehlschluss*).

Darüber hinaus ist die Rede vom „Egoismus“ der Gene nicht nur soziologisch sinnlos, sondern weckt auch schädliche Assoziationen, die der Verbreitung soziobiologischer Einsichten nur hinderlich sein können.



## Genzentrierter Reduktionismus

### Haupteinwand:

**Empirisch** ist offensichtlich, dass Gruppenselektion in der Evolution in vielfältigen Formen und auf den unterschiedlichsten Ebenen existiert (siehe unten).

**Theoretisch** ist festzuhalten, dass die Gesamteignung als Saldo auf dem Fitnesskonto des **Codons** (Informationsgehalt des Gens) für eine Verhaltensweise, berechnet als Mittelwert über alle relevanten Selektionskontexte, definiert ist. Damit ergibt sich die Hamilton-Regel *mathematisch notwendig aus der Reproduktionslogik*. Aus der Gesamteignung kann aber nicht unmittelbar auf die **kausalen Mechanismen der ebenenspezifischen Generierung** von Selektionsvorteilen in den zugrunde liegenden sozialen Selektionsprozessen geschlossen werden.

Die Theorie der Verwandtschaftsselection/Gesamteignung ist daher keine Alternative, sondern eher eine Ergänzung zu dem von D.S. Wilson (zusammen mit E. Sober (insbesondere 1994, 1998)) entwickelten und im Folgenden darzustellenden **Modell der Mehrebenenselektion**.

### Wichtige Fragen:

- Verhältnis von Gen-, Individual- und Gruppenselektion
- Verständnis von „Individuum“ und „Gruppe“
- Bedeutung des Verwandtschaftsgrads  $r$  (abstammungsgleiche Gene)
- Individuen oder Gene als Selektionseinheit



Gruppenselektion und methodologischer Evolutionismus  
2. „kin selection“ als Verwandtschaftsgruppenselektion

## **George C. Williams**

**“Only by a theory of between-group selection could we achieve a scientific explanation of group-related adaptations.”**

(Adaptation and Natural Selection 1966, S. 93)



## Major Transitions in Evolution

(nach Maynard Smith /Szathmary 1995)

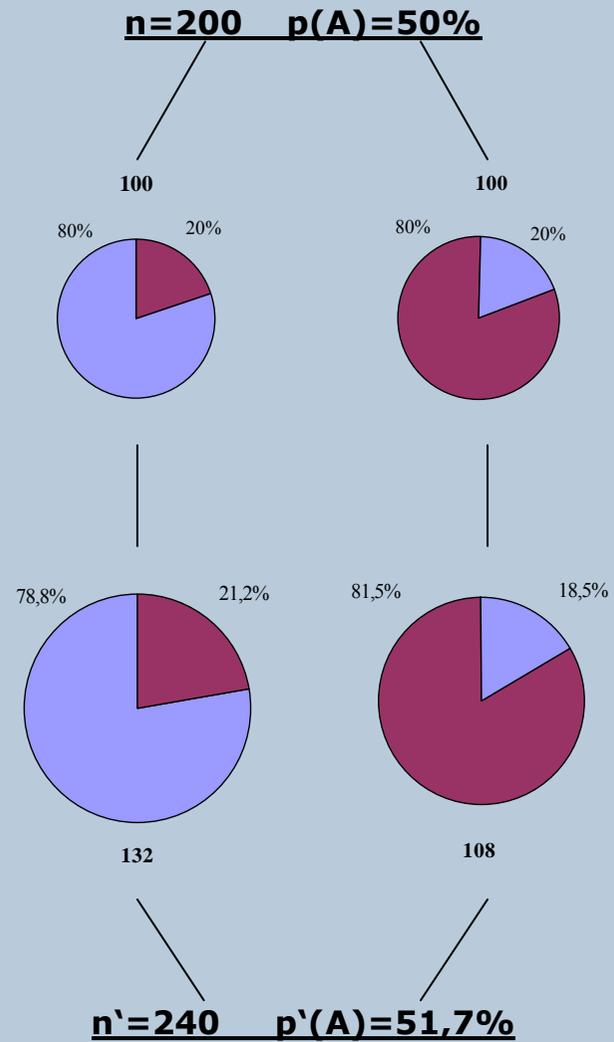
Unabhängige Replikatoren	—▶	Chromosomen
Prokaryoten	—▶	<b>Eukaryoten</b> (Endosymbiontentheorie)
Asexuelle Klone	—▶	sexuelle Populationen
Protisten	—▶	Tiere, Pflanzen, Pilze ( <b>Vielzeller</b> mit Zelldifferenzierung)
Solitäre Organismen	—▶	<b>Insektenkolonien</b> („kin selection“)
	—▶	sozial lebende Wirbeltiere ( <i>Reziprozität</i> )
Primatesozietäten	—▶	<b>menschliche Gesellschaften</b> ( <i>kulturelle Gruppenselektion</i> )

- **Realisierung von Kooperationsvorteilen in der „Gruppe“**
- **Gemeinsames Schicksal (Ruderbootmetapher)**
- **Verzicht auf unabhängige Reproduktionschancen**
- **Bleibender Widerstreit von „Individual“- und „Gruppen“-„Interesse“**



Gruppenselektion und methodologischer Evolutionismus  
2. „kin selection“ als Verwandtschaftsgruppenselektion

## Population

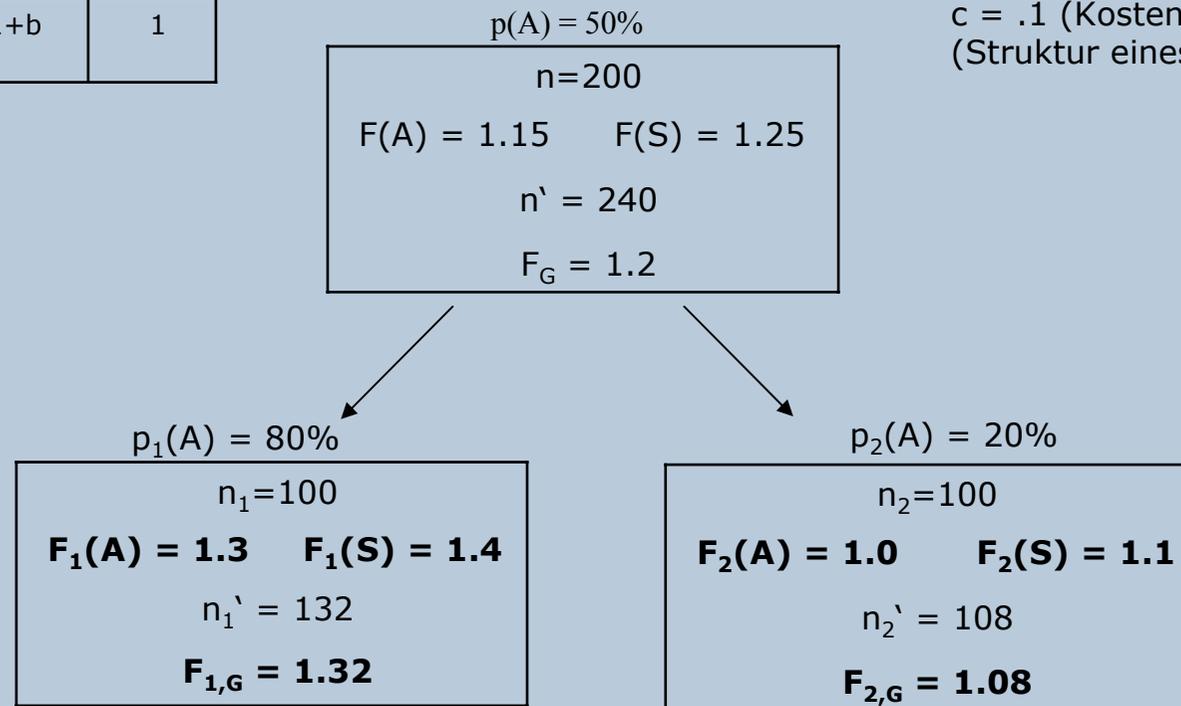




## Evolution einer „altruistischen“ Strategie in einem Metapopulationsmodell heterogener Teilgruppen

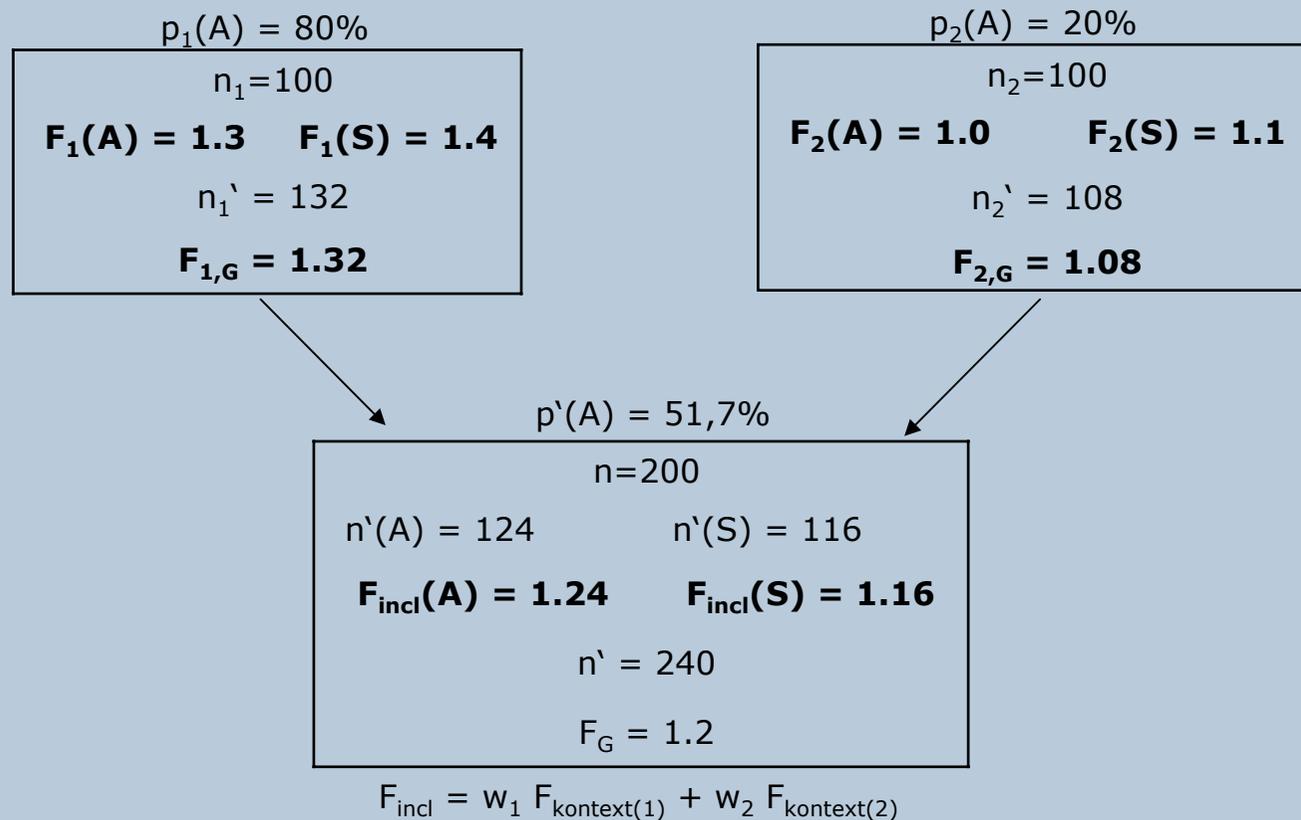
	A	S
A	$1+b-c$	$1-c$
S	$1+b$	$1$

A: „Altruistische“ Strategie  
 $b = .5$  (Gewinn für Alter)  
 $c = .1$  (Kosten für Ego)  
(Struktur eines PD)





## Evolution einer „altruistischen“ Strategie in einem Metapopulationsmodell heterogener Teilgruppen



**Individualelektion** zugunsten von S: Innerhalb jedes Kontextes ist  $F(S)$  größer als  $F(A)$

**Gruppenselektion** zugunsten von A: Die Gruppe 1 mit 80% Altruisten ist fitter als die Gruppe 2 mit 20% Altruisten



## Verwandtschaftsselektion als Verwandtschaftsgruppenselektion

**Population**       $P_A=50\%$     $P_S=50\%$     $c= .1$   $b= .5$

Geschwistergruppen bei diploider Vererbung (N=10)

**A dominant (AA=25% As=50% ss=25%)**

<u>Metapopulation</u>	<u>AA*AA</u>	<u>AA*As</u>	<u>AA*ss</u>	<u>As*As</u>	<u>As*ss</u>	<u>ss*ss</u>	
P	$\frac{1}{16}$	$\frac{4}{16}$	$\frac{2}{16}$	$\frac{4}{16}$	$\frac{4}{16}$	$\frac{1}{16}$	
P(A)	<b>100%</b>	<b>100%</b>	<b>100%</b>	<b>75%</b>	<b>50%</b>	<b>0%</b>	
F(A)	<b>1.4</b>	<b>1.4</b>	<b>1.4</b>	<b>1.26</b>	<b>1.12</b>	-	<b><math>F_{incl}(A)=1.32</math></b>
F(S)	-	-	-	<b>1.42</b>	<b>1.28</b>	<b>1.0</b>	<b><math>F_{incl}(S)=1.25</math></b>
F(G)	<b>14</b>	<b>14</b>	<b>14</b>	<b>13</b>	<b>12</b>	<b>10</b>	



## Code und Prozess

### Unterscheidung zwischen

#### Code

und

#### Prozess

#### Replikanda

#### Interaktoren

Replikanda sind den evolutionären Prozess steuernde und in diesem Prozess zu replizierende Informationseinheiten (**Codons**).

- biologische Evolution: Gene
- kulturelle Evolution: „Meme“ (Regeln, Strategien, Normen, Werte)

Auch die informationelle Architektur von Codons hat einen Mehrebenencharakter.

Interaktoren sind alle Entitäten, die die in den Replikanda codierten Strategien in Verhalten umsetzen. Die daraus resultierenden Interaktionsprozesse bestimmen kausal die Reproduktionschancen der Interaktoren als Träger von Replikanda. Diese Selektionsprozesse finden grundsätzlich auf einer **Vielzahl von Ebenen** statt:

- **Gene** als Interaktoren
- **Individuen** als Interaktoren
- **Gruppen** als Interaktoren



## Selektionsebenen in einem Metapopulationsmodell

[ Gen { Individuum { Gruppe { Metapopulation ]

nicht einfach: [ Gen  $\equiv$  Individuum { Population ]

- Genselektion:** Konkurrenz von Genen um Reproduktionschancen innerhalb eines Individuums: Unterschiedliche Genvarianten verfügen innerhalb eines Individuums über unterschiedliche Fitness.  
Beispiel: meiotische Drive-Mechanismen
- Individualselektion:** Konkurrenz von Individuen um Reproduktionschancen innerhalb einer Gruppe: Unterschiedliche individuelle Strategien verfügen innerhalb einer Gruppe über unterschiedliche Fitness.  
Beispiel: Innerhalb jeder Gruppe ist die S fitter als die A.
- Gruppenselektion:** **Konkurrenz** von Gruppen um Reproduktionschancen innerhalb einer Metapopulation: Unterschiedliche Gruppen (**Heterogenität** zwischen den Gruppen) verfügen innerhalb einer Metapopulation von Gruppen über **unterschiedliche Fitness**:  
Beispiel: Verwandtschaftsgruppen sind um so fitter, je höher der Anteil der A-Strategien in der Gruppe ist.



## Verwandtschaftsgrad und die Korrelation von Strategien

- **Verwandtschaftsgruppenselektion** ist ein Spezialfall der durch korrelierte Strategien induzierten **Gruppenselektion**.
- Gruppenselektion ist um so stärker, um so mehr ein (wie auch immer gearteter) sozialer Mechanismus korrelierte Strategien und damit **Unterschiede zwischen den Gruppen** erzeugt, an denen **Selektionsmechanismen** ansetzen können.
- Auch im Fall der Verwandtschaftsgruppenselektion ist ein solcher Mechanismus (lokale Segregation und/oder Verwandtschaftserkennung) erforderlich. Sind diese sozialen Voraussetzungen nicht gegeben, kann auch keine Verwandtschaftsselektion stattfinden.



## Price-Gleichung (Price 1970,1972)

Selektion auf einer bestimmten Ebene erfordert **fitnessrelevante Heterogenität** auf dieser Ebene.

$$\Delta p = V_b \beta_G + \overline{V_w \beta_I}$$

$$\Delta p_A = \frac{V_b \beta_G(p(A), F(A))}{+ V_w \beta_I(\langle S, A \rangle, \langle F(S), F(A) \rangle)} \quad \begin{matrix} (positiv) \\ (negativ) \end{matrix}$$

$V_b$  = Varianz zwischen den Gruppen (in Hinblick auf  $p(A)$ )

$V_w$  = Varianz innerhalb einer Gruppe (in Hinblick auf  $S$  und  $A$ )

$\beta_G$  = Veränderung der Gruppenfitness  $F(G)$  in Hinblick auf den Zuwachs des Anteils von Altruisten in der Gruppe  $p(A)$  (*positiv*)

$\beta_I$  = Differenz der Individualfitness ( $F(A)-F(S)$ ) innerhalb einer Gruppe (*negativ*)



## „Gruppen“ im Modell der Mehrebenenselektion

durch Zufallspaarungen  
entstandene **Dyaden**

(z.B. evolutionäre  
Spieltheorie)

durch Mechanismen der  
sozialen Korrelation  
entstandene

**Trait-Groups**  
(z.B. Verwandtschaftsgruppen)

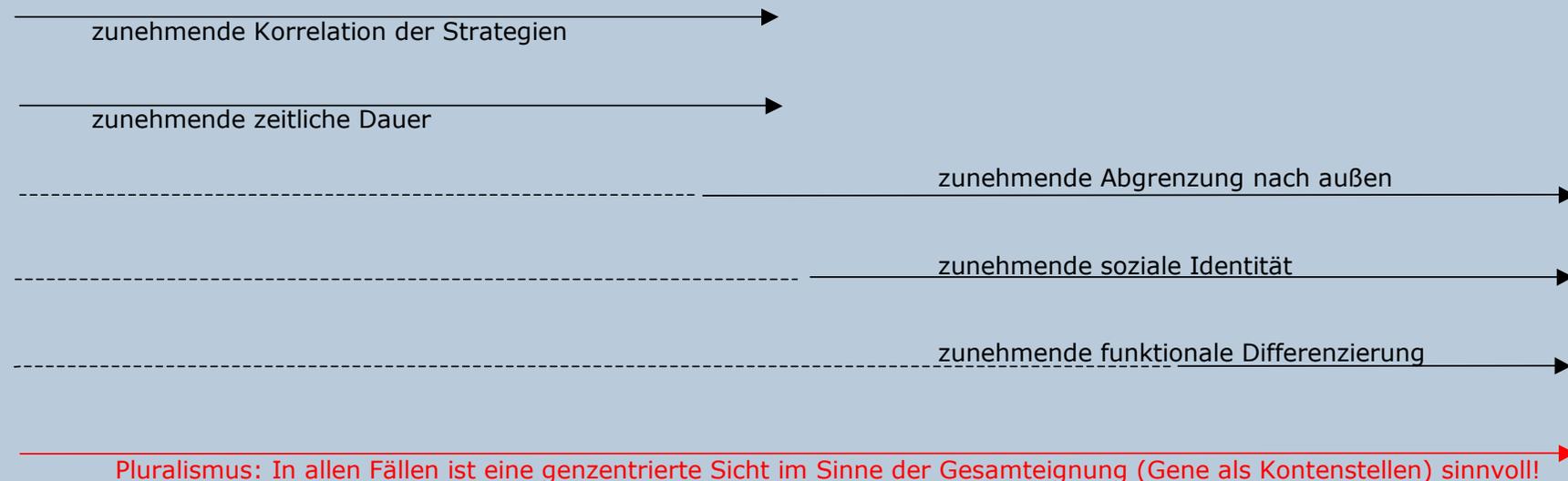
multigenerationale  
**Fortpflanzungsgruppen**

(z.B. Deme bei Mäusen und  
Ratten)

funktional differenzierte und  
auf Gruppenebene integrierte  
**Superorganismen**

(z.B. Ameisenkolonien)

transitorische Gruppen: Trait-Groups als Interaktionsstrukturen





## Verhältnis von Genselektion und Individualselektion

### **Individualselektion als Gruppenselektion von Genen:**

Die Fairness der meiotischen Lotterie impliziert gleiche Reproduktionschancen von Genvarianten (Allelen). Die Gene sitzen innerhalb des Genoms alle „in einem Boot“.

### **Genselektion unterläuft Individualselektion:**

Meiotische Drive-Mechanismen führen zu unterschiedlichen Reproduktionschancen von Genvarianten („Outlaw“-Gene; z.B. t-Allel bei Mäusen) innerhalb des Individuums. Es können auch „Sheriff“-Gene existieren, die die „Outlaw“-Gene zu disziplinieren versuchen.

### ***„Mem“-Selektion und Individualselektion:***

*Meme haben jeweils spezifische soziokulturelle Übertragungsmechanismen. In Hinblick auf die individuellen Träger sind Meme also eher als „Viren des Geistes“ (Dawkins) zu betrachten, da sie sich unabhängig von der genetischen Reproduktion ihrer Träger verbreiten können. Meme und ihre Träger sitzen also nicht „im gleichen Boot“.*

***Im Gegensatz zum Gen-„Interesse“ muss also das Mem-„Interesse“ grundsätzlich vom Individualinteresse seines Trägers unterschieden werden.***



## Charles Darwin

“It must not be forgotten that although a **high standard of morality** gives but a slight or **no advantage to each individual man** and his children over the other men of the same tribe, yet that an increase in the number of well-endowed men and advancement in the standard of morality will certainly give **an immense advantage to one tribe over another**. There can be no doubt that a tribe including many members, who ... were always ready to aid one another, and to sacrifice themselves for the common good, would be victorious over most other tribes; and that would be **natural selection**.”

(The Descent of Man, 1871, S. 166, Hervorhebungen nicht im Original)



## Friedrich A. von Hayek

„Die Fähigkeit des Menschen, die Tätigkeiten größerer Anzahlen als der sich kennenden Gruppe zu koordinieren, wurde dadurch erworben, daß er Handlungsweisen entwickelte, die ganz anders sind, als es die die kleine Gruppen zusammenhaltenden Instinkte verlangten; die also diese Instinkte oft beschränkten oder ihnen entgegenstanden. ... Solche neuen Regeln konnten sich durchsetzen und verbreiten, *nicht* weil die Menschen *verstanden*, daß sie besser waren, sondern nur weil sie jenen Gruppen, die sie, vielleicht ganz zufällig, annahmen, ermöglichten, sich zu vermehren – sowohl durch erfolgreichere Fortpflanzung als auch durch Anziehung von Außenstehenden.“

(S. 166; Hervorhebung im Original)

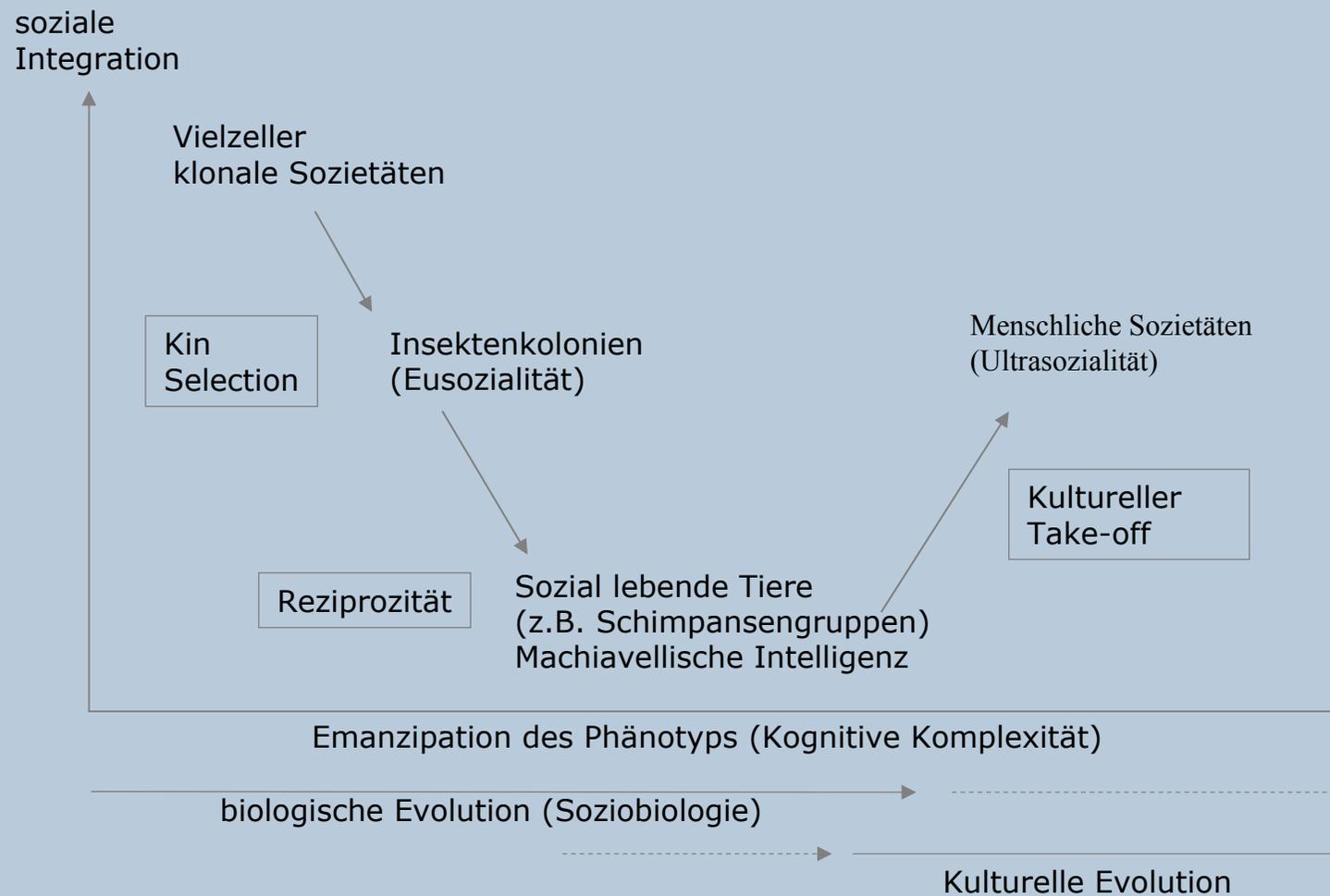
**„Kulturelle Evolution beruht völlig auf Gruppenauswahl.“**

(S. 174; Hervorhebung nicht im Original)

(Die überschätzte Vernunft, 1981)



## E.O. Wilson-Paradox

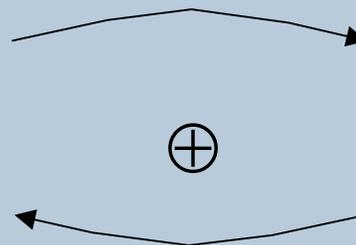




## Evolution „tribaler“ Instinkte als Grundlage kultureller Gruppenselektion

### Psychologie des Hss

- Emotionalität (Scham, Schuld)
- Kognitive Fähigkeiten
- Theorie des Geistes
- Sprachfähigkeit
- Abstrakt symbolisches Denken



### Gruppismus des Hss

- Symbolische Kommunikation
- Konformistische Übertragung
- Symbolische Identifikation
- Reputationsmechanismen
- Moralistische Bestrafung

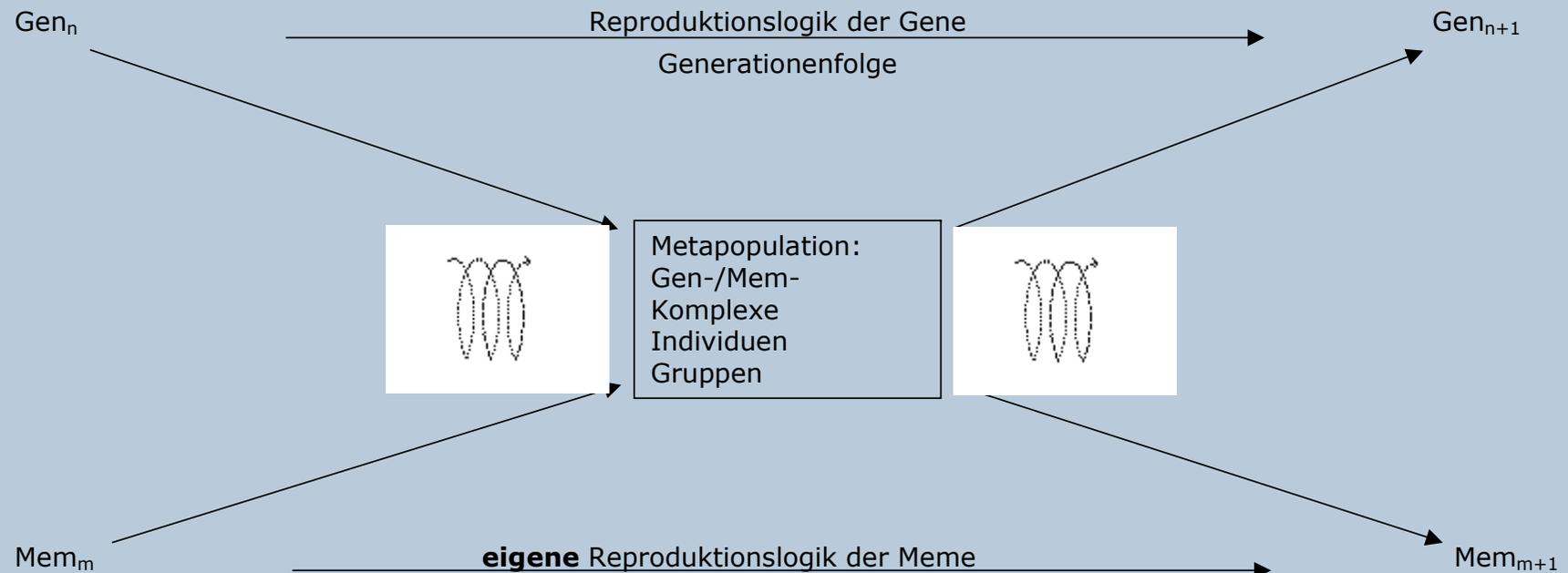


## **Gen-Kultur-Koevolution und die (kulturelle) Gruppenselektion menschlicher Ultrasozialität**

- Genetische Mechanismen der Verwandtschafts(gruppen)selektion und der direkten und indirekten Reziprozität allein reichen nicht aus, um die Evolution menschlicher Sozialformen zu erklären.
- Erst die wechselseitige Verstärkung von genetisch verankerten tribalen Instikten (Evolutionäre Psychologie) und sozialen Voraussetzungen kultureller Gruppenselektion (starker Konformitätsdruck, Levelling-Mechanismen und Abgrenzung/Feindseligkeit nach außen) setzt die Evolution tribaler Sozialformen durch Gruppenselektion in Gang.
- Die Kulturfähigkeit des Hss ermöglicht seine einzigartige Anpassungsfähigkeit an vielfältige und relativ schnelle veränderliche Umweltbedingungen.
- Homo duplex: Der HSS verbindet eine stärker individualistisch geprägte Primatensozialität mit einer eher gruppenorientierten tribalen Sozialität.



## Doppelte „Vererbung“



- zeitlich variabler, kurz getakteter Übertragungsprozess
- Nachahmung, Belehrung
- vertikal, oblique, horizontal

Beispiele:

- Kettenbrief als „Virus des Geistes“ (kulturelle Fitness)
- Zölibatsmem als Element eines religiösen **Memkomplexes**



## Varianten kultureller Gruppenselektion

- **Memetische Verwandtschaftsgruppenselektion:**

1. Sei „gut“ (kooperativ/altruistisch) gegenüber denen, die mit einer überzufälligen Wahrscheinlichkeit „kulturelle Verwandte“ sind, also der gleichen Norm anhängen.
2. Je nach Art der kulturellen Übertragung können kulturelle Verwandte sein: Lehrer, Schüler oder Peers; aber auch: biologische Verwandte, Nachbarn, etc..
3. Kulturelle Marker haben hier eine besondere Bedeutung, da sie kulturelle Verwandtschaft signalisieren können.

- **Tribale Gruppenselektion:**

1. Mathematische Modelle und Simulationsstudien zeigen, dass aufgrund der vielfältigen sozialkulturellen Stabilisierungsmechanismen eine Vielzahl mehr oder weniger kooperativer/altruistischer Gruppenkulturen evolutionär stabil ist (Erweiterung des Folk-Theorems der evolutionären Spieltheorie).
2. Empirische Studien belegen eine Vielfalt von prosozialen Verhaltensweisen (experimentelle Ökonomik) und Gruppenkulturen (kulturelle Anthropologie), die das enge Eigennutzmodell falsifizieren.
3. In der evolutionären Konkurrenz setzen sich aus der Vielfalt endogen stabiler Gruppenkulturen diejenigen durch, die sich im Prozess der kulturellen Gruppenselektion behaupten (größere reproduktive Gruppenfitness).
4. Allerdings ist dieser Prozess vermutlich zu langsam (ca. 500 bis 1000 Jahre), um schnelle interkulturelle Anpassungsprozesse zu erklären. Hier haben allgemeinere dynamische Modelle der Mem-Selektion durch memetische Verwandtschaftsselection und/oder kulturelle Übertragung ihre Bedeutung.



## **Varianten kultureller Gruppenselektion**

- **Evolution von (religiösen) Orientierungssystemen**
- **Evolution von Institutionen**
- **Evolution organisationaler Kompetenzen**

**Wie in der genetischen Evolution auch ist die Resultante eines jeden kulturellen Selektionsprozesses immer eine prekäre Balance konvergenter und/oder divergenter Tendenzen auf den unterschiedlichen Ebenen der Selektion.**

**Insbesondere muss stets die Möglichkeit der Unterwanderung von auf der Gruppenebene vorteilhaften Verhaltensweisen aus individuell bzw. membezogen eigennützigem „Motiven“ in Rechnung gestellt werden. Komplexitätstheoretisch gesprochen handelt es sich um eine stets gefährdete „Ordnung am Rande des Chaos“, die gerade dieser Eigenschaft ihre besondere evolutionäre Anpassungsfähigkeit verdankt.**



## Methodologischer Evolutionismus und Gruppenselektion

### Methodologischer Evolutionismus

- Grundlage ist ein **naturalistisch-emergentistisches Weltbild**.
- Die Erklärung angepasster Komplexität ist allein durch **evolutionäre (BVSR)-Mechanismen** möglich.
- Hervorzuheben sind die **Systemizität** und der **Mehrebenencharakter** sowie
- die **historische Kontingenz** und die **Zukunftsoffenheit** eines jeden evolutionären Prozesses.



## Methodologischer Evolutionismus und Gruppenselektion

### Allgemeines Mehrebenenselektionsmodell

- Grundlage ist die Unterscheidung von **Replikanda** (Code) und **Interaktoren** (Prozess).
- Jede **Anpassung** auf einer Ebene erfordert einen **Selektionsmechanismus auf dieser Ebene**.
- Individual- und Gruppenselektion sind Teilprozesse in einem **Mehrebenenselektionsmodell**.
- Die **Gesamteignung** ergibt sich als Resultante aller ebenenspezifischen Selektionsprozesse.
- Die These vom *genetischen / memetischen „Egoismus“* ist, wenn nicht tautologisch immunisiert, in jeder Hinsicht falsch.
- Jeder konkrete sozialkulturelle Evolutionsprozess muss als **Überlagerung ebenenspezifischer genetischer und kultureller Selektionsdynamiken** analysiert werden.