

# Tierische Geschäfte



FRANS B.M. DE WAL

## Wenn es ums Geben und Nehmen geht, zeigen Menschen und Tiere die gleichen Verhaltensweisen: Sie kooperieren, revanchieren sich für Gefälligkeiten und begehren gegen Ungerechtigkeiten auf.

Diesen Artikel können Sie als Audiodatei beziehen, siehe: [www.spektrum.de/audio](http://www.spektrum.de/audio)

Von Frans B. M. de Waal

**K**aum bezieht ein Mensch einen Neubau, stehen schon die Interessenten vor seiner bisherigen Wohnung Schlange. Wer dort einzieht, macht abermals eine Wohnung frei, und so weiter. In einem voll besetzten Markt kann ein einziger freier Platz eine Kette von Umzügen auslösen.

Solche »Vakanzketten« sind auch im Tierreich zu beobachten. Beispiele sind verlassene Nisthöhlen von Spechten, leere Schneckenhäuser am Strand oder – besonders spektakulär – der Wohnungsmarkt der Einsiedlerkrebse.

Diese Tiere pflegen ihren weichen Hinterleib mit einem verlassenen Schneckenhaus zu schützen, das sie oft noch mit einer tentakelbewehrten Seeanemone bewaffnen. Da das Haus mit seinem Bewohner nicht mitwächst, hält ein Einsiedlerkrebs ständig Ausschau nach einem neuen, geräumigeren Quartier. Und hat er eins gefunden, stehen für das alte Haus die »Nachmieter« schon bereit.

Man kann also in Bezug auf die Schneckenhäuser durchaus von Angebot und Nachfrage sprechen. Nur ist das Verhalten ihrer Bewohner schwerlich als

ökonomische Aktivität zu bezeichnen. Einsiedlerkrebse handeln nicht miteinander, etwa nach dem Muster »Gib mir dein Haus, dann gebe ich dir diesen toten Fisch dafür«. Sie haben nicht einmal Hemmungen, Artgenossen gewaltsam aus ihren Behausungen zu vertreiben.

Unter anderen Tieren mit ausgeprägterem Sozialverhalten gibt es dagegen sehr wohl Verhandlungen, die auch in einem Austausch von Gütern und Dienstleistungen münden. Ihr wirtschaftliches Verhalten zeigt deutliche Parallelen zu dem der Menschen – und verhilft uns zu Einsichten in dessen Evolution.

### Eine neuartige Wirtschaftswissenschaft

Die klassische Wirtschaftstheorie betrachtet den Menschen als Nutzenmaximierer, dessen Verhalten von schierer Eigeninteresse geleitet wird – und sonst gar nichts, oder fast nichts. In seiner 1642 erstmals erschienenen Schrift »De Cive« (»Vom Bürger«) drückte dies der englische Philosoph Thomas Hobbes (1588–1679) so aus: »Von jedem Menschen nimmt man an, dass er von Natur aus das für ihn Gute anstrebt, das Gerechte aber nur in zweiter Linie, bei Ge-

legenheit und um des Friedens willen.« Nach dieser immer noch verbreiteten Ansicht ist die Gesellschaft ein Gebilde, das dem Streben nach individuellem Nutzen nachgeordnet ist. Unsere Vorfahren schlossen einen »Gesellschaftsvertrag« ab, weil dies für sie Vorteile brachte, nicht weil sie sich zueinander hingezogen fühlten.

Für einen Biologen ist dieses Geschichtsbild so falsch wie nur irgend möglich. Da wir von einer langen Ahnenreihe gesellig lebender Primaten abstammen, hat uns die Natur ein starkes Bedürfnis nach Zugehörigkeit zu einer Gruppe, nach Zusammenleben und Zusammenarbeiten mit Artgenossen mitgegeben, und das bestimmt in hohem Maße unser Verhalten gegenüber unresgleichen. Dass sich diese evolutionäre Erklärung zunehmend durchsetzt, ist vor allem dem Aufstieg der ökonomischen Verhaltensforschung (*behavioral economics*) zu verdanken. Diese neue Wissenschaft, zu der als wesentlicher Teil die experimentelle Ökonomie gehört, gibt der Untersuchung des tatsächlichen menschlichen Verhaltens Vorrang vor seiner Erklärung durch abstrakte Marktkräfte. Ihre Bedeutung wurde 2002 durch den ▷

◀ **Kapuzineraffen teilen Nahrung ebenso wie Schimpansen und Menschen. Dieses Verhalten tritt bei anderen Primaten nur selten auf. Es hat sich möglicherweise zugleich mit der organisierten Jagd entwickelt, die alle drei Spezies beherrschen. Ohne gemeinschaftlichen Gewinn gäbe es keine gemeinschaftliche Jagd. Hier bettelt ein halbwüchsiger Kapuzineraffe um Futter, indem er einem fressenden Männchen die hohle Hand unter Kinn hält.**

## IN KÜRZE

- ▶ Die neue Disziplin der **ökonomischen Verhaltensforschung** betrachtet das Wirtschaftsverhalten des Menschen als evolutionäres Erbe unserer Spezies.
- ▶ **Das Prinzip der Reziprozität** sowie Angebot und Nachfrage beeinflussen nicht nur den Handel mit Gütern und Dienstleistungen unter Menschen, sondern auch das entsprechende Verhalten von Tieren.
- ▶ **Emotionale Reaktionen** – etwa Empörung über unfaire Handlungen der Gegenseite – spielen beim wirtschaftlichen Verhalten von Menschen wie Tieren eine entscheidende Rolle.
- ▶ Verhaltensweisen wie **Altruismus**, deren Selektionsvorteil nicht unmittelbar ersichtlich ist, finden im Rahmen dieses Denkmodells eine einleuchtende Erklärung: Sie sind Teil unseres Erbes als kooperative Primaten.

▷ Wirtschaftsnobelpreis für zwei ihrer Gründer, Daniel Kahneman und Vernon L. Smith, gewürdigt (Spektrum der Wissenschaft 12/2002, S. 22).

In dem vorliegenden Artikel geht es um ökonomische Verhaltensforschung bei Tieren. Dieser Wissenschaftszweig steckt zwar noch in den Kinderschuhen, liefert jedoch bereits jetzt empirische Belege für den evolutionären Ansatz. Wir können zeigen, dass wesentliche Elemente menschlichen Wirtschaftsverhaltens wie Reziprozität – Gutes mit Gutem vergelten –, faires Teilen und Kooperation sich nicht auf unsere Spezies beschränken. Wahrscheinlich entwickelten sie sich bei anderen Tierarten, weil sie ihnen dieselben Selektionsvorteile bieten wie uns: Ein Individuum kann ein Optimum an Nutzen von einem anderen beziehen, ohne die gemeinsamen, für das Gruppenleben unabdingbaren Interessen zu beeinträchtigen.

Eine eindrucksvolle Demonstration solchen Verhaltens bot ein ungeplanter Zwischenfall bei einem Experiment an unserem Forschungszentrum, das nach seinem Gründer, dem einflussreichen Psychologen Robert M. Yerkes (1876–1956), benannt ist. Wir hatten Kapuzineraffen beigebracht, ein Brett auf Rollen, auf dem ein Futternapf stand, mit einer Zugstange zu sich hinzuziehen. Im nächsten Schritt machten wir durch ein

angehängtes Gewicht die ganze Anordnung so schwer, dass den Affen nichts übrig blieb als zusammenzuarbeiten (Bild S. 55).

Dies gelang auch zwei Weibchen namens Bias und Sammy, die wir in benachbarte, durch Maschendraht voneinander getrennte Käfige gesetzt hatten. Aber Sammy griff so gierig nach ihrer Belohnung, dass sie die Stange losließ, bevor Bias ihr Futter zu fassen bekam. Der Futterwagen samt Näpfen fuhr zurück und war nun außer Reichweite für Bias – was diese zu einem heftigen Wutanfall veranlasste. Nachdem sie sich etwa eine halbe Minute lang die Lunge aus dem Leib geschrien hatte, hörte Sammy auf zu kauen, griff nach ihrer Zugstange und half ihrer Genossin, den Wagen ein zweites Mal heranzuziehen.

**Hilfe ohne ersichtlichen Nutzen**

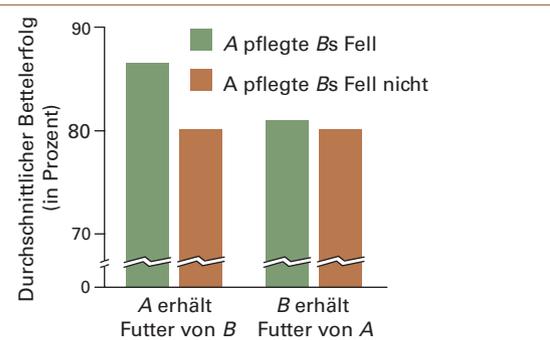
Dem eigenen Vorteil zuliebe kann sie das nicht getan haben, denn ihr Futternapf war ja nun leer. Vielmehr reagierte sie offenbar auf den Protest ihrer Käfignachbarin, der wiederum aus einer enttäuschten Erwartung resultierte. Eine derartige Handlungsweise kommt dem Verhalten von Einsiedlerkrebsen, denn sie zeigt Kooperation, Kommunikation und möglicherweise sogar ein Gefühl der Verpflichtung. Sammy schien zu spüren, dass die

Fairness ihr die Hilfeleistung gebot. Und das ist nicht wirklich überraschend angesichts der Tatsache, dass das Zusammenleben von Kapuzineraffen auf der gleichen Mischung aus Kooperation und Konkurrenz beruht, die auch menschliche Gesellschaften kennzeichnet.

Tiere wie Menschen helfen einander gelegentlich, ohne dass der Helfer einen ersichtlichen Nutzen davon hat. Wie könnte sich ein derartiges Verhalten in der Evolution herausgebildet haben? Wenn der Begünstigte ein Familienmitglied ist, fällt die Antwort relativ leicht: Was die Überlebenschancen meines Verwandten erhöht, begünstigt die Verbreitung seiner Gene – und damit meiner eigenen, denn wir beide haben einen großen Teil unserer Gene gemeinsam.

Zusammenarbeit unter nicht verwandten Individuen verspricht keine unmittelbaren genetischen Vorteile, kommt aber gleichwohl häufig vor. Eine frühe Erklärung bot der russische Fürst und Anarchist Pjotr Kropotkin (1842–1921) in seinem 1902 erschienenen Werk »Gegenseitige Hilfe in der Tier- und Menschenwelt«. Kropotkin postulierte einen natürlichen Hang zur Hilfsbereitschaft: Regiert das Prinzip Reziprozität (Hilfe auf Gegenseitigkeit) die Gemeinschaft, so ist das für jedes Mitglied von Nutzen, womit die Überlebenschancen jedes Einzelnen steigen. Doch erst 1971 arbeitete

FOTO: FRANS B. M. DE WAAL; GRAFIK: ALISON KENDALL



◀ Schimpansen geben einander Futter wie zum Beispiel diese Zweige ab, um sich für Gefälligkeiten wie Fellpflege erkenntlich zu zeigen. Wie das Diagramm zeigt, erhielt Schimpanse A von Schimpanse B mehr Futter, wenn er ihn am selben Morgen gelaust hatte. Umgekehrt sah der Wohltäter vom Morgen keinen Anlass zu besonderer Freigebigkeit. Die großzügigere Abgabe von Futter ist also nicht als Liebesbezeugung, sondern als Gegenleistung aufzufassen.

# Die Triebfedern der Reziprozität

Menschen und andere Tiere tun einander Gutes; und irgendwie, zumindest im Durchschnitt, kommt der Lohn der guten Tat ihrem Urheber zugute. Diese Reziprozität kann auf drei verschiedenen Wegen zu Stande kommen:

## Symmetrie

»Wir sind Freunde«



**Wechselseitige Zuneigung** veranlasst beide Beteiligten, einander Wohltaten zu erweisen. Über das tägliche Geben und Nehmen müssen sie nicht Buch führen, solange die Beziehung insgesamt befriedigend bleibt. In der Natur vermutlich die häufigste Form der Reziprozität; typisch für die engsten Beziehungen von Menschen wie Schimpansen.

Beispiel: Befreundete Schimpansen halten engen Kontakt, betreiben Fellpflege und stehen sich gegenseitig im Kampf bei.

## Haltung

»Wenn du nett bist, bin ich auch nett«



**Jeder nimmt die Haltung** seines Gegenübers ein und revanchiert sich auf der Stelle für geleistete Dienste. Diese Form der unmittelbaren Reziprozität kommt bei Affen vor. Menschen verfahren häufig Fremden gegenüber nach diesem Muster.

Beispiel: Ein Kapuzineraffe gibt einem Artgenossen Futter ab, wenn er ihm beim Heranschaffen geholfen hat.

## Berechnung

»Was hast du in letzter Zeit für mich getan?«



ROBERTO OSTI

**Die Beteiligten führen**, für jeden Partner getrennt, Buch über erbrachte und empfangene Leistungen und entscheiden danach, bei wem sie sich revanchieren. Dieser Mechanismus ist typisch für Schimpansen und verbreitet zwischen Menschen in losen und beruflichen Beziehungen.

Beispiel: Schimpansen, die zuvor einen Nahrungsbesitzer gelaust haben, werden von diesem mit einem Happen Futter entlohnt.

der Biologe Robert L. Trivers, damals an der Harvard-Universität, dieses Prinzip mit moderner Begriffsbildung zu seiner Theorie des reziproken Altruismus aus.

Trivers argumentierte, dass ein Helfer dann und nur dann einen – fortpflanzungsrelevanten – Vorteil aus seiner Handlung zieht, wenn der Begünstigte sich später für den Gefallen revanchiert. Also muss er darauf achten, dass er seine Güte nicht an Leute verschwendet, von denen er keine Gegenleistung erwarten kann: »Laust du mich, dann lause ich dich«, und sonst eben nicht. Lässt sich eine solche Unterscheidung in Hilfswürdige und -unwürdige im Verhalten von Tieren nachweisen?

In der Tat. Die einfachste Form ist die Koalition, die bei vielen Affenarten zu beobachten ist: Zwei oder mehr Tiere verbünden sich gegen ein drittes. Forscher haben auch die gegenseitigen Wohltaten innerhalb einer Affenhorde sorgfältig ausgezählt und gefunden, dass die Hilfeleistungen von A für B positiv mit denen von B für A korrelieren. Be-

treibt also ein Affe oder sonst ein soziales Tier eine »innere Buchführung«, sodass er – wie ein Mensch – stets weiß, wie viel er jedem seiner Genossen schuldig ist und umgekehrt?

## Eigentum wird respektiert

Wohl kaum. Es genügt, wenn er seine soziale Welt in bevorzugte »Freunde« und wenig beachtete »Nichtfreunde« aufteilt. Wenn diese Empfindungen auf Gegenseitigkeit beruhen, dann bringt die Hilfe entweder auf die Dauer etwas ein, oder sie findet nicht statt und kostet damit auch nichts. Solche Symmetrien können die Reziprozität erklären, die man bei Fischen, Blut spendenden Vampirfledermäusen (Spektrum der Wissenschaft 4/1990, S. 100), Delfinen und etlichen Affen beobachtet.

Eine echte innere Buchführung ist bisher nur bei Schimpansen nachgewiesen worden. In freier Wildbahn machen sie manchmal gemeinsam Jagd auf Stummelaffen; gewöhnlich erwischt einer der Jäger die Beute, worauf er sie in Stücke

reißt und verteilt. Doch nicht jedes Tier der Gruppe erhält ein Stück; sogar der Chef der Gruppe bittet umsonst, wenn er sich nicht an der Jagd beteiligt hat. Dieses Verhalten spricht schon als solches für Reziprozität: Wer mitgeholfen hat, genießt offensichtlich Vorrang beim Verteilen der Beute.

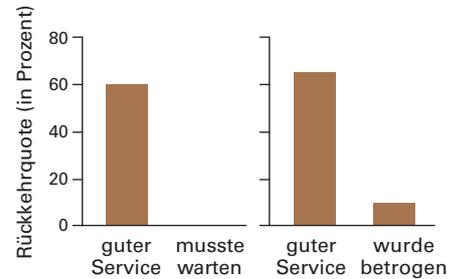
Wir wollten den hier wirkenden Mechanismen auf die Spur kommen. Dazu nutzten wir die Bereitschaft dieser Primaten zum Teilen – die sie auch in Gefangenschaft zeigen –, indem wir einem der Schimpansen in unserer Kolonie eine Wassermelone oder einige belaubte Zweige übergaben. Um den Besitzer bildete sich rasch eine Traube von Genossen, denen er von seiner Leckerei abgab, bald gefolgt von sekundären Grüppchen um Tiere, die einen größeren Anteil hatten ergattern können, bis schließlich jeder etwas abgekrigelt hatte.

Es kommt praktisch nicht vor, dass ein Schimpanse einem anderen mit Gewalt etwas Essbares wegnimmt. Eigentum wird respektiert. Ein bettelndes Tier ▶



FOTO: NATIONAL GEOGRAPHIC IMAGE COLLECTION, TIM LAMAN; GRAFIK: ALISON KENDALL

Ein Putzerlippfisch knabbert Parasiten im Maul eines großen Klientenfisches ab. Nicht ortsgebundene Fische kehren selten als Kunden zur Station eines Putzerfisches zurück, wenn dieser sie warten ließ (Diagramm links) oder betrogen (rechts), das heißt ihm ein Stück gesundes Gewebe herausbiss. Im Allgemeinen bedienen Putzerfische Wanderfische besser als ortstreue, da Letztere sich ihre Putzerstation nicht aussuchen können.



▷ streckt die Hand mit der Handfläche nach oben aus, wie ein menschlicher Bettler, und quengelt dazu (Bild S. 50). Aggressive Auseinandersetzungen sind selten, und wenn sie vorkommen, ist fast immer der Nahrungsbesitzer der Urheber. Er schlägt einem unerwünschten Bettler einen schweren Ast auf den Kopf oder schreit ihn so lange an, bis der sich aus dem Staub macht. Unabhängig vom sozialen Rang bestimmt stets der Besitzer von Nahrung über deren Verteilung.

Anhand von fast 7000 solcher Interaktionen analysierten wir, ob die Spendenbereitschaft eines Besitzers gegenüber einem bestimmten Bettler mit einer zuvor von diesem empfangenen Gunst zusammenhing. An den Tagen mit Nahrungsexperimenten zeichneten wir morgens die gegenseitige Fellpflege (*grooming*) genau auf. Und siehe da: Hatte beispielsweise das ranghöchste Männchen Socko am Morgen Mays Fell sorgfältig gepflegt, stiegen seine Chancen beträchtlich, am Nachmittag einige Zweige von ihr zu bekommen (Bild S. 52).

Unsere Studie deckte damit erstmals einen systematischen Zusammenhang zwischen Leistungen und Gegenleistungen auf. Der Tausch von Nahrung gegen Körperpflege erwies sich als partnerspezifisch; das heißt, in unserem Beispiel kam Mays Freigebigkeit ausschließlich Socko zugute, der sie gelaust hatte, und keinem anderen Tier. Es lag also weder daran, dass May einen besonders großzügigen Tag gehabt hätte, noch dass Socko zu ih-

ren Freunden zählte; denn das wechselt bei Schimpansen von Tag zu Tag.

Diese Form der Reziprozität setzt nicht nur ein Gedächtnis voraus, in dem frühere Ereignisse und Interaktionen gespeichert werden, sondern auch eine bestimmte emotionale Färbung gewisser Gedächtnisinhalte, die freundliches Verhalten auslöst. Unter Menschen pflegt man diese Färbung als Dankbarkeit zu bezeichnen, und es gibt keinen Grund, sie bei Schimpansen anders zu nennen.

**Wer ein holdes Weib errungen ...**

Ob Affen auch so etwas wie Verpflichtung empfinden, ist noch unklar. Ein bemerkenswertes Indiz liefert allerdings die Beobachtung, dass die Bereitschaft, sich für Gefälligkeiten erkenntlich zu zeigen, nicht in allen Beziehungen gleich ausgeprägt ist. Bei Affen, die ohnehin ständig zusammenhocken und sich gegenseitig lausen, macht eine einzelne Fellpflegesitzung keinen großen Unterschied. Wahrscheinlich tun sie einander täglich so viele Nettigkeiten an, dass sie darüber nicht Buch führen, sondern dem oben erwähnten »Freunde«-Schema folgen. Nur in weniger engen Beziehungen wie der zwischen Socko und May sticht das Grooming als etwas Besonderes heraus, das eine Belohnung verdient.

Auch wir Menschen achten gegenüber Fremden und Arbeitskollegen stärker auf eine ausgeglichene Bilanz zwischen Geben und Nehmen als bei guten Freunden und Familienangehörigen. Ein

derartiges Aufrechnen in engen Beziehungen, etwa in einer Ehe, droht sogar das Vertrauen zu beeinträchtigen.

Geben und Nehmen unter Primaten bezieht sich auf eine große Vielfalt von Waren und Dienstleistungen: Fellpflege, Sex, Beistand im Kampf, Nahrung, Nachwuchsbetreuung und so weiter – kein Vergleich mit dem simplen Wohnungsmarkt der Einsiedlerkrebse. Um in diesem »Dienstleistungsmarkt«, wie ich ihn in meinem Buch »Unsere haarigen Vettern« genannt habe, bestehen zu können, muss jeder Einzelne sich mit Höherrangigen gut stellen, Grooming-Partnerschaften pflegen und – falls er Ehrgeiz hat – sich mit Gleichgesinnten zusamm tun. Schimpansenmänner gehen Bündnisse ein, um das führende

Ein Kapuzineraffe ist eher bereit, einem kooperierenden Partner Futter abzugeben als einem nicht kooperativen. Im Experiment sitzen die Tiere in durch Maschendraht abgeteilten Käfigen. An dem (auf Rollen beweglichen) Brett mit den Futternäpfen hängt ein so schweres Gegengewicht, dass die Affen es nur mit vereinten Kräften zu sich herziehen können. Der »Zuarbeiter« (links), dessen durchsichtiger Napf erkennbar leer ist, arbeitet für den »Gewinner«. Der teilt im Allgemeinen den Inhalt seines Napfs mit dem Zuarbeiter – sonst würde dessen Hilfsbereitschaft nachlassen.

► Pavianweibchen bezahlen mit Fellpflege für einen Blick auf ein Neugeborenes; je weniger Babys vorhanden sind, desto länger müssen die Interessenten Fellpflege betreiben. Wie im menschlichen Geschäftsleben treibt die Knappheit einer Ware deren Preis nach oben.



S. P. HENZI

Männchen vom Thron zu stürzen. Das ist ein riskantes Unterfangen, vor allem, wenn es gelingt. Denn nach einem Machtwechsel muss der neue Gruppenchef seine Unterstützer zufrieden stellen: Ein Alpha-Männchen, das die Privilegien der Macht, vor allem den Zugriff auf weibliche Wesen, exklusiv für sich beansprucht, wird seine Position nicht lange behalten. Schimpansen beherrschen die Kunst des Herrschens, ohne je Machiavelli gelesen zu haben.

### ... hat sie nie für sich allein

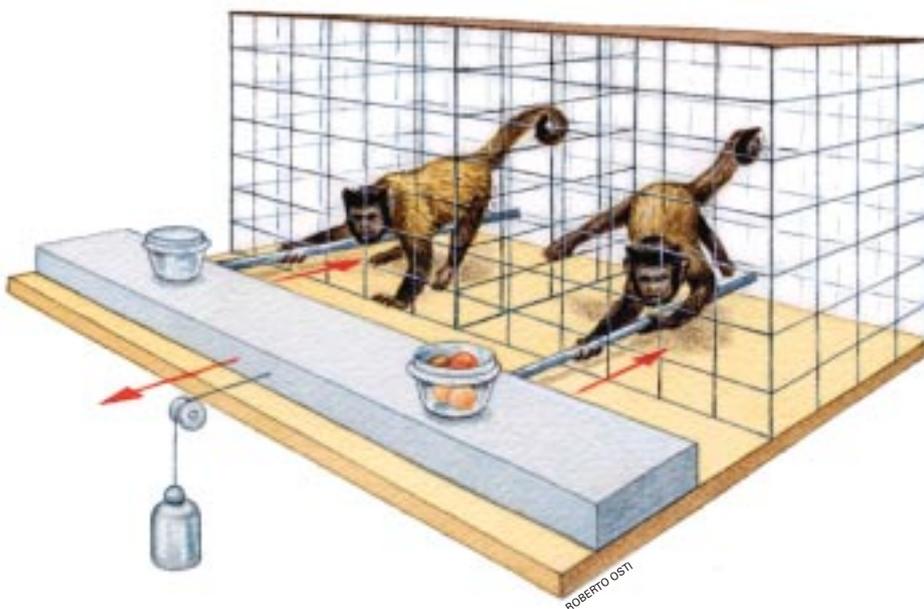
Jedes Individuum sucht nach dem besten Partner für die schönen Dinge des Lebens und bietet sich selbst als Partner an: Das lässt sich als ein von Angebot und Nachfrage gesteuerter Markt verste-

hen. Eben dieses Konzept verfolgten Ronald Noë von der Louis-Pasteur-Universität in Straßburg und Peter Hammerstein, Forschungsgruppenleiter am Institut für Theoretische Biologie der Humboldt-Universität Berlin, als sie vor zehn Jahren am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Seewiesen ihre Theorie vom biologischen Markt entwickelten. Unter der Voraussetzung, dass die handelnden Personen ihre Partner frei wählen können, besagt sie unter anderem, dass der Wert von Gütern wie Partnern mit deren Verfügbarkeit schwankt. Inzwischen wurde die Theorie durch zwei Studien bestätigt: eine zum Babymarkt bei Pavianen, die andere zur Dienstleistungsqualität bei Putzerlippfischen.

Wie alle weiblichen Primaten fühlen sich Pavianweibchen unwiderstehlich nicht nur zu ihren eigenen Jungen, sondern auch zu denen anderer Weibchen hingezogen. Sie begrüßen sie mit liebevollen Grunzlauten und versuchen sie zu berühren. Die Mutter indes schützt ihr kostbares Kind eifersüchtig gegen alle Annäherungsversuche. Um dennoch in seine Nähe zu gelangen, lausen die interessierten Weibchen die Mutter und versuchen dabei einen Blick auf das Baby zu erhaschen – ein Wunsch, dem die Mutter nach einer entspannenden Fellpflege eher nachzugeben bereit ist. Die Lausende erkaufte sich also durch ihre Dienstleistung Zeit mit dem Baby (Bild oben).

Nach der Theorie vom biologischen Markt steigt der Preis der Babyzeit, wenn die Babys knapp sind. Tatsächlich bestätigten Louise Barrett von der Universität Liverpool und Peter Henzi von der Universität von Zentral-Lancashire in Preston in einer Studie an wilden Tschakmas (eine Pavianart) in Südafrika, dass Mütter in geburtenarmen Gruppen einen höheren Preis – längere Fellpflege – zu erzielen vermochten als Mütter, in deren Umfeld es von Babys wimmelte.

Putzerlippfische (*Labroides dimidiatus*) sind kleine Meeresbewohner, die sich von den Hautparasiten größerer Fische ernähren. Jeder Putzer besitzt am Riff einen festen Ort, seine »Putzstation«. Die Kunden suchen diese auf und verharren in einer Haltung, die dem Putzer seine Arbeit erleichtert, spreizen etwa die Brust- ►



ROBERTO OSTI

▷ flossen und sperren das Maul auf. Der Putzer knabbert die Schmarotzer von der Haut, den Kiemen und sogar aus der Mundhöhle des Kundenfisches. Davon wird er satt und der Putzkunde saniert, mit Nutzen für beide Seiten (Bild S. 54).

Zuweilen ist der Kundenandrang so groß, dass sich eine Warteschlange bildet. Und es gibt Stammkunden und Laufkunden. Erstere gehören zu Arten mit kleinen, eng umgrenzten Revieren; ihnen bleibt nichts übrig, als ihren örtlichen Putzer aufzusuchen. Die andern dagegen haben entweder ein größeres Revier oder unternehmen ausgedehnte Wanderungen, weshalb sie zwischen verschiedenen Putzstationen wählen können.

Redouan Bshary, damals am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Seewiesen, hat umfassende Beobachtungen von Putzerfischen am Riff, aber auch aufschlussreiche Laborexperimente durchgeführt. Seine wissenschaftlichen Arbeiten darüber lesen sich wie ein Handbuch für Kleinunternehmer. Die Laufkunden neigen dazu, die Putzstation zu wechseln, wenn ihr Putzer sie zu lange warten lässt oder gar anbeißt. Das scheinen die Putzerlippfische irgendwie zu wissen; denn sie bedienen wandernde Fische besser als ortstreu. Treffen Kunden beider Arten zeitgleich bei ihm ein, bekabbert er fast immer den Wanderfisch zuerst. Da die reviergebundenen Fische keine Alternative haben, kann er sie warten lassen. Und es gibt eine Sorte Kunden, die der Putzerfisch nie betrügt: Raubfische. Denn die verschlucken den Dienstleister, wenn ihnen der Service missfällt. Es ist also sehr vernünftig, gegenüber diesem Kundenkreis – in Bsha-

rys Worten – die »Strategie der bedingungslosen Kooperation« zu praktizieren.

Systeme auf Gegenseitigkeit sind offenbar anfällig für »Trittbrettfahrer«, also solche, die mehr nehmen als geben. Wie eine Gemeinschaft es vermeidet, an einer übermäßigen Schnorrerei zu Grunde zu gehen, ist seit Langem ein zentrales Problem der Verhaltensforschung. Eine denkbare und unter Menschen auch praktizierte Lösung ist die Bestrafung: Mitglieder der Gemeinschaft treiben Aufwand, nehmen also Nachteile für sich selbst in Kauf, um den als Übeltätern Erkannten noch größere Nachteile zuzufügen; die Aussicht darauf wiederum veranlasst jedermann, sich normgerecht zu verhalten (Spektrum der Wissenschaft 3/2002, S. 52). Bestrafung in diesem – verallgemeinerten – Sinn ist unter Tieren noch nicht nachgewiesen worden.

### Hilfe gegen Entlohnung

Aber es gibt eine einfachere Lösung. Statt den zu verhauen, der mir das Schäufelchen weggenommen hat (und dabei möglicherweise den Kürzeren zu ziehen), spiele ich einfach nicht mehr mit ihm, sondern mit jemand anderem. Unter der Voraussetzung einer freien Partnerwahl kann ein Tier die unbefriedigende Beziehung beenden und sie durch eine profitablere ersetzen. Auch erwachsene Menschen bringen Trittbrettfahrern wenig Sympathie oder Vertrauen entgegen und gehen auf Abstand zu ihnen.

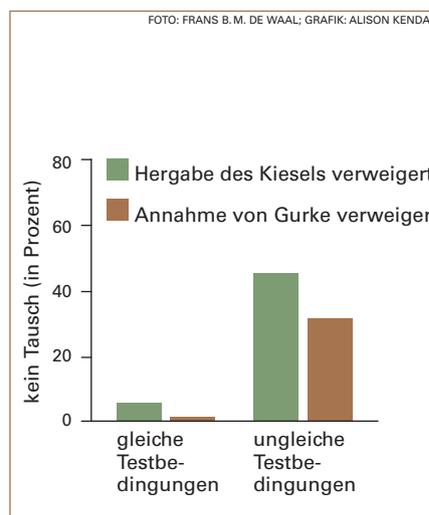
Um Nutzen aus Kooperation zu ziehen, muss man das, was man gibt, mit dem vergleichen können, was man empfängt. Sind Tiere zu einer solchen Kos-

ten-Nutzen-Analyse im Stande? Eine Antwort auf diese Frage suchten wir wieder mit Hilfe unserer Kapuzineraffen. Im Freiland gehen diese Tiere gemeinsam auf die Jagd nach Eichhörnchen; doch der gesamte Ertrag der Mühe landet in den Händen desjenigen, der das Wild letztlich erwischt hat. Behielte der die Beute für sich, würden die anderen künftig wenig Neigung zur Mitarbeit zeigen. Daher teilen Kapuzineraffen Fleisch aus denselben Gründen wie Schimpansen (und Menschen): ohne gemeinschaftlichen Lohn keine gemeinschaftliche Jagd.

Diese Situation konstruierten wir im Labor nach. Wie in der eingangs geschilderten Szene saßen zwei Affen, getrennt durch Maschendraht, nebeneinander vor einem Rollwagen, den sie nur mit vereinten Kräften zu sich heranziehen konnten (Bild S. 55). Allerdings legten wir nur einem der beiden – dem »Gewinner« – Apfelstücke in seinen Futternapf. Der Napf seines Partners – des »Zuarbeiters« – war leer, und da wir durchsichtige Futternäpfe verwendeten, war das für alle Beteiligten offensichtlich. Der Zuarbeiter legte sich also ausschließlich zum Nutzen des Gewinners ins Zeug. Vorangegangene Tests hatten gezeigt, dass Nahrungsbesitzer gelegentlich Futter an die Abtrennung brachten und ihren Nachbarn durch den Maschendraht danach greifen ließen. In seltenen Fällen schoben sie dem anderen sogar Stücke hinüber.

Wir stellten zwei Testbedingungen einander gegenüber. Entweder hatten beide Tiere eine Zugstange und mussten gegen ein schweres Gewicht arbeiten; oder nur der Gewinner hatte eine Stange, und das Gewicht war so, dass er es al-

▶ **Kapuzineraffen haben einen ausgeprägten Geschmack.** Sie bevorzugen beispielsweise Obst gegenüber Gemüse wie Sellerie, den dieser Affe gerade so nachdenklich verzehrt. Affen, die gelernt hatten, einen Kiesel gegen ein Gurkenstückchen einzutauschen, taten dies bereitwillig, solange der Artgenosse im Nachbarkäfig ebenfalls Gurke erhielt (im Diagramm »gleiche Testbedingungen«). Erhielt dieser jedoch eine Traube, während sie selbst weiterhin Gurke bekamen (»ungleiche Testbedingungen«), protestierten sie gegen die »unfaire Bezahlung«. Sie wiesen die Gurke zurück, warfen sie manchmal sogar aus dem Käfig oder verweigerten die Hergabe des Kiesels.



*ANZEIGE*



▷ lein bewältigen konnte. Es stellte sich heraus, dass der Gewinner nach einer Gemeinschaftsanstrengung öfter das Futter teilte als nach einer Soloaktion; er entlohnte also seinen Partner für den empfangenen Beistand. Überdies stellten wir fest, dass Teilen die künftige Zusammenarbeit beeinflusst. Da die Erfolgsrate eines Paares sank, wenn der Gewinner nicht teilte, war die Bezahlung des Zuarbeiters ein Gebot der Klugheit.

### Gurken gegen Kieselsteine

Sarah F. Brosnan, eine meiner Kolleginnen am Yerkes-Forschungszentrum, ging noch einen Schritt weiter, indem sie die Reaktionen auf verschiedene Aufteilungsbedingungen erforschte. Zunächst brachte sie Kapuzineraffen das Tauschen bei. Sie gab einem Tier einen Kieselstein und hielt ihm dann ein Gurkenstück im Austausch gegen das Steinchen hin. Die Affen begriffen das Tauschprinzip rasch. Zwei von ihnen, nebeneinander sitzend, tauschten mit der Forscherin munter Kiesel gegen Gurke.

Die Dinge nahmen jedoch eine unerwartete Wendung, als einer von ihnen plötzlich Weintrauben, der andere aber weiterhin Gurke erhielt. Trauben sind ein viel begehrteter Leckerbissen. Die Affen, die sich bislang bereitwillig für Gurke angestrengt hatten, traten plötzlich in den Streik. Als sie sahen, dass der andere besser wegkam, ließ nicht bloß ihre Tauschwilligkeit deutlich nach; sie gerieten in heftige Erregung und schleuderten die Kiesel, zuweilen sogar die Gurkenstückchen aus dem Experimentalkäfig. Ein normalerweise nie verschmähtes Futter hatte in ihren Augen jeden Reiz verloren (Bild S. 56).

Ungerechte Bezahlung zurückzuweisen – wie es auch Menschen tun – wider-

spricht den Annahmen der klassischen Wirtschaftswissenschaft. Wer einzig Profitmaximierung im Sinn hat, nimmt, was er kriegen kann, ohne sich von Zorn oder Neid beeinflussen zu lassen; immerhin ist eine Gurkenscheibe eindeutig besser als nichts. Dagegen geht die ökonomische Verhaltensforschung davon aus, dass die Evolution Emotionen hervorgebracht hat, die den Gemeinschaftssinn fördern und bewahren, und dass diese Emotionen das Verhalten tief greifend beeinflussen. Kurzfristig mag es irrational scheinen, sich darum zu scheren, was die anderen bekommen, doch auf lange Sicht bewahrt es einen davor, ausgenutzt zu werden. Und das ist entscheidend für eine langfristige Zusammenarbeit.

Es wäre indes überaus mühsam, ständig darüber zu wachen, wer wem welche Gefälligkeiten erweist und wer davon profitiert, vor allem, wenn es viele Gefälligkeiten sind. Aus diesem Grund treffen Menschen andere Vorkehrungen gegen Übervorteilung und Ausbeutung: Sie gehen freundschaftliche Bindungen zu erprobten und bewährten Partnern ein, etwa Ehegatten und engen Freunden. Haben wir jemandem unser Vertrauen geschenkt, lockern wir die Spielregeln. Nur bei Partnern, denen wir nicht so nahe stehen, führen wir innerlich Buch und reagieren heftig, mit dem Vorwurf »unfair«, auf große Abweichungen vom Gleichgewicht.

Die gleiche Abhängigkeit von der sozialen Distanz war auch bei Schimpansen zu beobachten. Als Sarah Brosnan mit ihnen das Tauschexperiment mit Trauben und Gurkenstücken durchführte, kamen die heftigsten Reaktionen von Schimpansen, die einander erst seit relativ kurzer Zeit kannten, während die Mitglieder einer seit mehr als dreißig Jahren zusam-

menlebenden Kolonie kaum eine Regung zeigten. Je größer die Vertrautheit untereinander, desto größer ist wahrscheinlich die Zeitspanne, über die Schimpansen ihre gegenseitigen Beziehungen bewerten. Nur lockere Bindungen unterliegen täglichen Schwankungen.

Alle Wirtschaftssubjekte, ob menschliche oder tierische, müssen zwei Probleme bewältigen: die Verhinderung von Schmarotzertum und die Aufteilung gemeinsam erzielter Erträge. Die Lösungen zeichnen sich durch zwei Merkmale aus: Mensch und Tier teilen am großzügigsten mit denjenigen, die ihnen am meisten geholfen haben, und sie reagieren mit heftigen emotionalen Ausbrüchen auf enttäuschte Erwartungen und Regelverletzungen.

Eine wirklich evolutionstheoretisch begründete Wirtschaftswissenschaft trägt diesem Befund Rechnung: Wir befolgen die goldene Regel (»Was du nicht willst, das man dir tu ...«) nicht nebenher und gelegentlich, wie Hobbes glaubte, sondern weil sie zu unserem evolutionären Erbe als kooperative Primaten gehört. <



**Frans B. M. de Waal** ist Professor für Primatenverhalten an der Emory University in Atlanta (Georgia) und leitet das Living Links Center am Nationalen Yerkes-Primatenforschungszentrum, das dieser Universität angegliedert ist. Sein Forschungsgebiet umfasst das Sozialverhalten und die kognitiven Fähigkeiten von Schimpansen, Bonobos und anderen Affen, insbesondere Kooperation, Konfliktlösung und Kultur.

Eine schöne Verwandtschaft. Das Familienleben der Menschenaffen. Von Frans de Waal. Nymphenburger, München 2004

Our inner ape. A leading primatologist explains why we are who we are. Von Frans de Waal. Riverhead Books, 2005

Choosy reef fish select cleaner fish that provide high-quality service. Von R. Bshary und D. Schäfer in: Animal behaviour, Bd. 63, Nr. 3, S. 557, 2002

Infants as a commodity in a baboon market. Von S. P. Henzi und L. Barrett in: Animal behaviour, Bd. 63, Nr. 5, S. 915, 2002

Payment for labour in monkeys. Von Frans de Waal und Michelle L. Berger in: Nature, Bd. 404, S. 563, 6. April 2000

The chimpanzee's service economy: food for grooming. Von Frans de Waal in: Evolution and human behavior, Bd. 18, Nr. 6, S. 375, 1997

Weblinks zu diesem Thema finden Sie bei [www.spektrum.de](http://www.spektrum.de) unter »Inhaltsverzeichnis«.