

Janko Međedović

Evolutionäre Verhaltensökologie und Psychopathie



Springer

Evolutionäre Verhaltensökologie und Psychopathie

Janko Međedović

Evolutionäre Verhaltensökologie und Psychopathie

 Springer

Janko Mededović
Institute Criminological & Sociological
Rsch
Belgrade, Serbien

ISBN 978-3-031-52845-3 ISBN 978-3-031-52846-0 (eBook)
<https://doi.org/10.1007/978-3-031-52846-0>

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <https://portal.dnb.de> abrufbar.

Übersetzung der englischen Ausgabe: „Evolutionary Behavioral Ecology and Psychopathy“ von Janko Mededović, © The Editor(s) (if applicable) and The Author(s), under exclusive license to Springer Nature Switzerland AG 2023. Veröffentlicht durch Springer Nature Switzerland. Alle Rechte vorbehalten.

Dieses Buch ist eine Übersetzung des Originals in Englisch „Evolutionary Behavioral Ecology and Psychopathy“ von Janko Mededović, publiziert durch Springer Nature Switzerland AG im Jahr 2023. Die Übersetzung erfolgte mit Hilfe von künstlicher Intelligenz (maschinelle Übersetzung). Eine anschließende Überarbeitung im Satzbetrieb erfolgte vor allem in inhaltlicher Hinsicht, so dass sich das Buch stilistisch anders lesen wird als eine herkömmliche Übersetzung. Springer Nature arbeitet kontinuierlich an der Weiterentwicklung von Werkzeugen für die Produktion von Büchern und an den damit verbundenen Technologien zur Unterstützung der Autoren.

© Der/die Herausgeber bzw. der/die Autor(en), exklusiv lizenziert an Springer Nature Switzerland AG 2024

Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung, die nicht ausdrücklich vom Urheberrechtsgesetz zugelassen ist, bedarf der vorherigen Zustimmung des Verlags. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Bearbeitungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Die Wiedergabe von allgemein beschreibenden Bezeichnungen, Marken, Unternehmensnamen etc. in diesem Werk bedeutet nicht, dass diese frei durch jedermann benutzt werden dürfen. Die Berechtigung zur Benutzung unterliegt, auch ohne gesonderten Hinweis hierzu, den Regeln des Markenrechts. Die Rechte des jeweiligen Zeicheninhabers sind zu beachten.

Der Verlag, die Autoren und die Herausgeber gehen davon aus, dass die Angaben und Informationen in diesem Werk zum Zeitpunkt der Veröffentlichung vollständig und korrekt sind. Weder der Verlag noch die Autoren oder die Herausgeber übernehmen, ausdrücklich oder implizit, Gewähr für den Inhalt des Werkes, etwaige Fehler oder Äußerungen. Der Verlag bleibt im Hinblick auf geografische Zuordnungen und Gebietsbezeichnungen in veröffentlichten Karten und Institutionsadressen neutral.

Planung/Lektorat: Anna Goodlett

Springer ist ein Imprint der eingetragenen Gesellschaft Springer Nature Switzerland AG und ist ein Teil von Springer Nature.

Die Anschrift der Gesellschaft ist: Gewerbestrasse 11, 6330 Cham, Switzerland

Das Papier dieses Produkts ist recycelbar.

Danksagung

Ich möchte meine Dankbarkeit gegenüber Todd Shackelford und Satoshi Kanazawa für ihre Unterstützung bei meinen Veröffentlichungsbestrebungen zum Ausdruck bringen, sie wird zutiefst geschätzt. Ich möchte Rebecca Sear und Monique Borgerhoff Mulder dafür danken, dass sie durch ihre enorme Leistung auf diesem Gebiet eine ständige Inspirationsquelle sind, und für konstruktive Diskussionen über meine vorangegangene Arbeit. Biljana Stojković und Jelena Čvorović gilt ebenfalls mein Dank für ihre Unterstützung und Beratung bei der Veröffentlichung dieses Buches. Aber meine innigste Dankbarkeit gilt Branislava Gemović dafür, dass sie all diese Jahre an meiner Seite stand, meine Stütze war, mich ertrug und die einzige Person war, mit der ich ständige Diskussionen über die Verhaltensevolution geführt habe. Für diese und viele andere Dinge hat sie nicht nur meine Dankbarkeit, sondern meine tiefste Liebe.

Inhaltsverzeichnis

Prolog: Eine persönliche Reflexion über die menschliche Verhaltensökologie	1
Grundkonzepte der Evolutionsbiologie	7
Evolution.	7
Fitness.	8
Evolutionäre Kompromisse.	10
Evolutionäre Prozesse: Mutationen, Genetische Drift, Genfluss und natürliche Selektion	12
Arten der natürlichen Selektion	14
Sexuelle Selektion.	17
Adapationen	19
Literatur.	21
Evolutionäre Verhaltenswissenschaften	25
Die Grundlage: Tierverhalten im Licht evolutionärer Prozesse	25
Menschliche Verhaltensökologie: Eine kurze Geschichte	27
Das Tsimane Health and Life History Project: Ein repräsentatives Beispiel für ethnografische Forschung in HBE.	29
Evolvieren wir noch? Natürliche Selektion in modernen menschlichen Populationen	31
HBE: Kritik, Kontroversen und offene Fragen.	33
Evolutionspsychologie: Die Grundprinzipien.	37
Kritik an der Evolutionspsychologie.	40
Evolutionspsychologie und HBE: Entgegengesetzte oder komplementäre Disziplinen? Könnten beide möglich sein?.	48
Literatur.	50
Evolutionäre Ökologie der Familie	59
Elterliche Investition: Die sexuelle Selektion schlägt wieder zu	60
Elterliche Fürsorge bei Menschen.	61
Großelterliche Investition	64

Eltern-Kind-Interaktionen.	66
Reproduktive Motivationen und Absichten.	69
Verständnis des demografischen Wandels.	71
Literatur.	73
Evolutionäre Kompromisse bei Menschen	81
Fruchtbarkeits-Langlebigkeits-Kompromiss.	82
Der Kompromiss, der mit dem Alter bei der ersten Reproduktion (AFR) verbunden ist	84
Quantitäts-Qualitäts-Trade-off	85
Kompromiss zwischen Fortpflanzungsbemühungen und elterlicher Investition (Mating-Parenting Trade-off).	88
Literatur.	89
Life-History-Theorie	93
Die Grundprinzipien der „life history theory“ (LHT).	93
Die LHT in der Evolutionspsychologie und ihre Kritikpunkte	95
Kovariation zwischen Lebensgeschichtsmerkmalen.	97
Umweltkontext und die Merkmale der Lebensgeschichte	100
Netzwerkansatz zur Lebensgeschichte	105
Kritik an der LHT, Debatten und offene Fragen.	110
Literatur.	114
Verhaltensökologie der Persönlichkeit	121
Evolution von Tierpersönlichkeiten	122
Menschliche Persönlichkeitsökologie: die Zusammenhänge zwischen Persönlichkeitsmerkmalen und Fitness.	126
Erklärung von drei evolutionären Rätseln der Persönlichkeit beim Menschen.	127
Menschliche Persönlichkeitsökologie: die Erweiterungen	131
Literatur.	134
Psychopathie und ihre aktuelle Evolution	141
Psychopathie: Definition und Messung	141
Nomologisches Netzwerk der Psychopathie in Kürze	143
Genetische, neurobiologische und umweltbedingte Vorläufer der Psychopathie.	148
Psychopathie im evolutionären Kontext	151
Verbindungen zwischen Psychopathie und Fruchtbarkeit	155
Die Antworten auf das erste evolutionäre Rätsel der Psychopathie	158
Literatur.	161
Empirische Studie: Psychopathie, Fruchtbarkeit, Langlebigkeit, interagierende Phänotypen und elterliche Effekte	173
Ziele der vorliegenden Studie.	173
Stichprobe	175
Maßnahmen.	176

Plan der Datenanalyse.	177
Ergebnisse: Analyse der Zusammenhänge zwischen Psychopathie und Fitness	178
Ergebnisse: Analyse von interagierenden Phänotypen	184
Ergebnisse: Analyse der elterlichen Effekte	188
Diskussion.	193
Literatur.	206
Epilog: Eine weitere persönliche Reflexion über die menschliche Verhaltensökologie	211
Literatur.	215
Literatur.	217

Prolog: Eine persönliche Reflexion über die menschliche Verhaltensökologie



Vor 10 Jahren las ich das Manuskript mit dem Titel „Evolutionary Genetics of Personality“ von Lars Penke, Jaap Denissen und Geoffrey Miller. Damals war ich Doktorand und hatte keine formale Ausbildung in Evolutionsbiologie, abgesehen von einem grundlegenden Wissen über Evolution, das wir alle in der Sekundarstufe im Gymnasium erworben haben. Daher verstand ich fast die Hälfte des Manuskripts nicht. Ich hatte jedoch den Eindruck, dass das Manuskript ein sehr wichtiges Thema in Bezug auf die Persönlichkeitsforschung behandelt, und ich hatte auch das Gefühl, dass ich auf etwas sehr Aufregendes und Spannendes gestoßen bin. Trotz der Frustration, die durch mein mangelndes Verständnis verursacht war, beschloss ich, dieses Thema zu verfolgen. Ich versuchte, meinen Mangel an formalen Kenntnissen im Bereich Evolution hinter mir zu lassen durch die Teilnahme an zwei Kursen an der Fakultät für Biologie in Belgrad, als Teil meiner Doktorandenausbildung, allerdings mit begrenztem Erfolg. Also musste ich im Grunde genommen selbst lesen und nach relevanten Veröffentlichungen suchen.

Als ich das Feld erforschte, fand ich Beiträge, die aus dem Bereich der evolutionären Psychologie hervorgegangen sind. Allerdings war ich mit den Forschungstätigkeiten zur evolutionären Psychologie, auf die ich stieß, nicht zufrieden. Mir schien, dass es in dieser Forschung an entscheidenden biologischen Kriterien fehlt, insbesondere an solchen, die mit (evolutionärer) Fitness zusammenhängen. Daher schienen mir diese Studien, obwohl sie manchmal sehr interessante Themen und Ideen behandeln, an erklärungskräftiger Macht zu fehlen, um ihre Ergebnisse im evolutionären Kontext zu interpretieren. Trotz der ausführlichen Erklärungen von Evolutionspsychologen, die die Art und Weise verteidigen, wie empirische Ergebnisse interpretiert und mit der Evolution in Verbindung gebracht werden, bin ich immer noch nicht von evolutionären psychologischen Erklärungen überzeugt (obwohl das Feld sehr heterogen ist und es tatsächlich recht

überzeugende evolutionäre psychologische Forschung gibt; ich werde dies später in diesem Buch ausführlicher diskutieren). Es brauchte noch einige Jahre, bis ich verstand, dass das wissenschaftliche Feld, in das ich eintreten wollte, anscheinend menschliche Verhaltensökologie („human behavioral ecology“, HBE) oder menschliche evolutionäre Ökologie genannt wird. Es gab ein zusätzliches Hindernis für das langsame Tempo meines Verständnisses für dieses Feld. HBE hat keine klare, relativ einfache und homogene theoretische Sichtweise; darüber hinaus ist HBE auch weit verzweigt im empirischen Sinne – sie integriert viele Sozial- und Naturwissenschaften. Aber dieses anfängliche Hindernis in Bezug auf die Natur des Forschungsfeldes erwies sich als eine der interessantesten Tatsachen, weil diese Interdisziplinarität teilweise der Grund dafür war, warum es so faszinierend ist.

Die menschliche Verhaltensökologie ist ein „Bastardkind“, ungeliebt von beiden „Elternteilen“ – Evolutionsbiologie und soziokulturelle Anthropologie. Anthropologen mögen HBE nicht, weil sie für sie immer noch die Bedrohung der Eugenik birgt – eine ordinäre Fehlinterpretation von Darwins Konzeption der natürlichen Selektion und der biologischen Vererbung von Verhaltensmerkmalen. Es handelt sich nicht um eine wissenschaftliche Theorie, sondern eher um eine Ideologie, die eine Form von Rassismus förderte und in historischem Nationalsozialismus und Faschismus voll zur Blüte kam. Allerdings muss ich sagen, dass die Verachtung der Anthropologen und einiger anderer Sozialwissenschaftler gegenüber HBE (und auch der evolutionären Psychologie) oft ein Vorurteil ist. Wir müssen die Evolution des menschlichen Verhaltens wissenschaftlich erforschen – es kann kein Veto gegen dieses spezielle Thema geben, denn das wäre eine Form von Dogma selbst; andererseits sind sich die meisten der zeitgenössischen Forscher auf dem Gebiet der evolutionären Sozialwissenschaften der Bedrohung durch die Eugenik sehr wohl bewusst. Der lange Schatten der Eugenik liegt tatsächlich immer noch über uns und zwingt uns, die Ergebnisse unserer Forschung nicht zu missinterpretieren, zu popularisieren und zu vereinfachen. Wenn dies immer noch passiert (und leider tut es das), ist dies nicht die Schuld einer bestimmten wissenschaftlichen Disziplin, sondern spezieller Wissenschaftler und Forscher. Daher sollten wir uns nicht gegen die wissenschaftlichen Disziplinen aussprechen, sondern für angemessene Standards in der Wissenschaft, insbesondere in diesem sensiblen Bereich.

Evolutionsbiologen haben andere Beschwerden gegen HBE. Diese Bedenken scheinen eher gerechtfertigt zu sein, da sie empirischer Natur sind. Evolutionsbiologen behaupten, dass es mindestens zwei große Hindernisse gibt, warum die Forschung am Menschen wenig dazu beitragen kann, unser Verständnis von evolutionären Prozessen zu erweitern. Erstens, zum Glück für uns, aber anscheinend nicht für die Evolutionswissenschaften, sind Menschen eine langlebige Spezies. Evolution ist ein Prozess, der über Generationen hinweg wirkt, und es dauert oft lang, bis die Auswirkungen der Evolution beobachtet werden können. Daher ist es ziemlich schwierig, evolutionäre Prozesse beim Menschen zu erforschen. Darüber hinaus verläuft die Fortpflanzung des modernen Menschen sehr unterschiedlich, nicht nur im Vergleich zu anderen Arten, sondern auch zu den Vorfahren mensch-

licher Populationen. Technologien, die die Kontrolle der Fortpflanzung ermöglichen (z. B. Verhütung), haben die menschliche Reproduktion in hohem Maße gewollt und planbar gemacht. Dies ist einer der Faktoren, die zur demografischen Transition beigetragen haben – einem Übergang zu hoher Langlebigkeit und niedriger Fruchtbarkeit in vielen menschlichen Populationen. Evolutionsbiologen stellen nun die Frage, ob eine Art mit einer solch eigenartigen Art der Reproduktion uns Wissen über die evolutionären Prozesse im Allgemeinen liefern kann.

Es gibt mehrere Gegenargumente, die auf diese Kritik antworten können. Erstens geht einer der Ansätze zur Erforschung der Evolution nicht von intergenerationellen Vergleichen in der genetischen und phänotypischen Struktur einer Population aus – zum Beispiel untersuchen Tierverhaltensökologen häufig Beziehungen (sowohl genetische als auch phänotypische) zwischen einer Reihe von Merkmalen und Fitness in einer bestimmten Population zu einem bestimmten Zeitpunkt. Dies ist eine Untersuchung von Mikroevolutionsprozessen oder genauer gesagt, den „Schnappschüssen“ der Evolution, wie Tierverhaltensökologen es manchmal bezeichnen. Die Grenzen dieses Ansatzes sind offensichtlich: Wir können keine Vorhersagen auf der Grundlage dieser Untersuchungen treffen; die Vorhersagen würden durch einen Mangel an Informationen über intergenerationelle Prozesse, sowohl biologische als auch umweltbedingte, fehlerhaft sein. Allerdings ist der Bedarf an dieser Forschung auch sehr offensichtlich: Es gibt keine Möglichkeit, evolutionäre Prozesse bei gegenwärtigen Menschen empirisch zu untersuchen, wenn wir nicht die Fitness messen und ihre Determinanten untersuchen. Wir können auf Vorhersagen verzichten, aber es ist immer noch äußerst wertvoll, Einblicke dahingehend zu gewinnen, welche menschlichen Verhaltensmerkmale derzeit unter spezifischen ökologischen Bedingungen adaptiv sind. Einfach ausgedrückt, gibt es uns ein unverzichtbares Verständnis des menschlichen Verhaltens im Kontext der aktuellen biologischen Anpassung und daher seiner potenziellen zukünftigen Populationsdynamik. Ich stimme zu, dass das vollständige Bild der Verhaltensevolution von zukünftigen Forschern gesammelt wird, aber wenn man ein bisschen tiefer nachdenkt, gilt das auch für andere wissenschaftliche Disziplinen. Ich habe kein Problem damit zuzugeben, dass ich die Ergebnisse, die ein vollständiges Bild über die Verhaltensevolution beim modernen Menschen liefern, nicht miterleben werde; aber dennoch bin ich bereit, mich auf dieses Abenteuer einzulassen.

Während die Langlebigkeit des Menschen ein Hindernis für die evolutionäre Forschung darstellt, gibt es darüber hinaus auch erleichternde Faktoren für evolutionäre Studien am Menschen, etwa die große Menge an Informationen über die menschliche Spezies. Natur- und Sozialwissenschaften haben umfangreiche Querschnitts- und Längsschnittforschungsergebnisse über Menschen bereitgestellt; Kohortenstudien, in denen Individuen mehrmals während ihres Lebens bewertet wurden, lieferten neue Einblicke in potenzielle kausale Kräfte, die phänotypische Merkmale, einschließlich Verhalten, formen. Die Daten über mehrere Generationen werden zunehmend zugänglich, einschließlich der gegenwärtigen Bevölkerung, aber auch „historischer“ Gesellschaften, z. B. die Informationen, die von Kirchen in bestimmten Ländern gesammelt wurden, die Informationen über

Geburt, Eigentum, Ehen, Fortpflanzung und Tod ermöglichen – Variablen, die zu den entscheidenden Merkmalen gehören, die in der menschlichen Verhaltensökologie untersucht werden. Groß angelegte internationale Umfragen können Informationen über verschiedene menschliche Gesellschaften auf der ganzen Welt liefern: Diese „Big Data“ sind über Open-Data-Policies oft leicht zugänglich für alle Forschenden.

Schließlich ist es wahr, dass moderne Menschen eine eigenartige Reproduktionsökologie haben, die sich stark von anderen Arten unterscheidet, aber wir sollten sie dennoch empirisch untersuchen, und dies aus mehreren Gründen. Erstens wirkt natürliche Selektion immer noch auf zeitgenössische Menschen – es gibt sowohl phänotypische als auch genetische Beweise, die dies bestätigen. Trotz der einzigartigen Eigenschaften von zeitgenössischen Menschen, existiert daher die biologische Evolution weiterhin, und sie sollte empirisch untersucht werden. Es ist unwahrscheinlich, dass Menschen einfach die Kontrolle über die Fortpflanzung „vergessen“ würden – dieser Aspekt der Fortpflanzungsökologie ist in unser Leben eingetreten, um zu bleiben, zumindest soweit wir das beurteilen können. Daher bauen wir durch die Erforschung der Evolution bei zeitgenössischen Menschen Wissen für die Zukunft auf. Aber noch wichtiger ist, dass die Kontrolle der Reproduktion eine ökologische Eigenschaft ist – eine Umweltbedingung, die die Fortpflanzungsmuster des modernen Menschen verändert hat. HBE tut genau das – sie untersucht, wie ökologische Eigenschaften die Evolution von Verhaltensmerkmalen beeinflussen. Daher sollten wir die Verhaltensevolution des modernen Menschen nicht *trotz* der Tatsache untersuchen, dass ihre Fortpflanzung kontrollierter und absichtlicher verläuft als bei anderen Arten, sondern genau *wegen* dieser Tatsache. Insbesondere da es ein interpopulationelle Unterschiede im Zugang zu Verhütungstechniken und deren Nutzung gibt, bietet diese Vielfalt die Möglichkeit, die Verhaltensevolution in Gesellschaften, die stark auf Fortpflanzungskontrolle angewiesen sind, und in solchen mit Fortpflanzungsplänen, die unseren Vorfahren ähnlicher sind, empirisch zu erforschen.

Um ehrlich zu sein, war ich anfangs nicht sehr begeistert davon, dieses Buch zu schreiben. Ein Buch zu schreiben ist schwer; es erfordert viel Zeit, Mühe und Geduld. Andererseits rechtfertigen die Ergebnisse kaum die Investition – es ist schwer zu argumentieren, dass Bücher im Vergleich zu Artikeln und Aufsätzen einen größeren Einfluss auf ein wissenschaftliches Feld haben. Jedoch habe ich im Prozess der inhaltlichen Konzeption dieses Buches meine Meinung aus mehreren Gründen geändert. Obwohl ich die menschliche Verhaltensökologie recht gern studiere, ist die Disziplin in Serbien und sogar in der gesamten Region des westlichen Balkans praktisch nicht existent; darüber hinaus ist sie selbst bei Wissenschaftlern, die Disziplinen angehören, die mit HBE verwandt sind, kaum bekannt. Selbst wenn wir uns die internationale Gemeinschaft von HBE-Forschern und deren Texten ansehen, existiert noch kein Handbuch für HBE: HBE ist über empirische wissenschaftliche Arbeiten, Übersichtsartikel oder thematische Publikationen diversifiziert, die den vollen Umfang von HBE nicht offenbaren. Daher glaube ich,

dass der erste Teil dieses Buches, in dem ich einen allgemeinen Überblick über HBE geben möchte, für verschiedene Wissenschaftler, die an der menschlichen Verhaltens evolution interessiert sind, nützlich sein könnte. Ich kann nicht versprechen, dass die Übersicht vollständig und umfassend sein wird: Es ist wahrscheinlich, dass den Themen, die mich persönlich interessieren oder die ich empirisch untersuche, mehr Raum als anderen Bereichen gegeben wird. Jedoch könnte selbst ein solcher Überblick dazu beitragen, Wissen über HBE zu verbreiten und Bestandteil zukünftiger akademischer Kurse im Bereich der evolutionären Sozialwissenschaften zu sein.

Dieses Buch handelt nicht nur allgemein von HBE – es hat ein fokussierteres Thema: die Untersuchung der Evolution der Psychopathie. Meine Untersuchung der Verhaltensökologie der Psychopathie begann fast zufällig. Psychopathie war und ist immer noch eines der Hauptthemen meiner Forschungsprogramme. Als ich anfang, die Evolution des Verhaltens zu untersuchen, sammelte ich Daten über Psychopathie bei Häftlingen in Serbien. Die von uns verwendeten Forschungsprotokolle enthielten mehrere Fragen, die zur Messung der evolutionären Fitness verwendet werden konnten. Aus reiner Neugier analysierte ich die Beziehungen zwischen Psychopathie und Fitness in dieser Datenbank; daher war es keine gezielte Hypothese, noch glaubte ich wirklich, dass die Ergebnisse die Annahme unterstützen würden, dass zwischen Psychopathie und Fitness ein Zusammenhang besteht. Nun, es erwartete mich eine ziemlich große Überraschung. Nicht nur diese Ergebnisse, sondern auch viele spätere, zeigten kongruente und überzeugende Ergebnisse hinsichtlich der Zusammenhänge zwischen Psychopathiemerkmalen und verschiedenen Fitnesskomponenten. Tatsächlich stellte sich die Psychopathie als sehr fruchtbares Verhaltensmerkmal für eine Analyse im evolutionär-ökologischen Kontext heraus, und so wurde dieses spezielle Thema in den letzten Jahren immer wichtiger in meiner Forschungspraxis. Daher werde ich in dieser Publikation die Analysen vorstellen, die auf einem bisher unveröffentlichten Datensatz zu Psychopathie basieren. Ich denke, dass diese Analysen neue Einblicke darüber geben, auf welche Weise Psychopathie bei zeitgenössischen Menschen adaptiv sein kann und welche Selektionskräfte sie beeinflussen kann. Ein Buch kann tatsächlich einen flexibleren Ausgangspunkt für Analysen bieten, insbesondere für solche, die explorativ sind, als wissenschaftliche Übersichtsarbeiten. Letztere unterliegen oft einer Umfangsbeschränkung und enthalten daher in der Regel nur eine begrenzte Anzahl von Hypothesen und Ergebnissen. Während es sicherlich sehr wichtig ist, in wissenschaftlichen Publikationen präzise, klar und fokussiert zu sein, träumt jeder Forscher von einem etwas liberaleren und flexibleren Medium, in dem wir nicht nur mehr Daten, sondern auch mehr von unseren eigenen Ansichten und Beobachtungen präsentieren können. Aber keine Angst, ich beabsichtige nicht, subjektiv oder umgangssprachlich zu werden, noch möchte ich die Leserschaft mit langen und unnötigen Ausführungen langweilen. Ganz im Gegenteil: Sowohl Verhaltensökologie als auch Psychopathie sind faszinierend.

nierende und spannende Themen, die die Fantasie anregen. In diesem Buch werden sie zu einem Thema kombiniert. Ich rechne damit, dass diese Mischung sich als eine ziemlich interessante Geschichte für sowohl Sozial- als auch Biowissenschaftler erweist, und daher hoffe ich, dass dieses Buch seinen Weg zu ihnen finden wird.

Zemun,
15. Januar 2022



Die menschliche Verhaltensökologie (HBE) ist ein multidisziplinäres Forschungsfeld. Ihre Kernkonzepte sowie der grundlegende methodische Ansatz stammen jedoch aus der Evolutionsbiologie und der tierischen Verhaltensökologie. Daher werde ich zunächst kurze Definitionen der grundlegenden Konzepte der Evolutionsbiologie liefern.

Evolution

Die Evolution kann auf verschiedene Weisen definiert werden, die Definition jedoch, die ich immer noch für die relevanteste halte, ist die in der Populationsgenetik verwendete: *Evolution stellt eine Veränderung der Häufigkeit von Genallelen in einer bestimmten Population über die Zeit dar* (Fisher, 1930).¹ Allele sind

¹Es gibt Wissenschaftler, die denken, dass diese Definition von Evolution zu eng ist, insbesondere in Bezug auf die Vernachlässigung der epigenetischen Vererbung, kultureller und anderer Umweltprozesse als evolutionäre Kräfte, die Rolle von Entwicklungsprozessen und andere potenzielle Faktoren, die die Evolution beeinflussen können. Diese erweiterte Sicht auf die Evolution wird als Extended Evolutionary Synthesis bezeichnet; ich werde diesem konzeptionellen Rahmenwerk nicht weiter Beachtung schenken, aber die Leser können einige Informationen darüber in den folgenden Texten finden: Danchin et al. (2011), Laland et al. (2014, 2015), Mesoudi et al. (2013), Odling-Smee et al. (2013) und Pigliucci (2009). Die Definition der Evolution basierend auf der Häufigkeit von Genallelen mag zu konservativ sein, ist aber immer noch sehr nützlich für das Verständnis der Haupteffekte evolutionärer Prozesse auf Bevölkerungsebene. Darüber hinaus sind die Konzepte der Extended Evolutionary Synthesis, obwohl sehr ansprechend, in der menschlichen Verhaltensökologie noch nicht weit verbreitet, weshalb sie im Text nicht weiter diskutiert werden.

Varianten desselben Gens: Die meisten Gene haben zwei oder mehr alternative Varianten – wenn ein Organismus das gleiche Allel auf beiden Chromosomen hat, ist er für dieses Gen homozygot; wenn die Allele unterschiedlich sind, ist der Organismus heterozygot. Die Häufigkeiten von Genotypen und Allelen werden, wenn keine evolutionären Kräfte auf den Locus wirken, durch das mathematische Modell von Godfrey Hardy und Wilhelm Weinberg dargestellt: Wenn sich die Allelfrequenzen über Generationen hinweg nicht ändern (Hardy, 1908), sagen wir, dass die Allele im *Hardy-Weinberg-Gleichgewicht* sind. Dieses Gleichgewicht ist sehr wichtig für die empirische Erforschung der Evolution, da es eine *Nullhypothese* darstellt – die Annahme, dass die Evolution nicht auf einen Locus gewirkt hat. Wir können die empirisch gemessenen Allelfrequenzen mit den erwarteten Frequenzen unter dem Hardy-Weinberg-Gleichgewicht vergleichen: Wenn die Frequenzen statistisch abweichen, können wir feststellen, dass ein evolutionärer Prozess in einer Population stattgefunden hat. Evolutionsbiologen und insbesondere Sozialwissenschaftler sind oft nicht an der Veränderung der Allelfrequenz per se interessiert: Genetische Varianten stehen in Beziehung zur phänotypischen Expression der Merkmale. Die Veränderung der Frequenz von Allelen kann eine Veränderung der mittleren phänotypischen Werte bestimmter Merkmale oder eine Veränderung ihrer Variation auf Bevölkerungsebene bewirken. Daher sind wir oft an einer phänotypischen Evolution der Merkmale interessiert, insbesondere der Verhaltensmerkmale im Bereich der Verhaltensökologie. Ein weiterer Aspekt der gegebenen Definition impliziert, dass evolutionäre Veränderungen Zeit benötigen: Normalerweise wird angenommen, dass Evolution große Zeiträume erfordert; obwohl dies sehr häufig der Fall ist, ist es nicht unbedingt wahr, wie wir später sehen werden. Schließlich ist die Evolution ein Prozess, der in Populationen stattfindet, und ihre Auswirkungen sind in Populationen sichtbar. Individuen können sich nicht entwickeln, nur Populationen können dies.²

Fitness

Fitness ist einer der zentralen Begriffe in der Evolutionsbiologie, und das Gleiche könnte man über Verhaltensökologie sagen. Die umfassendste Beschreibung von Fitness ist, dass sie ein Merkmal darstellt, das es Individuen ermöglicht, ihre Gene an die nächste Generation weiterzugeben (Hunt & Hodgson, 2010). Diese

²In meiner Lehrerfahrung ist dieser Aspekt der Evolution besonders schwer für Psychologen zu erwerben. Die Psychologie ist eine Wissenschaft über Individuen, und Psychologen sind darin geschult, über Individuen in ihrem Verständnis und ihrer Anwendung psychologischen Wissens nachzudenken. Ein Umdenken ist notwendig, um evolutionäre Prozesse zu verstehen – von Individuen hin zu Populationen oder zumindest Subpopulationen (oder Gruppen). Daher sollten Psychologen bei der Anwendung evolutionären Denkens mit anderen sozialwissenschaftlichen Disziplinen mit gruppenorientiertem Denken, wie Anthropologie oder Soziologie, zusammenarbeiten.

Definition von Fitness ist klar abstrakt: Es gibt einen Grund dafür, denn Fitness ist tatsächlich keine singuläre Eigenschaft von Organismen, sondern ein ganzer Satz von Eigenschaften. Einige dieser Eigenschaften sind jedoch relevanter für die Fitness als andere. Das Kernmerkmal, das zur Fitness beiträgt, ist der Fortpflanzungserfolg (d. h. die Anzahl der Nachkommen), der eindeutig aus der Definition von Fitness selbst abgeleitet werden kann. Der Fortpflanzungserfolg beim Menschen kann anhand der Anzahl der Kinder oder Enkelkinder gemessen werden, und es wird allgemein anerkannt, dass das beste Maß die abgeschlossene Fruchtbarkeit oder der lebenslange Reproduktionserfolg ist: die Anzahl lebender Kinder bei Individuen, die ihre Reproduktionsphase abgeschlossen haben. Hier wird auch deutlich, dass Fitness nicht nur ein Merkmal ist: Um sich fortzupflanzen, müssen Lebewesen Partner finden und kopulieren; da die Anzahl der lebenden Nachkommen das beste Maß für Fitness ist, müssen Individuen häufig weiter in ihren Nachwuchs investieren. Forscher³, die mit dem Konzept der Faktorenanalyse vertraut sind, können sich Fitness als einen latenten Faktor vorstellen: Der Reproduktionserfolg hat die höhere Belastung auf diesem Faktor, während andere Merkmale geringere Beiträge zu dieser latenten Dimension leisten. Tatsächlich haben einige Forscher vorgeschlagen, dass die Messung der Fitness als ein latenter Faktor wahrscheinlich die beste Art ist, sie zu bewerten, weil das statistische Verfahren der Faktorenanalyse den Forschern helfen kann, Messfehler zu reduzieren (Helle, 2018).

Es gibt ein weiteres Merkmal von Organismen, das für die Fortpflanzung äußerst wichtig ist: Wenn Sie Kinder haben wollen, müssen Sie am Leben sein. In der Evolutionsbiologie wird oft angenommen, dass Überleben/Langlebigkeit das entscheidende Merkmal der Fitness ist – tatsächlich handelt es sich dabei um eine Fitnesskomponente, die als Folge der Anpassung an die Bedingungen der Umwelt entsteht: Individuen, die sich an ihre ökologischen Drücke anpassen, schaffen es, am Leben zu bleiben. Überleben/Langlebigkeit impliziert viele andere Merkmale, die eng mit der Fitness in einer großen Anzahl von Taxa zusammenhängen, wie etwa körperliche Gesundheit, Körpermasse, Energiereserven, Erfolg bei der Nahrungssuche, Fähigkeit zum Bau eines Unterschlupfs und andere. Neben Tierarten ist dieses Kriterium der Fitness für menschliche vorindustrielle Populationen, kleinräumige Gesellschaften, Ackerbau und Viehzucht betreibende sowie Subsistenzgesellschaften von großer Bedeutung. Es ist jedoch fraglich, inwieweit diese Fitnesskomponente in industriellen und postindustriellen Gesellschaften mit leichtem Zugang zu medizinischer Versorgung, insbesondere in WEIRD-Ländern – western (westlich), educated (gebildet), industrialized (industrialisiert), rich (wohlhabend, reich) und democratic (demokratisch) –, von Bedeutung ist. Im 20. Jahrhundert gab es bedeutsame Entwicklungen in der Medizin, die der Mehrheit

³Anmerkung zur Übersetzung: Bei der Übersetzung von im Englischen nicht nach Geschlecht differenzierten Personenbezeichnungen wie „researcher“ u. Ä. wurde im Deutschen meistens die männliche Form „Forscher“ etc. verwendet, um den Text kürzer und besser lesbar zu machen. Selbstverständlich sind damit Personen jeden Geschlechts gemeint.

der Menschen in vielen Ländern zugänglich gemacht wurden; dies hat wiederum die Sterblichkeit von Neugeborenen und Kindern stark reduziert. Mit anderen Worten: Die überwiegende Mehrheit der Menschen in diesen Gesellschaften tritt in die Fortpflanzungsphase ein und hat die Möglichkeit, eigene Kinder zu haben. Es scheint, dass Überleben/Langlebigkeit in diesen menschlichen Populationen als Fitnesskomponente nicht so wichtig ist. Dies könnte unsere Aufgabe, die Fitness zu messen, einfacher machen; wir sollten jedoch im Hinterkopf behalten, dass es immer noch menschliche Populationen gibt, in denen Langlebigkeit eine Rolle spielt (leider haben viele menschliche Gesellschaften immer noch einen eingeschränkten Zugang zu medizinischer Versorgung, gehaltvoller Nahrung oder anderen für das Überleben notwendigen Ressourcen), und darüber hinaus kann Langlebigkeit auch in industriellen und postindustriellen Populationen wichtig sein, weil sie die Möglichkeit für elterliche und großelterliche Pflege bietet.

Aus der vorherigen Definition scheint ersichtlich, dass die Fitness ein Merkmal von Individuen ist. Obwohl dies tatsächlich die nächstliegende Annäherung an Fitness ist, ist dies nicht ganz richtig. Einfach ausgedrückt, bewegen sich Gene von einer zur nächsten Generation, nicht Individuen. Wenn wir über Gene als Träger von Fitness nachdenken, dann müssen wir über nicht nur ein, sondern mehrere Individuen nachdenken: Dies ist eine direkte Folge der Tatsache, dass biologische Verwandte die gleichen Gene miteinander teilen. Dieses Konzept von Fitness wird als *inklusive Fitness* bezeichnet, und es hat interessante Implikationen, weil es die Möglichkeit der Evolution von Merkmalen erlaubt, die nicht die individuelle Fitness, sondern die Fitness der biologischen Verwandten erhöhen. Inklusive Fitness kann die Evolution von Merkmalen wie Verwandtenaltruismus (Hamilton, 1964; Maynard Smith, 1964) erklären, oder sogar extremere Merkmale wie „Helfer im Nest“, wo Individuen nicht ihre eigenen biologischen Nachkommen zeugen, sondern ihren Eltern bei der Pflege ihrer Geschwister helfen: Die Daten zeigten, dass dieses Verhalten die Überlebenschancen der Geschwister bis zur Fortpflanzungsphase, d. h. die inklusive Fitness, erhöhen kann (diese Daten wurden in einer traditionell lebenden Berbergesellschaft in Südmarokko gesammelt; Crognier et al., 2001).

Evolutionäre Kompromisse

Wie ich bereits erwähnt habe, wird Fitness, obwohl sie entscheidend durch den Fortpflanzungserfolg angetrieben wird, durch verschiedene Komponenten bestimmt: Wachstumsrate, körperliche Gesundheit, erfolgreiche Beschaffung von Ressourcen, Paarungserfolg, Fruchtbarkeit, elterliche Investition (in einigen Fällen), Langlebigkeit usw. Wenn alle Fitnesskomponenten positiv miteinander interagieren würden, wäre der Prozess der Fitnessmaximierung relativ einfach, weil die Erhöhung einer Komponente zu einer Erhöhung der anderen Komponenten führen würde. Die Beweise zeigen jedoch das Gegenteil – Fitnesskomponenten beschränken sich gegenseitig. Die Investition von Energie in eine Komponente

hindert Individuen daran, diese Energie in andere zu investieren – diese Tatsache führt zu *evolutionären Kompromissen*. Es gibt mehrere Kompromisse, die sowohl für die Fitness des Menschen als auch für die von Tieren besonders wichtig sind. Wahrscheinlich ist der grundlegendste Kompromiss der zwischen Überleben/Langlebigkeit und Fortpflanzung (Williams, 1966a): Es gibt empirische Belege dafür, dass ein höherer Fortpflanzungserfolg mit einer geringeren Lebenszeit zusammenhängt (Gagnon et al., 2009). Zweitens verhindert die Bereitstellung elterlicher Investitionen, dass Individuen sowohl nach neuen Paarungspartnern suchen als auch neue Nachkommen produzieren. Daher macht elterliche Investition sowohl den Kompromiss zwischen Paarung und Elternschaft erst möglich (Trivers, 1972) als auch den Kompromiss zwischen Quantität und Qualität (Lack, 1947). Letzterer spiegelt sich in der Tatsache wider, dass manchmal eine große Anzahl von Nachkommen mit einer geringeren Überlebenschance zumindest für einige Nachkommen assoziiert ist (aufgrund eines Mangels an elterlicher Pflege), während weniger Nachkommen eine höhere Überlebensrate haben könnten. Schließlich gibt es einen Kompromiss, der mit dem Zeitpunkt der ersten Fortpflanzung verbunden ist: Eine frühe Fortpflanzung könnte adaptive Vorteile aufgrund einer erhöhten Fruchtbarkeit haben, aber eine verzögerte Fortpflanzung kann manchmal auch vorteilhaft sein, weil Eltern mehr Ressourcen in ihren Nachwuchs investieren können (Borgerhoff Mulder & Schacht, 2012). Kompromisse zwingen Individuen und Populationen, spezifische Wege der Fitnessoptimierung zu nehmen; zum Beispiel könnten Individuen als Folge von Ressourcenknappheit in einer bestimmten Umgebung ihren Fortpflanzungserfolg maximieren und die elterliche Investition verringern oder eine kleinere Anzahl von Nachkommen mit erhöhter Investition in reichen und günstigen ökologischen Bedingungen produzieren. Diese Trajektorien der Fitnessoptimierung, die durch evolutionäre Kompromisse geprägt und von ökologischen und individuellen Bedingungen abhängig sind, werden als *lebensgeschichtliche Wege* bezeichnet, und daher werden Kompromisse manchmal als lebensgeschichtliche Kompromisse bezeichnet. Obwohl sie in natürlichen Fruchtbarkeitspopulationen allgegenwärtig sind, bestehen Kompromisse nicht notwendigerweise, sondern sind von bestimmten individuellen und Populationsbedingungen abhängig: Dies könnte insbesondere für moderne Menschen zutreffen. Kompromisse implizieren jedoch, dass die Maximierung der Fitness für viele Organismen eine schwierige Aufgabe ist – eine Tatsache, die die Arbeit der Evolutionsforscher erheblich erschwert, sie aber gleichzeitig viel interessanter macht.

Evolutionäre Prozesse: Mutationen, Genetische Drift, Genfluss und natürliche Selektion

Warum ändert sich die Frequenz der Genallele in einigen Populationen? Was sind die Mechanismen der Evolution, die die Veränderung in einer genetischen (und folglich phänotypischen) Struktur von Populationen verursachen? Zunächst wird die genetische Struktur durch *Mutationen* verändert – Veränderungen in der DNA, die verursacht werden durch nicht perfekte Replikationen von Genen von der Eltern- zur Nachkommengeneration oder durch einige Umweltursachen, die die DNA-Struktur beeinflussen. Mutationen sind wichtig, weil sie die genetische Variation in einer Population erhöhen; andererseits erhöht eine größere genetische Variation das Potenzial der Population, sich zu entwickeln, d. h. sie erhöht ihre Evolvierbarkeit. Die Frequenz der Genallele kann sich als Folge von *genetischer Drift* ändern – der Einfluss von stochastischen, zufälligen Prozessen auf eine Population. Wenn ein Erdbeben einen Lebensraum einer bestimmten Population trifft und ein bedeutender Teil der Populationsmitglieder zufällig bei diesem Anlass stirbt (d. h. wenn diese Individuen zufällig an dem Ort waren, wo das Erdbeben stattfand), wird die genetische Struktur der Population als Folge dieses zufälligen Ereignisses verändert. *Genfluss* tritt auf, wenn Mitglieder einer bestimmten Population in eine andere Population migrieren, wo sie sich fortpflanzen – in diesem Prozess gelangen die Gene aus einer Population in den Genpool einer anderen Population. Als Folge davon wird die genetische Variation in der letzteren Population erneut erhöht.

Der Prozess, der vielleicht das zentrale Dogma in modernen Evolutionstheorien bildet, ist die natürliche Selektion. Im Grunde genommen wurde die Idee von Charles Darwin und Alfred Russel Wallace konzipiert und in Darwins Werk weiter präzisiert und fortentwickelt (Darwin, 1859). Das Grundkonzept der natürlichen Selektions Populationsprozess wurde tatsächlich zuerst von Thomas Robert Malthus (1798) aufgestellt und auf demografische Prozesse angewendet.⁴ Die natürliche Selektion basiert auf der Tatsache, dass die Expansion von Populationen viel schneller stattfindet, als die Verfügbarkeit von Ressourcen in einigen Lebensräumen wächst. Daher müssen Individuen um Ressourcen konkurrieren; jedoch werden nicht alle in der Lage sein, Zugang zu den Ressourcen zu bekommen – nur diejenigen, die in dieser Aufgabe erfolgreich sind, werden überleben und sich fortpflanzen. Entscheidend für die Evolution ist, dass es individuelle Unterschiede in einer Population gibt (genetische Unterschiede, die mit phänotypischen Unterschieden zusammenhängen), und einige dieser individuellen Unterschiede sind

⁴Daher liegt die Demografie im Herzen der Theorie der Evolution durch natürliche Selektion. Interessanterweise war die Demografie trotzdem weitgehend von der Evolutionsbiologie getrennt, wahrscheinlich weil Evolutionsbiologen ihr Wissen selten auf Menschen anwendeten. Dies begann sich erst in jüngster Zeit in der evolutionären Demografie zu ändern (Sear et al., 2016), die tatsächlich eng mit der menschlichen Verhaltensökologie assoziiert ist.

positiv mit Überleben und Fortpflanzung assoziiert, oder einfach ausgedrückt: Fitness. Dies können verschiedene physiologische, morphologische oder Verhaltensmerkmale sein. Genallele der Merkmale, die die Fitness steigern, werden in höherem Maße an die nächste Generation weitergegeben; da Fitness selbst eine größere Anzahl von Nachkommen bedeutet, wird die Frequenz dieser Allele in einer Generation von Nachkommen höher sein als in einer Elterngeneration. Mit anderen Worten: Die Evolution wird durch natürliche Selektion stattfinden. Wir nehmen beispielsweise an, dass gesteigerte Aggressivität die Fitness in einer bestimmten Population erhöht, d. h. aggressivere Individuen haben höhere Überlebensraten und eine größere Anzahl von Nachkommen. Da Aggressivität ein erbliches Merkmal ist (Araya-Ajoy & Dingemanse, 2017; Ariyomo et al., 2013; Dochtermann et al., 2015; Løvendahl et al., 2005), werden Genallele, die mit dem phänotypischen Ausdruck von Aggressivität assoziiert sind, an die nächste Generation weitergegeben, und ihre Frequenz wird im Vergleich zur vorherigen Population erhöht. Die Erhöhung der Frequenz dieser Allele, die durch die natürliche Selektion vorangetrieben wird, wird so lange fortgesetzt, wie große Aggressivität mit höherer Fitness assoziiert ist. Folglich erwarten wir kongruente Veränderungen in den durchschnittlichen phänotypischen Ausprägungen von Aggressivität in dieser Population: Wir erwarten, dass diese ebenfalls zunehmen. Zu beachten ist jedoch, dass dies nicht der Fall sein muss. Die Gründe dafür sind vielfältig. Einer davon ist die Erbstruktur: Komplexe Vererbung kann die durch Selektion initiierten phänotypischen Veränderungen eines Merkmals puffern. Ein weiterer Grund kann die Umwelt sein: Phänotypische Ausprägungen aller Merkmale sind von Umweltbedingungen abhängig; jedoch können unter Umständen Umweltmerkmale nicht mit der Selektion übereinstimmen, tatsächlich können sie sich manchmal sogar entgegengesetzt zur Richtung der natürlichen Selektion entwickelt haben.

Sowohl mathematisch als auch vielleicht intuitiv ist es relativ einfach zu verstehen, dass die gemeinsame Folge der natürlichen Selektion auf ein spezifisches Gen eine Abnahme der allelischen Variation ist. Wenn wir die Loci mit zwei Varianten berücksichtigen, wird die Selektion, die gegen das Allel A wirkt (wenn zum Beispiel dieses Allel mit einer Krankheit in Verbindung gebracht wird, die das Überleben und die Fortpflanzung puffert), dazu führen, dass seine Frequenz abnimmt; gleichzeitig wird die Frequenz des anderen Allels (a) zunehmen. Dieser Prozess wird bis zu dem Zeitpunkt fortgesetzt, an dem alle Individuen in der

Population nur noch das Allel a tragen, während die andere Variante nicht mehr existiert. Diese Annahme gilt für die Selektion auf Homozygoten und negative Selektion auf Heterozygoten⁵ mit unterschiedlicher Geschwindigkeit der Selektion, um die Variation auszuschöpfen (Beispiele für diese Prozesse, die auch für diejenigen Leser leicht verständlich sind, die nicht mit Populationsgenetik vertraut sind, finden sich in Relethford, 2012). Die phänotypische Konsequenz dieses Prozesses sollte sich auch in einem Fehlen von phänotypischer Variation ausdrücken. Wir können ein Beispiel dafür in verschiedenen Merkmalen sehen, bei denen es in einer Population oder sogar in einer Art keine individuellen Unterschiede gibt – die phänotypischen Merkmale, die während des evolutionären Verlaufs adaptiv waren und sich über die Populationen verbreiteten, bis sie alle anderen Varianten eliminiert haben.

Arten der natürlichen Selektion

Die Situation ist jedoch nicht so einfach: Diese Tatsache macht das Studium der Evolution einerseits so kompliziert, aber gleichzeitig faszinierend und aufregend. Natürliche Selektion kommt auf vielerlei Weise vor. Es gibt drei grundlegende Arten der natürlichen Selektion. Als ich die Evolution der Aggressivität im vorherigen Unterabschnitt beschrieb, stellte ich tatsächlich die *gerichtete Selektion* dar: die Selektion, die wirkt, wenn die extremen Werte eines Phänotyps die höchste Fitness haben. Zu beachten ist, dass dieses Selektionsregime sowohl auf die Fälle anwendbar ist, in denen ein hoher Wert eines Merkmals die höchste Fitness impliziert (positive gerichtete Selektion, wie im Beispiel der Aggressivität) als auch ein niedriger Wert (negative gerichtete Selektion, z. B. Krankheiten oder andere maladaptive Merkmale). Bei positiver gerichteter Selektion ist erhöht das Ergebnis die phänotypischen Ebenen eines Merkmals in nachfolgenden Generationen, verringert aber nicht notwendigerweise seine Varianz. Wenn jedoch die Selektion die Mittelwerte zu ihren oberen Grenzen verschiebt, würde die Variation unweigerlich erschöpft werden – der Ceiling-Effect. Die gerichtete Selektion kann indes nicht unendlich ablaufen: Für viele Merkmale gibt es optimale Populations-

⁵Negative Selektion auf Heterozygoten ist besonders interessant, weil die Richtung der Selektion von der Frequenz der Allele vor der Selektion abhängt. Das Allel mit der höheren Frequenz würde so beeinflusst werden, dass seine Frequenz weiter steigen würde, das Gegenteil gilt für das Allel mit der niedrigeren Frequenz. Wenn die Allele vor der Selektion die exakt gleiche Frequenz haben (d. h., 0,5), wird ihre Frequenz unter Selektion nicht verändert. Obwohl diese Situation möglich ist, ist sie nicht sehr wahrscheinlich: Andere evolutionäre Prozesse (Mutation, Drift, Genfluss) würden schließlich dieses empfindliche Gleichgewicht verändern und die Frequenz eines bestimmten Allels erhöhen. Selbst kleine Veränderungen in der Frequenz würden es der Selektion ermöglichen zu wirken und schließlich die Variation an den betreffenden Loci zu erschöpfen.

werte – wenn sich weiterhin die Werte dieser Merkmale über das optimale Niveau hinaus erhöhen, werden sie nach und nach die Fitness verringern. Offensichtliche Beispiele für Körpermasse oder -größe kommen uns hier leicht in den Sinn. Wenn der phänotypische Wert eines Merkmals sein adaptives Optimum erreicht, beginnt die *stabilisierende Selektion* zu wirken. Diese Form der Selektion beeinflusst typischerweise die Merkmale, bei denen mittlere Werte mit der höchsten Fitness verbunden sind (wie Körpermasse bei der Geburt – eine sehr hohe und auch eine sehr niedrige Körpermasse sind mit einer geringeren Überlebenswahrscheinlichkeit verbunden; Karn & Penrose, 1951). Stabilisierende Selektion wirkt gegen die extremen Werte eines phänotypischen Merkmals; das bedeutet, dass sie das mittlere Niveau eines Merkmals nicht ändern wird, aber es wird dessen Variation verringern. Es gibt auch eine Form der Selektion, die aktiv die Variation eines Merkmals erhöht: *disruptive Selektion*. Diese Form der Selektion tritt auf, wenn beide Extreme (sowohl positiv als auch negativ) eines Merkmals die höchste Fitness (und daher mittlere Ebenen die niedrigste Fitness) haben. Wenn diese Selektion kontinuierlich auf großen Zeitskalen wirkt, wird sie schließlich unterschiedliche Morphe erzeugen, sogar bei einem quantitativen Merkmal. Ein Beispiel findet sich in den Gametengrößen (Randerson & Hurst, 2001). Bei vielen Arten, einschließlich des Menschen, sind die weiblichen Gameten groß, während die männlichen Gameten klein sind. Dies könnte das Produkt disruptiver Selektion sein: Die Gameten mittlerer Größe hatten die niedrigste Fitness und wurden daher durch Selektion eliminiert.

Wir haben gesehen, dass die zuvor beschriebenen Mechanismen der Selektion nicht notwendigerweise die genetische Variation eines Merkmals erschöpfen, nur die stabilisierende Selektion reduziert die genetische Variation. Es gibt Selektionsregimes, die aktiv genetische Variation aufrechterhalten: Diese werden allgemein als *variable Selektion* bezeichnet. Eine der breitesten und häufigsten Arten der variablen Selektion ist die *ausgleichende Selektion*. Dieser Selektionsmechanismus tritt auf, wenn die Selektion aktiv die Frequenz der Genallele auf einem bestimmten Optimum aufrechterhält. Das gängige Beispiel ist die *positive Selektion auf Heterozygoten*: Wenn Heterozygoten die höchste Fitness haben (dieses Beispiel bezieht sich immer noch auf den einzelnen Locus mit nur zwei Allelen), dann kann die Selektion kein Allel aus der Population entfernen. Stattdessen wirkt die Selektion gegen die Homozygoten, bis ein Gleichgewicht erreicht ist, bei dem eine Frequenz beider Allele als Ergebnis der anfänglichen Abnahme der Fitness in jedem Homozygoten festgelegt ist. Daher bleiben beide Allele in einer Population erhalten, und die genetische Variation eines Merkmals bleibt bestehen.

Ausgleichende Selektion kann wirken, wenn die Frequenz eines bestimmten Merkmals (und daher der Allele selbst) mit der Fitness eines Phänotyps zusammenhängt. Zum Beispiel können Raubtiere nur die Beute jagen, die einen Phänotyp hat, der in einer Population weniger häufig ist, z. B. Insekten mit einer bestimmten Farbe. In diesem Fall hätten häufigere Phänotypen einen adaptiven Vorteil, und eine *positive frequenzabhängige Selektion* würde eintreten. In der menschlichen Verhaltensökologie ist der entgegengesetzte Fall, die *negative frequenzabhängige Selektion*, vielleicht interessanter für die Forscher, weil sie

häufiger ist. Denken wir noch einmal über unser anfängliches Beispiel für eine natürliche Selektion nach: eine Situation, in der die Selektion möglicherweise positiv auf das Merkmal Aggressivität wirkt. Aggressives Verhalten kann unter bestimmten ökologischen Bedingungen adaptiv sein, aber wenn die positive gerichtete Selektion auf Aggressivität nicht durch einige Faktoren eingeschränkt würde, würde dies in einer Population resultieren, in der alle Individuen hoch aggressiv sind: Dies würde die durchschnittliche Fitness einer Population aufgrund hoher Sterblichkeit infolge von Tötungen innerhalb der Art erschöpfen. Einer dieser einschränkenden Faktoren kann die Frequenz des aggressiven Phänotyps sein: Aggressivität kann nur dann adaptiv sein, wenn die Anzahl der aggressiven Phänotypen in einer Population klein ist, während die Mehrheit der Individuen nicht aggressiv ist (d. h. kooperativ). Wenn die Frequenz der aggressiven Phänotypen einen bestimmten Schwellenwert erreicht, kann ihr Fitnesswert beginnen zu sinken, und die Selektion kann gegen aggressive Individuen wirken. Diese Hypothese steht im Einklang mit den beobachtbaren Aggressivitätsniveaus in menschlichen Gesellschaften: Obwohl Aggressivität existiert und ihre Folgen verheerend sein können, spiegelt das modale Verhaltensmuster beim Menschen kooperatives Verhalten wider, während Aggressivität relativ selten ist.

Frequenzabhängige Selektion ist ein Beispiel für soziale Evolution: die Situation, in der der Fitnesswert eines bestimmten Phänotyps von einigen Eigenschaften der Artgenossen abhängt (in diesem Fall die Frequenz anderer Phänotypen in einer Population). Wenn Aspekte der Umwelt die genetische Variation eines Merkmals aufrechterhalten, würde die *ausgleichende Selektion, die von der Umwelt heterogenität abhängt*, auf das Merkmal wirken. Einfach ausgedrückt, kann ein bestimmtes Verhalten unter bestimmten ökologischen Bedingungen adaptiv sein (d. h. die Fitness erhöhen), während das gleiche Verhalten in anderen ökologischen Nischen die Fitness verringern kann. Diese Art der Selektion ist theoretisch auch auf aggressives Verhalten anwendbar. Wenn eine Population in Umweltbedingungen existiert, in denen die Ressourcen reichlich vorhanden und die Raubtiere selten sind, dann kann aggressives Verhalten die Fitness erhöhen; wenn jedoch die Raubtiere in einem bestimmten Lebensraum häufig sind, dann kann vorsichtiges und kooperatives Verhalten am vorteilhaftesten für die Fitness sein. Einige Autoren gingen davon aus, dass die Umwelt heterogenität der hauptsächlichste ökologische Faktor ist, der die Variation in menschlichen Persönlichkeitsmerkmalen aufrechterhält (Penke et al., 2007).

Was passiert, wenn eine schädliche Mutation im Genotyp eintritt? Die intuitivste Antwort weist uns auf die negative gerichtete Selektion hin, die die Mutation schließlich aus der Population eliminieren würde. Diese Antwort ist jedoch, obwohl intuitiv, falsch. Die Selektion gegen die Mutation eliminiert das mutierte Allel nicht aus der Population – der Gleichgewichtszustand hinsichtlich der Frequenz eines mutierten und nicht mutierten Allels wird wieder erreicht. Wenn das mutierte Allel rezessiv ist, wird seine Frequenz im Gleichgewicht höher sein als das mutierte dominante Allel (obwohl die Frequenz des schädlichen mutierten Allels sicherlich niedriger sein wird als das nicht mutierte Allel). Ein weiteres Hindernis für die negative gerichtete Selektion auf schädliche mutierte Allele

ist die Rate der De-novo-Mutationen, die in jeder neuen Generation in die Genotypen eintreten. Der Gleichgewichtszustand zwischen Mutationen und der Selektion gegen sie wird als *Mutation-Selektion-Gleichgewicht* bezeichnet, und sein Ergebnis ist ebenfalls die Erhaltung der genetischen Variation. Die Anwendung für menschliche Phänotypen ist offensichtlich im Fall verschiedener Krankheiten, einschließlich der psychischen Krankheiten: Das Mutation-Selektion-Gleichgewicht kann erklären, warum die natürliche Selektion schädliche Allele, die mit psychischen Krankheiten assoziiert sind, nicht eliminieren kann, d. h. warum es trotz der Tatsache, dass psychische Störungen die Fitness beim Menschen verringern, immer noch eine genetische Komponente bei psychischen Krankheiten gibt (Keller & Miller, 2006).

Sexuelle Selektion

Sexuelle Selektion ist eine Unterart der natürlichen Selektion, hat jedoch einige spezifische Merkmale, die ihre detaillierte Beschreibung hier rechtfertigen. Frühe Naturforscher, einschließlich Darwin selbst, bemerkten, dass Organismen einige Eigenschaften haben, die nicht unbedingt das Überleben und die Langlebigkeit erleichtern; tatsächlich können einige morphologische Eigenschaften sogar das Überleben durch Einschränkung der physischen und motorischen Leistungsfähigkeit eines Individuums puffern. Der Pfauenschwanz ist sicherlich das bekannteste Beispiel. Darwin dachte, dass diese Merkmale trotz der Tatsache, dass sie das Überleben nicht ermöglichen, positiv von der Selektion beeinflusst werden könnten; die Selektion könnte sie jedoch bevorzugen, weil sie für das andere Geschlecht attraktiv sind (Darwin, 1871). In diesem Fall könnten diese Merkmale die Paarung und folglich den Fortpflanzungserfolg erleichtern. Warum sind bestimmte Merkmale für Mitglieder des anderen Geschlechts attraktiv? Die Hauptthese geht davon aus, dass das Vorhandensein sexuell entwickelter Merkmale ein Signal für einige zugrunde liegende Qualitäten eines Individuums darstellt, die in gewisser Weise adaptiv sind, weil sie zum Beispiel das genotypische Potenzial für Gesundheit und Langlebigkeit signalisieren.

Darwin erkannte zwei grundlegende Modi, in denen die sexuelle Selektion wirkt: die intrasexuelle und die intersexuelle Selektion. *Intrasexuelle Selektion* entsteht, wenn Mitglieder des gleichen Geschlechts um den Zugang zu Mitgliedern des anderen Geschlechts konkurrieren; dieses Geschlecht ist in der Regel, aber nicht ausschließlich, männlich. *Intersexuelle Selektion* führt zu einer Evolution im Wählerisch-Sein: Normalerweise ist ein Geschlecht wählerischer bei der Auswahl der Partner zur Fortpflanzung – dies sind oft, aber nicht ausschließlich, Weibchen (ich betone, dass dies nicht unbedingt der Fall ist, da es Arten gibt, bei denen Weibchen wettbewerbsfähiger sind und Männchen wählerischer; Forsgren et al., 2004; Jones et al., 2005a). Aus diesem Beispiel geht hervor, dass die sexuelle Selektion zu sexuellem Dimorphismus führt: Je höher das Ausmaß der sexuellen Selektion in der Population ist, desto unterschiedlicher werden die Ge-

schlechter sein – dies gilt für physiologische, morphologische und Verhaltensmerkmale.

Warum sollten Weibchen wählerischer sein als Männchen? Oft wird angenommen, dass dies eine Folge der höheren reproduktiven Investition der Weibchen ist. Ich habe bereits den Unterschied in den Gameten zwischen Männchen und Weibchen erwähnt: Die Produktion weiblicher Gameten erfordert mehr körperliche Energie im Vergleich zu männlichen Gameten. Weibchen zahlen auch einen höheren Preis in Bezug auf das Tragen der Schwangerschaft und die anfängliche somatische Investition in den Nachwuchs (z. B. das Füttern des Nachwuchses bei Säugetieren); tatsächlich zeigen Weibchen im Allgemeinen im Vergleich zu Männchen eine höhere elterliche Investition (Kokko & Jennions, 2008; Trivers, 1972). Daher könnten Weibchen davon profitieren, Männchen zu wählen, die einige Qualitäten besitzen, die sich in einer erhöhten Fitness des Nachwuchses ausdrücken würden, oder in den Tendenzen und Fähigkeiten der Männchen, sich an der elterlichen Investition zu beteiligen.

Ein umfassenderer und präziserer Blick auf die sexuelle Selektion wurde vor Kurzem vorgeschlagen – dies war das Ergebnis von theoretischen und empirischen Versuchen, alle signifikanten Parameter zu definieren, die die sexuelle Selektion bestimmen. Ein entscheidender Parameter ist die Anisogamie: die Tatsache, dass männliche und weibliche Gameten in ihrer Größe und Anzahl stark voneinander abweichen. Die Anisogamie ist wahrscheinlich die wichtigste biologische Bedingung, die den Einfluss der sexuellen Selektion in einer Population weiter vorantreibt (Jennions & Kokko, 2010). Wenn jedoch die Anisogamie der einzige Treiber der sexuellen Selektion wäre, dann wäre das Geschlechterverhältnis bei Erwachsenen in einer Population ausgeglichen; ein gleiches Geschlechterverhältnis (sowohl bei der Geburt als auch im Erwachsenenalter) ergibt sich aus der Fisher'schen Bedingung – der Tatsache, dass in sexuell reproduzierenden Arten jedes Individuum genau eine biologische Mutter und einen biologischen Vater haben muss. Der erste Parameter, der diese Annahme verletzt, ist der Geschlechterunterschied in den Sterblichkeitsraten: Wenn das Geschlechterverhältnis bei Erwachsenen ausgeglichen ist, dann kann es keine Unterschiede in den Sterblichkeitsraten zwischen den Geschlechtern geben, und das ist oft nicht der Fall. Daher können verschiedene Faktoren dazu beitragen, die Häufigkeit von erwachsenen Männern und Frauen in einer Population zu verändern, d. h. das *Geschlechterverhältnis bei Erwachsenen* zu verändern. Ein weiterer Indikator für die sexuelle Selektion ist das *operative Geschlechterverhältnis* – ich habe bereits erwähnt, dass Weibchen in der Regel höhere elterliche Investition tätigen verglichen mit Männchen. Dies umfasst Formen der postkopulatorischen Investition wie das Tragen der Schwangerschaft bei Weibchen. Höhere elterliche Investitionen führen dazu, dass befruchtete Weibchen im Paarungspool fehlen: Es gibt eine *Auszeit* (Clutton-Brock & Parker, 1992), in der Weibchen nicht weiter an der Paarung teilnehmen, bis sie bereit sind, wieder in den Paarungspool zurückzukehren. Das Fehlen von Weibchen verringert ihre Häufigkeit bei der Paarung und verändert dadurch das operative Geschlechterverhältnis.