LEHRBUCH

Peter M. Kappeler

Verhaltens-biologie

5. Auflage

Springer Spektrum

Verhaltensbiologie

Peter M. Kappeler

Verhaltensbiologie

5. Auflage

Springer Spektrum

Peter M. Kappeler
Abteilung Verhaltensökologie und
Soziobiologie
Deutsches Primatenzentrum und Universität
Göttingen
Göttingen, Deutschland

ISBN 978-3-662-60545-5 ISBN 978-3-662-60546-2 (eBook)
https://doi.org/10.1007/978-3-662-60546-2

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

© Springer-Verlag GmbH Deutschland, ein Teil von Springer Nature 2006, 2009, 2012, 2017, 2020
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.

Einbandabbildung: Rainer Strobel

Planung/Lektorat: Stefanie Wolf
Springer Spektrum ist ein Imprint der eingetragenen Gesellschaft Springer-Verlag GmbH, DE und ist ein Teil von Springer Nature.
Die Anschrift der Gesellschaft ist: Heidelberger Platz 3, 14197 Berlin, Germany

Vorwort zur 5. Auflage

Als junger Doktorand im ausgehenden letzten Jahrhundert war das Leben noch übersichtlich. In der Bibliothek meiner Universität wurden jeden Dienstag die neusten Exemplare der Fachzeitschriften ausgelegt, sodass man sich in zwei bis drei Stunden einen Überblick über die wichtigsten neuen Veröffentlichungen in der Verhaltensbiologie (in den weniger als zehn relevanten Journalen) verschaffen konnte. Heute erscheint das Feld dagegen aufgrund der Vielzahl an Journalen mit viel höherem Publikationstakt so unübersichtlich, dass es junge Studierende eigentlich nur einschüchtern kann. Ich selbst kann auch nur einen Bruchteil dieser Informationsfülle verarbeiten und daher auch nicht alle aktiven Forschungsthemen der Verhaltensbiologie gebührend darstellen. Ich hoffe aber trotzdem, dass die Inhalte in diesem Lehrbuch alle wichtigen Themen der Verhaltensbiologie abdecken und sowohl den Studierenden als auch an der einen oder anderen Stelle den Dozierenden einen hilfreichen Einstieg bzw. Überblick über diese faszinierende Disziplin ermöglichen.

In die Überarbeitung für die 5. Auflage sind zahlreiche Erfahrungen aus der Lehre in einem für mich neu zu unterrichtenden Bachelor-Modul eingeflossen. So enthält diese Auflage jetzt unter anderem ein neu strukturiertes Kapitel, das Grundlagen der Evolutionsbiologie und Life-History-Theorie vermittelt (► Kap. 3); aber auch die evolutionären Grundlagen der sexuellen Selektionstheorie (► Kap. 8) und die Entwicklung und Kontrolle des Verhaltens (► Kap. 12) wurden komplett überarbeitet. In allen anderen Kapiteln wurden zahlreiche Beispiele aktualisiert und die Anzahl der Zitate im Text zugunsten einer verbesserten Leserlichkeit reduziert.

Mein Dank für die Unterstützung bei dieser Überarbeitung gilt fünf Damen: Hilfreiche Hinweise von Silke Kipper und Claudia Fichtel haben dazu beigetragen, manche Konzepte besser zu erklären. Stefanie Wolf und Carola Lerch danke ich für ihre stets hilfsbereite und verständnisvolle Begleitung von der Verlagsseite. Mein besonderer Dank gilt wie immer Ulrike Walbaum, die nicht nur das ganze Buch (zum x-ten Mal) Korrektur gelesen hat, sondern auch alle Abbildungen und Referenzen bearbeitet und überprüft hat. Danke Ulli – ohne Dich wäre dieses Buch nicht möglich gewesen!

Peter M.Kappeler
Sydney
im November 2019

Inhaltsverzeichnis

I Grundlagen

1 **Verhaltensbiologie: Inhalte und Geschichte** ... 3
1.1 Was ist Verhalten? ... 4
1.2 Warum Verhaltensforschung? ... 6
1.3 Geschichte der Verhaltensbiologie: ein kurzer Überblick ... 8
1.4 Zusammenfassung ... 14
Literatur ... 14

2 **Methoden und Konzepte der Verhaltensbiologie** ... 17
2.1 Klassische Methoden ... 18
2.2 Moderne Konzepte ... 22
2.3 Zusammenfassung ... 32
Literatur ... 32

3 **Verhalten, Evolution und Life Histories** ... 33
3.1 Grundlagen der Evolutionsbiologie ... 34
3.2 Diversität der Lebenszyklen ... 37
3.3 Verhalten und Fitness: die vier Probleme ... 51
3.4 Zusammenfassung ... 52
Literatur ... 52

II Überlebensstrategien

4 **Grundfunktionen und Verhalten** ... 57
4.1 Homöostasis ... 58
4.2 Einteilung von Zeit und Energie ... 71
4.3 Zusammenfassung ... 75
Literatur ... 76

5 **Orientierung in Zeit und Raum** ... 79
5.1 Orientierung in der Zeit ... 80
5.2 Orientierung im Raum ... 89
5.3 Zusammenfassung ... 102
Literatur ... 103

6 **Habitat- und Nahrungswahl** ... 105
6.1 Habitatwahl ... 106
6.2 Nahrungswahl ... 115
6.3 Nahrungskonkurrenz ... 123
6.4 Tier-Pflanze-Interaktionen ... 130
6.5 Zusammenfassung ... 132
Literatur ... 133

7 **Prädation** ... 137
7.1 Evolutionäre Wettrennen ... 138
7.2 Räuberstrategien ... 143
7.3 Beutestrategien ... 145
7.4 Zusammenfassung ... 158
Literatur ... 158

III Fortpflanzung

8 **Sexuelle Selektion: evolutionäre Grundlagen** ... 163
8.1 Sexuelle und natürliche Selektion ... 164
8.2 Life History und Fortpflanzungsbiologie ... 167
8.3 Geschlechterrollen ... 173
8.4 Sexueller Konflikt ... 179
8.5 Geschlechterverhältnisse ... 183
8.6 Zusammenfassung ... 186
Literatur ... 186

9 **Intrasexuelle Selektion: wie Männchen konkurrieren** ... 189
9.1 Übersicht ... 190
9.2 Strategien und Taktiken ... 191
9.3 Präkopulatorische Konkurrenz ... 197
9.4 Postkopulatorische Konkurrenz ... 209
9.5 Postkonzeptionelle Konkurrenz ... 217
9.6 Partnerwahl durch Männchen ... 220
9.7 Zusammenfassung ... 221
Literatur ... 221

10 **Intersexuelle Selektion: wie Weibchen wählen** ... 225
10.1 Arterkennung ... 226
10.2 Inzestvermeidung ... 231
10.3 Mechanismen der Partnerwahl ... 236
10.4 Direkte Vorteile der Partnerwahl ... 243
10.5 Indirekte Vorteile der Partnerwahl ... 246
10.6 Polyandrie ... 259
10.7 Konkurrenz zwischen Weibchen ... 263
10.8 Zusammenfassung ... 268
Literatur ... 269

IV Jungenaufzucht und Entwicklung

11 **Elterliche Fürsorge** ... 277
11.1 Fürsorge und Life History ... 278
11.2 Who cares? Geschlechtsspezifische Fürsorge ... 282
11.3 Fürsorge, Investition und Konflikt ... 288

11.4 Fürsorge und Kooperation ... 306
11.5 Zusammenfassung ... 318
Literatur ... 319

12 **Entwicklung und Kontrolle des Verhaltens** ... 325
12.1 Entwicklung des Verhaltens ... 326
12.2 Pränatale Entwicklung ... 328
12.3 Postnatale Entwicklung ... 345
12.4 Zusammenfassung ... 358
Literatur ... 359

V Soziale Evolution

13 **Sozialsysteme** ... 367
13.1 Soziale Komplexität ... 368
13.2 Soziale Organisation ... 373
13.3 Paarungssysteme ... 394
13.4 Zusammenfassung ... 404
Literatur ... 405

14 **Sozialsstruktur** ... 411
14.1 Kommunikation ... 413
14.2 Koordination ... 419
14.3 Beziehungen und Netzwerke ... 423
14.4 Konkurrenz ... 426
14.5 Kooperation ... 432
14.6 Kognition ... 438
14.7 Kultur ... 443
14.8 Zusammenfassung ... 445
Literatur ... 445

Serviceteil
Tierverzeichnis ... 443
Stichwortverzeichnis ... 449

Grundlagen

Inhaltsverzeichnis

1 Verhaltensbiologie: Inhalte und Geschichte – 3

2 Methoden und Konzepte der Verhaltensbiologie – 15

3 Verhalten, Evolution und Life Histories – 31

Was versteht man unter Verhalten? Warum ist ein Verständnis der Mechanismen, der Entwicklung, Funktion und Evolution von Verhalten wichtig? Welchen Verlauf nahm die wissenschaftliche Erforschung des Verhaltens bislang und welche Ansätze haben sich dabei durchgesetzt? Wie kann man Verhalten überhaupt untersuchen und welche Methoden, Konzepte und Hilfsmittel kommen in der Verhaltensforschung zur Anwendung? Welche Rolle spielt die Verhaltensforschung in der organismischen Biologie? Wie und warum wird Verhalten im Laufe der Evolution modifiziert, und welche Rolle spielen dabei grundlegende Bauplanmerkmale einer taxonomischen Gruppe? In den ersten drei Kapiteln werden unter anderem diese Fragen besprochen, um so eine Grundlage für die inhaltliche Behandlung von spezifischen Fragen, Konzepten und Fakten in den folgenden Kapiteln zu schaffen.

Verhaltensbiologie: Inhalte und Geschichte

Ameisen und Blattläuse interagieren mit Mitgliedern der eigenen und jeweils anderen Art. (© Jerzy Górecki / Pixabay)

© Springer-Verlag GmbH Deutschland, ein Teil von Springer Nature 2020
P. M. Kappeler, *Verhaltensbiologie,*
https://doi.org/10.1007/978-3-662-60546-2_1

1

1.1 Was ist Verhalten? – 4

1.2 Warum Verhaltensforschung? – 6

1.3 Geschichte der Verhaltensbiologie: ein kurzer Überblick – 8

1.4 Zusammenfassung – 14

Literatur – 14

1.1 Was ist Verhalten?

Die Verhaltensbiologie ist eine Disziplin der Biologie, die mit wissenschaftlichen Methoden das Verhalten von Tieren und Menschen untersucht. Was aber genau ist „das Verhalten"? Jeder hat spontan vermutlich eine konkrete, ganz persönliche Vorstellung davon. Ein bellender Hund, ein singender Vogel, ein flatternder Schmetterling – diese anschaulichen Beispiele haben vermutlich viele vor Augen, wenn sie an das Verhalten von Tieren denken. Obwohl die spontane Assoziation dies vielleicht suggeriert, lässt sich Verhalten aber nicht einfach mit Bewegung oder Aktivität gleichsetzen, denn auch Pflanzen und Prokaryoten bewegen sich. Andererseits können sich auch vermeintlich inaktive Tiere verhalten: Geckos zum Beispiel, die durch ihre Körperfärbung perfekt mit dem Muster einer Baumrinde verschmelzen, verringern dadurch ihr Risiko, von einem Räuber entdeckt und gefressen zu werden; oder regungslose Weibchen eines Nachtfalters können Duftstoffe abgeben, mit deren Hilfe sie von Männchen gefunden werden. Auch können Tiere etwas lernen oder Entscheidungen treffen, ohne einen Muskel zu bewegen. Bei diesen Beispielen von Tarnung, Paarungsverhalten und Lernen ist der Verhaltensaspekt durch das Entsenden oder Verarbeiten von Signalen charakterisiert. Signale sind neben Bewegungen und Interaktionen also auch wichtige Aspekte des Verhaltens.

In Inhaltsverzeichnissen von einschlägigen Lehrbüchern finden sich aber auch Einträge wie „Appetenz", „Aversion", „Kultur" oder „Neugier", die ebenfalls in die Zuständigkeit der Verhaltensforschung fallen. Es ist daher gar nicht leicht, eine Definition von Verhalten zu finden, die über das Triviale „alles, was Tiere tun" oder „das, was tote Tiere nicht mehr tun" (Hall und Halliday 1998) hinausgeht. Obwohl es laut *Google Scholar* heute viele Millionen (englischsprachige) Publikationen zum Thema Verhalten gibt, können sich die Experten immer noch nicht auf eine einheitliche Definition einigen (Levitis et al. 2009). Interessanterweise gibt es in der Psychologie dasselbe Problem (Bergner 2011), obwohl wir eigentlich über unsere eigene Art eine genaue Vorstellung haben sollten.

Das **Verhalten,** so wie ich den Begriff gebrauchen werde, bezieht sich daher auf die intern koordinierte Kontrolle von Bewegungen oder Signalen, mit denen ein intakter Organismus mit Artgenossen oder anderen Komponenten seiner belebten und unbelebten Umwelt interagiert sowie auf Aktivitäten, die der Homöostase (► Abschn. 4.1) eines Individuums dienen. Obwohl diese Definition auch interessante Phänomene bei Prokaryoten und Pflanzen mit einschließt (Karban 2008; Gagliano 2015) konzentriere ich mich im Folgenden – ganz im Sinne der Tradition der Verhaltensforschung – auf Tiere, bei denen Kognition (► Abschn. 14.6) und Lernen

(► Abschn. 12.3) zudem wichtige Rollen bei der Kontrolle des Verhaltens spielen.

Vier Erklärungsebenen

Diese etwas abstrakte Definition wird sehr viel anschaulicher, wenn man sich vergegenwärtigt, auf welchen Ebenen das Verhalten eines Tieres beschrieben und analysiert werden kann. Dabei spielen die Fragen nach dem „warum" und „wie", welche die menschliche Neugier in allen Bereichen wissenschaftlicher Untersuchungen prägen, eine strukturierende Rolle. Der Nobelpreisträger Nikolaas Tinbergen (1963) hat in diesem Zusammenhang als Erster explizit darauf aufmerksam gemacht, dass sich vier logisch eindeutig trennbare Ebenen der Beschreibung und Analyse des Verhaltens unterscheiden lassen. Die inzwischen legendären **vier Fragen Tinbergens** in Bezug auf die Erklärung von Verhalten beziehen sich auf:

- Die unmittelbaren oder **proximaten Ursachen** des Verhaltens. Welche internen und externen Faktoren kontrollieren eine Verhaltensweise mit Hilfe welcher Mechanismen? Zu diesen Mechanismen gehören Neurone, Hormone und Muskeln.
- Die **Entwicklung** des Verhaltens. Wie entsteht eine Verhaltensweise in der Ontogenese eines Individuums? Welche Faktoren beeinflussen die Entwicklung des Verhaltens und wie interagieren genetische und externe Einflüsse dabei?
- Die **ultimate Funktion** oder der derzeitige Nutzen des Verhaltens. Welche Konsequenzen hat eine Verhaltensweise letztendlich für den Überlebens- und Fortpflanzungserfolg eines Individuums? Was ist die adaptive Bedeutung einer Verhaltensweise?
- Den **phylogenetischen Ursprung** des Verhaltens. Wie ist eine Verhaltensweise im Laufe der Stammesgeschichte einer Art entstanden? Wie ist ein bestimmtes Verhaltensmerkmal über den Stammbaum einer Tiergruppe verteilt?

Auf die simple Frage „Warum singt eine männliche Amsel?" gibt es also mehrere richtige Antworten. Dieses Männchen singt, „weil seine Larynxmuskulatur durch daran ansetzende Motorneurone aktiviert wird" oder „weil es im April einen besonders hohen Testosterongehalt hat" (proximate Ursachen). Es singt aber auch, „weil es diese Gesangsstrophen als Jungtier während einer sensiblen Phase von einem männlichen Artgenossen gelernt hat" (ontogenetische Ursache). Inzwischen wissen wir, dass die Individualentwicklung des Verhaltens praktisch schon mit der Befruchtung beginnt und durch generationsübergreifende, nichtgenetische Faktoren (Stichwort „Epigenetik" ► Abschn. 12.2) mitgeprägt werden kann (Bateson und Laland 2013). Mit seinem Gesang „lockt das Männchen aber auch paarungsbereite Weibchen an und/oder hält Rivalen aus seinem Territorium fern" (ultimate Ursachen). Schließlich singt ein Amselmännchen auch genau so, „weil heutige Amseln von einer Art abstammen, deren Männchen ganz ähnlich gesungen haben" (phylogenetische Ursache). An diesem simplen Beispiel wird deutlich, wie sehr Verhalten den integrativen Charakter der kompletten Biologie eines Organismus widerspiegelt. Physiologie, Genetik, Entwicklung und Evolution sind hier auf das Engste aufeinander abgestimmt, um das erfolgreiche Überleben und die Fortpflanzung eines Individuums zu gewährleisten.

Verhalten ist demnach ein zentraler Mechanismus zur Anpassung eines Organismus an seinen Lebensraum. Die wichtigsten dieser Anpassungen betreffen die Suche nach Nahrung, das Vermeiden

Abb. 1.1 Verhaltensforschung beschäftigt sich mit einem vielseitigen Phänomen. Tiere interagieren mit ihrer Umwelt, Mitgliedern anderer Arten sowie mit Artgenossen. Verhaltensweisen, die dem Nahrungserwerb (**a** Grauhörnchen, *Sciurus carolinensis*), der Räubervermeidung (**b** Blattschwanzgecko, *Uroplatus guentheri*), der Fortpflanzung (**c** Madagassischer Springfrosch, *Aglyptodactylus securifer*) oder der Jungenaufzucht (**d** Huhn, *Gallus gallus*) dienen, spielen dabei bei allen Arten eine wichtige Rolle. (Quellen: **a** Ulrike Walbaum, **b** Anike Weydringer, **c** Manfred Eberle, **d** Ulrike Walbaum)

von Räubern, das Finden und die Auswahl von Fortpflanzungspartnern und die Aufzucht der Jungen (► Abschn. 3.3, Abb. 1.1). Die bei der Lösung dieser Probleme beteiligten Verhaltensweisen können zwischen Arten sowie in Abhängigkeit von sozialen und ökologischen Rahmenbedingungen variieren und werden oft durch individuelle Erfahrungen modifiziert. Verhalten unterliegt damit der Evolution, kann aber auch den Verlauf der Evolution mit beeinflussen (► Abschn. 3.1), da es, evolutionär gesehen, flexibler ist als viele morphologische oder physiologische Merkmale. Um dieser Bedeutung des Verhaltens gerecht zu werden, liegt der inhaltliche Schwerpunkt dieses Buches auf der adaptiven Funktion von Verhalten.

1.2 Warum Verhaltensforschung?

Warum mühen wir uns mit der Untersuchung des Verhaltens ab, wenn es doch so vielschichtig und variabel ist? Wäre es da nicht ausreichend, nur die molekularen und zellulären Grundlagen des Verhaltens zu erforschen, um so die zugrunde liegenden Mechanismen und Prozesse zu bestimmen und daraus Erklärungen abzuleiten? Der technische Fortschritt auf dem Gebiet der Neurobiologie macht es ja inzwischen möglich, die chemische und elektrische Aktivität bestimmter Gehirnregionen und sogar einzelner Neurone zu messen. Zudem werden die genetischen Grundlagen mancher Verhaltensweisen mit Hilfe kompletter

Genomsequenzierungen auf der molekularbiologischen Ebene gesucht (► Abschn. 12.2). Mit anderen Worten, ist es also überhaupt notwendig oder noch zeitgemäß, sich mit Verhaltensbiologie zu beschäftigen?

Diese rhetorische Frage lässt sich am besten mit einer Analogie beantworten. Buchstaben, die kleinste Informationseinheit einer für uns wichtigen Kommunikationsform, können ganz genau in ihrer Zahl und Reihenfolge bestimmt werden. Allein mit dieser Information weiß man jedoch noch gar nichts über deren Bedeutung. Erst wenn die Buchstaben zu einzelnen Wörtern zusammengefügt werden, gewinnt man ein entscheidendes Maß an zusätzlicher Information. Dasselbe gilt für die Bildung von ganzen Sätzen aus eben diesen Wörtern. Das heißt, jede höhere Organisationsebene hat Eigenschaften, die nicht aus der Kenntnis der niederen Organisationsebenen heraus vorhergesagt werden können. Auf die Eingangsfrage übertragen bedeutet dies, dass ein Verständnis des Verhaltens des ganzen Organismus nicht aus der Kenntnis der neuro- oder molekularbiologischen Mechanismen allein gewonnen werden kann und dass umgekehrt ein Verständnis dieser Mechanismen Kenntnis über das Verhalten des gesamten Organismus voraussetzt. Aus diesen Gründen sollte Verhaltensbiologie ein essentieller Bestandteil biologischer Grundlagenforschung sein.

Trotzdem gibt es zum Teil massive Vorbehalte, vor allem aus bestimmten politischen Kreisen, gegenüber der Erforschung grundlegender Fragen der Verhaltensbiologie (Brennan et al. 2014). Welche anderen Gründe gibt es daher, sich mit dem Verhalten von Tieren zu beschäftigen? Im Bereich der organismischen Biologie sind Kenntnisse über das Verhalten für das Verständnis von Evolutionsprozessen, aber auch von physiologischen oder ökologischen Anpassungen notwendig. Verhalten ist auch an sich interessant, d. h., zu verstehen, wie beispielsweise Bienen miteinander kommunizieren, trägt zu einem besseren Verständnis natürlicher Prinzipien bei. Verhaltensstudien an Tieren können auch wichtige Prozesse und Motivationen, wie Lernen oder Aggression, aufklären und somit grundlegend zum Verständnis von Funktion, Mechanismen und Kontrolle menschlichen Verhaltens beitragen.

Warum Verhaltensforschung?

- Verständnis der funktionalen Integration von Organismen
- Verständnis von Evolution
- Verhalten ist an sich interessant
- Allgemeine Prinzipien von Funktion, Mechanismen und Kontrolle
- Vorteile bei Jagd und Domestikation
- Schädlingsbekämpfung, Nutztierhaltung
- Grundlagen für fundierten Artenschutz
- Spaß

Es gibt aber auch eine Vielzahl von praktischen Gründen, sich für das Verhalten von Tieren zu interessieren. Den ältesten und pragmatischsten Grund liefern die Überlebensvorteile im Laufe unserer Stammesgeschichte. Das Verhalten von für Menschen gefährlichen Tieren einschätzen zu können, bei der Jagd das Verhalten des Beutetiers richtig vorherzusagen, oder auch bei der Domestikation von Haustieren die Zucht und Haltung zu optimieren, waren und sind unschätzbare Vorteile beim mühseligen Kampf ums tägliche Überleben.

Heutzutage ist es zusätzlich von Bedeutung, bei der Bekämpfung von Schädlingen Informationen über deren Fortpflanzungsverhalten einzusetzen oder die natürlichen Bedürfnisse von intensiv gehaltenen Nutztieren zu kennen. Eine neue und immer wichtiger werdende praktische Bedeutung gewinnt das Verhalten von Tieren bei der Planung und

Umsetzung von Projekten zu deren Schutz und Erhalt. Nur mit Informationen über ihr natürliches Sozial- und Paarungssystem, ihre Nahrungs- und Habitatwahl können vom Aussterben bedrohte Tiere erfolgreich in Gefangenschaft gehalten, gezüchtet und irgendwann wieder ausgesetzt werden. Kenntnisse über Migrations- und Dispersionsmuster, über Raumansprüche und die ökologische Rolle als Beute und/oder Räuber für andere Arten sind zudem notwendig, um geeignete Schutzgebiete zu identifizieren. Schließlich macht es schlichtweg Spaß, Tiere zu beobachten. Warum sonst gäbe es all die Haustiere, Millionen von Zuschauern bei Tiersendungen im TV oder immer mehr Ökotouristen, die in ihrem Urlaub wilde Tiere in ihren verbleibenden Lebensräumen beobachten wollen?

Verhaltensforschung ist also eine wissenschaftliche Disziplin, die Erkenntnisse in vielen Bereichen biologischer Grundlagenforschung erbringt und integriert, die wichtige praktische Nutzanwendungen mit enormen ökonomischen Konsequenzen eröffnet und die über die Medien wichtige Interessensbedürfnisse breiter Bevölkerungsschichten bedient.

1.3 Geschichte der Verhaltensbiologie: ein kurzer Überblick

Das Verhalten von Tieren ist schon seit prähistorischen Zeiten für Menschen faszinierend und wichtig gewesen, aber die systematische wissenschaftliche Verhaltensforschung hat ihre Wurzeln erst in den letzten 150 Jahren ausgetrieben. In dieser relativ kurzen Zeit haben bereits mehrere verschiedene Konzepte, die bis heute erkennbar sind, die Erforschung des Verhaltens geleitet. Ein historischer Überblick über die wichtigsten dieser Ansätze und ihre Protagonisten hilft daher, aktuelle Forschungsansätze besser zu verstehen und einzuordnen (Box „Bekannte Vertreter der Verhaltensbiologie“).

Während des Aufschwungs der klassischen Ethologie in Europa war in Nordamerika die **„Vergleichende Psychologie“** die dominierende Disziplin der Verhaltensforschung (Dewsbury 1989). Aufgrund ihrer Wurzeln im Behaviorismus konzentrierte sich die vergleichende Psychologie auf die Untersuchung proximater Fragen an wenigen Arten (Laborratte und Taube), die unter kontrollierten Bedingungen im Labor gehalten wurden.

Daneben gab es aber auch andere einflussreiche Strömungen, die sich mit dem Verhalten verschiedenster Arten unter natürlichen Bedingungen beschäftigten. Im Rückblick waren dabei Robert Yerkes (1875–1956) und sein Student Ray Carpenter (1905–1975) als Begründer der Verhaltensforschung an Primaten, Theodore Schneirla (1902–1968) als Pionier von Freilandstudien an Ameisen, Frank Beach (1911–1988) als Begründer der systematischen Untersuchung der Kontrolle des Fortpflanzungsverhaltens und der Entwicklungspsychologe Harry Harlow (1905–1981) die einflussreichsten Forscher. Aus der amerikanischen zoologischen Schule dieser Zeit zwischen den Weltkriegen ist noch besonders Warder Allee (1885–1955) hervorzuheben, der als einer der ersten das Sozialverhalten verschiedener Wirbeltiere systematisch untersuchte und dessen zahlreiche Studenten die Nachkriegsentwicklung der amerikanischen Verhaltensforschung ganz entscheidend mitgestalteten (Kappeler 2019). Trotz der zahlreichen und diversen Arbeiten an verschiedenen Fragen der Verhaltensbiologie fehlte der Disziplin in Nordamerika in dieser Zeit aber eine synthetische Theorie.

Nach dem 2. Weltkrieg kam es zu einer langsamen Annäherung zwischen den europäischen Ethologen und den amerikanischen vergleichenden

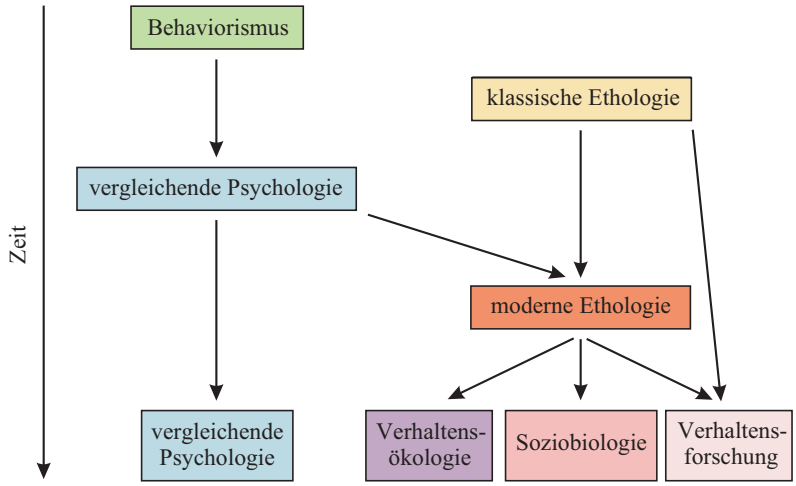


Abb. 1.2 Schematische Übersicht über die (historischen) Beziehungen zwischen den wichtigsten Ansätzen der Verhaltensbiologie

Psychologen, die unter anderem durch die Gründung einer ersten spezifischen internationalen Fachzeitschrift (*Behaviour* 1948) und eines regelmäßigen Kongresses („International Ethological Conference"; erstmals 1952 in Buldern bei Münster) vorangebracht wurde (Franck 2008). In einer aufsehenerregenden Arbeit kritisierte der amerikanische Psychologe Daniel Lehrman (1953) zentrale Punkte der Instinkttheorie von Lorenz und definierte damit klare Unterschiede zwischen verschiedenen Ansätzen der Verhaltensbiologie der damaligen Zeit, womit er wesentlich zum inhaltlichen Diskurs und damit zu einer graduellen Annäherung zwischen den beiden damals vorherrschenden Schulen beitrug.

Aus der Ethologie gingen in den 1970er-Jahren zwei Schwerpunkte hervor, welche die aktuelle Verhaltensbiologie wesentlich prägen (Abb. 1.2). Die **Verhaltensökologie** beschäftigt sich vor allem mit dem Überlebenswert des Verhaltens unter besonderer Berücksichtigung der jeweiligen ökologischen Rahmenbedingungen, wobei ultimate Faktoren und proximate Mechanismen gleichermaßen bedeutsam sind. Die Art und Weise, wie Verhalten zum Überleben und Fortpflanzungserfolg beiträgt, ist stark von der Ökologie der Tiere abhängig. Diese Einsicht gab es schon lange, aber sie ging nicht über die Beschreibung von Korrelationen und plausiblen Interpretationen hinaus. Erst mit Hilfe der Methoden und Fragestellungen Tinbergens und der Einführung mathematischer und ökonomischer Konzepte (▶ Abschn. 2.2) wurde es möglich, präzise Vorhersagen mit quantitativen Daten, die oft experimentell gewonnen werden, zu überprüfen. Eine weitere wichtige Methode, Hypothesen über den Anpassungswert von Verhalten zu untersuchen, stellen Vergleiche zwischen Arten dar. John Crook (1964) war der erste, der mit dieser Methode Unterschiede in der sozialen Organisation von Webervögeln mit deren Ökologie in Zusammenhang setzte, und wird daher zu Recht als einer der Pioniere der Verhaltensökologie betrachtet. Die zahlreichen und vielfältigen Arbeiten auf dem Gebiet der Verhaltensökologie wurden von Beginn an in einer einflussreichen Bücherserie von John Krebs und Nicholas Davies zusammengefasst (Krebs und Davies 1978, 1981).

1

Die zweite moderne Teildisziplin der Verhaltensbiologie, die **Soziobiologie,** untersucht die evolutionsbiologischen Funktionen des Sozialverhaltens. Sie stellt daher ein konzeptionelles Bindeglied zwischen dem Verhalten von Tieren und ihrer Populationsbiologie dar. Die Soziobiologie untersucht die Vor- und Nachteile von Verhaltensunterschieden für die individuelle Fitness, ohne die zugrunde liegenden Mechanismen selbst klären zu wollen. Ein in diesem Zusammenhang gängiges Missverständnis und Vorurteil gegenüber der Soziobiologie besagt, dass sie einen genetischen Determinismus propagiert, d. h. dass die Gene eines Individuums die Entwicklung und Ausprägung seiner Verhaltensweisen kontrollieren und bestimmen. Soziobiologen vertreten aber weder diese absurde Idee, noch interessieren sie sich für die proximaten Beziehungen zwischen DNA und ihrer Kaskade an Produkten (► Abschn. 12.2), sondern allein dafür, ob bestimmte Verhaltensweisen den genetischen Erfolg von Individuen beeinflussen (Alcock 2001).

Der Beginn der Soziobiologie ist eng mit der Publikation eines gleichnamigen Buches des amerikanischen Ameisenforschers Edward Wilson (1975) verbunden, der evolutionsbiologische Prinzipien erstmals umfassend mit Verhaltensmechanismen in Beziehung setzte. Seine Synthese beruht zum Teil auch auf Arbeiten von William Hamilton (1964), George Williams (1966) und Robert Trivers (1971, 1972), die wichtige Grundlagen zum Verständnis der Evolution von Sozialverhalten etablierten. In neuerer Zeit hat der soziobiologische Ansatz auch einen wichtigen Einfluss bei der Analyse menschlichen Sozialverhaltens genommen und gewinnt als „evolutionäre Psychologie“ zunehmend an Einfluss (Buss 1999).

Durch immer stärker werdende Spezialisierung, zum Teil verbunden mit technischem und methodischem Fortschritt, existieren heute mehrere Teildisziplinen der Verhaltensbiologie nebeneinander. Neben Verhaltensökologie und Soziobiologie hat die **Verhaltensphysiologie,** die sich mit physiologischen Grundlagen, Mechanismen und Konsequenzen des Verhaltens beschäftigt, gerade im deutschsprachigen Raum noch sehr große Bedeutung. Hier lassen sich zwei große Teilbereiche unterscheiden. Die **Ethoendokrinologie** erforscht die Wechselbeziehungen zwischen Verhalten und verschiedenen Hormonsystemen. Die **Neuroethologie** verbindet die Verhaltensforschung methodisch und inhaltlich mit der Neuro- und Sinnesbiologie und untersucht, wie Nervensysteme Verhalten erzeugen und kontrollieren. In der **Verhaltensgenetik** werden die Vererbung von Verhaltensweisen sowie die molekularen Mechanismen der Kaskade zwischen Genen und Verhalten erforscht. Weitere neuere, spezialisierte Bereiche der Verhaltensforschung beschäftigen sich mit den kognitiven Fähigkeiten und Leistungen verschiedener Tiere **(„Kognitive Ethologie“)** oder mit der funktionalen Bedeutung des Verhaltens im Bereich der Nutztierbiologie oder des Artenschutzes.

Aufgrund des biologisch integrativen Charakters des Verhaltens kommt es

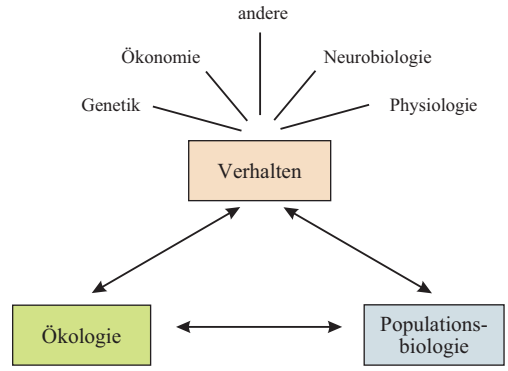
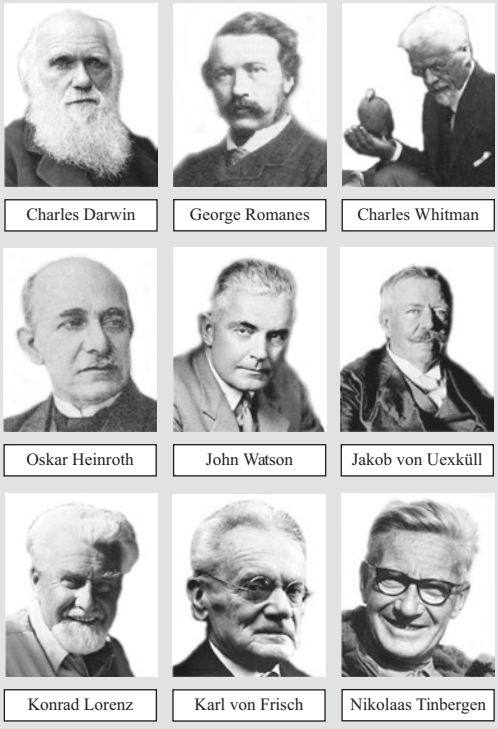


Abb. 1.3 Verhaltensbiologie ist die integrative Kraft der organismischen Biologie. Sie vereinigt Konzepte und Methoden vieler Nachbardisziplinen

zudem verstärkt zu Interaktionen und Kooperationen mit anderen Disziplinen, wie Genetik, Neurobiologie oder Ökonomie (◘ Abb. 1.3). So finden sich in einem zufällig ausgewählten Band einer Fachzeitschrift (*Animal Behaviour* 63(3), 2002) nebeneinander Arbeiten über non-lineare Phänomene in der Lautproduktion von Säugetieren, die Wahrnehmung von Objektrelationen bei Primaten, Vorteile des Gruppenlebens bei kolonialen Spinnen, ökologische Einflüsse auf das Gesangslernen bei Vögeln, die Reaktion von Gottesanbeterinnen auf computergenerierte visuelle Reize, strategische Kopulationen bei Dungfliegen und vieles andere mehr. Diese Vielfalt wird besonders deutlich, wenn man sich vergegenwärtigt, mit welchen unterschiedlichen Methoden Verhaltensbiologen arbeiten (► Kap. 2).

Bekannte Gründerväter der Verhaltensbiologie



Charles Darwin (1809–1882) war nicht nur der Begründer der modernen Evolutionsbiologie, sondern auch einer der ersten systematischen Verhaltensforscher, der die Funktion bestimmter Verhaltensweisen klar analysierte. Aus der Zeit vor Darwin gibt es, beginnend mit Aufzeichnungen von Aristoteles, vor allem Beschreibungen verschiedener Tiere und ihrer Aktivitäten durch Naturforscher und Philosophen (Klopfer 1974). Darwin hingegen erkannte, dass manche Verhaltensweisen entscheidende Mechanismen evolutions-relevanter Prozesse darstellen und gab damit der Untersuchung des Verhaltens als Erster eine wissenschaftliche Legitimation. So interpretierte er zum Beispiel die spektakulären Balzrituale männlicher Paradiesvögel als Versuche, die

Partnerwahl der Weibchen zu beeinflussen (Darwin 1859; ► Abschn. 10.5).

George Romanes (1848–1894), ein Freund und Zeitgenosse Darwins, versuchte dessen Evolutionstheorie zu unterstützen, indem er eine Theorie der Diskontinuität und Hierarchie mentaler Prozesse entwickelte. Er versuchte dabei zu zeigen, dass sich Arten in ihren mentalen Fähigkeiten unterscheiden und dass die Komplexität dieser Fähigkeiten parallel zu der jeweiligen phylogenetischen Entwicklungsstufe zunimmt. Seine Darstellung dieser Theorie kann als das erste moderne, rein verhaltensbiologische Werk angesehen werden (Romanes 1882), das aus heutiger Sicht aber sehr anthropomorph erscheint. Mit seinem Ansatz begründete er die „Vergleichende Psychologie".

Um die Jahrhundertwende wurden in der Zoologie und Psychologie Europas und Nordamerikas die Grundsteine weiterer Ansätze der Verhaltensforschung gelegt. Zoologen begannen systematisch und gezielt, das Verhalten verschiedenster Tiere in ihren natürlichen Lebensräumen zu beschreiben und zu klassifizieren. Ein amerikanischer Morphologe aus diesem Kreis, **Charles Whitman** (1842–1910), wird als einer der Gründerväter der späteren „klassischen Ethologie" betrachtet, da er forderte: „Instinkte und Organe müssen aus der gemeinsamen Sichtweise der phylogenetischen Abstammung studiert werden" (Whitman 1898). Den Begriff des „Instinkts" hatte Whitman übrigens selbst eingeführt, um stereotype Verhaltensmuster von Tauben zu beschreiben.

In Europa war **Oskar Heinroth** (1871–1945), Gründer des Aquariums des Berliner Zoos und herausragender Ornithologe, der bedeutendste Vertreter dieser Richtung. Seine in diesem Zusammenhang wichtigste Arbeit beschäftigte sich mit der frühen Entwicklung der Entenvögel, in deren Rahmen er den Begriff der Prägung definierte (Heinroth 1910; ► Abschn. 12.3). Der historisch wichtige Beitrag der Naturbeobachtungen dieser Schule von Verhaltensforschern bestand darin, zu zeigen, dass es invariable arttypische Verhaltensweisen gibt, die für phylogenetische Analysen genauso verwendet werden können wie anatomische Merkmale.

Des Weiteren entwickelten amerikanische Psychologen zur selben Zeit einen neuen Ansatz zur Erforschung des Verhaltens, der in gewisser Weise eine Gegenreaktion zu den hauptsächlich auf Anekdoten basierenden Arbeiten Romanes darstellte. Als erste Reaktion darauf hatte schon Lloyd Morgan (1852–1936) eine „Regel der Parsimonie" formuliert, wonach eine Verhaltensweise immer auf der einfachsten möglichen Ebene erklärt werden sollte (Morgan 1896).

Der aus dieser Einstellung hervorgehende Behaviorismus wurde von **John Watson** (1878–1958) endgültig etabliert. Der **Behaviorismus** geht davon aus, dass alle Organismen als *tabula rasa* geboren werden und dass jegliches Verhalten das Ergebnis früherer Erfahrungen darstellt. Verhalten besteht demnach nur aus Reaktionen auf externe Reize, die als „bedingte Reflexe" ständig neu angelegt werden, und wird von keinerlei Emotionen beeinflusst. Der bedingte Reflex war vom russischen Psychologen **Ivan Pavlov** (1849–1936) erstmals in Versuchen mit Hunden demonstriert worden. Dabei wurde ein arbiträrer Reiz (Laut) so lange mit dem Anblick von Futter gekoppelt, bis der Laut alleine ausreichend war, um den Speichelfluss bei Hunden auszulösen (► Abschn. 12.3). Der enge postulierte Zusammenhang zwischen spezifischer Reaktion und dem vorausgegangenen Reiz hatte auch Konsequenzen für den methodischen Ansatz der Behavioristen. Ihre Untersuchungen fanden unter streng kontrollierten Bedingungen in Gefangenschaft statt und

konzentrierten sich auf verschiedene Aspekte des Lernens bei einigen wenigen Arten, insbesondere Tauben und Laborratten. Bis heute sind davon die Arbeiten von Edward Thorndike (1874–1949) und Burrhus Skinner (1904–1990) bekannt.

In den 30er-Jahren des letzten Jahrhunderts begann in Europa der Aufschwung der **klassischen Ethologie**. Der inhaltliche und methodische Ansatz dieser Richtung lag auf der ausführlichen Beschreibung von Verhaltensmustern und -abläufen bei einer Vielzahl von Taxa in ihrem natürlichen Habitat. Dieser Katalog arttypischer Verhaltensweisen, das Ethogramm, bildete die Grundlage für vergleichende phylogenetische Analysen und für die Entwicklung von Fragen nach dem Anpassungswert einzelner Elemente. Untersuchungen zur Kontrolle des Verhaltens stellten einen weiteren Schwerpunkt der klassischen Ethologie dar. Wichtige Grundlagen dazu lieferten Arbeiten von **Jakob von Uexküll** (1864–1944) mit seinen Überlegungen über die selektive Wahrnehmung der Umwelt durch Tiere (von Uexküll 1909) und Wallace Craig (1876–1954), der verschiedene Klassen von Verhaltensweisen danach unterschied, wie stereotyp sie ablaufen und welcher vermeintlichen Motivation sie unterliegen.

Konrad Lorenz (1903–1989) brachte diese Konzepte erstmals in einem umfassenden Modell zusammen (Lorenz 1937) und wird daher zu Recht als Begründer der vergleichenden Verhaltensforschung angesehen (Lorenz 1939). Er arbeitete im Laufe seiner langen Karriere mit einer Vielzahl von Arten, aber es sind vor allem seine Arbeiten über die Prägung bei Entenvögeln und die Verhaltensentwicklung im Allgemeinen, die ihm neben den phylogenetisch-vergleichenden Arbeiten 1973 den Nobelpreis für Medizin einbrachten. Lorenz teilte den Nobelpreis mit zwei weiteren Ethologen, die mit ihren persönlichen Arbeitsschwerpunkten innerhalb der Ethologie die Grundlage für noch heute erfolgreiche Teildisziplinen legten.

Karl von Frisch (1886–1982) gilt als Mitbegründer der modernen Verhaltensphysiologie, welche die physiologischen und regulatorischen Grundlagen des Verhaltens untersucht. Schon im 19. Jahrhundert hatten andere Pionierarbeit auf dem Gebiet der Sinnesphysiologie geleistet. So erarbeitete Hermann von Helmholtz (1821–1894) Grundlagen des Verständnisses der Nervenimpulsleitung und des Farbensehens. Wilhelm Wundt (1832–1920) untersuchte physiologische Grundlagen der Gefühlswahrnehmung und gilt als Vater der modernen Psychologie. Von Frisch demonstrierte in seinen frühen Arbeiten, dass Fische Farben wahrnehmen und einen Hörsinn besitzen (von Frisch 1923). Geehrt wurde er für seine späteren Arbeiten, in denen er den Bienentanz entdeckte und dabei zeigte, dass Honigbienen einen Sonnenkompass zur Orientierung benutzen (von Frisch 1965; ► Abschn. 5.2).

Die beiden Österreicher Lorenz und von Frisch teilten sich den Nobelpreis mit dem Niederländer **Nikolaas Tinbergen** (1907–1988). Dieser hatte im Freiland begonnen, die Mechanismen und Funktionen bestimmter Verhaltensweisen mit Hilfe einfacher, aber genialer experimenteller Manipulationen zu erforschen. So untersuchte er auf diese Weise unter anderem die Orientierung bei Bienenwölfen, das Balzverhalten von Stichlingen und die Funktion des Entfernens von Eischalen vom Nest bei Lachmöwen (Tinbergen 1951, 1977). Dieser Ansatz war sowohl methodisch als auch konzeptionell neu, da er das Augenmerk auf den evolutiven Anpassungswert des Verhaltens lenkte. Damit lieferte Tinbergen wichtige Grundlagen für die nachfolgende Entwicklung der Verhaltensökologie in den 70er-Jahren des 20. Jahrhunderts (◘ Abb. 1.2).

1

1.4 Zusammenfassung

Verhalten kann definiert werden als die Kontrolle und Ausübung von ½ denen ein Organismus mit Artgenossen oder anderen Komponenten seiner belebten und unbelebten Umwelt interagiert. Verhalten ist ein wichtiger Mechanismus bei den Anpassungen eines Organismus an seine Umwelt; Erkenntnisse über Kontrolle und Funktion von Verhalten sind daher für ein Verständnis von Evolution notwendig. Außerdem liefert die Verhaltensbiologie wichtige Erkenntnisse über Grundprinzipien menschlichen Verhaltens sowie notwendige Grundlagen zur erfolgreichen Nutzung und Kontrolle von Tieren. Für erfolgreiche Natur- und Artenschutzprogramme sind Informationen über Verhaltensansprüche unverzichtbar. Durch praktische Anwendungen der Verhaltensbiologie werden schließlich auch wichtige Interessensbedürfnisse breiter Bevölkerungsschichten bedient.

Verhaltensbiologie ist heute eine methodisch und konzeptionell diverse Disziplin, die ihre wissenschaftlichen Wurzeln in den Arbeiten von Charles Darwin hat. Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wurden bereits physiologische Grundlagen des Verhaltens (Verhaltensphysiologie), Mechanismen des Lernens bei im Labor gehaltenen Wirbeltieren (Behaviorismus) sowie das Repertoire, die Entwicklung und Phylogenie des Verhaltens freilebender Tiere (klassische Ethologie) untersucht. Aus dem Behaviorismus ging in Nordamerika die vergleichende Psychologie hervor, die nach dem 2. Weltkrieg mit der klassischen Ethologie teilweise verschmolz. Die europäische Ethologie entwickelte auch experimentell bearbeitbare Fragen nach dem Anpassungswert von Verhaltensweisen und bereitete damit den Boden für die Entwicklung der Verhaltensökologie, in deren Rahmen seit den 1970er-Jahren die Beziehung zwischen Verhalten und ökologischen Rahmenbedingungen untersucht wird. Seit Beginn der 1960er-Jahre wird in der Soziobiologie intensiv nach dem Anpassungswert von Sozialverhalten bei Mensch und Tier geforscht.

Literatur

Alcock J (2001) The triumph of sociobiology. Oxford Univ Press, Oxford

Bateson P, Laland KN (2013) Tinbergen's four questions: an appreciation and an update. Trends Ecol Evol 28:712–718

Bergner RM (2011) What is behavior? And so what? New Ideas Psychol 29:147–155

Brennan PLR, Clark RW, Mock DW (2014) Time to step up: defending basic science and animal behaviour. Anim Behav 94:101–105

Buss DM (1999) Evolutionary psychology: the new science of the mind. Allyn and Bacon, Boston

Crook JH (1964) The evolution of social organisation and visual communication in the weaver birds (Ploceinae). Behaviour (suppl) 10:1–178

Darwin C (1859) On the origin of species. Murray, London

Dewsbury DA (1989) A brief history of the study of animal behavior in North America. In: Bateson PPG, Klopfer PH (Hrsg) Perspectives in ethology, Bd 8. Whither ethology? Plenum, New York, S 85–122

Franck D (2008) Eine Wissenschaft im Aufbruch: Chronik der Ethologischen Gesellschaft 1949–2000. Bonifatius, Paderborn

Gagliano M (2015) In a green frame of mind: perspectives on the behavioural ecology and cognitive nature of plants. AoB Plants 7:plu075

Hall M, Halliday T (1998) Behaviour and evolution. Springer, Berlin

Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. I and II. J theor Biol 7:1–52

Heinroth O (1910) Beiträge zur Biologie, insbesondere Psychologie und Ethologie der Anatiden. Verh 5. Int Ornithol-Kongr, Berlin, S 589–702

Kappeler PM (2019) A framework for studying social complexity. Behav Ecol Sociobiol 73:13

Karban R (2008) Plant behaviour and communication. Ecol Lett 11:727–739

Klopfer PH (1974) An introduction to animal behavior: ethology's first century. Prentice-Hall, Englewood Cliffs
Krebs JR, Davies NB (1978) Behavioural ecology: an evolutionary approach. Blackwell, Oxford
Krebs JR, Davies NB (1981) An introduction to behavioural ecology. Blackwell, Oxford
Lehrman DS (1953) A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behavior. Q Rev Biol 28:337–363
Levitis DA, Lidicker WZ Jr, Freund G (2009) Behavioural biologists do not agree on what constitutes behaviour. Anim Behav 78:103–110
Lorenz K (1937) Über den Begriff der Instinkthandlung. Folia Biotheoret II:17–50
Lorenz K (1939) Vergleichende Verhaltensforschung. Verh Dtsch Zool Ges, Zool Anz 12:S69–S102
Morgan CL (1896) Introduction to comparative psychology. Scott, London
Romanes GJ (1882) Animal intelligence. Appleton, New York
Tinbergen N (1951) The study of instinct. Clarendon, Oxford
Tinbergen N (1963) On aims and methods of ethology. Z Tierpsychol 20:410–433
Tinbergen N (1977) Das tier in seiner Welt. Piper, München
Trivers RL (1971) The evolution of reciprocal altruism. Q Rev Biol 46:35–57
Trivers RL (1972) Parental investment and sexual selection. In: Cambell B (Hrsg) Sexual selection and the descent of man, 1871–1971. Aldine, Chicago, S 136–179
von Frisch K (1923) Ein Zwergwels, der kommt, wenn man ihm pfeift. Biol Zentralbl 43:439–446
von Frisch K (1965) Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Springer, Berlin
von Uexküll J (1909) Umwelt und Innenwelt der Tiere. Springer, Berlin
Whitman CO (1898) Animal behavior. Biol Lect Mar Biol Lab Wood's Hole 6:285–338
Williams GC (1966) Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thoughts. Princeton Univ Press, Princeton
Wilson EO (1975) Sociobiology: the new synthesis. Harvard Univ Press, Cambridge

Methoden und Konzepte der Verhaltensbiologie

Verhaltensforscherin bei Dateneingabe. (Quelle: Katja Rudolph)

© Springer-Verlag GmbH Deutschland, ein Teil von Springer Nature 2020
P. M. Kappeler, *Verhaltensbiologie,*
https://doi.org/10.1007/978-3-662-60546-2_2

2.1 Klassische Methoden – 18

2.2 Moderne Konzepte – 22

2.2.1 Kosten-Nutzen-Analysen – 22

2.2.2 Verhaltensstrategien – 23

2.2.3 Modellierungen – 25

2.2.4 Vergleiche zwischen Arten – 29

2.3 Zusammenfassung – 32

Literatur – 32

2

Wie kann der kontinuierliche Strom aus Bewegungen, Ereignissen und Interaktionen, den wir als Verhalten operationalisieren können, beschrieben und gemessen werden? Dazu ist es zunächst notwendig, klar zu definieren, was mit welchen Methoden gemessen werden kann. Um einen besseren Eindruck der Komplexität, aber auch der Faszination der Verhaltensforschung zu geben, werde ich nachfolgend einige wichtige praktische Methoden diskutieren. Der Schwerpunkt liegt dabei auf der Quantifizierung des Verhaltens – nicht auf den speziellen neurobiologischen, endokrinologischen oder genetischen Methoden der modernen Teildisziplinen. Des Weiteren werde ich in diesem Kapitel einflussreiche theoretische Konzepte aus dem Bereich der Verhaltensökologie vorstellen, die gängigsten Modellierungsansätze darstellen und die Prinzipien vergleichender phylogenetischer Methoden erläutern.

2.1 Klassische Methoden

Die Beschreibung des Verhaltens basiert auf direkter **Beobachtung** und kann prinzipiell auf zwei Ebenen erfolgen. Auf der einfachsten Ebene wird die Struktur des Verhaltens aufgezeichnet, indem man Bewegungen, Körperhaltungen und gegebenenfalls deren zeitliche Abfolge mit relativ großer Genauigkeit beschreibt. Dieser Ansatz erfordert sehr genaue Beobachtungen, resultiert aber oft in unnötigen Details. Daher ist es meist einfacher und ökonomischer, Verhalten in Bezug auf seine Konsequenzen zu beschreiben. Damit ist der Effekt einer Verhaltensweise auf die Umwelt, auf ein anderes Individuum oder auf das ausführende Tier selbst gemeint. In diesem Fall ist es nebensächlich, wie, d. h. mit Hilfe welcher Aktionen, dieser Effekt erzielt wurde. Es kann also zum Beispiel durchaus von Interesse sein, dass ein Gorilla seinen rechten Arm 20 cm nach vorne bewegt, durch eine ruckartige Bewegung mit der Hand die Stängel mehrerer Pflanzen abbricht, die Stiele mit den Blättern an die Nase führt, sie kurz beriecht, dann mit der anderen Hand einen davon nimmt, zum Mund führt und in die geöffnete Mundhöhle schiebt und nach 13 Kaubewegungen mit geschlossenem Mund schluckt **(Struktur).** Meist ist es aber ausreichend festzuhalten, dass der Gorilla Blätter frisst **(Konsequenz).**

Für die wissenschaftliche Untersuchung von Verhalten ist es zunächst notwendig, messbare Einheiten zu definieren. Dazu ist es hilfreich, sich die beiden Enden eines Kontinuums vor Augen zu führen, zwischen denen man Verhaltensweisen kategorisieren kann. Auf der einen Seite gibt es **Ereignisse,** die durch ihre kurze Dauer charakterisiert sind. Ereignisse sind zeitlich so begrenzt und oft so stereotyp, dass sie leicht erkennbar sind und durch ihre Häufigkeit beschrieben werden können. Bellen, Picken, Schlagen

und Markieren sind Beispiele dafür. Auf der anderen Seite des Kontinuums liegen **Zustände.** Hier handelt es sich um ausgedehnte Aktivitäten, bestimmte Körperhaltungen oder Assoziationsmaße. Zustände sind vor allem durch ihre Dauer charakterisiert. Beispiele sind Schlafen, Wiederkäuen, Säugen oder Sichputzen.

Methoden der Verhaltensforschung

(Quelle: Katja Rudolph)

Die natürlichen Einheiten des Verhaltens, die als Ereignisse oder Zustände beschrieben werden können, bezeichnet man als Verhaltenskategorien. Für manche Arten existiert ein **Ethogramm,** also ein Katalog mit Beschreibungen der diskreten arttypischen Verhaltenskategorien, die das grundlegende Verhaltensrepertoire einer Art ausmachen.

- Unterscheidung und Definition von Ereignissen und Zuständen
- Ethogramm: Zusammenfassung der Verhaltensdefinitionen
- Quantifizierbare Informationen
  - Latenz
  - Dauer
  - Häufigkeit
  - Intensität
- Aufnahmeregeln
  - Fokustier
  - Zensus
  - Fokusverhalten
  - *Ad libitum*
- Aufzeichnungsregeln
  - Kontinuierlich
  - Zeitabhängig

Von jeder definierten Verhaltenskategorie können maximal **vier Arten von Informationen** erhoben werden: Latenz, Häufigkeit, Dauer und Intensität. Die Latenz wird in Zeiteinheiten gemessen und repräsentiert die Zeit zwischen einem bestimmten Ereignis und dem ersten Auftreten der betreffenden Verhaltensweise oder den Abstand zwischen zwei Verhaltensweisen. Die Häufigkeit beschreibt, wie oft eine Verhaltensweise pro Zeiteinheit auftritt. Ihre Einheit ist also die reziproke Zeiteinheit. Die Dauer, mit der eine Verhaltensweise auftritt, wird ebenfalls in Zeiteinheiten gemessen und beschreibt den Zeitraum zwischen dem Beginn und Ende einer definierten Verhaltenskategorie. Manchmal ist es auch wünschenswert, die Intensität einer Verhaltensweise aufzuzeichnen. Dafür gibt es allerdings keine generelle Definition. In manchen Fällen wird es möglich sein, die Intensität über die Berechnung der lokalen Häufigkeit als die Anzahl der Anteile einer Verhaltensweise, die pro Zeiteinheit auftreten, zu bestimmen. Bei anderen Verhaltenskategorien wie z. B. „Kämpfen“ oder „Balzen“ kann man Intensität durch entsprechende Unterkategorien quantifizieren (also z. B. „Drohen“, „Schlagen“ und „Verjagen“ als unterschiedlich intensive Komponenten von „Kämpfen“). Mit diesen vier Einheiten kann also alles Messbare an Verhalten erfasst werden.

Als Letztes muss man noch festlegen, mit welchen Erhebungsmethoden und -strategien Verhalten gemessen wird. Prinzipiell müssen zwei Entscheidungen

getroffen werden. Erstens gilt es zu entscheiden, wer wann beobachtet wird, und zweitens, wie das Verhalten aufgezeichnet wird. Bei der Entscheidung darüber, wer und wann beobachtet wird **(Aufnahmeregel),** gibt es vier Möglichkeiten. Bei der Fokustiermethode wird ein Tier für einen bestimmten Zeitraum beobachtet und die entsprechenden Details der definierten Verhaltenskategorien werden aufgezeichnet. Bei der Zensusmethode werden alle beobachteten Tiere in regelmäßigen Abständen einem raschen visuellen Zensus unterworfen und dabei wird das momentane Verhalten aller sichtbaren Tiere aufgezeichnet. Die dritte Methode wird als Fokusverhaltensmethode bezeichnet. Dabei versucht man ebenfalls, alle Tiere ständig im Auge zu behalten, aber diesmal, um jedes Auftreten bestimmter Verhaltensweisen oder Interaktionen zu dokumentieren. Beim *Ad-libitum*-Verfahren gibt es schließlich keinerlei exakte Vorschriften darüber, was wann aufgezeichnet wird. Die Datenaufnahme beschränkt sich eher auf das, was sichtbar oder relevant ist.

Wenn geklärt ist, wer oder was wann beobachtet wird, bleibt noch zu klären, wie das Verhalten aufgezeichnet wird **(Aufzeichnungsregel).** Man kann Verhalten entweder kontinuierlich oder mit bestimmten zeitabhängigen Regeln aufzeichnen. Bei der kontinuierlichen Aufzeichnung werden exakte und detaillierte Aufzeichnungen über Häufigkeit, Beginn und Dauer aller ausgewählten Verhaltenskategorien angefertigt. Im Falle einer zeitabhängigen Methode wird eine Beobachtungssitzung in Intervalle mit einer bestimmten Länge eingeteilt. Jedes Mal, wenn das Ende eines Intervalls erreicht ist, kann Information über mehrere Verhaltenskategorien aufgezeichnet werden.

Zur Aufzeichnung der Daten stehen mehrere **Methoden und Hilfsmittel** zur Verfügung. Die ältesten und immer noch am Weitesten verbreiteten Medien zur Datenerfassung sind Papier und Bleistift. Mit einem gut organisierten Datenblatt kann man erstaunlich viele Informationen korrekt aufzeichnen. Videoaufnahmen eignen sich besonders für die Aufzeichnung schneller Verhaltensweisen oder Interaktionen, da man solche Sequenzen wiederholt und auch in Zeitlupe analysieren kann. Unter bestimmten Umständen kann es auch angebracht sein, für solche Probleme ein Diktaphon zu benutzen. Vor allem bei Laboruntersuchungen werden häufig automatische Aufzeichnungsmethoden verwendet. Ähnliche Vorteile bieten Eventrekorder, tragbare Aufzeichnungsgeräte oder Palmtops, in die Verhaltensweisen kodiert über eine Tastatur eingegeben werden.

Obwohl sich das Vorurteil vom typischen Verhaltensforscher in Gummistiefeln mit Papier, Bleistift und Fernglas (◘ Abb. 2.1) hartnäckig hält, sind die meisten Forscher auf diesem Gebiet inzwischen extrem vielfältige und flexible Generalisten, die je nach Fragestellung physiologische oder immunologische Kenngrößen messen, schwankende Hormontiter erfassen, mit Hilfe von DNA-Analysen Verwandtschaftsverhältnisse bestimmen, über Peil- oder GPS-Sender erhobene räumliche Daten auswerten, mit Mikrophonen, digitalen Kameras und anderem Gerät bislang unzugängliche Signale und Bewegungen auflösen, Nahrungsverfügbarkeit und Klimaänderungen quantifizieren oder mit Hilfe von phylogenetischen Rekonstruktionen die Koevolution von Merkmalen in einer taxonomischen Gruppe ermitteln.

Oft ist es sinnvoll, mehrere Methoden gleichzeitig einzusetzen, um so ein Problem aus verschiedenen Blickwinkeln zu beleuchten – ganz im Sinne von Niko Tinbergen. Wenn man sich zudem vor Augen führt, welche zusätzlichen Möglichkeiten und Erfordernisse sich aus der Kombination von reinen Beobachtungen oder Experimenten einerseits und Arbeiten in Gefangenschaft oder im Freiland andererseits ergeben, wird die Diversität der methodischen Möglichkeiten und Notwendigkeiten der modernen Verhaltensbiologie deutlich.

Abb. 2.1 Die weitverbreitete Vorstellung vom „typischen Verhaltensforscher“: in Gummistiefeln mit Papier, Bleistift und Fernglas. (Quelle: Tobias Wommelsdorf)

Durch direkte Beobachtung kann das Verhalten von Tieren genau quantifiziert und in Bezug zu ihrer sozialen oder ökologischen Umwelt, ihrem physiologischen Zustand oder Entwicklungsstadium gesetzt werden. Dieser Ansatz ist aber immer korrelativ; Ursache und Wirkung lassen sich nicht eindeutig unterscheiden. Mit einem **Experiment** ist es dagegen möglich, bestimmte Merkmale eines Tieres oder seiner Umwelt gezielt zu manipulieren, so dass kausale Beziehungen zwischen unabhängigen und abhängigen Variablen etabliert werden können. Bei der Experimentplanung ist es wichtig, den interessierenden experimentellen Effekt mit geeigneten Kontrollbedingungen zu vergleichen. Dazu kann entweder eine Versuchs- und eine Kontrollgruppe gebildet oder jedes Individuum zwei- oder mehrfach unter verschiedenen Bedingungen gemessen werden. Wenn neben der angemessenen Stichprobengröße und der Anzahl der manipulierten Variablen auch sichergestellt ist, dass weder der Beobachter noch andere Störvariablen das Verhalten der Tiere im Experiment beeinflussen, können mit entsprechender statistischer Auswertung Hypothesen über Determinanten des Verhaltens getestet werden.

In jedem Fall ist zu betonen, dass die moderne Verhaltensbiologie die **Grundregel des quantitativen wissenschaftlichen Arbeitens** beherzigt, nämlich überprüfbare Vorhersagen vor der Datenerhebung zu formulieren und die Daten mit statistischen Methoden auszuwerten (Abb. 2.2). Dabei steht immer eine Frage am Anfang einer Untersuchung. In der Regel gibt es aufgrund theoretischer Überlegungen und/oder empirischer Befunde mehrere plausible Antworten auf diese Frage: die Hypothesen. Aus diesen Hypothesen müssen sich Vorhersagen formulieren und mit quantitativen Daten und statistischen Verfahren überprüfen lassen. Ein fundiertes Verständnis dieser methodischen und konzeptionellen Grundregeln ist sowohl für das eigene Arbeiten

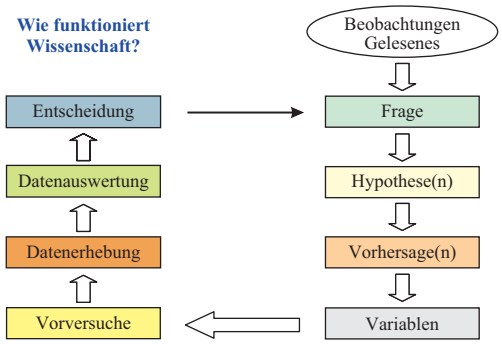


Abb. 2.2 Schematische Übersicht der einzelnen Schritte des wissenschaftlichen Arbeitens. Ausgangspunkt ist immer eine Frage

als auch für die Bewertung der Arbeiten anderer unabdingbar. Naguib und Krause (2020) geben eine ausführliche Einführung in diese Themen.

2.2 Moderne Konzepte

Die moderne Verhaltensbiologie wird, insbesondere im Bereich der Verhaltensökologie, durch vier Konzepte in ihren Fragestellungen und analytischen Methoden geleitet.
Dazu gehört

1. die Analyse der Kosten und Nutzen einer Verhaltensweise, die
2. in manchen Fällen Fragen nach deren optimalem Verhältnis aufwirft, sowie
3. die Untersuchungen von verschiedenen Verhaltensstrategien. Mit einem phylogenetisch vergleichenden Ansatz
4. lassen sich zudem aus dem Vergleich der Merkmalsvariation zwischen mehreren Arten evolutionäre Grundprinzipien identifizieren.

Die Grundsätze dieser Ansätze werden im Anschluss kurz vorgestellt, wobei die nachfolgenden Kapitel weitere Beispiele aus den unterschiedlichsten Bereichen des Verhaltens enthalten.

2.2.1 Kosten-Nutzen-Analysen

Ein grundlegender konzeptioneller Ansatz der Verhaltensökologie fokussiert auf Verhaltensunterschiede zwischen Individuen derselben Art. Im Hinblick auf die ultimate Funktion von Verhaltensweisen werden dabei die potentiellen Kosten und Nutzen einer Verhaltensweise gegeneinander abgewogen und hinsichtlich ihrer Konsequenzen für die individuelle Gesamtfitness (► Abschn. 3.1) analysiert. Ziel ist also, abzuschätzen, welche Überlebens- oder Fortpflanzungsvorteile ein Individuum hat, das sich auf eine bestimmte Weise verhält, bzw. welche Nachteile ein bestimmtes Verhalten mit sich bringt. Da sich im Laufe der Evolution nur Verhaltensweisen durchgesetzt haben, die eine positive Nutzen-Kosten-Bilanz haben, geht es bei diesem Ansatz nicht darum, zu zeigen, dass der unmittelbare Nutzen größer ist als die Kosten. Vielmehr bietet dieser Ansatz die Möglichkeit, zunächst einzelne Faktoren zu identifizieren, welche die Bilanz in die eine oder andere Richtung beeinflussen. Diese Variablen können dann beispielsweise experimentell manipuliert, und so vorhersagbare Effekte auf das Verhalten von Individuen überprüft werden.

Dieser Ansatz wurde von Niko Tinbergen (1953) eingeführt, und seine klassischen Versuche liefern ein anschauliches Beispiel für die Möglichkeiten und Limitationen des Ansatzes. Bei seinen Untersuchungen an Lachmöwen *(Larus ridibundus)* fiel ihm beispielsweise auf, dass die Eltern die innen weiß gefärbten Eierschalen ihrer geschlüpften Jungen vom Nest mit den getarnten Jungen und anderen Eiern wegtragen. Tinbergen nahm an, dass dadurch das Entdecken des Nests durch Räuber erschwert wird. Dieses Verhalten, das nur wenige Minuten in Anspruch nimmt und daher geringe Kosten hat, könnte den gesamten reproduktiven Aufwand einer Saison retten; es hat also einen sehr hohen potentiellen Nutzen. Tinbergen

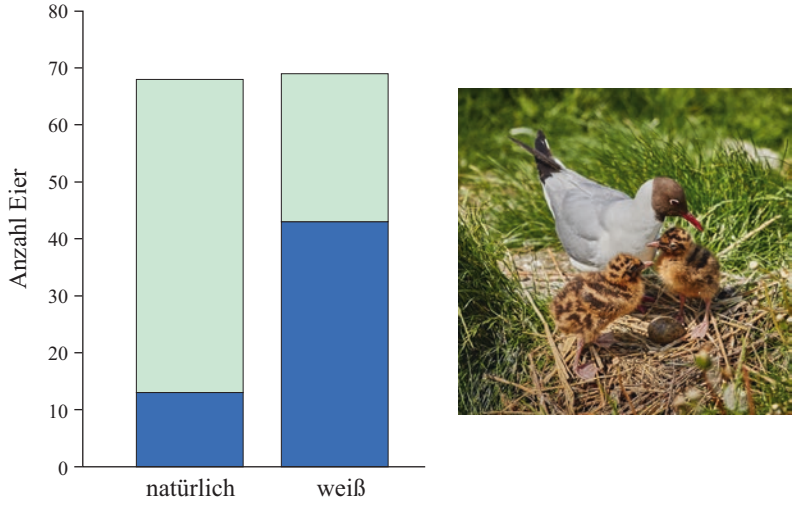


Abb. 2.3 Lachmöweneier sind zwar gut getarnt, aber auf der Innenseite weiß. Eltern entfernen die Schalen nach dem Schlüpfen. Indem er neben manche Gelege weiße Hühnereierschalen legte (Kontrolle: Eier mit Tarnfärbung), testete Tinbergen (1953) die Hypothese, dass dieses Verhalten der Eltern dem Schutz des Geleges vor räuberischen Möwen und Aaskrähen dient. Da in Nestern mit weißen Eierschalen signifikant mehr Eier verschwanden (blau) unterstützen diese Daten seine Vorhersage. (Lachmöwe: © Dirschl/Getty Images/iStock)

testete diese Hypothese, indem er Hühnereier mit einer ähnlichen Tarnfärbung versah und in der Brutkolonie verteilte. Neben manche dieser künstlichen Gelege platzierte er eine zerbrochene Eierschale, neben andere nicht. Bei der späteren Kontrolle der künstlichen Gelege stellte sich heraus, dass die Anwesenheit der Eierschalen das Risiko, dass ein Gelege zerstört wurde, signifikant erhöhte (Abb. 2.3). Solche Kosten-Nutzen-Analysen ermöglichen also funktionale Interpretationen des Verhaltens, aber auf diesem Niveau machen sie nur qualitative und damit schwer zu testende Vorhersagen.

2.2.2 Verhaltensstrategien

Die Kosten-Nutzen-Bilanz eines Verhaltens hängt oft davon ab, was andere Artgenossen in derselben Situation machen oder wie sie auf das Verhalten ihres Artgenossen reagieren. Oftmals gibt es daher keine unabhängige optimale Lösung oder es gibt mehrere gleichwertige Lösungen eines Problems, die manchmal davon abhängen, was die anderen Mitglieder einer Population machen. Tiere, die unterschiedliche adaptive Mechanismen zur Lösung eines bestimmten Problems einsetzen, verwenden unterschiedliche Strategien. Eine **Verhaltensstrategie** besteht aus einem Satz an Verhaltensregeln mit einer eigenständigen genetischen Grundlage. Im Unterschied zum umgangssprachlichen Gebrauch impliziert der Ausdruck Strategie keine Rolle des Bewusstseins; es handelt sich lediglich um einen genetisch basierten, koordinierten Anpassungsmechanismus, der das betreffende Individuum in Bezug auf eine bestimmte Problemlösung festlegt (Gross 1996).

Wenn es unterschiedliche, im Durchschnitt gleichwertige Lösungen gibt, handelt es sich um alternative Strategien, die von verschiedenen Mitgliedern einer Population an den Tag gelegt werden. Es gibt auch weniger starre Strategien, die unter verschiedenen Bedingungen unter-

Tab. 2.1 Spieltheoretischer Ansatz zur Untersuchung evolutionär stabiler Strategien. Falken und Tauben repräsentieren Individuen derselben Art mit unterschiedlichen Konkurrenzstrategien; Zahlen repräsentieren hypothetische Punkte, welche die Vor- und Nachteile der Strategien in allen möglichen Situationen ausdrücken. Herleitungen in Klammern.

		Gegner	
		Falke	**Taube**
Angreifer	**Falke**	−25 (½ (50) + ½ (−100))	+50
	Taube	0	+15 (½ (50−10) + ½ (−10))

schiedliche Reaktionen ermöglichen. Solche konditionalen Strategien beinhalten also zwei oder mehr **Taktiken,** die in ihrer Ausprägung von Umwelteinflüssen und individuellen Lernerfahrungen abhängen. Viele Beispiele für Strategien und Taktiken stammen aus dem Bereich des Fortpflanzungsverhaltens (► Abschn. 9.2; Taborsky und Brockman 2010). In der Literatur wird die Unterscheidung zwischen Strategien und Taktiken aber leider nicht immer streng beachtet.

Die **evolutionäre Spieltheorie** untersucht die räumliche und zeitliche Ausbreitung einer Strategie innerhalb einer Population. In vielen Fällen besteht das Grundproblem darin, vorherzusagen, wie miteinander konkurrierende Individuen ihren Gewinn maximieren können. So kann es in bestimmten Situationen vorteilhaft sein, beispielsweise zu kämpfen oder zu kooperieren, bzw. dies genau nicht zu tun. Welche Strategien sich im Laufe der Evolution durchsetzen, hängt oft davon ab, was die anderen Mitglieder der Population tun, d. h., sie sind frequenzabhängig. Wenn eine Strategie, die von den meisten Mitgliedern einer Population eingesetzt wird, so erfolgreich ist, dass sie von keiner anderen mehr verdrängt werden kann, handelt es sich um eine **evolutionär stabile Strategie** (ESS). Individuen, die eine ESS einsetzen, haben also im Durchschnitt den höchsten Überlebens- und/oder Fortpflanzungserfolg.

Dieser Ansatz lässt sich mit einem hypothetischen Beispiel verdeutlichen (Tab. 2.1). So kann es bei der Konkurrenz um Ressourcen zwei Strategien geben: Aggressive Individuen, so genannte Falken, greifen immer an und eskalieren einen Kampf bis zum Sieg oder bis sie verletzt werden, wohingegen friedfertigere Tauben nur drohen, aber niemals eskalieren. Je nachdem ob zwei Falken, zwei Tauben oder je ein Falke und eine Taube aufeinandertreffen, variieren die Kosten und Nutzen für die Beteiligten, und es stellt sich die Frage, welche Strategie langfristig erfolgreicher ist.

Wenn eine Population nur aus Tauben besteht, wird sich eine Falkenstrategie, die beispielsweise durch Mutation entsteht, leicht ausbreiten können. Umgekehrt ist es aber intuitiv schwieriger, sich vorzustellen, wie sich in einer Population aus Falken eine Taubenstrategie etablieren kann. Hier können spieltheoretische Modelle Antworten darüber liefern, unter welchen Bedingungen welche Ausgänge zu erwarten sind. So kann man festlegen, dass bei einer Auseinandersetzung der Gewinner 50 und der Verlierer 0 Punkte bekommen soll. In den eskalierenden Kämpfen zwischen zwei Falken soll sich der Verlierer verletzen und bekommt dafür minus 100 Punkte; wenn zwei Tauben sich androhen, bekommen sie wegen Zeitverschwendung minus 10 Punkte. Wenn also zwei Falken aufeinandertreffen, hat jeder eine 50-prozentige Chance zu gewinnen oder sich zu verletzen, d. h., im Durchschnitt ergeben sich für einen Falken in dieser Situation 25 Minuspunkte. Wenn dagegen ein Falke auf eine Taube trifft, gewinnt er

50 Punkte, wohingegen die Taube nichts bekommt. Wenn zwei Tauben aufeinandertreffen, hat jede eine 50-prozentige Chance, zu gewinnen oder zu verlieren, wobei die Kosten des Drohens in jedem Fall anfallen, so dass im Durchschnitt für jede 15 Punkte übrig bleiben.

Welche Strategie setzt sich in diesem Fall durch? Wenn es in einer Population nur Tauben gäbe, würde sich die Falkenmutante rasch ausbreiten, da sie mehr als dreimal so viel gewinnt wie die Tauben. Umgekehrt, wenn es nur Falken gäbe, würden sich Tauben ausbreiten können, weil sie im Durchschnitt mehr Punkte (weniger Minuspunkte) ansammeln würden. Diese beiden reinen Strategien sind also keine ESS, weil sie von einer anderen Strategie zumindest teilweise verdrängt werden könnten.

In diesem Fall gibt es eine stabile Mischung **(gemischte ESS)** von Falken und Tauben, nämlich dann, wenn der durchschnittliche Gewinn für beide gleich ist. Diese Situation ist aber offensichtlich von der relativen Häufigkeit der beiden Strategien abhängig. In diesem Fall lässt sich berechnen, dass dies bei einem Verhältnis von 7 Falken zu 5 Tauben der Fall wäre. Der durchschnittliche Gewinn in diesem Fall beträgt für alle zufällig aufeinandertreffenden Individuen im Durchschnitt 6,25, also weniger als wenn alle Tauben wären. Da „nur Tauben" daher keine ESS darstellt, kann Evolution auch zu suboptimalen Lösungen führen, die aber stabil sind.

Da sich die exakten Kosten und Nutzen nur in den seltensten Fällen bestimmen lassen, besteht der praktische Wert eines solchen spieltheoretischen Ansatzes vor allem darin, die bedeutsamen Variablen und ihr Verhältnis zueinander zu klären. Zusätzliche Durchgänge mit anderen Punkteverteilungen könnten in diesem Fall hilfreich sein. Für andere Fragestellungen (z. B. „Unter welchen Bedingungen kann Kooperation zwischen Individuen entstehen?") gibt es andere spieltheoretischen Modelle, in diesem Fall unter anderem das Gefangenendilemma (► Abschn. 14.5). Neben der evolutionären Spieltheorie gibt es aber noch mehrere andere theoretische Verfahren, mit deren Hilfe Determinanten einzelner Verhaltensweisen untersucht werden können.

2.2.3 Modellierungen

Genau wie die Spiele der evolutionären Spieltheorie haben andere theoretische Modellierungsansätze eine Reihe von Vorteilen: Mit wenig Zeitaufwand und ohne Einsatz von Tieren lässt sich ein System besser verstehen und es lassen sich neue Hypothesen generieren. Durch die notwendige Vereinfachung der Zusammenhänge und klare Benennung von Variablen und ihren Beziehungen können sowohl notwendige als auch hinreichende Faktoren bestimmt werden, welche bestimmte Verhaltensphänotypen erzeugen. Durch verschiedene Modellierungsansätze können auch wichtige Randbedingungen ermittelt werden, die das Verhalten beeinflussen oder einschränken. Durch gezielte Änderungen einzelner Parameter können so Effekte auf das Systemverhalten systematisch untersucht und damit Grundlagen für die empirische Überprüfung mit echten Daten geschaffen werden.

Beim **linearen Programmieren** sucht man die graphische Lösung mehrerer linearer Gleichungen. Das Ziel besteht darin, die Kombination der Werte von mehreren unabhängigen Variablen zu bestimmen, bei denen der Wert einer abhängigen Frage (je nach Fragestellung) maximiert oder minimiert wird. So kann man beispielsweise fragen, in welchem Verhältnis Elche *(Alces alces)* Land- und Wasserpflanzen fressen sollten, da sich diese in ihrem jeweiligen Gehalt an Mineralien und Energie unterscheiden (► Abschn. 6.2). Der maximale Energiegehalt einer bestimmten Mischdiät ergibt sich aus dem Verhältnis der beiden

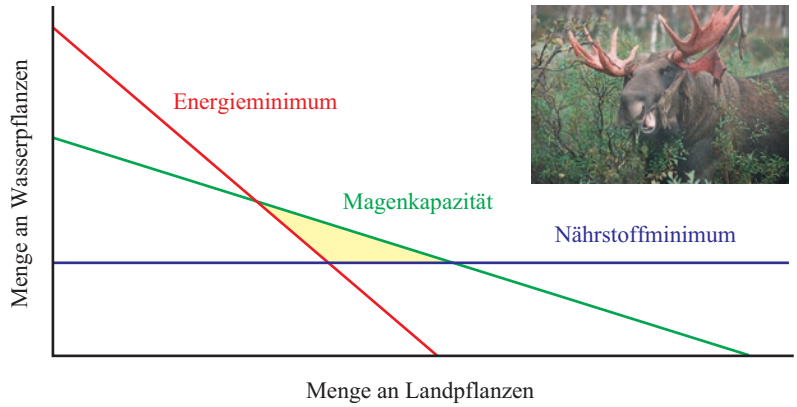


Abb. 2.4 Beispiel für lineares Programmieren zur Bestimmung der optimalen Nahrungszusammensetzung von Elchen. Landpflanzen haben mehr Energie, Wasserpflanzen mehr wichtige Nährstoffe. Durch die Zwänge des notwendigen Energieminimums (rot), des Nährstoffminimums (blau) und der begrenzenden Magenkapazität (grün) ist nur eine eingeschränkte Kombination an Verhältnissen beider Komponenten möglich (gelbes Dreieck). Die tatsächlich gefressene Kombination befindet sich am oberen Ende des gelben Dreiecks. (Quelle Elch: Peter Rosén)

Bestandteile (Abb. 2.4). Der Mindestbedarf an Nährstoffen, in diesem Fall Natrium, definiert eine Mindestmenge an Wasserpflanzen, die täglich aufgenommen werden muss. Die zusätzliche Aufnahme von Landpflanzen wird aber durch das Magenvolumen begrenzt, so dass es in Wirklichkeit nur einen geringen Spielraum für mögliche Kombinationen gibt. Die tatsächliche Zusammensetzung der Nahrung von Elchen befand sich in der Tat in diesem Bereich, wobei innerhalb der existierenden Zwänge die Energieaufnahme maximiert wurde (Belovsky 1978).

Zur Untersuchung von komplexen Systemen mit multiplen Variablen mit multikausalen Rückkoppelungen und Interaktionen bietet sich ein **Systemmodell** an. Damit können die zahlreichen unterschiedlichen Beziehungen zwischen einzelnen Variablen rechnerisch nachvollzogen und die Effekte der Veränderung einer oder mehrerer Variablen auf eine Zielvariable bestimmt werden. So werden beispielsweise Interaktionen zwischen zahlreichen Verhaltensvariablen sowie ökologischen und physiologischen Faktoren für die Variabilität in der Gruppengröße verantwortlich gemacht (Abb. 2.5; ▶ Abschn. 13.2). Mit einem Systemmodell kann man ermitteln, was unter verschiedenen Bedingungen die optimale Gruppengröße darstellt, und diese Erkenntnisse mit tatsächlichen Beobachtungen vergleichen.

Ein **Optimalitätsmodell** versucht vorherzusagen, bei welchem Verhältnis von Kosten und Nutzen der Nettogewinn einer Verhaltensweise für das betreffende Individuum maximiert wird. Es macht damit exakte, quantitative Vorhersagen, die durch Daten aus Verhaltensbeobachtungen oder experimenteller Manipulation überprüft werden können. Bei der Anwendung von Optimalitätsmodellen geht es nicht darum, zu zeigen, dass Tiere perfekt an jedes Problem angepasst sind. Stattdessen kann man testen, ob man die wichtigsten Faktoren, die ein bestimmtes Verhalten beeinflussen, erkannt und richtig bewertet hat.

Das Prinzip der Optimalitätsmodelle lässt sich gut am Beispiel der optimalen Territoriumsgröße erläutern (Abb. 2.6; ▶ Abschn. 6.3). Viele Tiere verteidigen ihren exklusiven Zugang zu Nahrung oder andere für sie wichtigen Ressourcen gegen

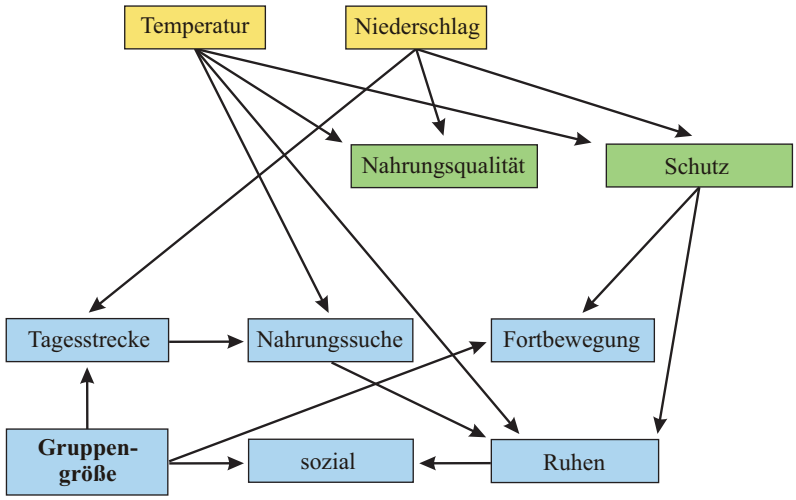


Abb. 2.5 Beispiel für ein Systemmodell zur Untersuchung von Faktoren, welche die Gruppengröße beeinflussen. Die zahlreichen Beziehungen, Interaktionen und Rückkoppelungen können mit entsprechender Programmierung in Bezug auf ihre Effekte auf die Gruppengröße untersucht werden. Durch entsprechende gezielte systematische Änderungen (z. B. der Niederschlagsmenge oder Temperatur) können Effekte auf die Zielvariable vorgesagt werden. (Nach Dunbar 2002)

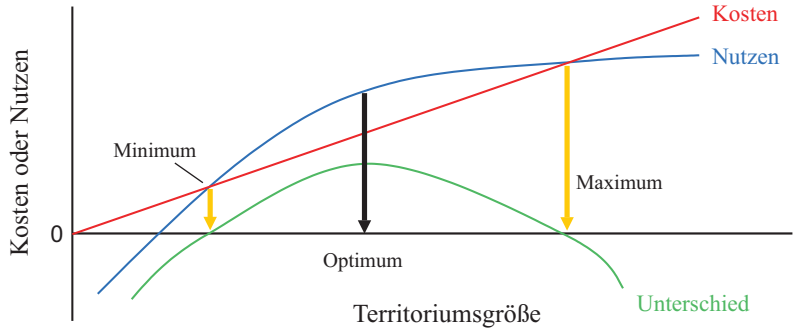


Abb. 2.6 Optimale Territoriumsgröße als ein Beispiel von Optimalitätsmodellen. Kosten und Nutzen werden zueinander in Beziehung gesetzt und deren Differenz ermittelt. Bei der größten positiven Differenz wird eine Variable optimiert. Minimale und maximale Werte können analog ermittelt werden

Artgenossen. Damit erfahren sie die Vorteile des Ressourcenzugangs, müssen dafür aber erhöhten Energieverbrauch sowie möglicherweise ein erhöhtes Mortalitätsrisiko (Kosten der Verteidigung, erhöhte Auffälligkeit gegenüber Räubern) in Kauf nehmen. Die Frage ist nun, wie groß ein Revier idealerweise sein sollte. Dazu kann man sich grundsätzlich überlegen, dass die Kosten der Territoriumsverteidigung mit steigender Territoriumsgröße zunehmen und dass die sich daraus ergebenden Vorteile zunächst zunehmen, dann aber rasch nachlassen, weil eine zusätzliche Vergrößerung keinen merkbaren zusätzlichen Gewinn erbringt. Wenn man die Differenz zwischen Nutzen und Kosten bildet, findet man eine Größe, bei welcher der maximale Nettogewinn realisiert wird; das ist die optimale Territoriumsgröße.

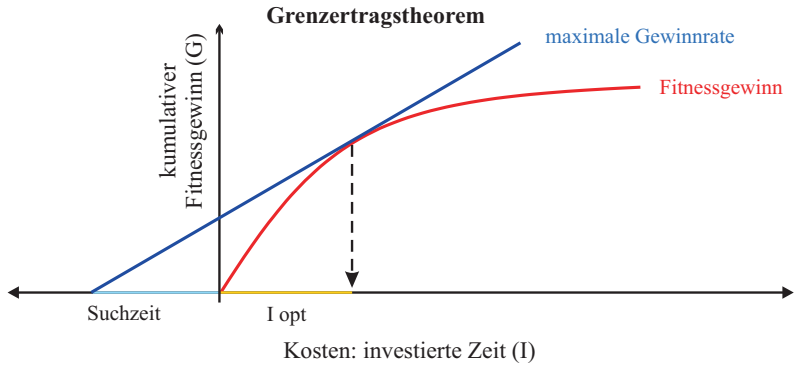


Abb. 2.7 Das Grenzertragstheorem stellt eine Methode dar, die optimale investierte Verweildauer (I opt) in einem *patch* (z. B. einer Futterquelle oder bei einem Paarungspartner) graphisch zu ermitteln. An dem Punkt, an dem der Fitnessgewinn unter die maximale Gewinnrate fällt, sollte eine Ressource aufgegeben und eine neue aufgesucht werden. Die Suchzeit beschreibt die Zeit, die zwischen verschiedenen *patches* zurückgelegt werden muss

Man sieht außerdem, dass ein Territorium nur in einem bestimmten Bereich ökonomisch verteidigbar ist, d. h. wenn die Vorteile größer sind als die Kosten. Wenn man die richtigen Fitnesskorrelate zur Messung von Kosten und Nutzen gefunden hat, lässt sich so konkret vorhersagen, zwischen welchen Größenbereichen man Territorien finden sollte und welche Größe am häufigsten sein sollte. Dies ist z. B. bei Nektarvögeln *(Nectarinia reichenowi)* eindrucksvoll im Einzelnen durchgerechnet worden (Gill und Wolf 1975).

Bei solchen Untersuchungen kann auch das **Grenzertragstheorem** eine Rolle bei der Bewertung der Kosten und Nutzen einer Verhaltensweise spielen (Abb. 2.7). Es beschäftigt sich mit dem grundlegenden Problem, dass eine Ressource mit zunehmender Dauer der Ausbeutung in ihrem Wert für den Nutzer sinkt und sich für das betreffende Individuum die Frage nach der optimalen Verweildauer stellt. Diese hängt von der Verteilung und Dichte der konkreten Ressourceneinheiten *(patches)* ab. Wenn der Aufwand zum Auffinden und/oder Aufsuchen des nächsten *patch* groß ist, lohnt es sich, länger zu bleiben und die Ressource gründlicher auszubeuten, weil der zu erwartende Nutzen pro Zeiteinheit mit zunehmender Transitzeit geringer wird (► Abschn. 4.2).

Man muss also die Kosten und Nutzen von „Bleiben" und „Weiterziehen" zueinander in Beziehung setzen. Die Kosten für die Ausbeutung der Ressource bestehen in diesem Fall in der investierten Zeit (I). In dieser Zeit wird ein absoluter Fitnessgewinn (G) gemacht, der sich kumulativ gegen I auftragen lässt, dabei rasch zunimmt und dann aber immer weniger wächst. Die Frage ist nun, zu welchem Zeitpunkt ein Tier die Ressource verlassen sollte oder wann die zu erwartende Fitness (► Abschn. 3.1) bei weiterem Investment am momentanen Ort kleiner wird als die zu erwartende Fitness an einem anderen Ort unter Berücksichtigung der dafür notwendigen Such- und Transitkosten.

Wenn die Suchkosten mit einbezogen werden, ergibt sich die maximale Gewinnrate als die Tangente der Gewinnfunktion, die auf der x-Achse von der Suchzeit ausgeht. Dort, wo die Tangente die Fitnesskurve berührt, befindet sich der optimale Zeitpunkt zum Ortswechsel, weil dann der Grenzertrag erreicht ist, also der Punkt, an dem der lokale Fitnessgewinn dem Durchschnitt im Habitat entspricht und das Tier

im Durchschnitt damit rechnen kann, anderswo einen höheren Ertrag zu erzielen. Wie man sich intuitiv gut vorstellen kann, verkürzt sich die optimale Verweildauer mit kürzeren Suchdauern und umgekehrt. Natürlich hat auch die Qualität der Ressource einen Einfluss auf die optimale Verweildauer. Bei einer gegebenen Suchzeit sollten Tiere entsprechend weniger Zeit an ergiebigen Ressourcen verbringen, bzw. länger an schlechteren Ressourcen bleiben.

Dieser Optimalitätsansatz hat den Vorteil, dass man mit denselben Grundprinzipien Entscheidungen in den unterschiedlichsten Verhaltenskontexten, wie z. B. Nahrungssuche oder Paarungsstrategien, analysieren kann. Diese Modelle machen eindeutige, quantitative Vorhersagen. Sie erlauben, die für die Tiere wichtigen Variablen zu identifizieren, sowohl im Hinblick darauf, was sie zu maximieren suchen, als auch in Bezug auf die Faktoren, die sie dabei einschränken. Zudem müssen eindeutige Annahmen gemacht werden, die oft auf Beobachtungen und Messungen (z. B. Suchzeiten) beruhen, so dass die Identität und Beziehungen der Variablen in einem Optimalitätsmodell klar definiert sind.

Wenn sich keine (gute) Übereinstimmung zwischen vorhergesagtem und beobachtetem Verhalten findet, kann es sein, dass entweder die Variable, die vom Tier maximiert wird, falsch eingeschätzt wurde oder dass nicht alle Zwänge und Störvariablen identifiziert wurden. In diesem Fall kann man nur durch Versuch und Irrtum mit weiteren Abschätzungen ans Ziel gelangen.

Schließlich ist es möglich, mit **Simulationsmodellen** bestimmte Verhaltensregeln systematisch zu untersuchen. Indem einzelnen Individuen in agentenbasierten Modellen durch entsprechende Programmierbefehle bestimmte explizite Regeln zugeordnet werden, können komplexe Phänomene auf unterschiedlichen Ebenen oder in Bezug auf ihre räumliche Abhängigkeit analysiert werden (Bryson et al. 2007). So können durch Variation des Verhaltens auf einer unteren Ebene (z. B. Individuum) Effekte auf einer höheren Ebene (z. B. Gruppe) modelliert werden. Mit dieser Art von Modellen lassen sich komplexe Phänomene oder Prozesse besonders gut vereinfachen, visualisieren und manipulieren, da Variation in individuellen Merkmalen (z. B. Alter, Geschlecht, Fortpflanzungszustand, Rang) den einzelnen Agenten explizit zugeordnet werden kann.

Eine faszinierende Frage aus dem Bereich des kollektiven Verhaltens beschäftigt sich beispielsweise mit den Verhaltensmechanismen, die den koordinierten Bewegungen von großen Fisch- oder Vogelschwärmen zugrunde liegen (▶ Abschn. 14.2). Eine Hypothese ging davon aus, dass der Zusammenhalt und die Synchronisation der Bewegung des Schwarmes durch Selbstorganisation zustande kommen, wobei die Selbstorganisation auf einigen wenigen einfachen Verhaltensregeln basiert. Wenn Individuen immer einen bestimmten Abstand zu ihren unmittelbaren Nachbarn einhalten und die Ausrichtung ihrer Körperachse aneinander angleichen, könnte daraus die Koordination auf der Gruppenebene entstehen. Durch entsprechende Modellierung und systematische Variation der einzelnen Variablen konnten tatsächlich alle in der Natur beobachteten Ausgänge reproduziert werden (◘ Abb. 2.8).

2.2.4 Vergleiche zwischen Arten

Eine wichtige Methode, Hypothesen über den Anpassungswert von Verhalten zu untersuchen, stellen Vergleiche zwischen Arten dar (Paradis 2014). Diese Art des Vergleichs unterscheidet sich grundlegend von den Arbeiten der klassischen Ethologen, die Ähnlichkeiten in der Verhaltensstruktur zur Ermittlung von phylogenetischen

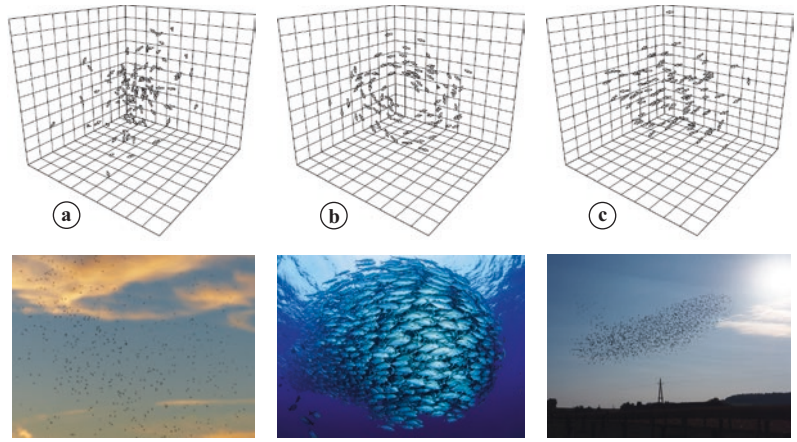


Abb. 2.8 Mit einem Simulationsmodell können durch systematische Variation von wenigen Abstands- und Ausrichtungsregeln die häufigsten in der Natur bei den unterschiedlichsten Tieren beobachteten Schwarmphänomene (**a** Schwarm, **b** Torus, **c** dynamische parallele Gruppe) reproduziert werden. (Nach Couzin et al. 2002; Fotografie **a** © Hans Braxmeier/Pixabay, **b** © Martin Voeller/Getty Images/iStock, **c** © Ratfink1973/Pixabay)

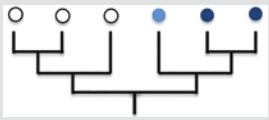
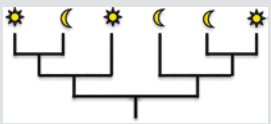
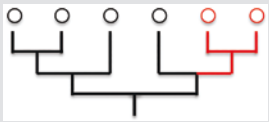
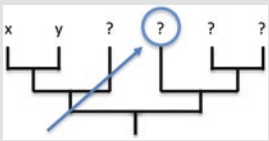
Beziehungen benutzten (▶ Abschn. 1.3). Moderne, sogenannte phylogenetisch kontrollierte Analysen, nutzen die Tatsache, dass sich Verhaltensweisen in den meisten Fällen mehr zwischen Arten als zwischen den Individuen einer Art unterscheiden. So können Durchschnittswerte von Messungen kontinuierlich variierender Variablen (z. B. Fressdauer oder Aggressionshäufigkeit) oder kategoriale Charakterisierungen einzelner Arten (z. B. „tag- oder nachtaktiv“) unter Berücksichtigung ihrer phylogenetischen Beziehungen in Bezug auf vier Fragen analysiert werden (Tab. 2.2).

In Bezug auf ein besseres Verständnis der Evolution einer Verhaltensweise ist es oftmals wichtig zu wissen, wie viel der Merkmalsvariation zwischen Arten durch deren phylogenetischen Beziehungen vorhergesagt wird bzw. wie „frei“ ein Merkmal ist, bei jedem Speziationsereignis einen neuen Wert anzunehmen. Die Tendenz von nah verwandten Arten, sich in Bezug auf die Ausprägung eines Merkmals mehr zu ähneln als zufällig ausgewählte Arten, wird als **phylogenetisches Signal** bezeichnet und kann mit Hilfe verschiedener Statistiken (z. B. Pagels λ) quantifiziert werden (Münkemüller et al. 2012).

Zur Erforschung der Ko-Evolution von Merkmalen kann durch die Berechnung sogenannter phylogenetischer Kontraste oder einer **phylogenetischen Regression** (PGLS) ermittelt werden, ob zwei Merkmale sich im Laufe der Evolution unabhängig voneinander entwickelt haben oder ob die evolutionären Änderungen in Merkmal A durch die evolutionären Änderungen in Merkmal B vorhergesagt werden können. Aus einem solchen Artvergleich kann aber keine Kausalität abgeleitet werden, da nur die Art und die Richtung der Veränderung der Beziehung zwischen zwei Variablen über evolutionäre Zeiträume beschrieben werden.

In manchen Fällen ist es auch interessant, die evolutionären Änderungen eines Merkmals über die gesamte Phylogenie zu rekonstruieren. Die **anzestrale Rekonstruktion** basiert auf der Logik der Parsimonie: wenn ein Merkmal bei zwei heute lebenden Schwesterarten identisch ausgeprägt ist, ist es am Sparsamsten anzunehmen, dass auch der gemeinsame Vorfahre dieser beiden Arten dieselbe Merkmalsausprägung aufwies; wenn die beiden rezenten Arten sich in Bezug auf dieses Merkmal unterscheiden, wird es im

Tab. 2.2 Vier mögliche Anwendungen von phylogenetisch vergleichenden Methoden. Ähnlichkeiten in der Ausprägung eines Merkmals bei verschiedenen Arten kann unter Zuhilfenahme der phylogenetischen Beziehungen als phylogenetisches Signal berechnet werden. Die Ko-Evolution von Merkmalen kann mit phylogenetischer Kontrolle mit Generalized Least Squares (PGLS) oder Independent Contrasts (IC) berechnet werden; hier beispielsweise, ob sich ein Merkmal systematisch zwischen tag- und nachtaktiven Arten unterscheidet. Bei einer anzestralen Rekonstruktion werden mit dem Prinzip der Parsimonie wahrscheinliche Merkmalsausprägungen bei ausgestorbenen Vorfahren ermittelt. Phylogenetische Zielermittlung liefert Hinweise darauf, welche Art(en) die meiste zusätzliche Information für eine der anderen vergleichenden Analysen beisteuern würde. (Nach MacLean et al. 2012)

Evolutionäre Frage	Vergleichende Methode
Sind nah miteinander verwandte Arten sich in Bezug auf die Ausprägung eines Merkmals ähnlich?	Phylogenetisches Signal 
Sind Merkmalsausprägungen nach der Kontrolle phylogenetischer Ähnlichkeit mit bestimmten unabhängigen Variablen korreliert?	Phylogenetische GLS oder IC 
Was ist die ursprüngliche Merkmals- Ausprägung und mit welcher Sicherheit können wir sie rekonstruieren?	Anzestrale Rekonstruktion 
Welche Art(en) ergänzen eine existierende Stichprobe am besten?	Phylogenetische Zielermittlung 

Vorfahren als „nicht aufgelöst“ betrachtet oder die unterschiedlichen Merkmalsausprägungen mit einer Wahrscheinlichkeit versehen. So lassen sich die evolutionären Veränderungen eines Merkmals Ast für Ast bis an die Wurzel des Baumes, und somit der ursprüngliche Zustand, rekonstruieren. Mit dieser Information lässt sich dann bestimmen, wann und unter welchen Bedingungen eine Merkmalsausprägung wie oft entstanden ist bzw. verloren wurde.

Schließlich können Daten von mehreren Arten in Zusammenhang mit Informationen über ihre phylogenetischen Beziehungen auch dazu benutzt werden, eine **phylogenetische Zielermittlung** durchzuführen. Dabei handelt es sich um die strategische Wahl weiterer Arten für die Durchführung einer der anderen drei vergleichenden Verfahren. Wenn nicht für alle Arten die benötigten Daten vorliegen, ist es mit dieser Methode möglich, diejenigen Arten auszuwählen, welche die

interessantesten oder wichtigsten zusätzlichen Informationen beisteuern können. Diese Art(en) kann man dann gezielt auswählen und untersuchen, um so die fehlenden Daten zu generieren.

2.3 Zusammenfassung

Um Verhalten zu untersuchen, werden zumeist seine Konsequenzen bestimmt und quantifiziert. Von jeder definierten Verhaltenskategorie kann prinzipiell deren Dauer, Häufigkeit, Intensität sowie die Latenz zu anderen Ereignissen gemessen werden. Mit Hilfe geeigneter Aufnahme- und Aufzeichnungsregeln kann das Verhalten im Rahmen von Beobachtungen oder Experimenten im Freiland oder unter kontrollierten Bedingungen quantifiziert werden. In der modernen Verhaltensbiologie kommen zunehmend Methoden aus anderen biologischen Disziplinen zum Einsatz, so dass Verhaltensforscher methodisch und konzeptionell flexibel und breit ausgebildet sein müssen. Viele Fragestellungen der aktuellen Verhaltensbiologie versuchen, Grundprinzipien des Verhaltens durch quantitative Artvergleiche zu ermitteln oder mit Hilfe von Kosten-Nutzen-Analysen die Identität und relative Bedeutung verschiedener Selektionsfaktoren zu bestimmen, die unterschiedlichen Verhaltensstrategien zugrunde liegen.

Literatur

Belovsky GE (1978) Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. Theor Popul Biol 14:105–134

Bryson JJ, Ando Y, Lehmann H (2007) Agent-based modelling as scientific method: a case study analysing primate social behavior. Philos Trans R Soc Lond B 362:1685–1699

Couzin ID, Krause J, James R, Ruxton GD, Franks NR (2002) Collective memory and spatial sorting in animal groups. J Theor Biol 218:1–11

Dunbar RIM (2002) Modelling primate behavioral ecology. Int J Primatol 23:785–819

Gill FB, Wolf LL (1975) Economics of feeding territoriality in the golden-winged sunbird. Ecology 56:333–345

Gross MR (1996) Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. Trends Ecol Evol 11:92–98

MacLean EL et al. (2012) How does cognition evolve? Phylogenetic comparative psychology. Anim Cogn 15:223–238

Münkemüller T, Lavergne S, Bzeznik B, Dray S, Jombart T, Schiffers K, Thuiller W (2012) How to measure and test phylogenetic signal. Methods Ecol Evol 3:743–756

Naguib M, Krause ET (2020) Methoden der Verhaltensbiologie, 2. Aufl. Springer, Berlin

Paradis E (2014) An Introduction to the Phylogenetic Comparative Method. In: Garamszegi LZ (Hrsg) Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology: concepts and practice. Springer, Berlin, S 3–18

Taborsky M, Brockman HJ (2010) Alternative reproductive tactics and life history phenotypes. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 537–586

Tinbergen N (1953) The Herring Gull's world. Collins, London

Verhalten, Evolution und Life Histories

Als Lebendgebärende haben Skorpione für Wirbellose eine ungewöhnliche Life History. (Quelle: Raphael und Roman Willi)

© Springer-Verlag GmbH Deutschland, ein Teil von Springer Nature 2020
P. M. Kappeler, *Verhaltensbiologie,*
https://doi.org/10.1007/978-3-662-60546-2_3

3.1 Grundlagen der Evolutionsbiologie – 34

3.2 Diversität der Lebenszyklen – 37

3.2.1 Evolution von Life Histories – 40

3.2.2 Die wichtigsten Life-History-Merkmale – 42

3.3 Verhalten und Fitness: die vier Probleme – 51

3.4 Zusammenfassung – 52

Literatur – 52

3

Die moderne Evolutionstheorie liefert einen theoretischen Rahmen für funktionale Analysen einzelner Verhaltensweisen. Zur Untersuchung der Angepasstheit des Verhaltens ist es notwendig, Fitness zu operationalisieren und die evolutionären Mechanismen, die sie beeinflussen, näher zu charakterisieren. Aus den wichtigsten Fitnesskomponenten – Überleben und Fortpflanzungserfolg – lassen sich vier Grundprobleme ableiten, die jedes Individuum erfolgreich meistern muss: Fressen, Nicht-gefressen-Werden, Fortpflanzung und Jungenaufzucht. Merkmale, welche die Fortpflanzungskomponente der Fitness betreffen, sind identisch mit einigen der wichtigsten Merkmale der Life History (Lebensgeschichte). In diesem Kapitel skizziere ich die wichtigsten Variablen, Mechanismen, Prozesse und Zusammenhänge zwischen Verhalten, Evolution und Life Histories, um eine Grundlage für das Verständnis der nachfolgenden Kapitel zu schaffen, die sich inhaltlich an diesen vier Grundproblemen ausrichten.

3.1 Grundlagen der Evolutionsbiologie

Das heute beobachtbare Verhalten von Tieren ist, wie jedes andere biologische Merkmal, zu großen Teilen das Ergebnis von **Evolution.** Die Theorie der „Evolution durch natürliche Zuchtwahl“ (Darwin 1859) stellt daher ein theoretisches Gerüst dar, das erklärt, warum eine gegebene Verhaltensweise in welchem Kontext wie an den Tag gelegt wird. Diese Theorie erklärt und berücksichtigt auch, welche genetischen, sensorischen, physiologischen, neuronalen und hormonellen Mechanismen eine Verhaltensleistung ermöglichen und aufgrund welcher entwicklungsbiologischen und stammesgeschichtlichen Prozesse sie in dieser Form auftritt (► Abschn. 1.1). Es ist daher in der Tat so, dass „nichts in der Biologie einen Sinn ergibt, außer im Licht der Evolution“ (Dobzhansky 1973). Da die Evolutionstheorie auch 160 Jahre nach Darwin immer noch von manchen (z. B. „Kreationisten“) geleugnet und von vielen anderen nicht verstanden wird (z. B. „Überleben des Stärkeren“; Verhalten „zum Wohl der Art“), erscheint es sinnvoll, die wichtigsten Grundlagen der Evolutionstheorie kurz zusammenzufassen.

Natürliche Selektion stellt das Kernstück der Darwin'schen Evolutionsbiologie dar. Die Logik der natürlichen Selektion basiert auf drei einfachen Bedingungen:

1. Individuen einer Population unterscheiden sich in der Ausprägung eines Merkmals; es existiert also natürliche Variation.
2. Diese Merkmalsvariation hat eine genetische Grundlage, welche an die Nachkommen vererbt wird.
3. Träger einer bestimmten Merkmalsausprägung pflanzen sich überproportional häufig fort.

Wenn diese Bedingungen erfüllt sind, und das sind sie für den Großteil der Merkmale einer Art, ändert sich der relative Anteil der Genvarianten, die den vorteilhaften Merkmalsausprägungen zugrunde liegen, von Generation zu Generation; es findet Evolution statt.

Evolution ist aber kein Synonym für natürliche Selektion! Evolution ist definiert als „Änderung von Genhäufigkeiten innerhalb einer Population", wohingegen natürliche Selektion – neben Mutation, Rekombination und Gendrift – aber nur eine von mehreren Ursachen von Evolution darstellt.

Ein Merkmal, das die Überlebenswahrscheinlichkeit erhöht oder zur erfolgreichen Fortpflanzung beiträgt und damit den derzeitigen Nutzen oder die derzeitige Funktion eines Merkmals beschreibt, wird als **Anpassung** (oder Adaptation) bezeichnet. Der historische Prozess, der zu Änderungen von Phänotypen infolge von Umweltänderungen führt, wird ebenfalls als Anpassung bezeichnet, was zu Verwirrung führen kann. Wenn Merkmale im Lauf der Evolution ihre Funktion ändern, wird dies als **Exaptation** benannt. Die Umwandlung von Hautschuppen in Federn zum Zeitpunkt der Entstehung der Vorfahren heutiger Vögel aus Reptilienvorfahren stellt ein bekanntes Beispiel für eine Exaptation dar.

Erfolgreiche Fortpflanzung, also die Weitergabe vorteilhafter Merkmalskombinationen in die nächste Generation, hängt insofern auch vom Überleben ab, als ein Individuum mindestens bis zur Geschlechtsreife überleben muss, um sich überhaupt fortpflanzen zu können, und mit einer längeren Lebensspanne eine Zunahme der Fortpflanzungsgelegenheiten verbunden ist. Konzeptionell lässt sich daher die **Fitness**, also der Gesamtfortpflanzungserfolg eines Individuums über die gesamte Lebensspanne, in eine Überlebens- und eine Fortpflanzungskomponente aufteilen. Die Fortpflanzungskomponente hat wiederum zwei Bestandteile: eine direkte, die durch eigene Fortpflanzung erzielt wird, und eine indirekte, die durch die Fortpflanzung von Verwandten zustande kommt, da diese ebenfalls abstammungsgleiche Allele in die nächste Generation weitergeben. Die Charakterisierung von Evolution als *„survival of the fittest"* (Spencer 1889) ist daher irreführend, zumal Überleben in die Bestimmung von Fitness eingeht und diese Aussage daher zirkulär ist.

Fitness: Gesamtfortpflanzungserfolg
- Überlebenskomponente
- Fortpflanzungskomponente
  - Direkte Fitness
  - Indirekte Fitness (durch Verwandte)

Diese Differenzierung zeigt, dass **Gene** und nicht deren kurzlebige Träger die entscheidende Zielebene natürlicher Selektion darstellen, obwohl Selektion natürlich Variation zwischen individuellen Phänotypen bewertet. Die meisten Gene existieren bekanntlich in zwei oder mehr unterschiedlichen Allelen, die leicht unterschiedliche Formen desselben Proteins kodieren. Jedes **Allel** kommt in einer Population mit einer bestimmten Häufigkeit vor und konkurriert mit den anderen Allelen um einen Platz auf dem jeweiligen Chromosom. Wenn sich bestimmte Allele in einer Population ausbreiten, bedeutet dies notwendigerweise, dass manche Individuen dasselbe Allel eines Gens besitzen. Individuen, die solche abstammungsgleichen Allele teilen, sind miteinander verwandt. Bei diploiden Organismen hat jedes Allel eine 50-prozentige Wahrscheinlichkeit, die Kopie des entsprechenden Allels der Mutter oder des Vaters zu sein. Diese Wahrscheinlichkeit wird durch den **Verwandtschaftskoeffizienten** (r) ausgedrückt. Zwischen Eltern und Kindern beträgt er 0,5

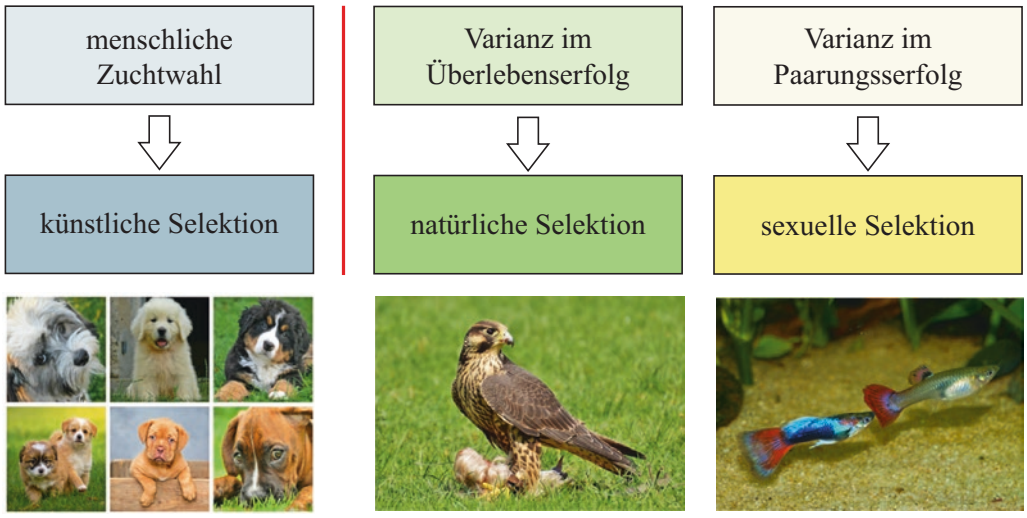


Abb. 3.1 Drei Formen der Selektion. Darwin stellte der künstlichen Selektion durch Menschen die natürliche Selektion gegenüber und ergänzte sie später durch die sexuelle Selektion. Verwandtenselektion ist eine Variante der natürlichen Selektion. (Hunde: © cocoparisienne/Pixabay, Falke: © Alexas_Fotos/Pixabay, Guppys: © fdolmo/Pixabay)

und nimmt mit jeder weiteren Generation um die Hälfte ab.

Das Vorkommen von abstammungsgleichen Allelen in anderen Individuen hat Konsequenzen für deren Weitergabe in die nächste Generation. Die Weitergabe von abstammungsgleichen Allelen in verwandten Individuen (außer den eigenen Nachkommen) wird nämlich durch **Verwandtenselektion** bewertet (Maynard Smith 1964) und bestimmt die indirekte Fitnesskomponente. Sie trägt, zusammen mit der direkten Fitness, zur Gesamtfitness (auch **inklusive Fitness** genannt; Hamilton 1964) eines Individuums bei. In die Bestimmung der individuellen Gesamtfitness gehen daher nicht nur die Anzahl der Allele ein, die ein Individuum über den eigenen Nachwuchs in die nächste Generation bringt, sondern auch die Kopien, die durch Verwandte, mit denen sie mit einer berechenbaren Wahrscheinlichkeit geteilt werden, weitergegeben werden.

Insgesamt können Änderungen von Allelhäufigkeiten in nachfolgenden Generationen durch vier **Selektionsformen** vermittelt werden. Diese unterscheiden sich in mehrfacher Hinsicht. Verwandtenselektion ist eine Variante der natürlichen Selektion, die eine andere Form der Weitergabe von Allelen (indirekt vs. direkt) berücksichtigt. Dagegen stellt die sexuelle Selektion eine Selektionsform dar, die auf Merkmale abzielt, welche ihre Funktion einzig im Kontext der Fortpflanzung haben (und nicht unmittelbar in Bezug auf das Überleben; ▶ Abschn. 8.1). Sexuelle Selektion ist daher letztlich auch eine Variante der natürlichen Selektion; Darwin (1871) nannte sie dementsprechend auch *„selection in relation to sex“*. Natürliche Selektion wurde von Darwin (1859) so benannt, um sie von künstlicher Selektion (*artificial selection*) durch Menschen bei der Zucht von Haustieren und Nutzpflanzen zu unterscheiden (Abb. 3.1).

Jede Form der Selektion kann zudem durch eine von drei **Selektionstypen** zu Änderungen von Allelhäufigkeiten führen:

1. Selektion kann direktional wirken und den Populationsdurchschnitt eines Merkmals von Generation zu Generation in eine Richtung verschieben.

2. Selektion kann auch stabilisierend sein; nämlich wenn intermediäre Phänotypen – und nicht die extremen Ausprägungen eines Merkmals – mit höheren Fitnessvorteilen verbunden sind.
3. Die umgekehrte Situation, dass also die extremen Phänotypen vorteilhafter sind, wird als disruptive Selektion bezeichnet.

Schließlich können verschiedene Selektionsformen auch auf unterschiedlichen Ebenen wirken. Aufgrund der natürlichen Hierarchie biologischer Organisationsebenen – von Genen, Zellen und Organen über Individuen hin zu Gruppen und Populationen – kann Selektion theoretisch auf der Ebene der Gene (Genselektion), Individuen (Individualselektion) oder natürlichen sozialen Gruppen (Gruppenselektion) angreifen. Manche Evolutionsbiologen sprechen daher auch von *multi-level selection* (Korb 2010). Dass Individuen ein Ziel natürlicher Selektion darstellen, ist unbestritten. Auch sind Selektionsvorgänge zwischen Genen eines Genoms bekannt, die sich als Abweichungen von der 2. Mendel'schen Regel (Spaltungsregel) als Folge eines *meiotic drive* äußern. Die Präsenz eines solchen eigennützigen genetischen Elements, das relativ zum restlichen Genom häufiger vererbt wird, kann selbst bei komplexen Organismen wie Säugetieren mit Verhaltensunterschieden assoziiert werden (Runge und Lindholm 2018).

Umstritten ist aber die Idee, dass Merkmale auf Ebene einer Gruppe durch **Gruppenselektion** bewertet werden. Diese Erklärung wurde ursprünglich vorgeschlagen (Wynne-Edwards 1962), um zu erklären, wie sich Verhaltensweisen, die nicht das handelnde Individuum, sondern andere Artgenossen begünstigen, entstehen konnten. Demnach erzielen Gruppen aus solchen altruistischen Individuen eine höhere Fitness als Gruppen von Egoisten. In theoretischen Modellen mit sehr restriktiven Annahmen kann dieser Unterschied zwar erzeugt werden (Wilson 1975), aber es ist offensichtlich, dass ein durch Einwanderung oder Mutation entstandener „Egoist" in einer Altruistengruppe eine höhere Fitness erzielen würde und sich rasch überproportional vermehren würde. Individualselektion sticht also Gruppenselektion immer, und es gibt tatsächlich auch keine empirischen Befunde, welche die Existenz von Gruppenselektion im Tierreich unterstützen. Es ist daher nicht gerechtfertigt, ein Verhalten damit zu erklären, es diene dem Wohl oder Erhalt der Gruppe bzw. der Art.

In Bezug auf die praktische Messung von Fitness stellt sich das Problem, dass die relative Häufigkeit von Allelen, Genotypen und Merkmalen über Generationen hinweg oft nur schwierig bestimmt werden kann (Hunt und Hodgson 2010). Zwar sind moderne molekulargenetische Verfahren inzwischen so gut etabliert, dass sogar komplette Genome sequenziert werden können, aber diese Messungen sind trotzdem aufwändig, kostspielig und erfordern DNA-Proben von vielen Tieren. Es haben sich daher auch indirekte Messungen von Stellvertretermerkmalen ***(proxies),*** die positiv mit Fitness korrelieren und viel einfacher zu messen sind, etabliert. Zu diesen Merkmalen zählt die Körpergröße oder -kondition, die Gelege- oder Wurfgröße, Energieaufnahme, Entwicklungsgeschwindigkeit, Paarungshäufigkeit und die Anzahl der bis zur Geschlechtsreife überlebenden Nachkommen. Etliche dieser Merkmale werden uns im folgenden Abschnitt wieder begegnen.

3.2 Diversität der Lebenszyklen

Jedes Tier durchläuft einen **Lebenszyklus:** Es wird geboren, wächst, pflanzt sich fort und stirbt. Die Details eines Lebenszyklus unterscheiden sich dabei stark zwischen Arten sowie teilweise

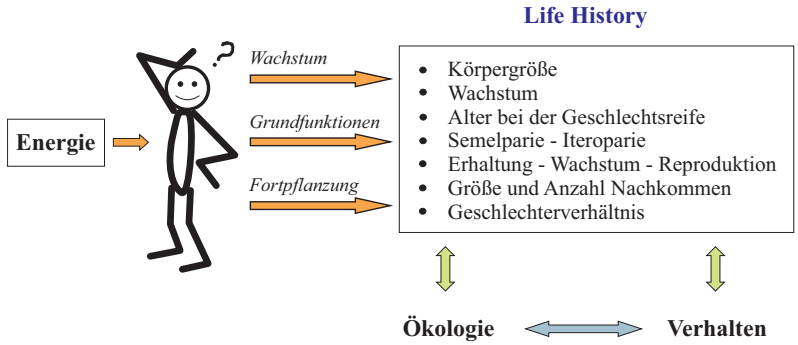


Abb. 3.2 Die grundlegenden Life-History-Entscheidungen, denen jeder Organismus gegenübersteht, betreffen Merkmale der Entwicklung, der Fortpflanzung und des Erhalts der Grundfunktionen, für die nur limitierte Energie zur Verfügung steht. Variabilität in diesen Merkmalen stellt Anpassungen an ökologische Rahmenbedingungen dar und hat auch weitreichende Konsequenzen für das Verhalten

zwischen Individuen derselben Art. Diese Variabilität wird durch verschiedene Life-History-Strategien beschrieben und ist aus zwei Gründen für Verhaltensbiologen wichtig: 1) Fitness wird durch erfolgreiches Überleben und Fortpflanzen bestimmt und ganz wesentlich in Form von Life-History-Merkmalen umgesetzt. Individuelle Fitnessunterschiede werden also mit Hilfe von Life-History-Merkmalen gemessen. 2) Viele Taxon-spezifische Ausprägungen von Life-History-Merkmalen sind feste Bestandteile des Bauplans verschiedener Tiergruppen und haben nachhaltige Konsequenzen für das Verhalten, vor allem im Kontext der Fortpflanzung und Jungenfürsorge. So ist zu verstehen, warum bestimmte Verhaltensweisen nur in bestimmten Tiergruppen auftreten. Außerdem wird so deutlich, wie manche Verhaltensmerkmale im Lauf des Lebens eines Individuums eng mit anderen Aspekten der Physiologie, Anatomie und Ökologie eines Organismus verzahnt und mit diesen funktionell verknüpft sind.

Die Theorie der Life-History-Evolution sucht Erklärungen für die Vielfalt an Lebenslaufstrategien. Sie ist damit *das* integrative Konzept der organismischen Biologie. Die **Life History** beschreibt die Lebenszyklen verschiedener Organismen in Bezug auf Variabilität in den Merkmalen, welche die Wahrscheinlichkeiten des Überlebens und der erfolgreichen Fortpflanzung direkt beeinflussen. Alle Tiere mit sexueller Fortpflanzung beginnen ihr Leben als Zygote und sterben irgendwann danach. Dazwischen liegt die faszinierende Diversität von Life-History-Strategien, mit denen Individuen versuchen, ihren Überlebens- und Fortpflanzungserfolg zu maximieren. Da es im Tierreich eine unüberschaubare Anzahl von Kombinationen von Life-History-Merkmalen gibt, existieren zahlreiche artspezifische optimale Life-History-Strategien (Stearns 1976).

Um diese Diversität zu verstehen, können wir uns eine hypothetische flexible tierische Zygote vorstellen, die das zukünftige Leben uneingeschränkt planen kann (Abb. 3.2). Wird sie als erwachsenes Weibchen nur ein paar Millimeter groß oder mehrere hundert Kilogramm schwer? Wie lange sollte sie wachsen, bevor sie mit welchem Alter und bei welcher Größe anfängt, sich fortzupflanzen? Fängt sie relativ früh an, sich fortzupflanzen und lebt dafür kürzer, oder investiert sie weniger und später in die Fortpflanzung und lebt dafür länger? Sollte sie alles auf ein Fortpflanzungsereignis setzen oder sich mehrmals im

Leben reproduzieren? Wie viel der verfügbaren Energie sollte sie zu jedem Zeitpunkt in die Fortpflanzung stecken, wie viel in die Aufrechterhaltung ihrer Lebensfunktionen und wie viel in weiteres Wachstum? Sollte sie wenige große Nachkommen von hoher Qualität produzieren oder besser viele kleine, die aber nicht so gut überleben? Ist es besser gleich viele Söhne und Töchter zu produzieren, oder sollte sie diese Entscheidung von ökologischen oder sozialen Bedingungen abhängig machen? Das sind die wichtigsten Entscheidungen, für die jeder Organismus eine evolutionäre Antwort in Form einer Life-History-Strategie gefunden hat.

Warum es nur eine optimale Strategie gar nicht geben kann, wird deutlich, wenn man sich diese theoretisch ausmalt. Um die maximale Fitness zu erzielen, sollte ein idealer Organismus, den man als **Darwin'schen Dämon** bezeichnen könnte, sofort nach der eigenen Geburt beginnen, für ewige Zeiten unendlich viele Nachkommen zu produzieren (Leimar 2001). Einen solchen (weiblichen) Organismus gibt es bekanntlich aber nicht, weil er aufgrund der Konservierung von Masse pro Fortpflanzungsereignis nicht mehr als seine eigene Masse an Nachwuchs produzieren kann und weil er wie alle Lebewesen sterblich ist. Zudem sind die für das Überleben und die Fortpflanzung notwendigen Ressourcen begrenzt, so dass sich jeder Organismus mit dem Problem konfrontiert sieht, die verfügbaren Ressourcen optimal zwischen Wachstum, Fortpflanzung und Erhalt der basalen Grundfunktionen aufzuteilen. Es existiert also ein fundamentales **Allokationsproblem,** für das jedes Individuum eine Lösung finden muss (◘ Abb. 3.2).

Neben diesem Grundproblem komplizieren verschiedene Zwänge und negative Verknüpfungen (Trade-offs) zwischen Merkmalen in faszinierender Weise die Ausprägung verschiedener Life-History-Strategien (Stearns 1989). Ein

◘ **Abb. 3.3** Männliche Dickhornschafe (Widder) unterscheiden sich in der Größe ihrer Hörner, da sie alters- und konditionsabhängig unterschiedlich viel Energie in deren Wachstum investieren. Die Hörner spielen eine wichtige Rolle bei den Kämpfen der Widder und können bis zu 14 kg schwer werden. (Quelle: Fanie Pelletier)

Trade-off existiert immer dann, wenn ein Vorteil, der durch die Veränderung eines Merkmals entsteht, mit einem Nachteil durch die automatische Änderung eines anderen Merkmals verbunden ist. Der allgemeinste Trade-off besteht zwischen den Grundfunktionen. Wenn zum Beispiel die Grundversorgung an Energie für die Erhaltung der basalen Lebensfunktionen zugunsten der Fortpflanzung eingeschränkt wird, ist der erhöhte reproduktive Erfolg mit einem erhöhten Mortalitätsrisiko und damit einer Verkürzung der Lebensspanne erkauft.

Männliche Dickhornschafe *(Ovis canadensis)* sehen sich beispielsweise im Lauf ihrer Entwicklung mit diesem Trade-off konfrontiert, wenn sich bei wechselnder Ressourcenverfügbarkeit die Frage stellt, ob Energie aus limitierter Nahrung besser in das Wachstum ihrer Körper oder ihrer Hörner investiert werden soll (Festa-Bianchet et al. 2004; ◘ Abb. 3.3). Bei Letzterem handelt es sich um eine indirekte Investition in den Fortpflanzungserfolg, da die Hörner eine wichtige Rolle bei der Konkurrenz zwischen Männchen um Zugang zu

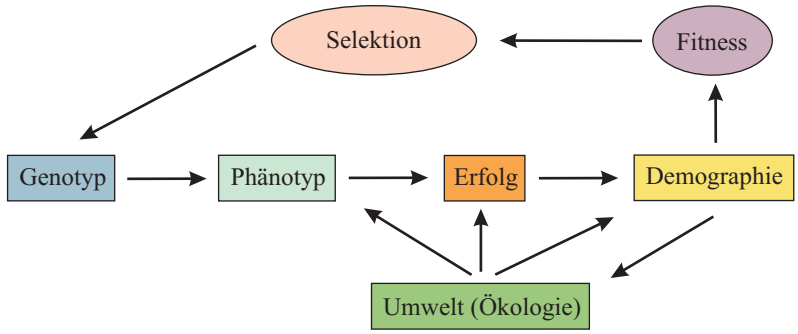


Abb. 3.4 Schematische Darstellung wichtiger Aspekte bei der Evolution von Life-History-Merkmalen. Der differentielle Erfolg von Phänotypen wird von natürlicher Selektion in der jeweiligen Umwelt bewertet, so dass eine Anpassung an lokale Bedingungen erfolgt. (Ricklefs und Wikelski 2002)

Weibchen spielen (► Abschn. 9.3). Bei Nahrungsknappheit investieren junge Männchen zum Beispiel mehr in das Körperwachstum, um das kurzfristige Überleben zu garantieren, und nehmen dafür möglicherweise Einbußen im langfristigen Fortpflanzungserfolg in Kauf.

Am Ende der Lebensspanne sollten Tiere dagegen mehr in Fortpflanzung als in die Grundfunktionen investieren, da sie vergleichsweise wenig zu verlieren haben; eine Strategie, die als terminales Investment bezeichnet wird. Bei männlichen Eistauchern *(Gavia immer)* äußert sich dieser Effekt darin, dass Männchen, die älter als 14 Jahre sind, im Vergleich zu jüngeren Artgenossen, ihre Territorien aggressiver gegen Eindringlinge verteidigen und durch häufigeres Rufen versuchen, Rivalen fernzuhalten (Piper et al. 2018).

Auch der Gesang von Singvögeln lässt sich als eine Investition in die Fortpflanzung interpretieren, die zu Lasten der Grundfunktionen geht. Männchen, die jeden Tag sehr lange singen, haben also möglicherweise einen kurzfristigen Vorteil (erhöhten Fortpflanzungserfolg), der sich langfristig aber in einen Nachteil (verringerte Überlebenswahrscheinlichkeit) verkehren kann (► Box 3.1).

3.2.1 Evolution von Life Histories

Eine Grundannahme der Evolutionsbiologie besteht darin, dass die Life Histories verschiedener Organismen durch Selektion so geformt wurden, dass für ihre jeweiligen Baupläne und Umweltbedingungen der Nettogewinn aus Vor- und Nachteilen der verschiedenen Ausprägungen der betreffenden Merkmale maximiert wird. Demnach werden die im Genotyp eines Individuums enthaltenen Informationen in einen Phänotyp mit einem bestimmten Bauplan umgesetzt (Abb. 3.4). Der Phänotyp muss sich in seiner Umwelt bewähren, wobei ökologische Faktoren einen Einfluss auf den individuellen Überlebens- und Fortpflanzungserfolg haben. Über den Mechanismus der Dichteabhängigkeit gibt es auch eine Rückkoppelung zwischen der Populationsstruktur und der Umwelt (z. B. Räuber- oder Ressourcendichte; ► Abschn. 6.1). Unterschiedlicher Erfolg einzelner Individuen relativ zu dem anderer Phänotypen in derselben Population schlägt sich letztendlich in der Demographie der betreffenden Population nieder. Die unterschiedliche Fitness einzelner Phänotypen wird also von natürlicher Selektion

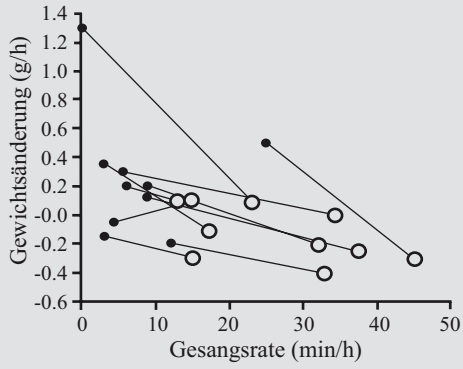
Box 3.1

Trade-off zwischen Erhalt der Grundfunktionen und Investition in die Fortpflanzung

- **Frage:** Hat die Häufigkeit des Singens bei Vögeln (hier Rotkehlchen, *Erithacus rubecula*) einen Einfluss auf die körperliche Verfassung?
- **Hintergrund:** Zeit ist limitiert. Wenn es deswegen einen Trade-off zwischen Singen und Fressen gibt, sollte es einen negativen Zusammenhang zwischen der Zeit, die für Singen aufgewendet wird, und der Gewichtszunahme geben.
- **Methode:** Vergleich der Beziehung zwischen diesen beiden Variablen aufgrund von Messungen des natürlichen Verhaltens in Kombination mit einem Playback-Experiment, bei dem durch das Abspielen von fremdem Gesang eine Erhöhung der Gesangsrate ausgelöst wurde.
- **Ergebnis:** Gesangsrate und Gewichtszunahme männlicher Rotkehlchen sind negativ korreliert (●). Nach *playbacks* (○) erhöht sich die Gesangsrate und die Gewichtszunahme ist signifikant reduziert.*
- **Schlussfolgerung:** Singen ist mit Kosten verbunden und unterliegt dem vorhergesagten Trade-off.

(Thomas et al. 2003; Quelle Rotkehlchen: Brian Stone).

* Gewichtsveränderung als Funktion der Gesangsrate vor und nach *playback*.



bewertet, welche dadurch die Zusammensetzung des Genpools der nächsten Generation bestimmt. Interaktionen zwischen verschiedenen Bauplänen und der Vielfalt an Lebensräume, in denen Organismen mit identischen Bauplänen leben, erklären daher einen Großteil der Diversität an Life-History-Strategien.

Vor diesem Hintergrund lässt sich die Evolution von Life-History-Merkmalen im Einzelfall mit Informationen aus vier Bereichen erklären:

1. Durch altersspezifische Krankheiten oder größenspezifische Prädation können die Mortalitätsraten für eine bestimmte Klasse von Individuen erhöht werden. Da in diesem Fall alle Individuen eine geringere Wahrscheinlichkeit haben, diese Alters- oder Größenklasse zu überleben, werden Individuen dieser Klassen einen geringeren Beitrag zu ihrer jeweiligen Gesamtfitness erbringen. Natürliche Selektion wird daher dazu führen,

dass der Fortpflanzungsaufwand in früheren Alters- oder Größenklassen erhöht wird, da Individuen mit diesem Merkmal im Durchschnitt einen größeren Fortpflanzungserfolg aufweisen (Reznick et al. 2004). **Demographie** reflektiert also die Stärke der natürlichen Selektion, indem sie alters- und größenabhängige Variation in Überlebensraten sowie der Fruchtbarkeit dokumentiert.

2. Life-History-Merkmale haben eine **genetische Basis,** so dass deren quantitative Genetik mitberücksichtigt werden muss. Von Bedeutung ist dabei vor allem die **additive genetische Varianz,** also derjenige Anteil der genetischen Variation eines Merkmals, der dessen Reaktion auf Selektion in messbarer Weise beeinflusst. Viele Life-History-Merkmale weisen eine phänotypische Plastizität auf, die innerhalb einer bestimmten Reaktionsnorm ausgeprägt ist (Stearns 1989). Derjenige Anteil der phänotypischen Variation, der durch additive genetische Variation beigesteuert wird, wird als **Heritabilität** bezeichnet. Die Heritabilität der meisten untersuchten Life-History-Merkmale liegt zwischen 0,05 und 0,4; wenn die Heritabilität 1,0 beträgt, hat ein Merkmal genau dieselbe Ausprägung wie bei den Eltern des betreffenden Individuums, wenn sie gleich 0 ist, kann das Merkmal nicht auf Selektion reagieren.
3. Life-History-Merkmale sind untereinander durch **Trade-offs** verbunden. Trade-offs haben eine genetische und eine physiologische Komponente. Die erste Komponente beschreibt die genetische Korrelation zwischen zwei Merkmalen, die positiv oder negativ – in Bezug auf die gemeinsame Änderung – sein können. Die physiologische Komponente beschreibt dagegen die tatsächlichen Kosten. Diese können je nach Umweltbedingungen, Entwicklungsgeschichte und individueller genetischer Ausstattung zwischen Individuen variieren (Zera und Harshman 2001). Außerdem können physiologische Zwänge die Variationsmöglichkeiten von Life-History-Merkmalen erheblich einschränken.
4. Life-History-Merkmale haben auch eine **phylogenetische Geschichte,** die eng mit dem Bauplan einer Art bzw. ihrer höheren taxonomischen Gruppe (z. B. Gattung, Familie) verknüpft sind. Diese phylogenetischen Faktoren wirken zumeist als Zwänge, indem sie die Reaktionsnormen der Merkmale scharf eingrenzen (Blomberg und Garland 2002).

Bei der Erklärung der Life History einer Art müssen diese Faktoren als wichtige Grundlagen berücksichtigt werden. Durch entsprechende Vergleiche oder Experimente kann die relative Bedeutung der einzelnen Faktoren ermittelt werden. So kann man die relative Bedeutung von genetischen Faktoren dadurch bestimmen, dass man genetisch ähnliche oder nahezu identische Individuen unter verschiedenen Umweltbedingungen aufwachsen lässt. Die Bedeutung demographischer Faktoren kann durch experimentelle Manipulation der Populationsstruktur oder des Räuberdrucks untersucht werden, und durch Vergleiche von nahverwandten Arten (► Abschn. 2.2) kann man die Einschränkungen, die durch den Grundbauplan gegeben sind, identifizieren.

3.2.2 Die wichtigsten Life-History-Merkmale

- **Alter und Größe bei der ersten Fortpflanzung**

Die **erste Fortpflanzung** ist das prägnanteste Life-History-Merkmal. Sie teilt das Leben in zwei Abschnitte: die Zeit des Wachstums und der Entwicklung bis zur Geschlechtsreife sowie die anschließende Phase der Reproduktion (◘ Abb. 3.5). Das Alter

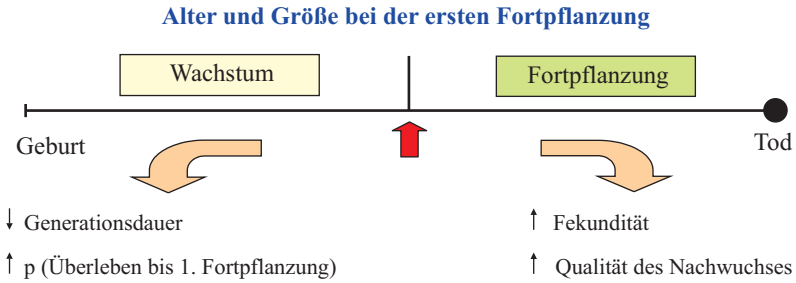


Abb. 3.5 Alter und Größe bei der ersten Fortpflanzung trennen einen Lebenszyklus in die Phasen des Wachstums und der Fortpflanzung. Frühe und verzögerte Geschlechtsreife haben gegenläufige Vor- und Nachteile, welche Generationsdauer, Fekundität, Überlebenswahrscheinlichkeit und Nachwuchsqualität beeinflussen

bei der ersten Fortpflanzung hat einen besonders großen Einfluss auf den Gesamtfortpflanzungserfolg eines Individuums, weil es die Zeit festlegt, die für Fortpflanzung zur Verfügung steht. Für jeden Organismus stellt sich daher, evolutionär gesprochen, die Frage, wie lange und bis zu welcher Größe er wachsen soll, bevor er mit der Fortpflanzung beginnt. Da sowohl eine relativ frühe als auch eine relativ verzögerte erste Fortpflanzung mit jeweils entgegengesetzten Vor- und Nachteilen verbunden sind, ist die Frage nach dem optimalen Zeitpunkt der ersten Fortpflanzung nicht trivial.

Der wichtigste Vorteil der frühen Fortpflanzung liegt in der verkürzten Generationsdauer. Durch einen relativ frühen Beginn der Fortpflanzung wird die Juvenilphase verkürzt, d. h., der Organismus verbringt weniger Zeit als kleines, von Räubern und Konkurrenten besonders bedrohtes Individuum und hat damit eine erhöhte Wahrscheinlichkeit, den Beginn der Fortpflanzung überhaupt zu erleben. Dieser Vorteil wird aber unter Umständen durch erhöhte Mortalitätsraten der kleineren Nachkommen aufgehoben. Die verzögerte Fortpflanzung hat ebenfalls eine Reihe von Vorteilen, die gleichzeitig Kosten der frühen Fortpflanzung darstellen. Erstens ist bei der Mehrzahl der Organismen die potentielle Fortpflanzungskapazität (**Fekundität**) positiv mit der Größe korreliert, d. h., große Weibchen können mehr und/oder größere Eier oder Junge produzieren. Die Größe als geschlechtsreifes Individuum ist aber zumeist direkt von der Dauer des Wachstums abhängig. Daraus folgt, dass Individuen mit verzögerter erster Fortpflanzung mit erhöhter Fekundität belohnt werden.

Zweitens kann verzögerte Fortpflanzung mit einer erhöhten Qualität des Nachwuchses (d. h. weniger, aber größere Eier oder Junge) und intensiverer Brutpflege einhergehen (► Abschn. 11.1), so dass die Mortalitätsrate der Jungen vergleichsweise geringer ist. Aufgrund des Trade-off zwischen früher bzw. verzögerter Fortpflanzung findet daher offensichtlich eine Anpassung an einen optimalen intermediären Wert statt, der aber innerartlich trotzdem variieren kann. So haben Elefantenkühe *(Elephas maximus),* die früh (<12,5 Jahre) geschlechtsreif werden, höhere altersspezifische Fertilitätsraten als solche, die relativ spät (>15 Jahre) mit der Fortpflanzung beginnen, aber die Überlebenswahrscheinlichkeit der Mütter dieser beiden Klassen unterscheidet sich nicht (Lee et al. 2016).

Im Vergleich zwischen Arten ist der Zeitpunkt der ersten Fortpflanzung eng mit der Körpergröße korreliert. Das ist zu erwarten, da man länger wachsen muss, um eine bestimmte Größe zu erreichen; ein Elefant braucht dafür absolut länger als

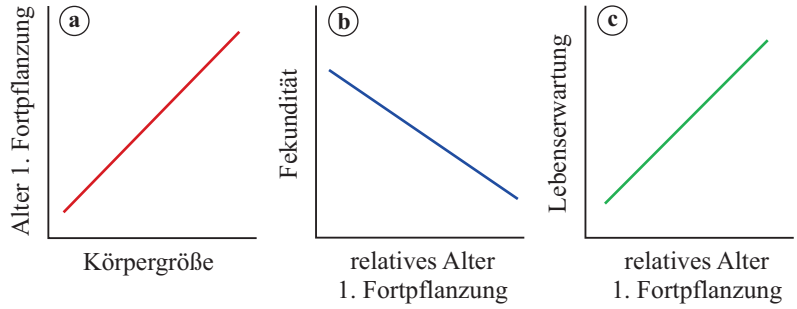


Abb. 3.6 Korrelate und Konsequenzen unterschiedlicher Zeitpunkte der ersten Fortpflanzung bei verschiedenen Arten. **a** Das Alter der ersten Fortpflanzung ist positiv mit der Körpergröße korreliert. **b** Das für Unterschiede in der Körpergröße korrigierte Alter der ersten Fortpflanzung ist negativ mit der Fekundität und **c** positiv mit der Lebensspanne korreliert

eine Maus. Aber auch wenn Unterschiede in der Körpergröße statistisch kontrolliert werden, ist das relative Alter der ersten Fortpflanzung negativ mit der Fekundität und positiv mit der Lebenserwartung korreliert (Abb. 3.6). Arten, die also später mit der Fortpflanzung beginnen, produzieren weniger Nachkommen, leben dafür aber länger. Das heißt, Unterschiede in der Körpergröße allein können Variabilität im Zeitpunkt der ersten Fortpflanzung nicht erklären. Unabhängig von der Größe gibt es also unterschiedlich schnelle Lebenszyklen.

Dieser Gradient der Lebenslaufgeschwindigkeiten findet sich vor allem zwischen, aber auch innerhalb höherer Taxa. Innerhalb der Säugetiere sind zum Beispiel Wale oder Primaten größer und haben absolut langsamere Lebenszyklen als Nagetiere und Fledermäuse. Diese Ordnungen unterscheiden sich aber auch in ihrem Bauplan, ihrer Ökologie und ihrer evolutionären Geschichte, die zusammen **phylogenetische Effekte** zur jeweiligen Life History beitragen. Diese phylogenetischen Effekte sind unabhängig von Größeneffekten – Wale haben nämlich für ihre Größe relativ schnelle und Fledermäuse für ihre Größe relative langsame Life Histories (Gaillard et al. 1997). Allerdings gibt es beim Vergleich innerhalb der Säugetiere einen zusätzlichen größenunabhängigen Effekt auf taxonspezifische Life Histories, der die Anzahl und Größe der Jungen reflektiert.

Ein größenunabhängiges Spektrum von relativ schnellen zu relativ langsamen Life Histories findet sich auch innerhalb der einzelnen Ordnungen. Im Vergleich zu allen anderen Säugetieren haben Primaten relativ langsame Life Histories. Innerhalb der Primaten gibt es diesbezüglich aber auch ausgeprägte Variabilität (Abb. 3.7). So wird ein 60 g schweres Mausmaki-Weibchen *(Microcebus murinus)* mit ungefähr 10 Monaten geschlechtsreif und produziert jedes Jahr mindestens einen Wurf von 2 bis 3 Jungen. Ein tausendmal schwereres Gorilla-Weibchen *(Gorilla gorilla)* beginnt dagegen erst mit 6 bis 8 Jahren mit der Fortpflanzung, wobei die einzelnen Jungen im Abstand von mehreren Jahren geboren werden.

Auch innerhalb von Arten gibt es Variabilität im Alter der ersten Fortpflanzung. In einem Experiment mit Wühlmäusen (*Microtus agrestis)* wurden diese Ursachen von Variation im Alter und der Größe beim Erreichen der Geschlechtsreife vergleichend untersucht (Ergon et al. 2001). Populationen, die nur wenige Kilometer getrennt voneinander leben, unterscheiden sich erheblich in diesen Merkmalen, wobei in diesem Fall Weibchen in wachsenden

Abb. 3.7 Mausmakis und Gorillas unterscheiden sich in der Geschwindigkeit ihrer Life Histories, obwohl beides Primaten mit – im Vergleich zu anderen Säugetieren – langsamen Geschwindigkeiten ihrer Life Histories sind. (Quelle Mausmaki: Manfred Eberle, Gorilla: Ulrike Walbaum)

Populationen früher mit der Fortpflanzung begannen als Weibchen in schrumpfenden Populationen. Ob diese Unterschiede durch Umwelt- oder intrinsische Faktoren, also eher als Reaktion auf Interaktionen mit lokaler Nahrung, Räubern und Pathogenen oder eher durch physiologische, genetische oder demographische Variablen verursacht werden, wurde in einem Translokationsexperiment untersucht. Die umgesetzten Wühlmäuse behielten dabei nicht die Merkmale ihrer Ausgangspopulation bei, sondern passten sich an die kleinräumig unterschiedlichen Umweltbedingungen an. Die Größe und das Alter bei der ersten Fortpflanzung können daher wie in diesem Fall innerhalb der durch Größe und Phylogenie vorgegebenen Grenzen rasch durch natürliche Selektion an lokale Bedingungen angepasst werden.

Das Alter bei der ersten Fortpflanzung hängt eng mit der jeweiligen Wachstums- und Entwicklungsgeschwindigkeit zusammen. Da unterschiedliche Entwicklungsmuster unterschiedliche Energiezufuhr verlangen, muss sich das Nahrungsverhalten an dieses Life-History-Merkmal anpassen; d. h., es erfolgt eine Anpassung der betroffenen physiologischen Variablen. Rasch wachsende Individuen mit einem entsprechenden geringen Alter bei der ersten Fortpflanzung müssen dementsprechend mehr Risiken in Kauf nehmen, um ihren erhöhten Energiebedarf zu decken. Die sich daraus ergebende Vorhersage, dass diese Individuen höhere Aktivität und Risikobereitschaft zeigen, konnte unter anderem experimentell bei Fischen gezeigt werden (► Box 3.2).

▪ Anzahl und Größe der Nachkommen

Manche marine Invertebraten und große Fische legen mehrere Millionen Eier auf einmal. Viele Säugetiere und manche Vögel haben dagegen immer nur ein Junges pro Fortpflanzungsereignis. Beim Blauwal hat das einzelne Neugeborene die Größe eines ausgewachsenen Elefanten, wohingegen die vielen Eier einer Muschel oder eines Störs winzig sind. Auf dieser Betrachtungsebene sind Anzahl und Größe der Nachkommen also negativ miteinander korreliert. Wie kommt es zu diesem Zusammenhang? Und welche Konsequenzen hat er für das Verhalten?

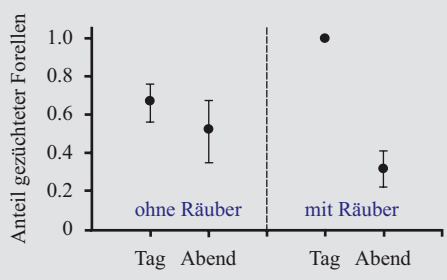
Evolution des Fortpflanzungsaufwandes Die optimale Wurf- oder Gelegegröße wird von mehreren ultimaten und proximaten

Box 3.2

Alter bei der ersten Fortpflanzung und Verhalten

- **Frage:** Haben Tiere (hier Regenbogenforellen, *Oncorhynchus mykiss*) mit höheren Wachstumsraten ein höheres Mortalitätsrisiko?
- **Hintergrund:** Bei Nutztieren wird oft auf rasches Wachstum und frühe Fortpflanzungsfähigkeit selektiert. Aufgrund des damit verbundenen erhöhten Nahrungsbedarfs sollte die Risikobereitschaft bei der Nahrungssuche und damit letztendlich die Sterbewahrscheinlichkeit erhöht sein.
- **Methode:** Auf hohe Wachstumsraten gezüchtete Regenbogenforellen wurden zusammen mit Wildtypen in Seen ausgesetzt und regelmäßig beobachtet und gefangen. Die Präsenz von Eistauchern *(Gavia immer)* definierte Seen mit erhöhtem Prädationsrisiko.
- **Ergebnis:** In Seen mit Räubern wurden tagsüber hauptsächlich gezüchtete Tiere gefangen.*
- **Schlussfolgerung:** Individuen mit höherem Energiebedarf sind wesentlich risikofreudiger und aktiver, auch in der Präsenz von Räubern. Unter natürlichen Bedingungen gibt es durch Prädation vermittelte Selektion gegen hohe Entwicklungsraten.

(Biro et al. 2004; Quelle Regenbogenforelle: Klaus van de Weyer).
* Anteil gezüchteter Forellen am Tag und am Abend, ohne *(links)* und mit Prädatoren *(rechts)*.



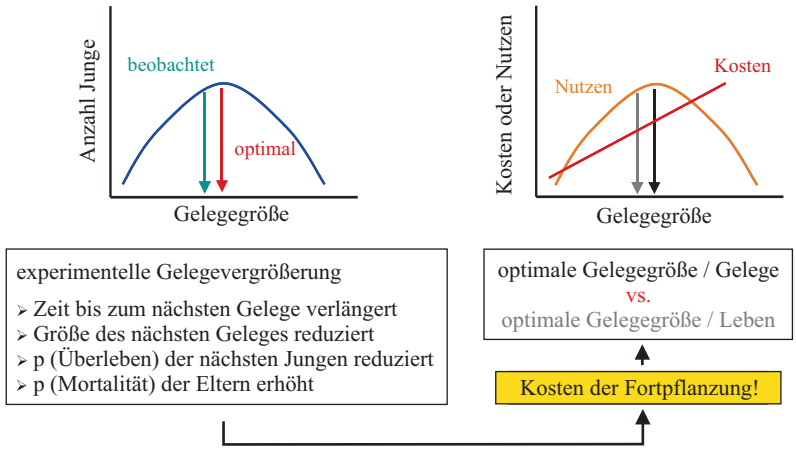
Faktoren bestimmt. Bei den ultimaten Faktoren handelt es sich um durch natürliche Selektion geformte Anpassungen, die vom jeweiligen Bauplan abhängige Trade-offs sowie genetische, ökologische und demographische Rahmenbedingungen reflektieren. Die auffälligsten Unterschiede in der Größe und Anzahl der Nachkommen finden sich zwischen Arten und höheren Taxa. Auf dieser Ebene ist unter anderem genetisch festgelegt, ob und in welchem Ausmaß Energie für die Fortpflanzung gespeichert werden kann, ob das Wachstum zeitlich begrenzt oder unbegrenzt ist, ob die Fortpflanzung einmalig **(Semelparie)** oder mehrfach **(Iteroparie)** erfolgt, in welchem Entwicklungsstadium die Jungen geboren werden, also im Ei (Ovoparie) oder lebend (Viviparie), und wie viele weitere Stadien sie gegebenenfalls bis zum Erreichen der Geschlechtsreife durchlaufen müssen.

Innerhalb dieser Grenzen gibt es Reaktionsnormen, innerhalb derer proximate Faktoren Variabilität in der

Anzahl und Größe der Jungen bestimmen können. Die bekannteste Ausprägung einer solchen Reaktionsnorm stellt die geographische Variation entlang der Breitengrade dar. Zwischen Äquator und den Polen ändern sich Klima und Lebensbedingungen systematisch und viele Tiere mit entsprechender Verbreitung haben ihre Fortpflanzung an die lokalen Bedingungen angepasst; die Gelegegröße vieler Vogelarten nimmt zum Beispiel mit zunehmender Entfernung vom Äquator zu (Griebeler und Böhning-Gaese 2004).

Innerhalb lokaler Populationen können zusätzliche proximate Faktoren Investitionen in die Fortpflanzung beeinflussen. Dazu zählen die Dichte der eigenen oder der jeweiligen Räuber- oder Beutepopulationen, aktuelle oder zukünftige Nahrungsverfügbarkeit und – bei vielen Wirbellosen und Kaltblütern – die aktuelle Umgebungstemperatur. Schließlich wird Fruchtbarkeit auch noch von Größe, Alter, individuellen genetischen Prädispositionen und aktueller Kondition (Parasitenbefall, Gesundheitsstatus, Effekte der vorangegangenen Fortpflanzung) der Mutter bestimmt. Bei Kohlmeisen *(Parus major)* gibt es beispielsweise zwischen benachbarten Subpopulationen genetisch bedingte Unterschiede in der durchschnittlichen Gelegegröße (Postma und van Noordwijk 2005). Durch die gleichzeitige Berücksichtigung aller ultimaten und proximaten Faktoren lässt sich prinzipiell erklären, warum ein gegebenes Weibchen wie viele und wie große Nachkommen produziert.

Das **„Allgemeine Life-History-Problem“** besteht darin, den reproduktiven Aufwand über die komplette Lebensspanne zu optimieren. Dabei wird nicht nur die optimale Gelegegröße, die per Definition pro Fortpflanzungsereignis im Durchschnitt die meisten überlebenden und rekrutierten Jungen ergibt, betrachtet, sondern auch, welche nachhaltigen Effekte sich daraus für die Überlebenswahrscheinlichkeit der Mutter (oder ggf. beider Eltern) und deren Fortpflanzungsaufwand bei nachfolgenden Fortpflanzungsereignissen ergeben. Den Kern dieses Problems stellt also letztendlich der Trade-off zwischen aktueller und zukünftiger Fortpflanzung dar (◘ Abb. 3.8). Die Existenz dieses Trade-off



◘ **Abb. 3.8** Abweichungen zwischen der maximalen und beobachteten Gelegegröße können durch Berücksichtigung der Kosten der Fortpflanzung über das gesamte Leben erklärt werden. Die negativen Effekte experimenteller Gelegevergrößerung auf die Fitness der Eltern zeigen, dass Fortpflanzung mit Kosten verbunden ist. Die beobachtete Gelegegröße weicht von der theoretisch optimalen Zahl an Eiern ab, da Selektion die Gelegegröße über das gesamte Leben, und nicht nur über eine Saison, anpasst

erschließt sich aus der Feststellung, dass beobachtete Wurf- oder Gelegegrößen oft unter der maximal möglichen liegen.

Die Faktoren, die den Gesamtfortpflanzungserfolg über die gesamte Lebensspanne bestimmen, können aus der Analyse der maximal produktiven Gelegegröße, die nach dem englischen Ornithologen David Lack auch als ***Lack-clutch*** bezeichnet wird (Lack 1947), identifiziert werden. Bei Vögeln lässt sich die Gelegegröße (engl. *clutch size*) durch Umsetzen von Eiern leicht experimentell manipulieren. In den meisten derartigen Experimenten fand man, dass die häufigste natürliche Gelegegröße unter derjenigen experimentell vergrößerten Gelegegröße liegt, bei der die meisten überlebenden Jungen entstehen. Warum produziert ein Vogelpaar also pro Fortpflanzungsereignis weniger Junge als eigentlich möglich wären? Wie können sie so ihre Fitness maximieren?

Ein naheliegendes Experiment zur Beantwortung dieser Frage besteht darin, die Gelegegröße experimentell zu verändern, und den Effekt auf das Verhalten der Eltern, die zukünftige Fortpflanzungsinvestition der Eltern, sowie die Überlebenschancen der Eltern und der Jungen zu dokumentieren. Tatsächlich schlägt sich der zusätzliche elterliche Aufwand für die Versorgung eines größeren Geleges an anderer Stelle als fitnessreduzierend nieder. So kann bei Blaumeisen *(Cyanistes caeruleus)* im Vergleich zu Kontrollpaaren bei Eltern mit experimentell erhöhter Gelegegröße die Zeit bis zum nächsten Gelege verlängert, die Größe des nächsten Geleges oder die Überlebenswahrscheinlichkeit der Jungen im nächsten Gelege reduziert oder das Mortalitätsrisiko der Eltern erhöht sein (Nur 1984a, b; ◘ Abb. 3.9). Offenbar hat die natürliche Selektion eine Lösung gefunden, die diese

◘ **Abb. 3.9** Blaumeisen *(Cyanistes caeruleus)* legen relativ viele Eier pro Gelege (hier 9 Eier). An der raschen Entwicklung der Jungen wird das enorme Investment der Eltern deutlich. Die optimale Gelegegröße unterliegt daher genauer Bewertung durch natürliche Selektion. (Quelle: Laura Bimson)

Trade-offs berücksichtigt und den Fortpflanzungserfolg über die gesamte Lebensspanne optimiert.

Die Manipulation von Eiern oder geschlüpften Jungen berücksichtigt aber die Investition in die Eiproduktion und das Brüten nicht. Wenn man Kohlmeisen-Weibchen (*Parus major*) durch die Entnahme von Eiern zum Legen zusätzlicher Eier bewegt, sie zusätzliche, fremde Eier ausbrüten lässt oder ihnen zusätzliche Jungvögel ins Nest legt, lassen sich diese Investitionen ebenfalls quantifizieren (Visser und Lessells 2001). Mit zunehmender zusätzlicher Investition nimmt die Überlebensrate der betreffenden Weibchen ab, d. h., jede zusätzliche Investition in die aktuelle Fortpflanzung reduziert die Fähigkeit, in zukünftige Fortpflanzung zu investieren. Dass selbst die Eigröße einen zusätzlichen Effekt hat, wurde ebenfalls experimentell gezeigt. Wenn man nämlich Zebrafinken-Weibchen (*Taeniopygia guttata*) während der Eiproduktion mit einem Östrogenblocker behandelt, kann man dadurch die Größe der Eier um bis zu 8 % verringern (Williams 2001). Die betroffenen Weibchen kompensieren diese Reduktion mit einer Erhöhung der Gelegegröße; im Durchschnitt legen sie zwei zusätzliche Eier. Das heißt, zwischen Eigröße und Anzahl besteht tatsächlich ein negativer Trade-off. Ein vergleichbarer Zusammenhang wurde bei Schimpansen (*Pan troglodytes*) gefunden: Mütter in guter Verfassung haben kürzere Intervalle zwischen aufeinanderfolgenden Geburten, aber kleinere Nachkommen (Emery Thompson et al. 2016)

Fortpflanzungsaufwand und Verhalten Die Anzahl und Größe der Nachkommen, die ein Organismus produziert, haben vielfältige und weitreichende Konsequenzen für das Verhalten von Eltern und Jungen (► Abschn. 11.2). Zunächst ist das Ausmaß elterlicher Brutpflege grundsätzlich negativ mit der Anzahl der Nachkommen korreliert. Die Tausende oder sogar Millionen von Eiern, die von manchen Tieren freigesetzt werden, erfahren meist keinerlei weitere elterliche Fürsorge, wohingegen am anderen Ende des Spektrums die einzelnen Jungen großer Säugetiere über Jahre gestillt und versorgt werden. Vergleichbare Konsequenzen finden sich auch bei Fischen, Amphibien und Reptilien entlang des Gradienten von Ovoparie zur Viviparie, d. h. verschiedenen Entwicklungsstadien bei der Geburt (Shine 2003). Noch bekannter sind die entsprechenden Unterschiede zwischen Nesthockern und Nestflüchtern bei Vögeln und Säugern. **Nesthocker** sind bei der Geburt nackt, blind und können noch keine Thermoregulation betreiben, wohingegen **Nestflüchter** vom ersten Tag an selbständig laufen oder fliegen und sich zum Teil schon selbständig warm halten und sogar ernähren können (◘ Abb. 3.10). Nesthocker und Nestflüchter haben also unterschiedliche Anforderungen an elterliche Fürsorge; d. h., dieser Aspekt des Verhaltens unterscheidet sich zwischen Arten aufgrund dieses Unterschieds in einem Life-History-Merkmal.

▪ Fortpflanzungsstrategien und Lebensdauer

Wenn das Alter der ersten Fortpflanzung erreicht ist, könnten sich Organismen theoretisch unendlich lange fortpflanzen. Jedoch sind bekanntlich alle Tiere mit differenziertem Soma und Gameten sterblich, wobei die Dauer der Lebensspanne von ein paar Tagen bis über zweihundert Jahre (manche Muscheln) reicht. Nur Organismen, bei denen die Keimbahn nicht vom Soma getrennt ist, altern nicht und sind potentiell unsterblich. Außerdem pflanzen sich Individuen mancher Arten nur ein einziges Mal im Leben fort, auch wenn sie viele Jahre alt werden (z. B. Lachse, Zikaden), wohingegen andere regelmäßig, manchmal über Jahrzehnte, Nachkommen produzieren. Was sind die

Abb. 3.10 Neugeborene Mäuse *(links)* und Meerschweinchen repräsentieren innerhalb der Nagetiere Beispiele für Nesthocker und Nestflüchter. (Quelle: Fritz Trillmich)

evolutionären Ursachen dieser Variabilität, und welche Konsequenzen haben diese Unterschiede in Lebensdauer und Fortpflanzungsstrategien für das Verhalten?

Lebensdauer und Fortpflanzung sind in gewisser Weise eng miteinander verbunden. Organismen mit sehr kurzen Lebensspannen pflanzen sich in der Regel nur einmal fort; sie werden als Annuelle bezeichnet. So werden die Individuen von Labord's Chamäleon *(Furcifer labordi)* nur wenige Monate alt und sterben nach der Fortpflanzung; ein Rekord unter Landwirbeltieren (Eckhardt et al. 2017). Andere Organismen leben lange genug, um sich mehrfach zu reproduzieren. Wieder andere Tiere haben allerdings für ihre Körpergröße eine relativ lange Lebensspanne von 3 bis 6 (Lachse: *Oncorhynchus* spp.) oder sogar 17 Jahren (manche Zykaden: *Magicicada* spp.) und pflanzen sich trotzdem nur einmal fort und sterben danach. Diese ungewöhnlichen Lebensgeschichten sind für Evolutionsbiologen nicht einfach zu erklären (Kindsvater et al. 2016).

Die Fortpflanzungsaktivität eines Individuums wird durch den Tod beendet, welcher zwei Ursachen haben kann. Zum einen wird **Mortalität** durch extrinsische Faktoren verursacht, die ihren Ursprung in der Umwelt haben, also vor allem Räuber, Pathogene, Parasiten und extreme klimatische Bedingungen. Zum anderen gibt es davon unabhängig intrinsische Ursachen von Mortalität, die durch den Zerfall und Verschleiß körpereigener physiologischer und biochemischer Systeme verursacht wird, wobei Zellschädigungen durch freie Radikale eine wichtige Ursache darstellen. Das intrinsische Mortalitätsrisiko ist daher auch vom bereits betriebenen Fortpflanzungsaufwand abhängig. So altern beispielsweise Rothirschkühe *(Cervus elaphus),* die in jungen Jahren mehr Kälber hatten, schneller als andere Individuen mit geringeren Fortpflanzungsraten (Nussey et al. 2006).

Unterschiede in der Langlebigkeit zwischen Arten haben aber auch Konsequenzen für andere Anpassungen von Merkmalen der Life History. So reduzieren sich bei vergleichsweise kurzlebigen Arten Investitionen in die Parasitenabwehr; ein Phänomen, das durch die Pace-of-life-Hypothese beschreiben wird (Ricklefs und Wikelski 2002). Dieser Effekt konnte auch zwischen Populationen derselben Art mit unterschiedlichem

Prädationsdruck nachgewiesen werden: Parasitierte Trinidad Guppys *(Poecilia reticulata)* sind in schlechterer körperlicher Verfassung als parasitenfreie Tiere, aber nur in Populationen mit hohem Räuberdruck (Stephenson et al. 2015). In diesen Habitaten haben diese Fische auch eine schnellere Life-History-Geschwindigkeit. An diesem Beispiel sieht man, wie Merkmale der Life History die indirekten Effekte von Räubern auf die Parasiten der Beute vermitteln; d. h., Ökologie und Life History sind durch evolutionäre Mechanismen eng verzahnt.

Unterschiede in der Lebensspanne und in der Fortpflanzungsstrategie interagieren ebenfalls in vielfältiger Weise mit dem Verhalten. Eine lange Lebensspanne ist zum Beispiel eine Voraussetzung für die Ausbildung von differenzierten Sozialbeziehungen; nur Individuen, die Jahre oder Jahrzehnte zusammenleben, können individuelle Beziehungen untereinander etablieren. Die Entwicklung von sozialer Intelligenz und anderen Aspekten kognitiven Verhaltens werden ebenfalls in diesem Zusammenhang erklärt (Dunbar 1998). Erfahrung, Traditionen und deren kulturelle Weitergabe (► Abschn. 14.7) haben in Arten mit langer Lebensspanne ebenfalls eine viel größere Bedeutung (van Schaik 2010).

3.3 Verhalten und Fitness: die vier Probleme

Aus der Sicht der Verhaltensbiologie lassen sich vor diesem Hintergrund **vier evolutionäre Probleme** identifizieren, die jedes Individuum erfolgreich lösen muss, um seine Gesamtfitness zu maximieren. Das erste Problem besteht darin, in jedem Lebensabschnitt genügend **Nahrung** zu finden bzw. erfolgreich darum zu konkurrieren, um die alters- und größenspezifischen energetischen Bedürfnisse von Erhaltungsfunktionen, Wachstum und Fortpflanzung zu befriedigen (► Kap. 4 und 6). Diese Grundvoraussetzung lässt sich auch auf andere essentielle Aspekte des Überlebens ausdehnen, also die Wahl eines geeigneten Habitats mit entsprechenden Fress-, Schutz- und Brutmöglichkeiten (► Kap. 6), sowie die erfolgreiche Orientierung in Raum und Zeit (► Kap. 5). Damit wird mit Hilfe von Verhaltensweisen, die zwischen Arten und Individuen variabel ausgeprägt sind und flexibel eingesetzt werden, eine notwendige Voraussetzung für das Überleben geschaffen und somit die Überlebenskomponente der Fitness beeinflusst.

Des Weiteren muss jedes Individuum auch dafür sorgen, selbst nicht gefressen zu werden. Eine Vielzahl von Anpassungen zur **Räubervermeidung** sind dabei im Laufe der Evolution entstanden, von denen viele mit dem Verhalten entweder der Räuber oder der Beute zu tun haben (► Kap. 7). Viele Arten sind auch gleichzeitig Räuber und Beute und müssen daher gegenläufige Anpassungen miteinander vereinbaren. In diesem Zusammenhang stellt auch die erfolgreiche Abwehr von Parasiten und anderen Krankheitserregern einen weiteren wichtigen Teil der Überlebensstrategien dar. Auch hier ist oft das Verhalten von Wirt und Parasit für den Ausgang dieses evolutionären Wettrennens entscheidend.

„Die vier Probleme"

- Ressourcenzugang
  - Nahrung, Habitatwahl, Orientierung
- Räubervermeidung
  - Diverse Mechanismen, Parasitenabwehr
- Fortpflanzung
  - Partnersuche, Auswahl, Geschlechterkonflikt
- Jungenaufzucht
  - Brutpflege

Nur Individuen, die all diese Probleme zumindest bis zur Geschlechtsreife erfolgreich gelöst haben, können damit beginnen, die **Fortpflanzungskomponente** ihrer Fitness zu erhöhen. Wenn ein geeignetes Mitglied der eigenen Art gefunden und als solches identifiziert wurde, besteht das nächste Problem darin, unter mehreren potentiellen Paarungspartnern einen bestimmten auszuwählen, Konkurrenten von der erfolgreichen Fortpflanzung auszuschließen sowie Konflikte mit dem Paarungspartner zur Durchsetzung der eigenen Fortpflanzungsinteressen auszutragen (► Kap. 8, 9 und 10).

Selbst wer sich erfolgreich verpaart hat, insbesondere als Männchen, hat noch lange keinen Fortpflanzungserfolg erzielt, da nicht jede Paarung zu einer Befruchtung führen muss. Da das Überleben und die erfolgreiche Fortpflanzung des eigenen Nachwuchses das letztendlich entscheidende Kriterium für die Bewertung des eigenen Fortpflanzungserfolgs darstellen, stellt sich für jeden Elter außerdem die Frage, ob er sich an der **Brutpflege** und Aufzucht der Jungen beteiligt oder nicht. Die Antwort auf diese Frage hat weitreichende Konsequenzen für die Beziehungen zwischen den Geschlechtern sowie für ihre jeweiligen Fortpflanzungsstrategien (► Kap. 11). Für manche Tiere stellt sich in diesem Zusammenhang auch die Frage, ob sie Verwandten bei der Jungenaufzucht helfen und dabei möglicherweise auf eigene Fortpflanzung verzichten. Manche Arten vermeiden die Kosten, aber nicht die Vorteile der Brutpflege, indem sie andere Arten mit ihrem Nachwuchs parasitieren (► Kap. 11). Auch hier werden die meisten fitnessrelevanten Entscheidungen auf der Verhaltensebene getroffen.

Diese Übersicht soll verdeutlichen, welche entscheidende Rolle dem Verhalten in der Evolution zukommt, und wie eng Verhalten, Life History und Ökologie aufeinander abgestimmt sind. Diese vier Fragen bilden daher auch das Gerüst für den Großteil dieses Buches, um letztendlich die Entwicklung und Integration von Verhalten (► Kap. 12) sowie die Evolution verschiedener Sozialsysteme zu verstehen (► Kap. 13 und 14).

3.4 Zusammenfassung

Wenn genetisch bedingte Merkmalsvariation mit unterschiedlichem Überlebens- und Fortpflanzungserfolg assoziiert ist, werden durch natürliche oder sexuelle Selektion die Häufigkeiten der betreffenden Allele in der folgenden Generation verändert; es findet Evolution statt. Individuelle Variation im Überleben und Fortpflanzungserfolg (Fitness) hat eine direkte und eine indirekte Komponente und wird letztendlich durch Merkmale der Life History umgesetzt. Die wichtigsten dieser Merkmale bestimmen, wie groß ein Organismus ist, wie lange er lebt und wie viele Nachkommen er produziert. Da Life-History-Strategien wichtige Konsequenzen für das Verhalten haben, und Individuen mit ihren Fortpflanzungsentscheidungen flexibel auf sich ändernde Umweltbedingungen wie Nahrungsverfügbarkeit oder Räuberdruck reagieren können, sind Life Histories und ihre Evolution auch eng mit lokalen ökologischen Bedingungen verknüpft. Bei einer konsequent evolutionsbiologischen Betrachtung können vor diesem Hintergrund vier Grundprobleme der Fitnessmaximierung identifiziert werden, bei deren Lösung das Verhalten eine zentrale Rolle darstellt: Fressen, Überleben, Fortpflanzung und Jungenaufzucht.

Literatur

Biro PA, Abrahams MV, Post JR, Parkinson EA (2004) Predators select against high growth rates and risk-taking behaviour in domestic trout populations. Proc R Soc Lond B 271:2233–2237

Blomberg SP, Garland T Jr (2002) Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. J Evol Biol 15:899–910

Darwin C (1859) On the origin of species. Murray, London

Darwin C (1871) The descent of man and selection in relation to sex. Murray, London

Dobzhansky T (1973) Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. Am Biol Teach 35:125–129

Dunbar RIM (1998) The social brain hypothesis. Evol Anthropol 6:178–190

Eckhardt F, Kappeler PM, Kraus C (2017) Highly variable lifespan in an annual reptile, Labord's chameleon (*Furcifer labordi*). Sci Rep 7:11397

Ergon T, Lambin X, Stenseth NC (2001) Life-history traits of voles in a fluctuating population respond to the immediate environment. Nature 411:1043–1045

Emery Thompson M, Muller MN, Sabbi K, Machanda ZP, Otali E, Wrangham RW (2016) Faster reproductive rates trade off against offspring growth in wild chimpanzees. Proc Natl Acad Sci USA 113:7780–7785

Festa-Bianchet M, Coltman DW, Turelli L, Jorgenson JT (2004) Relative allocation to horn and body growth in bighorn rams varies with resource availability. Behav Ecol 15:305–312

Gaillard J-M, Pontier D, Allaine D, Loison A, Herve J-C, Heizmann A (1997) Variation in growth form and precocity at birth in eutherian mammals. Proc R Soc Lond B 264:859–868

Griebeler EM, Böhning-Gaese K (2004) Evolution of clutch size along latitudinal gradients: revisiting Ashmole's hypothesis. Evol Ecol Res 6:679–694

Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. I and II. J Theor Biol 7:1–52

Hunt J, Hodgson D (2010) What is fitness, and how do we measure it? In: Westneat DF, Fox CW (Hrsg) Evolutionary behavioral ecology. Oxford Univ Press, Oxford, S 46–70

Kindsvater HK, Braun DC, Otto SP, Reynolds JD (2016) Costs of reproduction can explain the correlated evolution of semelparity and egg size: theory and a test with salmon. Ecol Lett 19:687–696

Korb J (2010) Social insects, major evolutionary transitions and multilevel selection. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 179–211

Lack D (1947) The significance of clutch size. Ibis 89:302–352

Lee PC, Fishlock V, Webber CE, Moss CJ (2016) The reproductive advantages of a long life: longevity and senescence in wild female African elephants. Behav Ecol Sociobiol 70:337–345

Leimar O (2001) Evolutionary change and Darwinian demons. Selection 2:65–72

Maynard Smith J (1964) Group selection and kin selection. Nature 201:1145–1147

Nur N (1984a) The consequences of brood size for breeding blue tits. 1. Adult survival, weight change and the cost of reproduction. J Anim Ecol 53:479–496

Nur N (1984b) The consequences of brood size for breeding blue tits. 2. Nestling weight, offspring survival and optimal brood size. J Anim Ecol 53:497–517

Nussey DH, Kruuk LEB, Donald A, Fowlie M, Clutton-Brock TH (2006) The rate of senescence in maternal performance increases with early-life fecundity in red deer. Ecol Lett 9:1342–1350

Postma E, van Noordwijk AJ (2005) Gene flow maintains a large genetic difference in clutch size at a small spatial scale. Nature 433:65–68

Piper WH, Brunk KM, Jukkala GL, Andrews EA, Yund SR, Gould NG (2018) Aging male loons make a terminal investment in territory defense. Behav Ecol Sociobiol 72:95

Reznick DN, Bryant MJ, Roff D, Ghalambor CK, Ghalambor DE (2004) Effect of extrinsic mortality on the evolution of senescence in guppies. Nature 431:1095–1099

Ricklefs RE, Wikelski M (2002) The physiology/life history nexus. Trends Ecol Evol 17:462–468

Runge J-N, Lindholm AK (2018) Carrying a selfish genetic element predicts increased migration propensity in free-living wild house mice. Proc R Soc Lond B 285:20181333

Shine R (2003) Reproductive strategies in snakes. Proc R Soc Lond B 270:995–1004

Spencer H (1889) The principles of sociology. D. Appleton and Company, New York

Stearns SC (1976) Life-history tactics: a review of the ideas. Q Rev Biol 51:3–47

Stearns SC (1989) The evolutionary significance of phenotypic plasticity: phenotypic sources of variation among organisms can be described by developmental switches and reaction norms. Bioscience 39:436–445

Stephenson JF, van Oosterhout C, Cable J (2015) Pace of life, predators and parasites: predator-induced life-history evolution in Trinidadian guppies predicts decrease in parasite tolerance. Biol Lett 11:20150806

Thomas RJ, Cuthill IC, Goldsmith AR, Cosgrove DF, Lidgate HC, Burdett Proctor SL (2003) The trade-off between singing and mass gain in a daytime-singing bird, the European robin. Behaviour 140:387–404

van Schaik CP (2010) Social learning and culture in animals. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 623–653

Visser ME, Lessells CM (2001) The costs of egg production and incubation in great tits (*Parus major*). Proc R Soc Lond B 268:1271–1277

Williams TD (2001) Experimental manipulation of female reproduction reveals an interspecific egg size-clutch size trade-off. Proc R Soc Lond B 268:423–428

Wilson DS (1975) A theory of group selection. Proc Natl Acad Sci USA 72:143–146

Wynne-Edwards VC (1962) Animal dispersion in relation to social behaviour. Oliver & Boyd, Edinburgh

Zera AJ, Harshman LG (2001) The physiology of life history trade-offs in animals. Annu Rev Ecol Syst 32:95–126

Überlebensstrategien

Inhaltsverzeichnis

4 Grundfunktionen und Verhalten – 55

5 Orientierung in Zeit und Raum – 77

6 Habitat- und Nahrungswahl – 103

7 Prädation – 133

Überleben ist ein tägliches Anliegen aller Organismen. Um Überleben zu gewährleisten, haben Tiere eine Reihe von Anpassungen entwickelt, von denen viele das Verhalten mit einbeziehen oder sogar reine Verhaltensstrategien darstellen. Diese Anpassungen können unterteilt werden in solche, die mit Hilfe diverser physiologischer Mechanismen den Erhalt der Grundfunktionen des Organismus gewährleisten, sowie andere, die dazu dienen, extrinsische Mortalitätsrisiken zu minimieren. Die wichtigsten Probleme, die sich einem Organismus im Zusammenhang mit seiner Homöostasis stellen, betreffen ausreichende Versorgung mit Energie, Nährstoffen und Wasser, Thermoregulation, die optimale Einteilung und Nutzung von Zeit und Energie sowie die Abwehr von Parasiten und Krankheitserregern. Die Fähigkeit, sich in Raum und Zeit zu orientieren, stellt eine weitere Grundvoraussetzung für das Überleben dar. Von zentraler Bedeutung beim Kampf ums Überleben sind schließlich Anpassungen, die der Vermeidung und Abwehr von Räubern dienen. Bei diesem evolutionären Wettlauf zwischen Räubern und ihrer Beute steht auf beiden Seiten das Verhalten im Mittelpunkt zahlreicher Anpassungen. Diese Faktoren, die in den nächsten fünf Kapiteln im Einzelnen besprochen werden, beeinflussen zusammen die Überlebenskomponente der Gesamtfitness.

Grundfunktionen und Verhalten

Löwin im Zustand der Homöostasis. (Quelle: Tobias Haase)

© Springer-Verlag GmbH Deutschland, ein Teil von Springer Nature 2020
P. M. Kappeler, *Verhaltensbiologie,* https://doi.org/10.1007/978-3-662-60546-2_4

Inhaltsverzeichnis

4.1 Homöostasis – 58
4.1.1 Energie und Stoffwechsel – 59
4.1.2 Wasserhaushalt – 61
4.1.3 Thermoregulation – 61
4.1.4 Stress – 64
4.1.5 Parasiten und Pathogene – 67
4.1.6 Schlaf – 69
4.2 Einteilung von Zeit und Energie – 71
4.2.1 Strategien – 72
4.2.2 Kontrolle von Energie – 74

4.3 Zusammenfassung – 75

Literatur – 76

Verhalten und Physiologie eines Organismus sind eng aufeinander abgestimmt, um ein Tier in einem regulierten Gleichgewichtszustand zu halten. Ein geregelter Energie- und Wasserhaushalt oder die Thermoregulation stellen wichtige Aspekte des Wohlergehens und der Überlebensfähigkeit dar, die einen qualitativ großen Anteil des Verhaltens eines Tieres in Anspruch nehmen können. Allerdings sind diese Verhaltensweisen selten spektakulär und werden daher bei der Diskussion der physiologischen Grundlagen in den entsprechenden Arbeiten oder Lehrbüchern oft vernachlässigt. Ähnliches gilt für Verhaltensaspekte der Stressverminderung oder Parasitenabwehr. In diesem Zusammenhang ist auf der Ebene des Organismus auch die Budgetierung von Ruhe- und Aktivitätsphasen sowie die strategische Einteilung von Zeit und Energie für bestimmte Aktivitäten relevant. Welche Rolle das Verhalten in diesen Kontexten spielt, ist in diesem Kapitel dargestellt.

4.1 Homöostasis

Regulierte Gleichgewichte im Organismus, die durch koordinierte physiologische Prozesse gesteuert werden, werden als **Homöostasis** bezeichnet. Zur Beibehaltung des Gleichgewichts einzelner regulierter Zustände, wie Energie- und Wasserhaushalt oder Körpertemperatur, setzen viele Tiere neben physiologischen Mechanismen auch ihr Verhalten mit ein. Die Existenz und Bedeutung einzelner Verhaltensanpassungen in diesem Zusammenhang variieren allerdings sehr stark zwischen Tiergruppen mit unterschiedlichen Lebensräumen und ökologischen Spezialisierungen, so dass diese Anpassungen auf Verhaltensebene nur in allgemeiner Weise besprochen werden können. Eine sehr viel ausführlichere Darstellung, vor allem auch der physiologischen Mechanismen, findet sich zum Beispiel in Heldmaier et al. (2012).

4.1.1 Energie und Stoffwechsel

Alle Tiere benötigen **Nahrung,** um daraus Energie, Mineralien und Vitamine zu beziehen. Diese Nahrungsbestandteile verwendet der Organismus für die Aufrechterhaltung der Grundfunktionen, als Grundlage für Wachstum und Fortpflanzung, zur Abwehr von Parasiten und Krankheitserregern sowie gegebenenfalls zum Anlegen von Speicherreserven. Nahrungsquellen, die von Tieren erschlossen werden, sind in ihrer Art, Verteilung, Dichte, Verfügbarkeit und Verteidigbarkeit sehr divers (► Abschn. 6.2). Die Reaktionen und Anpassungen von Individuen an diese Variabilität von Ressourceneigenschaften stellen per Definition einen Schwerpunkt von verhaltensökologischen Untersuchungen dar.

Verhalten im funktionalen Zusammenhang des Energiestoffwechsels wird durch mehrere intrinsische Variablen moduliert. Die Grundstoffwechselrate, welche ihrerseits stark von der Körpermasse und Gehirngröße abhängt, definiert den absoluten Energiebedarf und damit indirekt auch, wie viel Zeit ein Tier für die Nahrungssuche aufwenden muss. Herbivore sind beispielsweise auf Gras und Blätter spezialisiert, also auf Nahrung mit geringerem Nährwert als Früchtefresser. Sie müssen daher mehr Nahrung aufnehmen sowie mehr Zeit für die Nahrungsaufnahme investieren. Bei poikilothermen Tieren hat auch die Umgebungstemperatur einen wichtigen Einfluss auf die Stoffwechselrate, welche von aufgenommener Energie und Sauerstoff angetrieben wird. Ein Fisch in warmen, tropischen Gewässern verbraucht beispielsweise sechsmal mehr Sauerstoff als ein Fisch derselben Größe im Polarmeer.

Wie viel Energie ein Individuum im Ruhestoffwechsel verbraucht, hängt auch positiv mit dem maximalen Stoffumsatz während der Aktivität zusammen. Fliegende Insekten verbrauchen zum Beispiel mehr Energie als solche mit einer anderen Art der Fortbewegung, und Insektenarten, die aufwändige „Werbegesänge“ produzieren, haben einen höheren Energiebedarf als nah verwandte Arten ohne dieses Verhalten (Reinhold 1999). Andere physiologische Anpassungen können sowohl die Energiegewinnung als auch den Energieverbrauchs beeinflussen. Termiten können so beispielsweise mit Hilfe von Mikroorganismen in ihrem Verdauungstrakt Zellulose, und daher zusätzliche Energie, aufschließen. Manche Kleinsäuger besitzen die Fähigkeit, in kurzfristigen Torpor (Kältestarre) zu verfallen (◘ Abb. 4.1) und so Energie zu sparen. Andere Anpassungen erlauben manchen Tieren lange ohne Nahrung auszukommen (z. B. Schlangen), oder sie sind gezwungen, ständig neue Energie aufzunehmen (z. B. Kolibris). Diese Unterschiede zwischen Arten haben starken Einfluss darauf, wie häufig verschiedene Individuen unterschiedliche Typen von Nahrung oder Nährstoffe suchen und erschließen müssen, was wiederum einen Großteil des täglichen Aktivitätsbudgets bestimmt. Im Bereich der Energiegewinnung werden grundlegende Aspekte des Verhaltens also stark von anatomischen und physiologischen Vorgaben

◘ **Abb. 4.1** Viele Kleinsäuger besitzen die Fähigkeit, spontan in kurzfristige Torporzustände zu verfallen und durch die dabei reduzierten Stoffwechselraten Energie zu sparen. Diese Fähigkeit findet sich auch bei Grauen Mausmakis *(Microcebus murinus);* einem Primaten aus Madagaskar. (Quelle: Manfred Eberle)

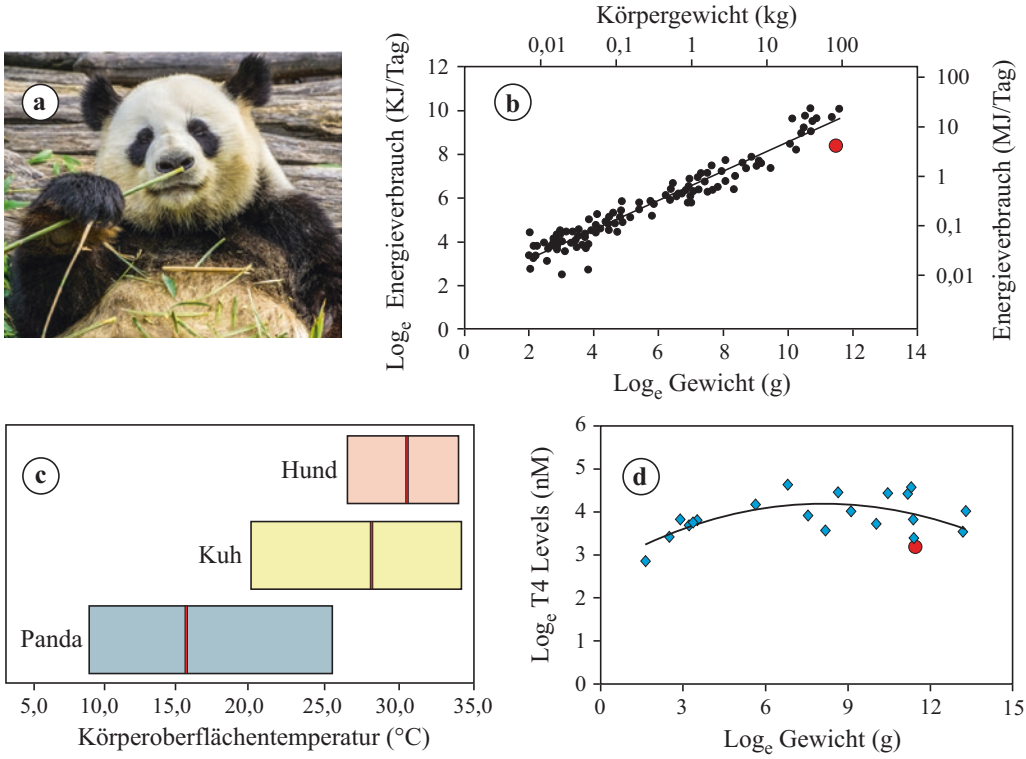


Abb. 4.2 **a** Pandas reduzieren durch mehrere Anpassungen ihren Energieverbrauch. **b** Ihr täglicher Energieverbrauch (roter Punkt) liegt weit unter dem Wert anderer Säugetiere derselben Körpergröße. **c** Ihre Körperoberflächentemperatur ist viel geringer als bei anderen ähnlich gefärbten Säugetieren und d sie besitzen eine geringere Konzentration an Thyroxin als andere Säugetiere. (Nach Nie et al. 2015; Panda: © ID 7103983/Pixabay)

des Bauplans bestimmt, bzw. Verhaltensunterschiede zwischen Arten sind auf dieser Ebene funktional mit diesen Merkmalen verschränkt.

Diese organismische Integration wird bei einer Betrachtung der energetischen Strategien von Pandas *(Ailuropoda melanoleuca)* sehr anschaulich. Diese Mitglieder der Raubtierfamilie ernähren sich bekanntlich ausschließlich von Bambus, welcher sehr energiearm ist. Eine Kombination unterschiedlichster Anpassungen ermöglichen es den Pandas, mit dieser außergewöhnlichen Nahrung zurechtzukommen (Abb. 4.2; Nie et al. 2015). So liegt ihre Stoffwechselrate bei nur 40 % dessen, was für ein Säugetier ihrer Größe zu erwarten wäre. Außerdem ist ihre Ausschüttung des Stoffwechselhormons Thyroxin aufgrund einer Mutation im Vergleich zu anderen Arten stark reduziert. Ihre Wärmeabstrahlung ist zudem im Vergleich zu anderen schwarz-weiß gefärbten Säugetieren ebenfalls stark verringert, und Pandas sparen durch ein außergewöhnliches Maß an Inaktivität zusätzliche Energie. Physiologie, Anatomie und Verhalten sind also eng aufeinander abgestimmt und tragen zu einem sehr geringen Energieverbrauch bei, der trotz der geringen Energiezufuhr Wachstum, Überleben und Fortpflanzung dieser großen Raubtiere ermöglicht.

4.1.2 Wasserhaushalt

Alle Tiere benötigen Wasser, um ihre Stoffwechselfunktionen aufrechtzuerhalten. Wasserverlust und -zufuhr müssen sich also die Waage halten. Wasserverlust erfolgt hauptsächlich auf zwei Wegen. Bei der Exkretion von Urin und Fäzes gibt es unvermeidliche Wasserverluste, da Stoffwechselabfallprodukte den Körper verlassen müssen. Außerdem sind die Organe des Gasaustausches aufgrund der dafür notwendigen feuchten Membranen eine Quelle des Wasserverlustes durch Verdunstung. Die meisten Tiere nehmen Wasser durch **Trinken** auf; manche Amphibien und Insekten können es aber auch über die Haut resorbieren, andere können durch entsprechendes Aufschließen von Nahrung Wasser gewinnen.

Aufgrund seiner Bedeutung für die Aufrechterhaltung der Körperfunktionen wird der Wasserhaushalt innerhalb enger Grenzen, vor allem durch Hormone (vor allem Vasopressin), geregelt. Physiologie und Verhalten sind auch hier eng aufeinander abgestimmt, um entweder Wasserverluste zu minimieren, z. B. durch reduzierte Nahrungsaufnahme und Aktivität, oder die Aufnahme zu erhöhen. Dieser scheinbar einfache Regelkreis muss aber mit anderen grundlegenden Bedürfnissen wie Nahrungs- und Mineralbedarf sowie der Thermoregulation koordiniert werden, so dass Verhaltensweisen im Zusammenhang mit der Regulation des Wasserhaushalts nicht immer einfach zu interpretieren sind.

Der Regulation des Wasserbedarfs können zum Teil recht spektakuläre Verhaltensweisen dienen. Manche Säugetiere in saisonalen Habitaten unternehmen ausgedehnte Wanderungen, um Zugang zu Wasser zu gewinnen. Gruppen einer katzengroßen Lemurenart (Rotstirnmaki, *Eulemur rufifrons*) wandern während der Trockenzeit entweder regelmäßig hunderte von Metern aus ihren angestammten Streifgebieten zu den verbleibenden Wasserlöchern, wohingegen andere Gruppen, die mehr als 2 km wandern müssten, ihr Streifgebiet während der Trockenzeit komplett in die Nähe der Wasserlöcher verlagern (Scholz und Kappeler 2004). Wasserverknappung mit einsetzender Trockenzeit in Kombination mit einer dramatischen Verschlechterung der Qualität des verbleibenden Wassers verursachen auch die saisonalen Wanderungen von Millionen von herbivoren Savannenbewohnern im südlichen Afrika. Die Wanderungen dieser großen Säuger haben ihrerseits Auswirkungen auf die Aktivität von Löwen und anderen Räubern. Die Notwendigkeit, limitierte Wasserquellen aufzusuchen, erhöht schließlich auch das individuelle Prädationsrisiko, da Wasserstellen für Räuber Orte vorhersagbarer Beuteansammlungen darstellen. Dementsprechend erhöhen beispielsweise Große Kudus (*Tragelaphus strepsiceros;* ◘ Abb. 4.3) ihr Wachsamkeitsverhalten in der Nähe von Wasserlöchern, wenn Löwen in der Nähe sind (Périquet et al. 2010).

4.1.3 Thermoregulation

Die meisten Tiere haben eine optimale Körpertemperatur, bei der sie am effizientesten funktionieren. Bei einer niedrigeren Temperatur verringert sich die Stoffwechsel- und Muskelaktivität, so dass irgendwann eine Kältestarre einsetzt. Über der optimalen Temperatur erhöhen sich die Stoffwechselkosten, und ab ca. 47 °C sind viele physiologische Prozesse gestört. Die Thermoregulation ist funktionell auch eng mit dem Wasser- und Energiehaushalt verbunden; durch eine Erhöhung

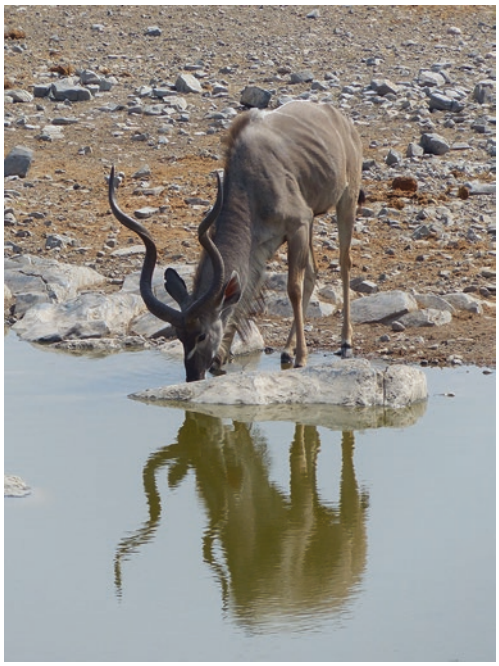


Abb. 4.3 Die Notwendigkeit zu trinken birgt auch Risiken. Große Kudus *(Tragelaphus strepsiceros)* sind daher wachsamer, wenn Löwen in der Nähe von Wasserlöchern sind. (© pixabairis/Pixabay)

der Körpertemperatur können Vögel in Wüsten beispielsweise ihren Wasserverlust reduzieren. Thermoregulation kann auch dazu eingesetzt werden, durch gezielte Erhöhung der Körpertemperatur Pathogene abzuwehren. So erhöhen mit einem tödlichen Pilz infizierte Wanderheuschrecken *(Locusta migratoria)* durch entsprechende Ortswahl in einem Temperaturgradienten ihre Körpertemperatur und verbessern dadurch ihre Überlebenschancen (Ouedraogo et al. 2004). Die Körpertemperatur wird daher durch verschiedene Mechanismen reguliert, wobei dem Verhalten in vielen Fällen eine wichtige Funktion zukommt (Abram et al. 2017). So können selbst ektotherme Embryos innerhalb ihrer Eier mit Hilfe ihres Verhaltens optimale lokale Temperaturen aufsuchen (▶ Box 4.1), und adulte Reptilien können durch flexible Verhaltensanpassungen (z. B. durch das Aufsuchen von Schatten oder Bauten) die negativen Effekte globaler Erwärmung kompensieren (Kearney et al. 2009).

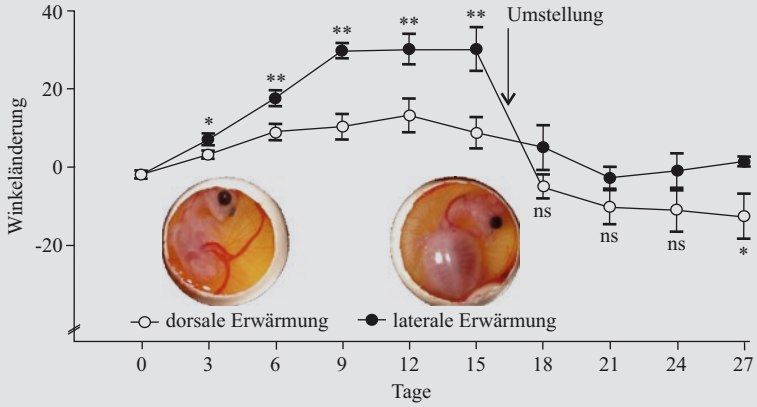
Die Körpertemperatur kann auf vier Arten reduziert werden. **Konduktion** beschreibt den passiven Temperaturausgleich zwischen Medien unterschiedlicher Temperatur. Sie erfolgt innerhalb des Körpers, aber auch zwischen dem Körper und der Umwelt. Hitzeverlust aufgrund von Konduktion wird vor allem durch anatomische Anpassungen wie isolierende Fett-, Haar- oder Federschichten reduziert. Konduktion kann durch morphologische Anpassungen zur Thermoregulation beitragen, indem beispielsweise die Austauschoberfläche vergrößert wird (Beispiel: Elefantenohren). Das Verhalten spielt in diesem Zusammenhang bei großen poikilothermen Tieren (z. B. Krokodile) eine Rolle, wenn sie durch Ortswechsel zwischen Land und Wasser das Ausmaß der Konduktion beeinflussen können. Durch unterschiedliche Körperhaltungen oder durch Aufplustern kann das Ausmaß der Konduktion durch zusätzliche Verhaltensmechanismen beeinflusst werden.

Konvektion beschreibt den Wärmetransport in Flüssigkeiten. Bei Tieren erfolgt er dadurch, dass warme Körperflüssigkeiten an die kältere Körperoberfläche transportiert werden. **Radiation** beschreibt Wärmeaustausch unabhängig vom Medium. Der Effekt der Radiation ist abhängig vom Temperaturunterschied zwischen Körper- und Außentemperatur. Durch Radiation kann Wärme sowohl zu- als auch abgeführt werden. Durch Zusammenrollen oder durch

Box 4.1

Verhaltensbasierte Thermoregulation von Schildkrötenembryos

- **Frage:** Können Reptilienembryos sich zu wärmeren Bereichen innerhalb ihrer Eier ausrichten?
- **Hintergrund:** Viele Ektotherme benutzen Verhaltensmechanismen, um ihre Körpertemperatur in bestimmten Bereichen zu regulieren. Da Embryos sich nicht von der Stelle bewegen können, an der ihr Ei abgelegt wurde, wurden sie bislang als passive Thermoregulatoren betrachtet.
- **Methode:** Eier der Chinesischen Weichschildkröte *(Pelodiscus sinensis)* wurden 15 Tage von links, danach 15 Tage von rechts künstlich erwärmt. Die Ausrichtung der Embryonen wurde alle 3 Tage bestimmt, indem die Eier durchleuchtet und die Position der Embryonen mit einem Bleistift auf der Eioberfläche markiert wurden.



- **Ergebnis:** Die Embryonen richteten sich zur Wärmequelle hin aus und folgten deren Änderung nach 15 Tagen.*
- **Schlussfolgerung:** Schildkrötenembryonen können minimale Temperaturunterschiede innerhalb ihrer Eier detektieren und sich aktiv danach ausrichten. Dadurch beschleunigen sie letztendlich ihre Entwicklungsgeschwindigkeit.

(Du et al. 2011; Quelle Schildkrötenembryos: Wie-Guo Du).
* Abweichung (in Grad) der Körperausrichtung der Embryonen von der gemeinsamen Ausgangsposition (nach oben). Kontrollen (○) wurden durchgehend von oben erwärmt (a); Versuchseier (●) zunächst von links (b), danach von rechts.

die Bildung von Schlafgruppen wird der Wärmeverlust durch Radiation über Verhaltensmechanismen verringert. Murmeltiere *(Marmota marmota)* verbringen den Winterschlaf zum Beispiel in kleinen Gruppen, wodurch besonders während der euthermischen Phasen ein energetischer Gewinn erzielt wird (Arnold 1988).

Durch **Verdunstung** von feuchten Körperoberflächen kann die Körpertemperatur nach unten reguliert werden. Verdunstungskälte entsteht vor allem bei der Atmung und

kann durch Hecheln oder Maulaufsperren (z. B. Reptilien) intensiviert werden. Manche Tiere können ihren Körper auch mit Speichel oder durch Baden befeuchten und so zusätzliche Verdunstungskälte erzeugen. Säugetiere (außer Hasen- und Nagetiere) haben zudem Schweißdrüsen, die durch Thermorezeptoren im Gehirn (nicht in der Haut) gesteuert werden.

Die **Wärmeerzeugung** kann passiv oder aktiv sein. Tiere, die Wärme primär von externen Quellen aufnehmen, sind ektotherm. Bei ihnen erfolgt die Wärmeaufnahme durch Radiation, deren Effizienz durch dunkle Körperoberflächen verbessert wird. Da ektotherme Tiere vor allem durch Sonnenbaden ihre optimale Körpertemperatur erreichen, spielt bei ihnen auch das Verhalten eine wichtige Funktion bei der Thermoregulation (◘ Abb. 4.4). Bei Termiten wird durch entsprechende Konstruktion des Baus die Umgebungstemperatur durch die Tiere aktiv mit beeinflusst (Korb und Linsenmair 2000).

Tiere, die ihre Wärme primär durch interne Prozesse erzeugen, sind endotherm und können eine Körpertemperatur, die über der Umgebungstemperatur liegt, aufrechterhalten. Vögel und Säuger haben die thermale Homöostasis perfektioniert. Sie erzeugen Hitze durch ihre hohe Stoffwechselrate oder Muskelzittern und sind durch Federn bzw. Fell gegen Wärmeverlust isoliert. Allerdings nutzen manche Säugetiere auch Umgebungswärme, um ihre Körpertemperatur ergänzend zu erhöhen. Bei Arten, die Nesthocker produzieren, sind diese Fähigkeiten zunächst nur unvollkommen entwickelt, so dass ein Teil der elterlichen Fürsorge der Thermoregulation der Jungen gilt; ein weiteres Beispiel für die Verschränkung von Life History und Verhalten (► Abschn. 3.2).

◘ **Abb. 4.4** Ektotherme Tiere wie dieser Dornschwanzleguan *(Oplurus cuvieri)* regulieren ihre Körpertemperatur mit Hilfe von Sonnenbaden. (Quelle: Ulrike Walbaum)

4.1.4 Stress

Das physiologische und emotionale Gleichgewicht von Tieren kann durch eine Reihe interner und externer Faktoren gestört werden. Diese Faktoren heißen Stressoren und führen zu einer physiologischen Gegenreaktion des Organismus, die Energie mobilisiert und als Stress(-reaktion) bezeichnet wird. Da diese physiologische Reaktion auch auf positiv empfundene Situationen (z. B. Sex) erfolgen kann (◘ Abb. 4.5), sollte der Begriff Stress auf Situationen beschränkt bleiben, die durch ein hohes Maß an Unvorhersehbarkeit und geringe Kontrollierbarkeit charakterisiert sind (◘ Abb. 4.5; Koolhaas et al. 2011). Außerdem sollten Ursache und Wirkung nicht mit demselben Begriff („Stress“) bezeichnet werden.

Die Stressreaktion von Wirbeltieren besteht in einer Aktivierung von Teilen des autonomen Nervensystems und einer neuroendokrinologischen Kaskade, die mit der vermehrten Ausschüttung von adrenocorticotrophem Hormon (ACTH) verbunden ist. Dadurch werden

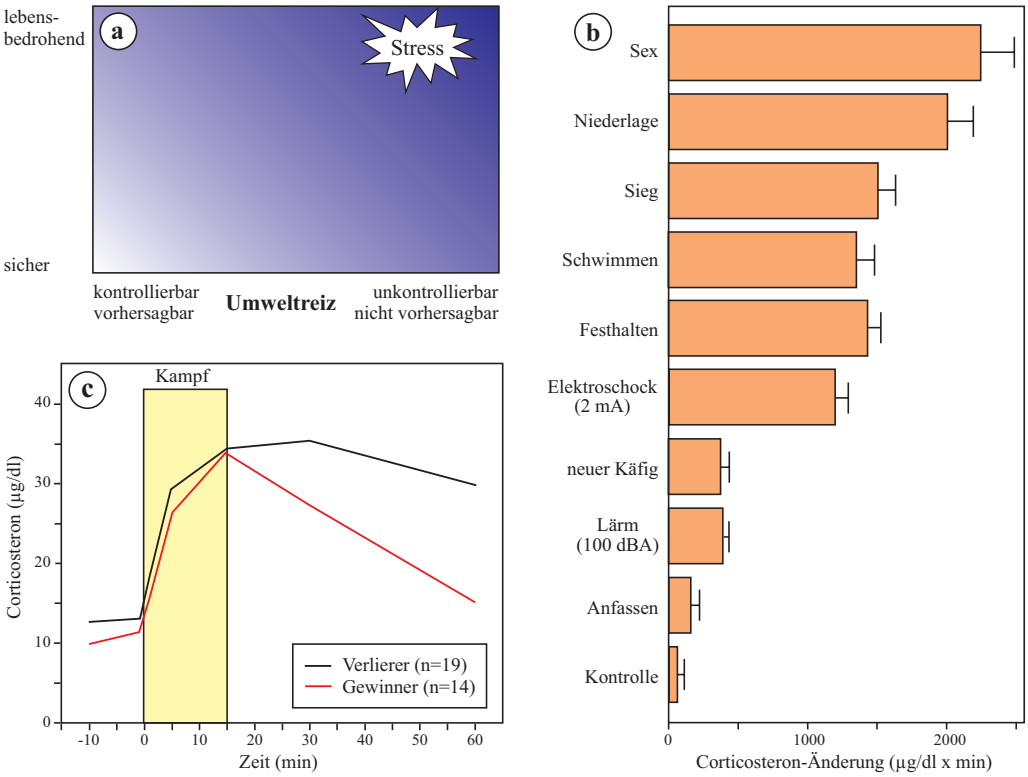


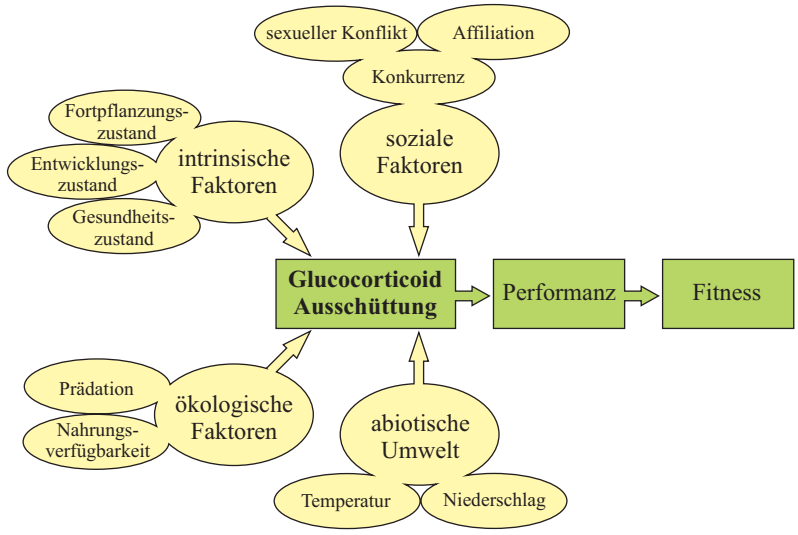
Abb. 4.5 Ursachen und Folgen einer Stressreaktion. Unkontrollierbare und unvorhersehbare bedrohende soziale oder ökologische Stressoren lösen eine physiologische Stressreaktion aus (**a**). Die Stressreaktion (hier gemessen als Corticosteron-Änderung von Ratten) auf verschiedene Faktoren fällt unterschiedlich aus, wobei diese energiemobilisierende Reaktion auch in belohnenden Situationen auftritt (**b**). Gewinner und Verlierer eines Kampfes unterscheiden sich in der zeitlichen Dynamik der allostatischen Reaktion (**c**). (Nach Koolhaas et al. 2011)

von der Nebennierenrinde vermehrt Glucocorticoide und vom Nebennierenmark vermehrt Adrenalin ausgeschüttet. Durch das Adrenalin wird das „Kampf- oder Flucht-Syndrom" ausgelöst, welches Tiere in einen Zustand versetzt, der eine effiziente Reaktion auf die Stressoren erlaubt **(akuter Stress).** Letztendlich wird durch diese Reaktion zusätzliche Energie mobilisiert, um so einen Stressor zu vermeiden oder zu eliminieren. Der Prozess der Wiederherstellung des homöostatischen Zustandes wird als **Allostasis** bezeichnet. Der zeitliche Verlauf der allostatischen Reaktion kann durch soziale Faktoren moduliert werden. So zeigen Verlierer eines Kampfes zwischen zwei Ratten im Vergleich zu den Gewinnern eine verzögerte Rückkehr zu Ruhewerten von Herzschlag, Blutdruck, Körpertemperatur, Aktivität und Corticosteron-Konzentration, ◘ Abb. 4.5).

Bei anhaltender Einwirkung der Stressoren kann es bei Menschen zu chronischem Stress mit pathologischen Konsequenzen („Burnout") kommen. Dazu zählen unter anderem Herz-Kreislauf-Krankheiten, Unfruchtbarkeit, reduziertes Wachstum, kognitive Einschränkungen und ein erhöhtes Sterberisiko. Manche Ökophysiologen

sind der Auffassung, dass **chronischer Stress** bei Tieren – z. B. aufgrund anhaltender Nahrungsknappheit oder hoher Prädatorendichte – letztendlich auch adaptive, und keine nachteiligen, Reaktionen hervorruft, da es schwer vorstellbar erscheint, dass natürliche Selektion Reaktionen hervorgebracht hat, welche die Fitness reduzieren (Boonstra 2013). Die Beziehungen zwischen Stressoren, Stressreaktion und Fitnesskonsequenzen sind aber noch nicht systematisch untersucht, um eine abschließende Bewertung vorzunehmen (Beehner und Bergman 2017).

Die Ausschüttung von Glucocorticoiden wird durch intrinsische, ökologische und soziale Faktoren beeinflusst (◘ Abb. 4.6). Zu den sozialen Stressoren zählen unter anderem Konfrontationen mit Artgenossen und die daraus resultierenden Dominanzpositionen, instabile soziale Beziehungen mit häufigen Kämpfen, hohe Populationsdichte oder die Trennung von Mutter und Kind (Sachser und Kaiser 2010). Die Präsenz von Dominanten oder Rivalen kann bei manchen Arten dramatische Stressreaktionen bis hin zum Tod auslösen (Sapolsky 2005). Eine rangniedere Position in einer Dominanzhierarchie ist aber nicht notwendigerweise mit erhöhtem Stress verbunden; dieser Effekt zeigt sich vor allem in Situationen sozialer Instabilität (Sachser et al. 1998). Tatsächlich haben die ranghöchsten Tiere einer Gruppe die höchsten Stresswerte; erhöhte Glucocorticoid-Konzentrationen können also auch als Kosten der Dominanz betrachtet werden. Die relative **allostatische Belastung** *(allostatic load)* von Dominanten und Subordinierten muss also betrachtet werden, um deren physiologische Veränderungen zu erklären (Goymann und Wingfield 2004; ◘ Abb. 4.5). In Bezug auf Fragen der artgerechten Haltung von Nutztieren hat dieser Aspekt wichtige praktische Bedeutung.



◘ **Abb. 4.6** Ursachen einer Stressreaktion. Verschiedene Stressoren beeinflussen die Ausschüttung von Glucocorticoiden, wodurch die Performanz eines Individuums gegenüber den Stressoren bestimmt wird. Die Art der Performanz schlägt sich letztendlich in interindividueller Variation in Überlebens- und Fortpflanzungserfolg nieder

Ökologische Faktoren, wie Nahrungsmangel oder die Präsenz von Räubern, können ebenfalls als Stressoren wirken (◘ Abb. 4.6). Beispielsweise zeigten Singammern *(Melospiza melodia)*, die experimentell hohem Räuberdruck und starkem Nahrungsmangel ausgesetzt waren, die stärksten Stresssymptome im Vergleich zu Tieren, die den anderen Kombinationen dieser Faktoren ausgesetzt waren (Clinchy et al. 2004); d. h., Singammern mit viel Futter und keinen Prädatoren hatten fast doppelt so hohe Fortpflanzungsraten wie die am stärksten gestressten Tiere. Es existieren also zahlreiche enge funktionelle Verknüpfungen zwischen Verhalten und Stress, sowohl in Bezug auf dessen Auslösung als auch auf seine Bewältigung.

4.1.5 Parasiten und Pathogene

Beeinträchtigungen der Gesundheit durch Parasiten und andere Krankheitserreger stellen eine wichtige Störungsquelle der Homöostasis eines Organismus dar (◘ Abb. 4.7). Infektionen mit beiden Klassen von Organismen führen zu einer Erhöhung der physiologischen und energetischen Kosten, die der betroffene Wirtsorganismus zu deren Eindämmung oder Beseitigung aufwenden muss. Zudem beziehen Parasiten per Definition ihre Energie von ihrem Wirtsorganismus und Infektionen stellen eine wichtige Ursache extrinsischer Mortalität dar. Parasitierte oder kranke Tiere werden zudem häufig als Paarungspartner diskriminiert, wodurch zusätzliche Fitnesskosten anstehen. Es ist daher zu erwarten, dass im Laufe der Evolution effiziente Mechanismen zur Verhinderung und Beseitigung von Infektionen entstanden sind. Da Parasiten aber auch Tiere sind und natürlicher Selektion unterliegen, entstehen oft **evolutionäre Wettrennen** zwischen Parasiten und ihren Wirten, bei dem neben immunphysiologischen Prozessen auch das Verhalten eine Rolle spielt. Einerseits modifizieren Wirte mit verschiedensten sozialen Mechanismen ihr Infektionsrisiko; andererseits versuchen manche Pathogene das Verhalten ihres Wirts zu beeinflussen.

◘ **Abb. 4.7** Parasiten (hier: Milbenlarven auf einem Weberknecht) können die Homöostasis und letztendlich die Fitness ihrer Wirte nachhaltig beeinträchtigen. (Quelle: Sönke Behrends)

Die primäre Abwehr von Parasiten erfolgt mit Hilfe des Immunsystems. Artunterschiede in der Dichte von Parasiten in verschiedenen Habitaten und das Risiko verletzt zu werden, haben dabei zu unterschiedlichen spezifischen Anpassungen im Immunsystem geführt. Daneben besitzen viele Tiere bestimmte Verhaltensweisen, die als erste Verteidigungslinie gegen Parasiten fungieren und daher auch als *behavioral immune system* bezeichnet werden (Curtis 2014). Verhaltensweisen wie Vermeidung von potentiellen Infektionsquellen, Lausen *(grooming)*, Sand- oder Schlammbaden haben eine hygienische Funktion und tragen

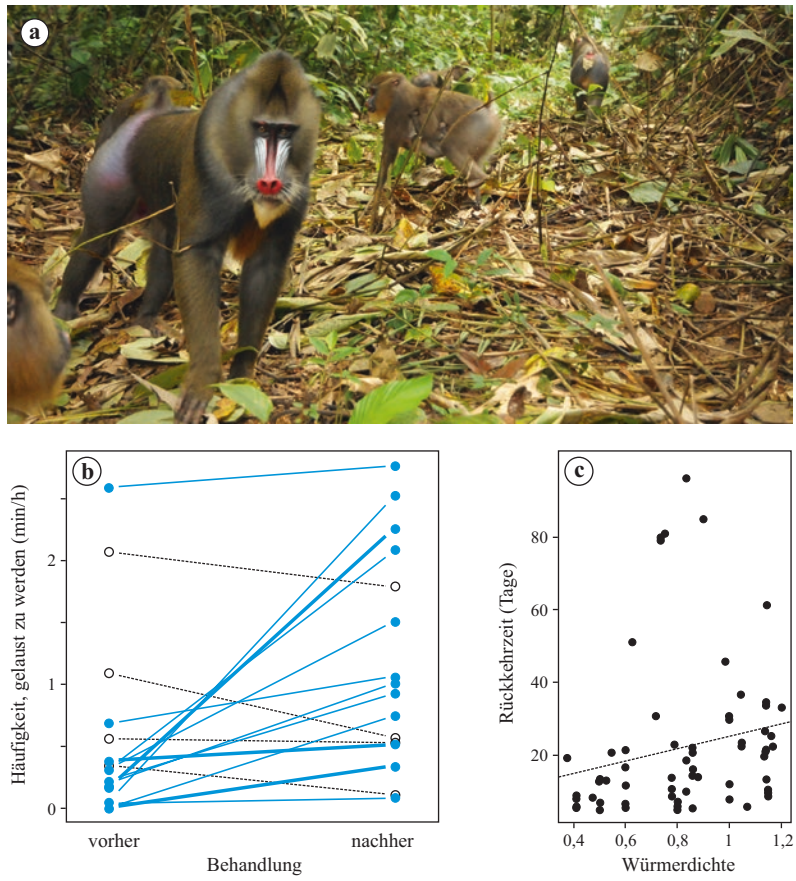


Abb. 4.8 Das Verhaltensimmunsystem von **a** Mandrills. **b** Diese in großen Gruppen lebenden Primaten groomen mit Würmern infizierte Artgenossen häufiger, nachdem sie experimentell entwurmt wurden. **c** Gebiete, die intensiv genutzt wurden – und daher mehr infektiösen Kot enthalten – werden von Mandrills erst nach längeren Abständen wieder aufgesucht als weniger verseuchte Gebiete. (Nach Poirotte et al. 2017a, b; Quelle Mandrill: Benoit Quintard)

zur Reduktion der Belastung mit Ektoparasiten bei (Abb. 4.8). Aspekte der Mikrohabitatwahl (► Abschn. 6.1), wie das regelmäßige Wechseln von Schlafplätzen, können außerdem das Infektionsrisiko mit Ektoparasiten vermindern (Reckardt und Kerth 2007). Vergleichende Untersuchungen an amerikanischen Fledermäusen haben beispielsweise gezeigt, dass sich zwischen Arten mit unterschiedlichen Schlafplätzen (Höhlen oder Kronendach) sowohl die Dichte an Ektoparasiten als auch die Häufigkeit des Lausens unterscheiden (ter Hofstede und Brock Fenton 2005).

Auch innerhalb von Arten und Gruppen existieren Verhaltensweisen, die das Infektionsrisiko verringern. Bei Mandrills *(Mandrillus sphinx)* vermeiden Individuen das Lausen mit Artgenossen, die stark mit Würmern befallen sind, deren Eier oro-fäkal übertragen werden (Poirotte et al. 2017a). Nach der Entwurmung von 16 Tieren wurden 12 von ihnen häufiger von ihren Gruppenmitgliedern gelaust

als vor der Behandlung. Proximat wird Information über das Ausmaß des Wurmbefalls von Artgenossen über den Geruch ihres Kots vermittelt. Da Kot mit Wurmeiern für einige Zeit infektiös bleibt, sollte man erwarten, dass Gruppen zuvor intensiv genutzte Gebiete eine Zeit lang vermeiden sollten. Diese Vorhersage wurde bei den Mandrills bestätigt (Poirotte et al. 2017b).

Ein erhöhtes Infektionsrisiko mit Parasiten, die durch sozialen Kontakt übertragen werden, ist ein unvermeidliches Risiko des Gruppenlebens (► Abschn. 13.2). Zur Reduktion dieses Risikos sind auch Mechanismen entstanden, die es erlauben, kranke Individuen zu erkennen und zu meiden. So können sich Ameisen mit gefährlichen Pilzsporen infizieren, wenn sie Kontakt mit befallen Artgenossinnen haben (Konrad et al. 2018). Diese Kontakte beinhalten auch sanitäre Verhaltensweisen, wie *grooming* oder „Desinfektion", durch welche die Ausbreitung von Sporen im Ameisenstaat eingedämmt werden können. Ameisen, die dieses Verhalten zeigen, sind danach zwar vor einer Infektion mit diesem Pathogen geschützt, aber anfälliger für andere Krankheitserreger. Sie passen ihr Verhalten aber an dieses Risiko an und kümmern sich zukünftig vermehrt um Arbeiterinnen, die mit diesen Pilzsporen infiziert sind. Zusätzlich verändern sich auf der Ebene der Kolonie die Muster der sozialen Kontakte so, dass die soziale Übertragung von Krankheitserregern reduziert wird (Stroeymeyt et al. 2018).

4.1.6 Schlaf

Schlaf ist charakterisiert durch reduzierte Aktivität und Aufmerksamkeit und kann, im Unterschied zu anderen Inaktivitätszuständen (Torpor, Winterschlaf), leicht durch externe Reize unterbrochen werden. Vergleichende Untersuchungen haben gezeigt, dass Säuger und Vögel in ähnlicher Weise schlafen, aber ob und wie andere Wirbeltiere und Wirbellose schlafen, ist noch nicht umfassend untersucht (Libourel und Herrel 2015).

Beim Schlafen schließen Tiere ihre Augen und nehmen eine typische Körperhaltung ein (◘ Abb. 4.9). Man kann Arten danach unterscheiden, ob sie allein oder in Gruppen schlafen, unabhängig

◘ **Abb. 4.9** Beim Schlafen nehmen viele Tiere typische Körperhaltungen ein. Vögel schlafen immer nur mit einer Gehirnhälfte (unihemisphärischer Schlaf), wodurch ein Grundmaß an Aufmerksamkeit erhalten bleibt. (© AndyFaeth/Pixabay)

Abb. 4.10 Bei Bechstein-Fledermäusen bilden 15 bis 40 miteinander verwandte Weibchen stabile Schlafgruppen. (Kerth et al. 2008; Quelle: Klaus Weißmann, naturfilm)

davon, wie sie während ihrer Aktivitätsphase organisiert sind; während ihrer Aktivitätsphase kommen solitäre Tiere wie z. B. Bechstein-Fledermäuse *(Myotis bechsteinii)* zu Schlafgruppen zusammen (Abb. 4.10; Kerth et al. 2001a). Schlafgruppen, insbesondere die von Säugern, haben den Vorteil, dass energetische Kosten durch individuell reduzierte Thermoregulation verringert werden können; andererseits kann dadurch die Auffälligkeit gegenüber Räubern und die Übertragung von manchen Parasiten erhöht werden.

Aufgrund der beim Schlafen reduzierten Wachsamkeit ist es besonders für Tiere mit einem hohen Räuberdruck wichtig, einen sicheren Schlafplatz aufzusuchen. In vielen Fällen handelt es sich um geschützte Strukturen wie Baue und Höhlen, die zum Teil für diesen Zweck gebaut werden. Andere natürliche Strukturen wie hohle Bäume oder Felsspalten werden ebenfalls zum Schlafen aufgesucht. Diese geschützten Schlafplätze werden vielmals auch zur Jungenaufzucht benutzt und haben daher eine doppelte Funktion (Kappeler 1998). Die Auswahl von Schlafplätzen kann sehr selektiv mit spezifischen Anforderungen an Isolationseigenschaften, Feuchtigkeit und Höhe sein. Der Fortpflanzungszustand kann die Anforderungen an einen Schlafplatz zusätzlich modulieren; so haben Bechstein-Fledermäuse vor und nach der Geburt ihrer Jungen unterschiedliche Präferenzen in Bezug auf die Temperatur ihrer Schlafplätze (Kerth et al. 2001b).

Bei manchen Arten gibt es daher eine begrenzte Zahl an Schlafplätzen, die regelmäßig abwechselnd genutzt werden, wobei die Rotationshäufigkeit sowohl vom Prädations- als auch dem Parasitenrisiko abhängt. Nachdem ein **Schlafplatz** mehrere Tage hintereinander genutzt wurde, erhöhen sich theoretisch nämlich die Wahrscheinlichkeiten, dass ein Räuber darauf aufmerksam wird und dass sich vermehrt Ektoparasiten ansammeln. Männliche Rauhfußkäuze *(Aegolius funereus)*, denen experimentell ein gekäfigter Mink *(Mustela vision)* präsentiert wurde, wechselten tatsächlich häufiger ihren Schlafplatz als Kontrollvögel (Hakkarainen et al. 2001). Paviane *(Papio cynocephalus)* benutzen einen Schlafplatz nur für ein bis zwei Nächte und kehren im Durchschnitt erst nach 45 Tagen wieder an ihn zurück (Markham et al. 2016).

Aquatische Säugetiere haben Schlaf und Aktivität entkoppelt, d. h., sie schlafen, während sie sich fortbewegen. Da diese Tiere auch im Schlaf regelmäßig zum Atmen an die Wasseroberfläche kommen müssen, schlafen sie nur mit einer Hälfte des Gehirns, wohingegen die andere Hälfte wach und aktiv bleibt. Dieser unihemisphärische Schlaf findet sich auch bei vielen Vögeln und vermutlich sogar Reptilien, wodurch die frühzeitige Entdeckung von Räubern und anderen Gefahren im Schlaf ermöglicht wird.

Da die nichtaquatischen Säugetiere den unihemisphärischen Schlaf aufgegeben haben, kann man davon ausgehen, dass die Vorteile aus der gleichzeitigen Ruhe beider Gehirnhälften die Nachteile der wegfallenden Räuberentdeckung übertreffen. Die Funktion und Bedeutung

von Schlaf für das Gehirn sind allerdings zu wenig bekannt, um diese Frage abschließend zu beantworten (Aulsebrook et al. 2016). Auf alle Fälle stellt Schlaf für den Körper eine Ruhe- und Erholungsphase dar, die der Homöostasis dienen kann.

Allerdings variiert die Bedeutung von Schlaf beträchtlich zwischen Taxa, da manche Arten mit sehr viel weniger Schlaf auskommen als andere. Elefanten schlafen zum Beispiel nur 2 bis 4 h pro Tag, wohingegen Fledermäuse oder Opossums bis zu 18 h pro Tag damit verbringen. Außerdem variiert das Schlafbedürfnis innerhalb von Arten in Abhängigkeit von Alter oder Entwicklungszustand (◘ Abb. 4.11). Zudem gibt es zwei Typen von Schlaf, die sich möglicherweise in ihrer Funktion unterscheiden. **REM-Schlaf** ist durch schnelle Augenbewegungen *(Rapid Eye Movements)*, Träume und hohe Gehirnaktivität charakterisiert, wohingegen beim nicht-REM-Schlaf Gehirn- und Augenaktivität sowie vegetative Funktionen wie Herzschlag und Blutdruck reduziert sind. Bei einer gegebenen Schlafdauer unterscheiden sich auch die Anteile des REM-Schlafs zwischen Arten und Individuen, aber die Ursachen und Bedeutung dieser Unterschiede sind noch wenig verstanden (Aulsebrook et al. 2016). Auf jeden Fall handelt es sich um ein spannendes Forschungsthema, bei dem deutlich wird, wie hilfreich die Integration von Studien aus der Perspektive aller vier Tinberg'schen Fragen ist.

4.2 Einteilung von Zeit und Energie

Alle Verhaltensweisen nehmen Zeit und Energie in Anspruch. Dies betrifft in besonderem Maße Verhaltensweisen, die der Aufrechterhaltung der Homöostasis dienen, da es sich dabei zumeist um Zustände (► Abschn. 2.1) mit einer ausgeprägten Zeitkomponente handelt. Aufgrund der Limitierung von Zeit und Energie unterliegt jede Verhaltensweise jedoch einem Trade-off mit anderen Aktivitäten. Wann sollte ein Tier zum Beispiel wie lange fressen? Wenn es ein Energiedefizit hat? Wenn Nahrung gerade verfügbar

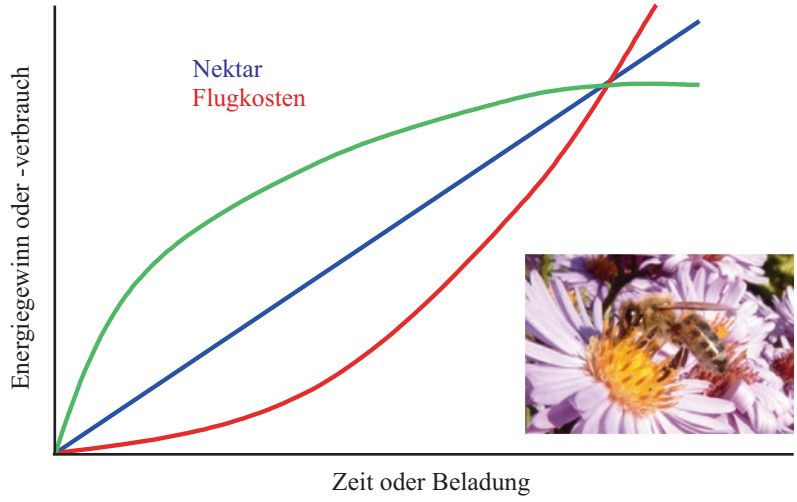
◘ **Abb. 4.11** Das Schlafbedürfnis variiert nicht nur zwischen Arten, sondern auch als Funktion des Alters; junge Tiere schlafen in der Regel mehr als Adulte. (© varjag/Pixabay)

ist? Wenn das Prädationsrisiko oder die Nahrungskonkurrenz am geringsten sind? Wenn es keine anderen wichtigen Dinge zu tun gibt? Zur analytischen Lösung solcher Probleme bieten sich **Optimalitätsmodelle** (► Abschn. 2.2) an, da sie die Kosten und Nutzen verschiedener Verhaltensweisen und Strategien mit ökonomischen Prinzipien analysieren, indem die Konsequenzen von verschiedenen Verhaltensweisen für die individuelle Fitness geschätzt werden (► Abschn. 3.1).

4.2.1 Strategien

Die Untersuchung strategischer Aspekte der Zeit- und Energieeinteilung ergab, dass in diesem Kontext mindestens zwei wichtige Strategien existieren: Entweder wird die Effizienz optimiert oder die Gewinnrate maximiert. Die Effizienzoptimierung lässt sich mit Studien von ***central place foragers*** illustrieren, also Tieren, die gesammelte Nahrung an einen zentralen Punkt (Nest mit Jungen oder Artgenossen) transportieren. Honigbienen *(Apis mellifera)* sammeln bekanntlich auf ihren Flügen Nektar, den sie zum Bienenstock zurückbringen. Mit zunehmender Beladung mit Nektar erhöhen sich ihre energetischen Kosten des Fliegens, so dass schwerer beladene Bienen einen zunehmenden Anteil des Nektars auf dem Heimflug als Energiequelle selbst verbrauchen. Als Folge dessen verringert sich die Nettorate des Energieeintrags in den Stock mit zunehmender Nektaraufnahme (◘ Abb. 4.12). Es stellt sich daher die Frage, wann Bienen zum Stock zurückfliegen sollten, um möglichst viel an gesammeltem Nektar abzuladen.

Schmid-Hempel und Kollegen (1985) untersuchten in eleganten Experimenten, welcher Faktor von Bienen bei der Lösung dieses Problems optimiert wird. Sie präsentierten künstliche Blüten mit einer fixen Menge an Nektar und variierten durch entsprechendes Training die Zeit, welche die Tiere zwischen einzelnen Blüten fliegen mussten. Bienen flogen dabei mit einer geringeren Nektarmenge in den Stock zurück, wenn sie gezwungen wurden, beim Suchen mehr Energie aufzuwenden. Bienen optimieren also beim Nektarsammeln ihre **Energieeffizienz,** d. h. das Verhältnis von Energiegewinn und -verbrauch.



◘ **Abb. 4.12** Optimale Energieeffizienz beim Nektarsammeln von Honigbienen *(Apis mellifera)*. Mit zunehmender Beladung *(blau)* nehmen die Flugkosten *(rot)* nichtlinear zu, so dass sich die Nettorate des Energiesaldos *(grün)* zunehmend verringert. (Quelle Honigbiene: Detlef Teiwes)

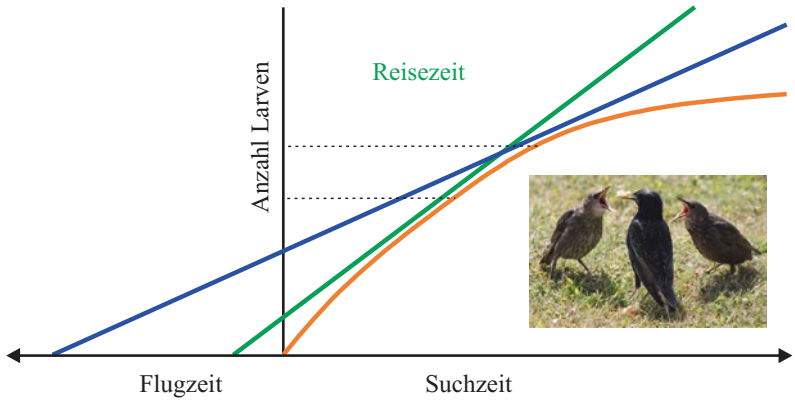


Abb. 4.13 Bei Futtereintrag ans Nest optimieren Stare *(Sturnus vulgaris)* die Anzahl der Larven, die gleichzeitig gesammelt werden, als Funktion der Suchzeit und dem Abstand vom Nest. Bei größerer Entfernung zum Nest *(blau)* werden die Suchzeit verlängert und mehr Larven pro Rückflug mitgenommen als bei kürzeren Entfernungen *(grün)*. Die kumulative Anzahl der gefundenen Larven *(orange)* nimmt mit zunehmender Suchzeit ab. (Star: © Manfred Richter/Pixabay)

Ganz ähnlich verhalten sich manche Vögel, die mit Futter zu ihrem Nest mit Jungen fliegen. Sie könnten durch Erhöhung der Fluggeschwindigkeit über eine gegebene Distanz zwar die Fütterungsrate erhöhen, aber gleichzeitig werden dadurch auch die energetischen Kosten der Fortbewegung erhöht. Dieser vermehrte Energieaufwand muss durch zusätzliche eigene Nahrungsaufnahme, die ebenfalls Zeit beansprucht, kompensiert werden, so dass die optimale Fluggeschwindigkeit letztendlich durch eine Minimierung beider Zeiten erreicht wird, wobei bei Kohl- und Blaumeisen *(Parus major* und *Cyanistes caeruleus*) auch die Dichte der Beute und die Entfernung zum Nest von Bedeutung sind (Naef-Daenzer 2000). Es wird in diesem Fall also die **Gesamteffizienz** unter Berücksichtigung anderer Faktoren optimiert.

In anderen Fällen, in denen Zeit und Energieeinsatz abgewogen werden müssen, wird die **Rate des Netto-Energiegewinns** maximiert. Bei der Analyse des Fressverhaltens kann man die Rate des Energiegewinns bestimmen, indem man die energetischen Kosten und Gewinne einzelner Verhaltenskomponenten misst oder schätzt. Turmfalken *(Falco tinnunculus)* jagen zum Beispiel im Flug oder von einer Warte aus, wobei die energetischen Aufwendungen für die Jagd im Flug ungefähr 9-mal höher sind. Diese Form der Jagd ist aber auch circa 10-mal ergiebiger im Hinblick auf den durchschnittlichen Energiegewinn, so dass Turmfalken die meiste Zeit tatsächlich im Flug jagen (Masman et al. 1988).

Stare *(Sturnus vulgaris)*, die ihre Jungen mit Tipuliden-Larven füttern, haben das Problem, dass sie mehrere dieser kleinen Larven in ihrem Schnabel halten können, sich mit zunehmender Anzahl von gefangenen Larven aber das Fangen von weiteren Larven zunehmend schwieriger gestaltet. Somit stehen sie vor dem Problem, zusätzliche Kosten in Form von Suchzeit und -aufwand gegen den Vorteil, eine weitere Larve mit ans Nest zu bringen, gegeneinander abzuwägen (Abb. 4.13). Das Verhalten eines Stars bei der Lösung dieses Problems hängt von zwei Faktoren ab: der Zeit, die er für das Zurücklegen der Strecke zwischen Nest und dem Ort der Nahrungssuche verbraucht, und der Gewinnkurve, die das Verhältnis von Suchzeit zu Sucherfolg beschreibt. Aus der Kombination dieser beiden Faktoren ergibt sich die optimale

Anzahl von Larven, die auf dem Rückflug mitgenommen werden sollten. Durch diese optimale Anzahl an Larven wird auch die maximale Netto-Fütterungsrate der jungen Stare erreicht.

4.2.2 Kontrolle von Energie

Eine gewisse Befreiung von unmittelbaren Zwängen bei der Gestaltung des Zeit- und Energiebudgets kann durch das Anlegen von Energiereserven: interne und externe Speicher erfolgen. Diese Energiespeicher können entweder extern oder im Körper in Form von Fettreserven angelegt werden. Beide Formen von Energiereserven sind grundsätzlich vorteilhaft, da eine permanente Nahrungsaufnahme zur Deckung der aktuellen Bedürfnisse in der Regel nicht möglich ist. Die Größe der Reserven und die Zeit, die damit überdauert werden kann, sind aber sehr variabel und können innerhalb artspezifischer Grenzen entsprechend flexibel angelegt werden. Sie beinhalten Reserven, die das Überleben einer Nacht oder aber auch eines kompletten Winterschlafes gewährleisten müssen. Manche dieser Bedürfnisse sind vorhersagbar, aber kurzfristige Variationen in Wetterbedingungen oder Nahrungsverfügbarkeit können den aktuellen Fresserfolg wesentlich beeinträchtigen, so dass ein ungeplantes Zurückgreifen auf Reserven notwendig und vorteilhaft ist.

Für Tiere in gemäßigten Breiten stellt der Winter eine Zeit der erschwerten Nahrungsaufnahme dar. Die Tageslänge, und damit die Zeit für die Nahrungsaufnahme, ist verkürzt und gleichzeitig müssen längere Nächte überdauert werden. Bei geringeren Temperaturen erhöhen sich Stoffwechselkosten, aber gleichzeitig erhöht sich die Varianz im Erfolg der Nahrungsaufnahme. Eine kurzfristige Reaktion auf diese Umweltänderungen ist für manche Arten möglich. Durch experimentelle Änderungen der Umgebungstemperatur, der Tageslänge oder der Dauer der Futterverfügbarkeit konnte zum Beispiel bei mehreren Singvogelarten eine Zunahme der Körpermasse mit abnehmenden Temperaturen oder zunehmender Verkürzung der Fütterungsdauer ausgelöst werden (Cuthill und Houston 1997). Die meisten einem strengen Winter ausgesetzten Arten bereiten sich aber schon Wochen oder Monate vorher darauf vor und legen entsprechende Fettreserven an. Ihnen liefern Änderungen in der Tageslänge (► Abschn. 5.1) das Signal für Änderungen des Fressverhaltens.

Da Tiere im Winter am schwersten sind und vor längeren Wanderungen an Masse zunehmen, ist die Größe von Energiereserven nicht nahrungslimitiert. Daraus ist zu schließen, dass das Speichern von Energiereserven auch mit Kosten verbunden ist, da es sonst keine solchen individuellen Variationen in der Körpermasse gäbe. Die offensichtlichsten Kosten haben mit dem Erwerb der Nahrung zu tun, da diese gesucht und bearbeitet werden muss. Zudem sind nahrungssuchende Tiere aktiver und dadurch in ihrer Aufmerksamkeit beeinträchtigt, so dass sie einem erhöhten Prädationsrisiko ausgesetzt sind.

Es gibt auch direkte Kosten der beiden Arten der Energiespeicherung. Wenn die Energiebedürfnisse die Speicherkapazität übersteigen, sind manche Tiere gezwungen, gefundene Nahrung zu verstecken (◘ Abb. 4.14). Diese **externen Energiespeicher** sind aber mit dem Risiko der Plünderung behaftet (Bugnyar und Kotrschal 2002). Es wird zusätzlich Energie benötigt, um sie aufzusuchen, es muss zusätzlich in neuronale Strukturen investiert werden, um sich an ihren Ort zu erinnern, oder sie können gar nicht mehr lokalisiert werden.

Die Alternative besteht in der **Speicherung im Körper,** die aber mit anderen Kosten verbunden ist (Witter und Cuthill 1993). Erhöhte Fettleibigkeit kann auch bei Tieren verschiedene pathologische Konsequenzen wie Herzkrankheiten, Gallensteine oder

Abb. 4.14 Zur Vorbereitung auf Zeiten mit Nahrungsknappheit, des Winterschlafs (Säuger) oder langer Wanderungen (Vögel) legen manche Tiere (wie dieses Eichhörnchen, *Sciurus vulgaris*) Energiespeicher an. (Quelle: Andreas Klein, ► www.naturbild-digital.de)

Arthritis nach sich ziehen. Die erhöhte Gesamtmasse führt außerdem zu erhöhten Stoffwechselkosten und insbesondere zu einer energetischen Verteuerung der Fortbewegung. Davon sind besonders Vögel betroffen. Schwerere Tiere sind unter Umständen auch in ihren natürlichen Bewegungsabläufen behindert und aufgrund dieser Schwerfälligkeit einem erhöhten Prädationsrisiko ausgesetzt. Schwerere Individuen haben beispielsweise verringerte Abflugwinkel, wenn sie von einem Greifvogel angegriffen werden, und können diesen schlechter an den Angriffswinkel des Greifs anpassen. Vögel, die vor ihren Zugwanderungen Fettreserven anlegen, müssen dieses Risiko aber wohl in Kauf nehmen.

Das Problem der Optimierung von Zeit- und Energiebudgets ist am Beispiel der Nahrungsaufnahme am gründlichsten untersucht. Es lässt sich aber auch auf viele andere Verhaltensweisen anwenden. Besonders wichtig ist in diesem Zusammenhang auch die Erkenntnis, dass ökonomische Ansätze zur Erklärung einer Verhaltensweise nur ultimate Faktoren identifizieren, welche die Ausprägung des Verhaltens offensichtlich beeinflussen. Damit ist aber noch nicht bewiesen, dass die Tiere eine bestimmte Variable maximieren, und eine solche Analyse sagt nichts darüber aus, mit welchen sensorischen Mechanismen ein Tier Variablen wie „maximale Energiegewinnrate“ misst und wie es die entsprechenden Informationen verarbeitet.

4.3 Zusammenfassung

Der Überlebenserfolg von Tieren wird tagtäglich mit davon beeinflusst, wie erfolgreich sie ihre physiologischen Grundfunktionen innerhalb vorgesehener Gleichgewichte halten. Verhaltensmechanismen spielen dabei einerseits eine wichtige proximate Rolle bei der Versorgung des Organismus mit ausreichend Energie und Wasser, beim Erhalt einer vorteilhaften Körpertemperatur sowie bei der Abwehr von Parasiten und Stressoren. Schlaf als wichtiger Regenerationsmechanismus kann in diesem Zusammenhang als eigenständiger Verhaltenszustand betrachtet werden. Bei der Ausübung anderer Verhaltensweisen können durch Optimierung der Energieeffizienz oder des Energiegewinns entscheidende Beiträge zum stabilen Erhalt der Grundfunktionen gemacht werden. Energiebudgets können außerdem durch physiologische oder verhaltensbiologische Mechanismen der Energiespeicherung über mittelfristige Zeiträume hinweg positiv beeinflusst werden. Diese diversen und zum Teil miteinander inkompatiblen Anforderungen an die Unterstützung der Grundfunktionen des Organismus können andererseits das Verhalten von Tieren auch nachhaltig beeinflussen. Insgesamt stellen die Lösungen dieser Überlebensprobleme herausragende Beispiele dafür dar, wie sehr physiologische, ökologische und soziale Faktoren in komplexer Weise integriert sind.

Literatur

Abram PK, Boivin G, Moiroux J, Brodeur J (2017) Behavioural effects of temperature on ectothermic animals: unifying thermal physiology and behavioural plasticity. Biol Rev 92:1859–1876

Arnold W (1988) Social thermoregulation during hibernation in alpine marmots *(Marmota marmota)*. J Comp Physiol 158:151–156

Aulsebrook AE, Jones TM, Rattenborg NC, Roth TC II, Lesku JA (2016) Sleep ecophysiology: integrating neuroscience and ecology. Trends Ecol Evol 31:590–599

Beehner JC, Bergman TJ (2017) The next step for stress research in primates: to identify relationships between glucocorticoid secretion and fitness. Horm Behav 91:68–83

Boonstra R (2013) Reality as the leading cause of stress: rethinking the impact of chronic stress in nature. Funct Ecol 27:11–23

Bugnyar T, Kotrschal K (2002) Observational learning and the raiding of food caches in ravens, *Corvus corax:* is it ‚tactical' deception? Anim Behav 64:185–195

Clinchy M, Zanette L, Boonstra R, Wingfield JC, Smith JNM (2004) Balancing food and predator pressure induces chronic stress in songbirds. Proc R Soc Lond B 271:2473–2479

Curtis VA (2014) Infection-avoidance behaviour in humans and other animals. Trends Immunol 35:457–464

Cuthill IC, Houston AI (1997) Managing time and energy. In: Krebs JR, Davies NB (Hrsg) Behavioural ecology: an evolutionary approach. Blackwell, Oxford, S 97–120

Du W-G, Zhao B, Chen Y, Shine R (2011) Behavioral thermoregulation by turtle embryos. Proc Natl Acad Sci USA 108:9513–9515

Goymann W, Wingfield JC (2004) Allostatic load, social status and stress hormones: the costs of social status matter. Anim Behav 67:591–602

Hakkarainen H, Ilmonen P, Koivunen V, Korpimäki E (2001) Experimental increase of predation risk induces breeding dispersal of Tengmalm's owl. Oecologia 126:355–359

Heldmaier G, Neuweiler G, Rössler W (2012) Vergleichende Tierphysiologie, 2. Aufl. Springer, Heidelberg

Kappeler PM (1998) Nests, tree holes, and the evolution of primate life histories. Am J Primatol 46:7–33

Kearney M, Shine R, Porter WP (2009) The potential for behavioral thermoregulation to buffer „cold-blooded" animals against climate warming. Proc Natl Acad Sci USA 106:3835–3840

Kerth G, Wagner M, König B (2001a) Roosting together, foraging apart: information transfer about food is unlikely to explain sociality in female Bechstein's bats *(Myotis bechsteinii)*. Behav Ecol Sociobiol 50:283–291

Kerth G, Weissmann K, König B (2001b) Day roost selection in female Bechstein's bats *(Myotis bechsteinii)*: a field experiment to determine the influence of roost temperature. Oecologia 126:1–9

Kerth G, Petrov B, Conti A, Anastasov D, Weishaar M, Gazaryan S, Jaquiéry J, König B, Perrin N, Bruyndonckx N (2008) Communally breeding Bechstein's bats have a stable social system that is independent from the postglacial history and location of the populations. Mol Ecol 17:2368–2381

Konrad M, Pull CD, Metzler S, Seif K, Naderlinger E, Grasse AV, Cremer S (2018) Ants avoid superinfections by performing risk-adjusted sanitary care. Proc Natl Acad Sci USA 115:2782–2787

Koolhaas JM et al (2011) Stress revisited: a critical evaluation of the stress concept. Neurosci Biobehav Rev 35:1291–1301

Korb J, Linsenmair KE (2000) Thermoregulation of termite mounds: what role does ambient temperature and metabolism of the colony play? Insect Soc 47:357–363

Libourel P-A, Herrel A (2015) Sleep in amphibians and reptiles: a review and a preliminary analysis of evolutionary patterns. Biol Rev 91:833–866

Markham AC, Alberts SC, Altmann J (2016) Haven for the night: sleeping site selection in a wild primate. Behav Ecol 27:29–35

Masman D, Daan S, Dijkstra C (1988) Time allocation in the kestrel *(Falco tinnunculus)*, and the principle of energy minimization. J Anim Ecol 57:411–432

Naef-Daenzer B (2000) Patch time allocation and patch sampling by foraging great and blue tits. Anim Behav 59:989–999

Nie Y et al (2015) Exceptionally low daily energy expenditure in the bamboo-eating giant panda. Science 349:171–174

Ouedraogo RM, Goettel MS, Brodeur J (2004) Behavioral thermoregulation in the migratory locust: a therapy to overcome fungal infection. Oecologia 138:312–319

Périquet S, Valeix M, Loveridge AJ, Madzikanda H, Macdonald DW, Fritz H (2010) Individual vigilance of African herbivores while drinking: the role of immediate predation risk and context. Anim Behav 79:665–671

Poirotte C, Massol F, Herbert A, Willaume E, Bomo PM, Kappeler PM, Charpentier MJE (2017a) Mandrills use olfaction to socially avoid parasitized conspecifics. Sci Adv 3:e1601721

Poirotte C, Benhamou S, Mandjembe A, Willaume E, Kappeler PM, Charpentier MJE (2017b) Gastrointestinal parasitism and recursive movements in free-ranging mandrills. Anim Behav 134:87–98

Reckardt K, Kerth G (2007) Roost selection and roost switching of female Bechstein's bats *(Myotis bechsteinii)* as a strategy of parasite avoidance. Oecologia 154:581–588

Reinhold K (1999) Energetically costly behaviour and the evolution of resting metabolic rate in insects. Funct Ecol 13:217–224

Sachser N, Kaiser S (2010) The social modulation of behavioural development. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 505–536

Sachser N, Dürschlag M, Hirzel D (1998) Social relationships and the management of stress. Psychoneuroendocrinology 23:891–904

Sapolsky RM (2005) The influence of social hierarchy on primate health. Science 308:648–652

Schmid-Hempel P, Kacelnik A, Houston AI (1985) Honeybees maximize efficiency by not filling their crop. Behav Ecol Sociobiol 17:61–66

Scholz F, Kappeler PM (2004) Effects of seasonal water scarcity on the ranging behavior of *Eulemur fulvus rufus.* Int J Primatol 25:599–613

Stroeymeyt N, Grasse AV, Crespi A, Mersch DP, Cremer S, Keller L (2018) Social network plasticity decreases disease transmission in a eusocial insect. Science 362:941–945

ter Hofstede HM, Brock Fenton M (2005) Relationships between roost preferences, ectoparasite density, and grooming behaviour of neotropical bats. J Zool Lond 266:333–340

Witter MS, Cuthill IC (1993) The ecological costs of avian fat storage. Philos Trans R Soc Lond B 340:73–92

Orientierung in Zeit und Raum

Eissturmvögeln brüten und überwintern in unterschiedlichen Gebieten der Nordhalbkugel. (© jodeng/Pixabay)

© Springer-Verlag GmbH Deutschland, ein Teil von Springer Nature 2020
P. M. Kappeler, *Verhaltensbiologie,* https://doi.org/10.1007/978-3-662-60546-2_5

Inhaltsverzeichnis

5.1 Orientierung in der Zeit – 80
5.1.1 Circadiane Rhythmen – 81
5.1.2 Gezeitenrhythmen – 85
5.1.3 Lunarperiodik – 86
5.1.4 Circannuale Periodik – 87

5.2 Orientierung im Raum – 89
5.2.1 Kinesen und Taxien – 89
5.2.2 Navigation – 91
5.2.3 Wanderungen – 98

5.3 Zusammenfassung – 102

Literatur – 103

5

Die artspezifische Ausstattung mit unterschiedlichen Sinnesorganen ermöglicht es Tieren, Änderungen ihrer Umwelt wahrzunehmen und entsprechend darauf zu reagieren. Die allermeisten Tiere sind zeitlichen Schwankungen überlebensrelevanter Aspekte ihrer Umwelt ausgesetzt. Ein Großteil dieser Schwankungen ist gut vorhersagbar, wie der Wechsel zwischen Tag und Nacht oder zwischen verschiedenen Jahreszeiten, woran viele Aspekte des Verhaltens angepasst sind. Im Unterschied zu Pflanzen haben die meisten Tiere die Möglichkeit, sich aktiv in Relation zu fitnessrelevanten Faktoren wie Nahrung, Räubern oder Paarungspartnern zu bewegen. Diese Orientierung im Raum kann vielfältige Formen annehmen und reicht von Körperbewegungen in Relation zu einzelnen Reizen bis hin zu Wanderungen zwischen Arktis und Antarktis. Das tagtägliche Überleben von Tieren basiert zu einem wichtigen Teil auf ihren Fähigkeiten, sich mit Hilfe des Verhaltens an wechselnde soziale und ökologische Bedingungen anzupassen.

5.1 Orientierung in der Zeit

Mit wenigen Ausnahmen, wie in der Tiefsee oder in Höhlen, sind Tiere mehreren, einander überlagerten vorhersagbaren Änderungen ihrer Umwelt ausgesetzt. Damit verbunden sind Änderungen der Lichtverhältnisse, Umwelttemperatur und Nahrungsverfügbarkeit. Die ökologisch wichtigsten exogenen Rhythmen, an die Tiere ihr Verhalten angepasst haben, betreffen den Wechsel zwischen Tag und Nacht, zwischen Ebbe und Flut, zwischen verschiedenen Mondphasen sowie unterschiedlichen Jahreszeiten (◘ Abb. 5.1). Anpassungen an diese sich verändernden Umgebungsbedingungen erfolgen entweder als direkte Reaktion auf Reize der Umwelt und/oder sie basieren auf **endogenen Rhythmen,** die das Verhalten von Tieren mit periodischen Umweltänderungen synchronisieren. Die durch die Erddrehung verursachte periodische Änderung des Sonnenstandes und der Sonneneinstrahlung sind die wichtigsten externen Zeitgeber, die Tieren das Kalibrieren ihrer inneren

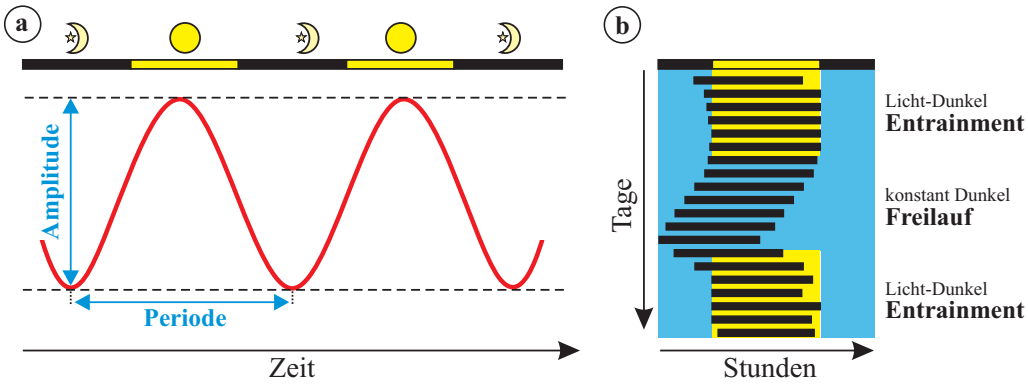


Abb. 5.1 Diese Rhythmen haben einen externen Zeitgeber und eine bestimmte Periodenlänge. Wenn der Zeitgeber experimentell oder natürlich (Mitternachtssonne) entfernt wird, läuft der Rhythmus frei bis der Zeitgeber wieder verfügbar ist

Tab. 5.1 Die wichtigsten biologischen Rhythmen, die von Sonne und Mond getrieben werden

Biologischer Rhythmus	Periodenlänge	Zeitgeber
Circannual	365 d	Sonne
Circalunar	29,5 d	Mond
Circatidal	12,4 d	Mond
Circadian	24 h	Sonne

Uhren und das Messen von Zeit erlauben. Die Synchronisation eines Rhythmus mit einem Zeitgeber wird als Angleichung *(entrainment)* bezeichnet. Wenn dieses periodische Umweltsignal nicht zur Verfügung steht, beginnt der Rhythmus frei zu laufen. Da die korrespondierende Uhr nur ungefähr („circa"), aber nicht genau die Periodenlänge des Rhythmus vorgibt, kommt es im Freilauf zu einer Phasenverschiebung; d. h., der Rhythmus wird mit gleichbleibender Periodenlänge entlang der Zeitachse verschoben (Tab. 5.1).

5.1.1 Circadiane Rhythmen

Seit Beginn des Lebens gab es circa 10^{15} Sonnenauf- und -untergänge. Dieser tägliche Wechsel zwischen Tag und Nacht stellt für die meisten Tiere aufgrund der unterschiedlichen Lichtintensitäten eine große ökologische Herausforderung an das Überleben dar. Aufgrund der unterschiedlichen Anforderungen an optimal an unterschiedliche Lichtintensitäten angepasste visuelle Systeme sind die meisten Tiere mehr oder weniger strikt tag- oder nachtaktiv. Bei Tagaktivität sind Fähigkeiten wie Sehschärfe, Farbensehen und Entfernungseinschätzung wichtig und mit erhöhter Lichtempfindlichkeit, die bei Nacht vorteilhaft ist, nicht vereinbar, da der Platz für Lichtsinnesrezeptoren begrenzt ist und Spezialisierungen auf eine der Lichtbedingungen in der Regel vorteilhaft ist. Bei tagaktiven Tieren spielt daher das visuelle System eine dominierende Rolle bei der Nahrungssuche und/oder der Räubervermeidung. Nachtaktive Tiere verlassen sich dagegen eher auf akustische und olfaktorische Reize.

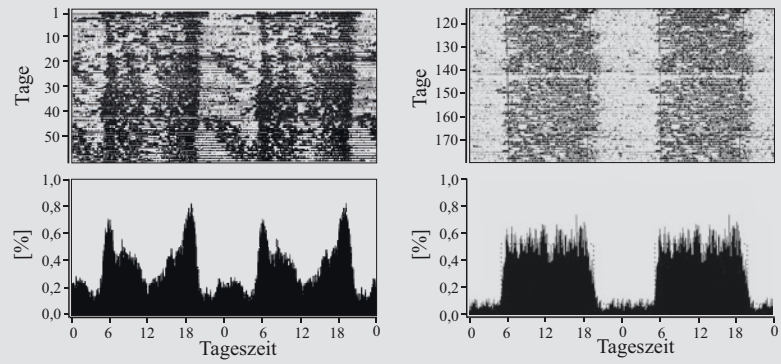
Man unterscheidet vier Aktivitätstypen: strikte Tag- oder Nachtaktivität, Kathemeralität und Dämmerungsaktivität (Abb. 5.2). Diese Aktivitätsformen entstehen dadurch, dass die Tiere ihre wichtigsten Verhaltensweisen wie Nahrungssuche und -aufnahme in einer täglichen Routine ausprägen, die den Überlebenswert maximiert. Bei kathemeraler Aktivität sind Ruhe- und Aktivitätsphasen ungleichmäßig über den ganzen 24 h-Tag verteilt (▶ Box 5.1). Dieses Aktivitätsmuster findet sich unter

anderem bei vielen Herbivoren, Bewohnern der Arktis oder konstanten Umwelten (Bloch et al. 2013a). Manche Arten sind wiederum vorwiegend während der morgendlichen und abendlichen Dämmerung aktiv und können durch diese zeitliche Einnischung mutmaßlich auf Tag- oder Nachtaktivität spezialisierte Räuber und Nahrungskonkurrenten anderer Arten vermeiden (Campera et al. 2019).

Box 5.1

Circadiane Aktivität bei Lemuren

- **Frage:** Wie unterscheiden sich Aktivitätsmuster von kathemeralen und tagaktiven Lemuren?
- **Hintergrund:** Sympatrische Arten haben unterschiedliche Aktivitätsmuster. Direkte Verhaltensbeobachtungen sind über 24 h nicht möglich.
- **Methode:** Die Aktivität von Rotstirnmakis *(Eulemur rufifrons)* und Verreaux's Sifakas *(Propithecus verreauxi)* wurde kontinuierlich mit Hilfe eines Aktimeters automatisch aufgezeichnet.



(a) Rotstirnmaki

(b) Verreaux's Sifaka

- **Ergebnis:** Die über 5-Minuten-Zeiträume summierte Aktivität ist im oberen Diagramm gegen die Zeit aufgetragen; jede Zeile zeigt die Werte von zwei aufeinander folgenden Tagen. Im unteren Diagramm wurde die Aktivität über 60 Tage summiert und als prozentualer Anteil der durchschnittlichen täglichen Gesamtaktivität dargestellt. Rotstirnmakis (**a**) haben Aktivitätsspitzen am frühen Morgen und Abend, aber auch mitten in der Nacht. Sifakas (**b**) sind über den ganzen Tag, aber nicht bei Nacht aktiv.
- **Schlussfolgerung:** Aktivitätsmuster von ökologisch ähnlichen, sympatrischen Arten können sich grundlegend unterscheiden.

(Kappeler und Erkert 2003; Erkert und Kappeler 2004; Quelle Rotstirnmaki und Sifaka: Claudia Fichtel).

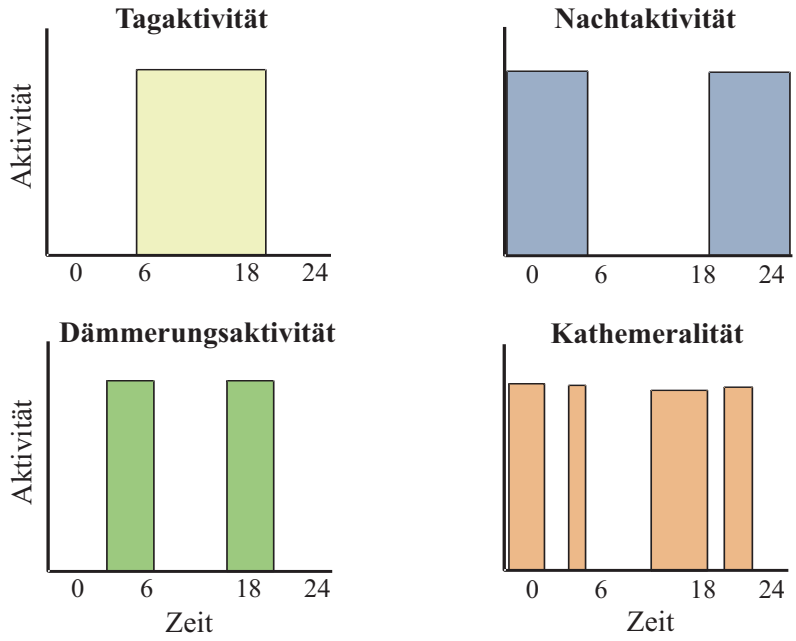


Abb. 5.2 Die vier Typen circadianer Aktivität sind hier schematisch über einen Zeitraum von 24 h dargestellt

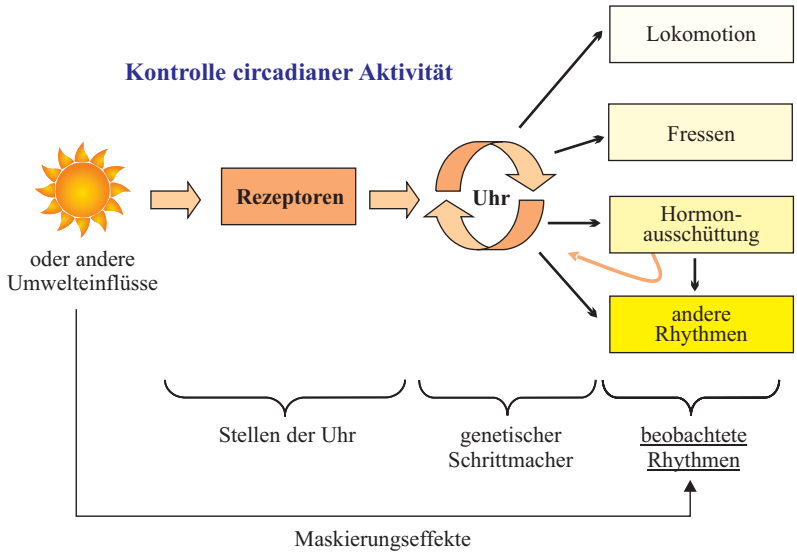
Tagesperiodische Aktivität wird von zwei Faktoren kontrolliert: einer inneren Uhr und gegebenenfalls direkt von äußeren Einflüssen; sogenannten Maskierungseffekten. Zur proximaten Steuerung von Aktivitäts- und Ruhephasen sowie zur internen Koordination der zahlreichen physiologischen Tagesrhythmen des Organismus oder auch von manchen Entwicklungsvorgängen haben alle Tiere eine **innere Uhr** entwickelt. Die Existenz einer circadianen Uhr lässt sich unter konstanten Laborbedingungen nachweisen; bei der Taufliege *Drosophila melanogaster* wurde dies beispielsweise in einem Experiment über 600 Generationen gemacht (Sheeba et al. 2002). Durch Haltung und Fortpflanzung von Tieren unter konstanten Bedingungen über viele Generationen sowie durch Kreuzungsversuche von Mutanten mit unterschiedlicher Periodik konnte außerdem gezeigt werden, dass die circadiane Uhr angeboren ist. Verhaltensgenetische Untersuchungen bei *Drosophila* und Mäusen haben diese genetische Kontrolle eindeutig gezeigt. So ist beispielsweise die Tageszeit, zu der sich Taufliegen verpaaren, genetisch festgelegt (Sakai und Ishida 2001). Der Tag-/Nachtwechsel bzw. die starken Beleuchtungsänderungen in der Morgen- und Abenddämmerung sind der wichtigste Zeitgeber für die circadiane Rhythmik. Wenn bei arktischen Säugetieren während der Mitternachtssonne dieser Zeitgeber wegfällt, verlieren sie die Rhythmizität ihrer Aktivität (Bloch et al. 2013a).

Bei verschiedenen Tiergruppen konnte der Sitz der inneren Uhr im Nervensystem lokalisiert und deren genetische Kontrolle entschlüsselt werden. Der **Schrittmacher** *(pacemaker)* der circadianen Uhr befindet sich bei den meisten Insekten in einem Bereich der optischen Loben; er besteht also aus einer bilateral symmetrischen funktionellen Einheit. Bei anderen Insekten befinden sich circadiane Schrittmacher (auch) im zentralen Nervensystem, wo unabhängige, aber funktional gekoppelte Oszillatoren die Aktivität

steuern. Bei Säugetieren befindet er sich in einem paarigen Kerngebiet des vorderen Hypothalamus, den suprachiasmatischen Nuclei. Diese innervieren unter anderem die Epiphyse, wo in Abhängigkeit vom nervösen Input die Sekretion von Melatonin induziert wird. Dieses Hormon scheint seinerseits an der Regulation der circadianen Rhythmen verschiedener anderer physiologischer Subsysteme beteiligt zu sein und beeinflusst auch die Aktivität des Hypothalamus (Golombek und Rosenstein 2010). Es gibt also eine Art Zentraluhr, welche die Rhythmen der verschiedenen Funktionen hauptsächlich steuert (◘ Abb. 5.3). Die rhythmische Aktivierung durch zeitverzögerte Feedback-Hemmung einiger weniger Gene (PER, *period genes*) stellt dabei den molekularen Schrittmacher der inneren Uhren dar (Partch et al. 2014).

Die Effekte der circadianen Uhr können durch verschiedene ökologische oder soziale Faktoren überlagert werden; es kommt zu **Maskierungseffekten.** Bei *Drosophila melanogaster* kann zum Beispiel die Präsenz von Artgenossen zu einer Veränderung des Paarungs- und Lokomotionsverhaltens führen, und die circadiane Aktivität von Honigbienen *(Apis mellifera)* wird durch die Anwesenheit andere Bienen beeinflusst (Bloch et al. 2013b). Bei Vogelarten, bei denen sich beide Eltern an der Jungenfürsorge beteiligen (► Abschn. 11.2), wird das Brutgeschäft zwischen den Eltern sozial synchronisiert, wobei die Dauer der Phasen auf dem Nest innerhalb und zwischen Arten von 1 bis 19 h schwankt (Bulla et al. 2016). Aspekte der Thermoregulation können ebenfalls einen dominierenden Einfluss auf Aktivitätsmuster ausüben; so sind vor allem ektotherme Tiere in ihrer Aktivität an die Verfügbarkeit von Sonnenenergie angepasst. Andere externe Faktoren wie Feuchtigkeit und Nahrungsverfügbarkeit können den circadianen Aktivitätsverlauf ebenfalls erheblich beeinflussen.

Die Intensität der Aktivität kann auch durch Lichtverfügbarkeit moduliert werden. Viele nachtaktive Säugetiere verringern oder erhöhen je nach vorherrschender Beleuchtungsstärke ihre Aktivität in Voll- und Neumondnächten. Von lichtabhängigen Maskierungseffekten werden auch Tiere, die



◘ **Abb. 5.3** Schematische Darstellung der Kontrolle circadianer Aktivität. Der Tag-/Nachtwechsel und andere äußere Reize wirken auf die innere Uhr mit einem genetischen Schrittmacher, die verschiedene physiologische Rhythmen steuert. (© Clker-Free-Vector-Images, Pixabay)

in städtischen Bereichen leben, stark beeinflusst (► Abschn. 6.1). Durch nächtliche Straßenbeleuchtung („Lichtverschmutzung") verursachte Änderungen der circadianen Periodik sind bei einheimischen Singvögeln gut untersucht. So beginnen männliche Amseln *(Turdus merula)* und Rotkehlchen *(Erithacus rubecula)* in der Stadt bis zu zwei Stunden früher am Tag zu singen als ihre Artgenossen in nahegelegenen Wäldern; Buchfinken *(Fringilla coelebs)* und Blaumeisen *(Cyanistes caeruleus)* werden davon allerdings kaum beeinflusst (Kempenaers et al. 2010). Die „lichtempfindlichen" Arten beginnen in der Stadt auch 1 bis 2 Wochen früher im Jahr mit dem Singen (Da Silva et al. 2015).

Da circadiane Rhythmen mit einer dem natürlichen Hell-Dunkel-Wechsel entsprechenden Periodenlänge adaptiv sein sollten, stellt sich auch die Frage nach den Fitnesskonsequenzen von solchen Abweichungen. Diese Konsequenzen wurden in einem Experiment mit Hausmäusen *(Mus musculus)* untersucht. Mäuse mit einer Mutation, die zu einer Phasenverkürzung führt, hatten dabei im Vergleich zu Wildtypen in großen Freigehegen tatsächlich reduzierten Überlebens- und Fortpflanzungserfolg. Die Häufigkeit dieser Mutation nahm innerhalb von nur 14 Monaten um mehr als die Hälfte ab (Spoelstra et al. 2016). Die natürlichen circadianen Rhythmen unterliegen also offensichtlich starker Selektion.

5.1.2 Gezeitenrhythmen

Durch Änderungen der kombinierten Anziehungskraft von Sonne und Mond auf die Wassermassen der Weltmeere kommt es zum Gezeitenrhythmus. Dieser Wechsel im Gang zwischen Ebbe und Flut wiederholt sich alle 12,4 h, da der Mond 24,8 h für eine Erdumrundung benötigt. Für in der Gezeitenzone lebende Tiere ändern sich daher die Mikrohabitatsbedingungen in grundsätzlicher, aber vorhersagbarer Weise. Mit Überflutung und Trockenfallen ändern sich dort auch Temperatur, Druck, Salzgehalt und Nahrungsverfügbarkeit zweimal am Tag. Bewohner dieses Bereichs besitzen daher Anpassungen ihrer Physiologie und des Verhaltens an diese Rhythmen (Tessmar-Raible et al. 2011; ◘ Abb. 5.4).

◘ **Abb. 5.4** Strand- und Mangrovenbewohner wie diese Schlammspringer (*Periophthalmus* spp.) sind dem regelmäßigen Wechsel von Ebbe und Flut ausgesetzt, die ihre Aktivität maßgeblich bestimmen. (Quelle: Ulrike Walbaum durch ©かねのり 三浦/Pixabay)

Die Aktivität von Bewohnern der Gezeitenzone kann entweder durch proximate Faktoren wie Salinität oder Turbulenz oder durch eine endogene Gezeitenuhr **(circatidale Uhr)** gesteuert werden. Allerdings war lange Zeit umstritten, ob Verhaltensanpassungen an den Gezeitenwechsel durch die circadiane oder eine separate circatidale Uhr gesteuert werden. Krebse, die unter konstanten Laborbedingungen gehalten wurden, zeigten aber weiterhin einen ungefähren Gezeitenrhythmus, auch wenn die circadiane Uhr pharmakologisch ausgeschaltet wurde (Zhang et al. 2013). Die Interaktion zwischen circadianer und circatidaler Uhr kann auch, wie bei einem Isopoden, einen semilunaren Rhythmus im Fressverhalten steuern; das Verhalten dieser Krebse variiert also vorhersagbar mit einer halben Mondphase (Cheeseman et al. 2017). Sie leben an Stränden und kommen bei Flut in der Dunkelheit zum Fressen an die Wasserlinie. Da die Dauer der Flut bei Nacht die Dauer ihres Aktivitätsfensters bestimmt, und die Höhe des Wasserstandes bei Flut aber vom Mond beeinflusst wird (de la Iglesia und Johnson 2013), ist diese Information für diese Tiere ökologisch bedeutsam.

5.1.3 Lunarperiodik

Der durch die periodische Abschattung der Mondoberfläche durch die Erde verursachte Durchlauf der verschiedenen „Mondphasen“ alle 29,5 Tage hat bei einer Reihe von Tieren zu spezifischen Anpassungen an diese Lunarperiodik geführt (◘ Abb. 5.5). Der markanteste Aspekt der Lunarperiodik besteht in der Variabilität der nächtlichen Lichtverfügbarkeit zwischen Neumondbedingungen mit rund 0,0005 lx und Vollmond mit rund 0,3 lx bei klarem Nachthimmel. Da der Mond zudem täglich 50 min später aufgeht, ändern sich die Lichtverhältnisse im Lauf der Nacht ebenfalls von Tag zu Tag. Damit verändern sich die visuellen Bedingungen für Kommunikation, Fortbewegung, Nahrungssuche und Räubervermeidung für nachtaktive Tiere innerhalb eines Mondzyklus beträchtlich, und es existieren zahlreiche Anpassungen an diese vorhersagbaren Umweltänderungen (Kronfeld-Schor et al. 2013).

So wird unter anderem das größte synchronisierte Fortpflanzungsereignis im Tierreich durch den Mond gesteuert. Hunderte von Korallenarten und andere Wirbellose geben im Pazifik wenige Tage nach Vollmond gleichzeitig ihre Gameten ins Wasser ab. Für diese Arten mit externer Befruchtung (► Abschn. 8.2) ist die zeitliche Synchronisation des Laichens essentiell, da nur so die Wahrscheinlichkeit erhöht wird, dass Eier und Spermien derselben Art in den unendlichen Wassermassen überhaupt zusammentreffen. Auch die Aktivität von nachtaktiven Wirbeltieren hängt häufig von der Mondphase bzw. der Lichtverfügbarkeit **(Luminosität)** ab. So jagen nachtaktive Ziegenmelker (Caprimulgidae) ihre Insektenbeute vorwiegend in der Abenddämmerung; die Jagdaktivität später in der Nacht ist positiv mit der verfügbaren Lichtmenge korreliert. Viele Fledermäuse reduzieren dagegen in hellen Mondnächten ihre Flugaktivität oder verlagern sie in den Schatten von Büschen und Bäumen.

Die Monduhr wird vermutlich durch die Wahrnehmung von kurzwelligem Licht gestellt und ist bei gut untersuchten Spezies mit der sonnengesteuerten Tagesuhr abgestimmt (Raible et al. 2017). Die Meeresmücke *Clunio marinus* muss beispielsweise ihre Paarung und Eiablage mit dem niedrigsten Wasserstand synchronisieren. Dafür stehen nur wenige Stunden an bestimmten Tagen mit Springniedrigwasser zur Verfügung. Da das Springniedrigwasser an unterschiedlichen Orten zu unterschiedlichen Zeiten auftritt, müssen die Uhren anhand der

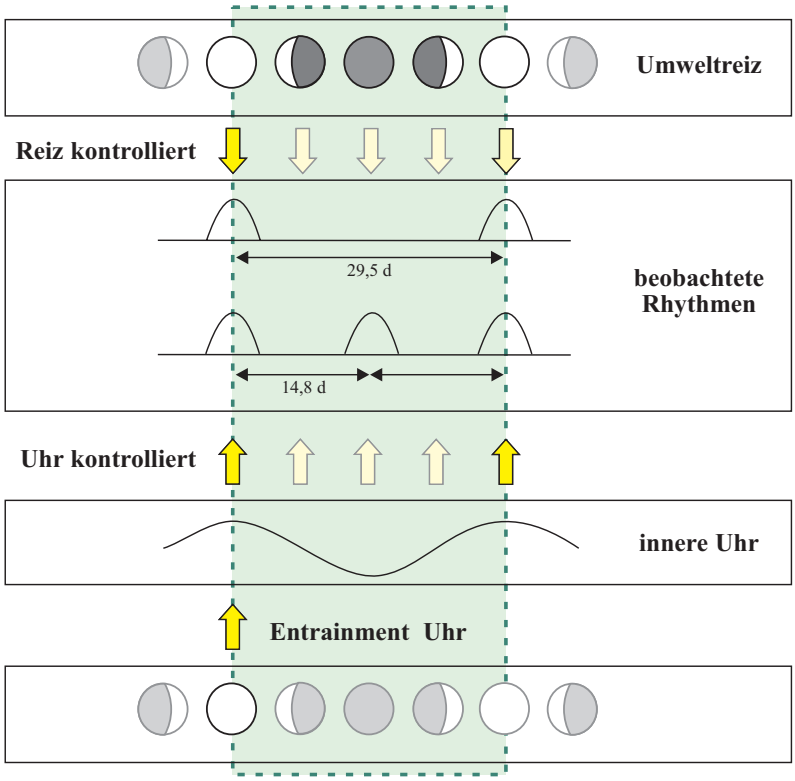


Abb. 5.5 Kontrolle mondabhängiger biologischer Rhythmen. Änderungen in der Lichtverfügbarkeit haben entweder direkte Effekte auf einen Rhythmus oder sie stellen die circalunare Uhr, die ihrerseits das Verhalten oder andere Funktionen steuert. (Nach Raible et al. 2017)

lokalen Gegebenheiten gestellt werden. Auf molekularer Ebene erfolgt dies durch Veränderung an einem Protein (Kalzium-Calmodulin-abhängige Kinase II) der circadianen Uhr (Kaiser et al. 2016).

5.1.4 Circannuale Periodik

Periodische Schwankungen in den Umweltbedingungen nehmen vom Äquator zu den Polen hin in ihrer Intensität zu und manifestieren sich in unterschiedlichen Jahreszeiten. Aber auch in Äquatornähe gibt es in vielen Gebieten jahreszeitlich vorhersagbare Wechsel zwischen Regen- und Trockenzeiten. Solche sich grundlegend verändernden Umweltbedingungen haben für die betroffenen Tiere vor allem Konsequenzen für die Nahrungsverfügbarkeit und damit für die davon abhängigen Energie-Allokationsstrategien für Wachstum, Erhalt der Grundfunktionen und Fortpflanzung. In saisonalen Lebensräumen ist das Timing von jährlichen Ereignissen wie Fortpflanzung, Wanderung oder Winterschlaf essentiell. Die von starken jahreszeitlichen Veränderungen betroffenen Tiere verlassen sich in der Regel auf eine Kombination von interner Zeitmessung und äußeren Reizen, um sich an die vorhersagbaren jährlichen Änderungen der Umweltbedingungen anzupassen.

Viele jahresperiodischen Ereignisse, wie der Winterschlaf von Säugetieren oder der Vogelzug, werden von einer endogenen **circannualen Uhr** gesteuert und durch die

Verarbeitung von Umweltreizen (z. B. über Temperatur, Niederschlag, Nahrungsverfügbarkeit) fein mit lokalen Bedingungen abgestimmt. Die Existenz dieser Jahresuhr lässt sich unter konstanten Laborbedingungen oder durch experimentelle Änderung der Photoperiode (Verhältnis Tag:Nacht) nachweisen. So zeigen unter konstanten Bedingungen gehaltene Zugvögel alljährlich zwei Phasen erhöhter lokomotorischer Aktivität, die in Intensität und Dauer der Zeit und der Strecke der Wanderung zwischen Winter- und Sommerquartier entspricht. Zusätzlich zeigen sie anhaltende Rhythmen von Änderungen der Körpermasse, Gonadenaktivität und Mauser (Helm et al. 2013). Die relative Bedeutung der Photoperiode als Zeitgeber im Vergleich zu Umweltreizen variiert zwischen Arten in unterschiedlichen Regionen; für in Äquatornähe lebende Tiere schwankt die Tageslänge bekanntlich wenig, und Zugvögel, die den Äquator überschreiten, haben das ganze Jahr über mehr oder weniger lange Tage.

Die endogenen Jahresuhr von Säugetieren ist an der Verbindung zwischen Hypothalamus und Hypophyse lokalisiert. Je nach Tageslänge variiert die Konzentration des von der Zirbeldrüse freigesetzten Melatonin, für das sich viele Rezeptoren genau an dieser Stelle befinden. Über Signale an den Hypothalamus werden von dort aus Energiehaushalt, Fortpflanzungsaktivität und Sexualverhalten gesteuert; über die Hypophyse werden Fell- und Farbwechsel kontrolliert (Wood und Loudon 2018).

Die mit der Änderung der Jahreszeiten verbundenen ökologischen Herausforderungen haben zu einer Reihe von Anpassungen geführt, die den Überlebens- und Fortpflanzungserfolg unter diesen wechselnden Bedingungen gewährleisten. Manche Tiere können Zeiten widriger Umgebungsbedingungen „aussitzen“, indem sie in ausgedehnte **Inaktivität** verfallen. Dies kann sowohl bei hohen (Ästivation) als auch niederen Außentemperaturen geschehen (z. B. durch Winterschlaf bei Säugern, Winterstarre bei Amphibien und Reptilien oder Diapause bei Insekten). Kürzere Inaktivitätszeiten werden bei den endothermen Vögeln und Säugern als Torpor bezeichnet. Das Verhalten spielt bei der Vorbereitung dieser Inaktivitätszustände eine wichtige Rolle, z. B. beim Anlegen interner oder externer Energiespeicher (► Abschn. 4.2) oder der Suche und Präparation geeigneter Schutzräume.

Eine weitere Möglichkeit, saisonalen Änderungen der Umweltbedingungen auszuweichen, besteht darin, **Wanderungen** zu unternehmen und so ungünstige Zeiten aktiv zu überbrücken, indem man das Gebiet verlässt. Bei manchen Arten, wie z. B. Wanderheuschrecken, erfolgen diese Wanderungen als direkte Reaktion auf lokale Bedingungen; bei Zugvögeln und einigen Fledermäusen sind sie über die circannuale Uhr endogen verankert (► Abschn. 5.2).

Außerdem haben jahresperiodische Schwankungen der Lebensbedingungen auch zur Entwicklung **saisonaler Fortpflanzungsmuster** geführt, selbst bei tropischen Vögeln oder Säugetieren. Unabhängig von der jeweiligen Dauer der prä- und postnatalen Entwicklung bei verschiedenen Taxa sind deren Fortpflanzungsmuster zeitlich oft so eingestellt, dass die Jungen zu Zeiten ausreichender oder größter Nahrungsverfügbarkeit geboren oder selbständig werden und damit die größten Überlebenschancen besitzen.

Schließlich werden die durch den fortschreitenden globalen Klimawandel über lange Zeiträume entstandenen Anpassungen an vorhersagbare jahreszeitliche Klimaschwankungen in Bezug auf ihre Flexibilität vor neue Herausforderungen gestellt (► Abschn. 6.1). Durch klimabedingte Änderungen der pflanzlichen Aktivitäten kann es über die Kaskaden der Nahrungskette zur

Verschiebung von Anpassungen kommen, wenn verschiedene Arten in einem Ökosystem unterschiedlich schnell darauf reagieren können. So kommt es durch das frühere Austreiben der Eichen mit zunehmender Erwärmung zu einer Verschiebung der Verfügbarkeit von blätterfressenden Raupen, welche wiederum die wichtigste Nahrungsquelle von frisch geschlüpften Kohlmeisen (*Parus major*) darstellen. Die Kohlmeisen können aufgrund der photoperiodisch gesteuerten Kontrolle der Fortpflanzungsaktivität den Beginn der Eiablage nicht beliebig vorverlegen, so dass es zu einem Missverhältnis zwischen Nahrungsverfügbarkeit und -bedarf kommt, der massive Fitnesskonsequenzen zur Folge hat. Aufgrund der resultierenden Abnahme der Populationsdichte verringert sich aber auch die Intensität der Nahrungskonkurrenz zwischen den Kohlmeisen, so dass die Populationsgröße trotzdem einigermaßen stabil bleibt (Reed et al. 2013). Chronobiologische und ökologische Anpassungen sind also eng aufeinander abgestimmt und sollten von daher nicht isoliert voneinander betrachtet werden (Helm et al. 2017).

5.2 Orientierung im Raum

Die meisten Tiere können ihren Körper durch aktives Ausrichten in Bezug auf eine strukturierte Umwelt räumlich so orientieren, dass sie die für sie möglichst optimalen Lebensbedingungen aufsuchen. Optimale Lebensbedingungen können unter anderem durch hohe Nahrungsverfügbarkeit (► Abschn. 6.2), geringes Räuberrisiko (► Abschn. 7.3), Verfügbarkeit von Paarungspartnern (► Abschn. 9.3) oder Einstellung der Homöostasis (► Abschn. 4.1) charakterisiert sein. Vertrautheit mit einem Gebiet scheint in diesem Zusammenhang eine wichtige Funktion zu spielen, da viele Tiere eine gewisse **Ortstreue** aufweisen und immer wieder zu bestimmten Fress-, Brut- oder Ruheplätzen zurückkehren; das damit verbundene Verhalten wird als *homing* bezeichnet. Bei manchen Arten mit intensiver Jungen- oder Brutfürsorge, wie nesthockenden Vögeln oder Honigbienen, wird der Fortpflanzungserfolg auch davon beeinflusst, wie erfolgreich sie von verschiedenen Punkten ihres Streifgebiets mit Nahrung zu ihrem Nest zurückfinden (Mandal 2018).

Diese Orientierungsleistungen sind proximat als Regelkreise vorstellbar, bei denen von einem Sinnesorgan ein bestimmter Reiz wahrgenommen und an das zentrale Nervensystem weitergeleitet wird, wo er dann mit einem Sollwert verglichen wird und dadurch entsprechende Kommandos an das Bewegungssystem ausgelöst werden. Die wichtigsten externen **Reize,** die Tiere als Grundlage ihrer Orientierungsleistungen verwenden, sind Licht, Laute, Gerüche, Strömungen, Schwerkraft, elektrische und magnetische Felder, Temperatur, Luft- und Wasserdruck sowie die Winkel- und Linearbeschleunigung. Innerhalb eines Tieres verortete Informationsquellen für die Orientierung im Raum können angeborene Präferenzen, Gedächtnisleistungen sowie die Stellung und Bewegung von Körperteilen zueinander umfassen. Artspezifische Orientierungsleistungen sind dabei von der jeweiligen Ausstattung mit Sinnesorganen und der ökologischen Notwendigkeit bestimmt. Bei der Beschreibung und Analyse der Vielfalt der räumlichen Orientierungsbewegungen lassen sich drei große Klassen von Leistungen unterscheiden: Kinesen, Taxien und Navigation.

5.2.1 Kinesen und Taxien

Für verschiedene Formen nicht zufälliger Bewegungen, die in Kinesen und Taxien unterschieden werden können, hat sich eine eigene Nomenklatur entwickelt

Tab. 5.2 Taxonomie nichtzufälliger Bewegungen

Präfix	Suffix	Definition
	-kinese	Ungerichtete Bewegung infolge der Stärkeänderung eines Reizes
	-taxis	Gerichtete Bewegung in Bezug auf einen spezifischen Reiz
Anemo- Chemo- Geo- Klino- Magneto- Meno- Mnemo- Phono- Photo-		Wind Chemikalie Erde; Anziehungskraft Steigung; Gradient Magnetismus Winkel; Monate Erinnerung Geräusch Licht
Rheo-		Strömung
Telo-		Ziel
Tropho-		Futter
Tropo-		Hinwendung

(Tab. 5.2). Eine **Kinese** wird grundsätzlich durch Stärkeänderungen eines Reizes ausgelöst. Die Bewegungsrichtung oder -reaktion des Tieres bezieht sich dabei aber nicht auf den Reiz, sondern ist ungerichtet. Bei einer Orthokinese beeinflusst der Reiz die Bewegungsgeschwindigkeit. Kellerasseln (*Porcellio* spp.) laufen z. B. bei trockener Umgebung schnell und ungerichtet umher und werden bei zunehmender Feuchtigkeit langsamer, wenn sie für sie vorteilhafte Umgebungsbedingungen gefunden haben. Orthokinesen sind daher ein wichtiger Mechanismus der Mikrohabitatwahl (► Abschn. 6.1). Bei einer Klinokinese bestimmt der Reiz die Zahl oder Stärke der Wendungen. Dabei nimmt die Bewegungsaktivität zu, wenn der Reiz schwächer wird, und umgekehrt. Bei schwarmbildenden Mücken orientieren sich die Individuen so an einer aufsteigenden Luftsäule und können durch entsprechende Wendungen den Zusammenhalt des Schwarmes gewährleisten. Große pelagische Fischschwärme können sich in ähnlicher Weise in Wassersäulen präferierter Temperaturen konzentrieren (Abb. 5.6). Manche Trematoden und andere Parasiten finden mit Hilfe dieses Mechanismus ihre Wirte.

Eine **Taxis** beschreibt dagegen eine gerichtete Orientierung in Bezug auf einen spezifischen Reiz. Ein Tier bewegt sich also gezielt auf einen Reiz zu oder von ihm weg. Eine Klinotaxis ist eine gerichtete Orientierung in einem Reizgradienten, bei der durch vergleichende Messungen an verschiedenen Orten eine grobe Richtung beibehalten wird. Ameisen, die sich entlang einer olfaktorisch markierten Ameisenstraße bewegen, verwenden diese Form der Orientierung.

Bei einer **Tropotaxis** erfolgt die Bewegung geradlinig in Bezug auf einen Reiz durch Beibehaltung eines Erregungsgleichgewichts von paarigen Sinnesorganen. Eine Ausrichtung des Körpers entlang der Achse, aus welcher der Reiz einwirkt, führt bei Beibehaltung des Reizgleichgewichts zu einer Zuwendung zur Reizquelle. Verschiedene Crustaceen orientieren sich so in aquatischen Duftwolken.

Wenn ein Reiz Gestaltcharakteristika besitzt und eine Wendereaktion auslöst, bei der das Tier sich in Richtung des Zielobjekts bewegt und dieses auf einer Fixier-

Abb. 5.6 Manche Fischschwärme nehmen durch klinokinetische Bewegungen eine charakteristische Gestalt an. (© armiblue/Getty Images/iStock)

stelle des Rezeptororgans festhält, handelt es sich um eine **Telotaxis**. Amphibien oder Chamäleons, die ein Beuteinsekt entdeckt haben, bedienen sich zum Beispiel dieses Mechanismus bei der Jagd. Bei einer **Menotaxis** orientiert ein Tier sich in eine nichtsymmetrische Richtung zum Reiz und kann sich damit in einem schiefen Winkel zur Reizquelle geradlinig fortbewegen. Wichtige Grundlagen menotaktischer Orientierung sind der Sonnen-, Sternen- und Magnetkompass. In manchen Fällen bewegen sich Tiere auch in eine konstante Richtung, die aber weder direkt zur Reizquelle hin oder von ihr weg zeigt. Zugvögel können beispielsweise eine bestimmte Richtung relativ zur Ausrichtung des Magnetfeldes der Erde beibehalten; sie fliegen aber weder genau nach Norden noch nach Süden. Diese Fähigkeit wird im Vergleich zur restlichen sehr präzisen Nomenklatur etwas ungenau als **räumliche Orientierung** bezeichnet.

5.2.2 Navigation

Echte Navigation beschreibt die Fähigkeit, die eigene Position in Bezug auf die Entfernung und Richtung eines Zielpunktes mit Hilfe unterschiedlicher Reize bestimmen und dieses Ziel von überall gezielt ansteuern zu können. Um navigieren zu können, benötigen Tiere eine Karte und einen Kompass. Die wichtigen Eigenschaften der **Karte** müssen gelernt werden. In diesem Zusammenhang spielt Explorationsverhalten eine wichtige Rolle. Mit zunehmender Erfahrung bewegen sich beispielsweise Honigbienen *(Apis mellifera)* immer weiter vom Nest und lernen so die relative Position von Landmarken in einem immer größer werdenden Gebiet um ihr Nest herum. Bei Zugvögeln wird die Karte bei der ersten Wanderung gelernt. Dies belegte ein klassisches Experiment mit Staren *(Sturnus vulgaris)* aus dem Ostseeraum, die in Nordfrankreich und Südengland überwintern, für das Experiment aber in Holland gefangen und in die Schweiz verfrachtet wurden. Von dort aus flogen adulte Stare in die eigentlichen Überwinterungsgebiete, wohingegen die juvenilen Stare in Südfrankreich und Nordspanien wieder gefangen wurden (Perdeck 1958). Die jungen Stare haben bei der ersten Wanderung also nur Informationen

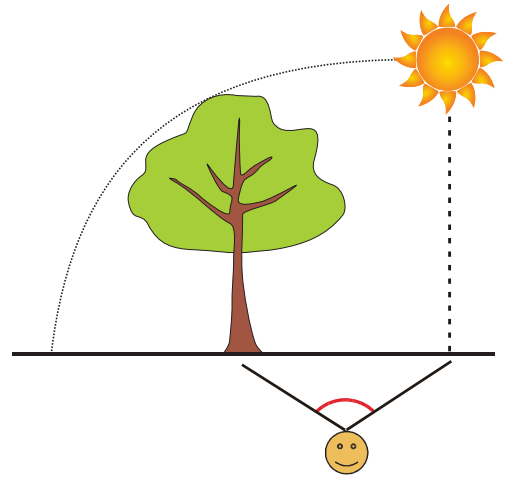
über die Richtung und Entfernung des Zuges, aber noch keine Karte, mit der sie wie ihre älteren Artgenossen wirklich navigieren können.

Mit einem **Kompass** kann unabhängig vom jeweiligen Standort eine bestimmte Richtung gewählt und ohne Bezug zu Landmarken beibehalten werden. Natürliche Selektion sollte dafür Bezugssysteme ausgewählt haben, die überall verfügbar sind und Information über Richtung und Geografie enthalten. Je nach Tageszeit steht Tieren aus dem Stand von Sonne, Mond, Sternen und dem Muster polarisierten Lichts Richtungsinformation zur Verfügung, die aufgrund ihrer ubiquitären Verfügbarkeit zusammen mit dem Erdmagnetfeld die wichtigsten Grundlagen der Kompasse im Tierreich darstellen. Viele Tiere besitzen und benutzen mehrere Kompasse, deren Einsatz gelernt werden muss. Eine sehr anschauliche und detaillierte Übersicht über die Navigationssysteme der Vögel findet sich bei Wiltschko und Wiltschko (2017).

(1) Sonnenkompass Der Sonnenkompass ist der taxonomisch am weitesten verbreitete Kompass. Er wird vor allem bei der Orientierung im Nahbereich eingesetzt, da sich bei großen Ortsveränderungen der Sonnenstand zu stark ändert. Die Tiere orientieren sich dabei am Azimutstand der Sonne, also an deren senkrechter Projektion auf den Horizont (◘ Abb. 5.7). Da sich die Position der Sonne im Lauf des Tages um 15° pro Stunde ändert, ist der Besitz einer circadianen Uhr notwendig, um zu einer bestimmten Tageszeit einen bestimmten Winkel zur Sonne einzuschlagen.

Die Beziehung zwischen Tageszeit, Sonnenstand und Richtung, auf welcher der Sonnenkompass beruht, wird während einer sensiblen Phase individuell erlernt und damit an die jeweilige geografische Breite angepasst. Diese Verknüpfung mit der inneren Uhr wurde in eleganter Weise eingesetzt, um die Existenz des Sonnenkompasses experimentell zu beweisen. Brieftauben, denen die circadiane Uhr um sechs Stunden verstellt wurde, zeigten eine Abweichung in der Orientierungsrichtung von 90° (Schmidt-Koenig 1960; ◘ Abb. 5.8).

Der Sonnenkompass spielt auch eine zentrale Rolle beim Bienentanz. Karl von Frisch (1967) beobachtete, dass Honigbienen, die eine ergiebige Nahrungsquelle entdeckt haben, zum Stock zurückkehren und mit Hilfe von verschiedenen „Tänzen" die Entfernung und/oder Richtung der Nahrungsquelle an ihre Stockgenossinnen kommunizieren. Der Rundtanz enthält keine Richtungsinformation und wird bei Futterquellen in kurzer Entfernung (<70 m) eingesetzt. Mit steigendem Abstand zwischen Stock und Futterplatz geht der Rundtanz über Mischformen der Tanzbewegung in den Schwänzeltanz über. Im Schwänzeltanz wird die Angabe der im Flug als Winkel zur Sonne gemessenen Richtung zur Futterstelle auf der senkrechten Wabe als



◘ **Abb. 5.7** Grundlagen des Sonnenkompasses. Der Azimutstand der Sonne, also deren senkrechte Projektion auf den Horizont, gibt die Richtungsinformation für den Kompass (hier: Winkel zum Baum), die circadiane Uhr die korrespondierende Zeitinformation

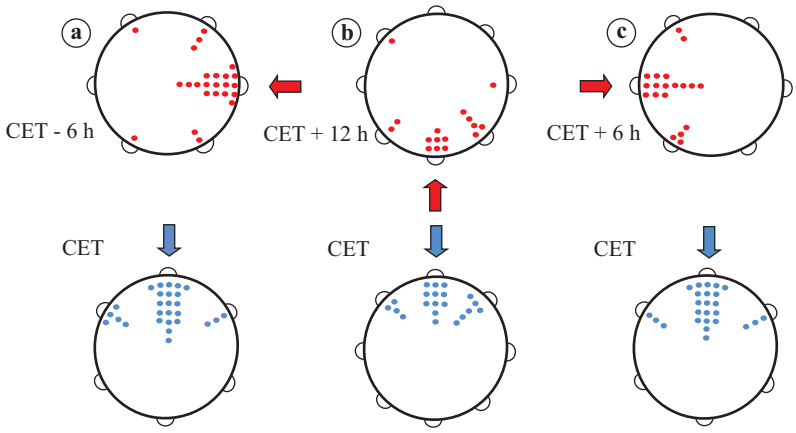


Abb. 5.8 Experiment zum Nachweis der Koppelung des Sonnenkompasses an die circadiane Uhr (Schmidt-Koenig 1960). Die Richtungswahl von Brieftauben in einem Rundkäfig ist in ein Kreisdiagramm eingetragen; ein roter Punkt entspricht einer Taube. Tauben, deren innere Uhr experimentell **a** um 6 h vor, **c** 6 h nach oder **b** 12 h in Bezug auf mitteleuropäische Zeit (CET) verstellt wurde, änderten ihre Heimflugrichtung im Durchschnitt um 15° pro Stunde Zeitumstellung in die vorhergesagte Richtung. Untere Abbildungen: unbehandelte Kontrolltauben *(blaue Punkte)*

Abb. 5.9 Der Schwänzeltanz der Honigbienen stellt eine der komplexesten Orientierungs- und Kommunikationsleistungen im Tierreich dar. Damit werden Richtungs- und Entfernungsinformation an Artgenossinnen übertragen. (Quelle: Jürgen Tautz und Marco Kleinhenz)

Richtung der Schwänzelphase zur Schwerkraft wiedergegeben (Abb. 5.9). Wenn Honigbienen in der Umgebung des Stocks nach Nahrung suchen, bestimmen sie die Richtungen und Entfernungen, die sie fliegen müssen, per Pfadintegration, benutzen dabei den Sonnenkompass, um gewählte Richtungen einzuhalten, und verwenden zusätzlich vertraute Landmarken sowie Informationen über deren Relation zueinander (Menzel et al. 2000).

Wenn eine Arbeiterin eine Nahrungsquelle gefunden hat, deren Existenz sie Stockgenossinnen mitteilen möchte, stellt sich die Frage, mit welchem Mechanismus die **Entfernungsmessung** bewerkstelligt wird. Zur Untersuchung dieser Frage wurden Bienen trainiert, am Eingang eines 6 m langen schmalen Tunnels Futter zu finden. Wenn dieser Tunnel 35 m vom Stock entfernt aufgestellt wurde, tanzten die allermeisten heimkehrenden Arbeiterinnen einen Rundtanz.

Wenn die Futterquelle ans Ende des Tunnels, der innen mit einem Zufallsmuster dekoriert war, verschoben wurde, tanzten 90 % der heimkehrenden Arbeiterinnen einen Schwänzeltanz, und zwar mit einer Intensität, die eine Entfernung von mehreren hundert Metern anzeigte! Srinivasan et al. (2000) konnten zeigen, dass der Flug durch den engen Tunnel einen erhöhten optischen Fluss von Bildern über die Augen auslöste, der einen viel längeren Flug unter natürlichen Bedingungen (d. h. mit viel größerem Abstand der Augen zu den sich vorbeibewegenden Bildern) simuliert. Der „Tacho" der Bienen wird also mit visueller Information versorgt. Die Empfänger dieser Schwänzeltänze flogen übrigens nicht in den Tunnel, sondern suchten zwar in der richtigen Richtung, aber in viel weiterer Entfernung, nach der angepriesenen Nahrung. Wurden Sammelbienen im Freiland darauf dressiert, über große Wasserflächen zu fliegen, zeigte sich an deren Tänzen, dass der Kilometerzähler beim Flug über das unstrukturierte Wasser erwartungsgemäß extrem langsam lief oder gar still stand (Tautz et al. 2004). Für den eigentlichen Austausch der Information zwischen Tänzerin und Nachtänzerinnen im dunklen Stock spielen mechanische Reize die überragende Rolle: Feinste Wabenvibrationen bringen die Tanzpartner zusammen, im Ballett werden dann antennale taktile Bewegungsmuster bedeutungsvoll.

Der evolutionäre Ursprung des Bienentanzes ist vermutlich älter als die Bienen selbst. Bei den nah mit Bienen verwandten Hummeln *(Bombus terrestris)* finden sich Vorläufer des Bienentanzes. Hummelarbeiterinnen, die eine Nahrungsquelle entdeckt haben, laufen hektisch im Nest umher und verteilen den Geruch der Nahrungsquelle an ihre Nestgenossinnen; sie vermitteln aber keine Richtungs- oder Entfernungsinformation (Dornhaus und Chittka 1999).

(2) Sternenkompass Nachtziehende Zugvögel (von denen viele ansonsten tagaktiv sind) sowie möglicherweise andere, nachtaktive Tiere besitzen einen Sternenkompass. Den Fixpunkt stellt dabei der Polarstern dar, um den sich alle anderen Sterne von der Erde aus betrachtet scheinbar drehen; sein Azimut weist nach Norden. Der Nachweis über den Besitz eines Sternenkompasses erfolgte im Planetarium: Bei nachtaktiven Zugvögeln kann man durch experimentelle Veränderung des Sternenhimmels vorhersagbare Änderungen in der Zugrichtung auslösen (Mouritsen und Larsen 2001). Der Sternenkompass wird auch für Bewegungen über kürzere Distanzen eingesetzt: Mistkäfer formen Kugeln aus Kot und rollen diese auf geradem Weg vom Kothaufen weg, um so der Konkurrenz durch andere Mistkäfer zu entgehen; die Kugeln dienen ihnen entweder als Nahrung oder als Eiablageplatz. Afrikanische Mistkäfer *(Scarabaeus satyrus)* benutzen für diese relativ kleinräumigen Bewegungen einen Sonnen, Mond- und Polarisationskompass. Da sie sich aber auch in mondlosen Nächten gerichtet bewegen, wurde in Planetariumsversuchen gezeigt, dass sie dafür in wolkenlosen Nächten die Kontrastunterschiede zwischen verschiedenen Bereichen der Milchstraße benutzen; bei bewölktem Nachthimmel werden ihre Bewegungen dann aber ungerichtet (Foster et al. 2017).

(3) Mondkompass Der Mond ist eigentlich kein idealer Bezugspunkt für einen Kompass: Er geht jeden Tag zu einer anderen Zeit auf, ändert täglich seine Form und er ist bei Bewölkung nicht sichtbar. Daher gibt es auch nur wenige Hinweise auf die Existenz eines Mondkompasses. Strandflohkrebse (*Talitrus* spp.) benutzen sowohl die Sonne als auch den Mond, um bei Tag und Nacht im Strandbereich Zonen mit für sie optimalen Feuchtigkeitsbedingungen aufzusuchen. Naive, d. h. im Labor geborene Krebse, die zum ersten Mal den Mond sehen, können sich damit orientieren. Da die Ausrichtung des Strandes für Tiere aus verschiedenen Gegenden unterschiedlich

ist, schlagen sie unterschiedliche Richtungen ein, wenn sie sich zum Meer bzw. zum Land orientieren. Wie Kreuzungsexperimente gezeigt haben, ist die eingeschlagene Richtung ebenfalls angeboren. Die erwähnten Nachteile beim Einsatz des Mondkompasses werden mit einem Magnetkompass kompensiert (Ugolini 2016).

(4) Magnetkompass Manche Vögel nutzen die Neigung des axialen Verlaufs der magnetischen Feldlinien im Raum zur Orientierung; sie besitzen, wie manche Amphibien und Reptilien, einen **Inklinationskompass.** Dieser Kompass unterscheidet nicht zwischen Nord und Süd, sondern aufgrund der unterschiedlichen Neigung der Feldlinien zwischen polwärts und äquatorwärts. Er ist lichtabhängig und beruht auf chemischen Prozessen in den Photorezeptoren, die von der Richtung des Magnetfelds modifiziert werden (Wiltschko und Wiltschko 2017). Manche Krebse, Insekten und Säugetiere besitzen dagegen einen **Polaritätskompass,** der auf der Richtungsinformation des Magnetfelds basiert.

Die Verwendung eines Magnetkompasses ist inzwischen bei circa 20 Vogelarten nachgewiesen; die meisten davon sind Nachtzieher. In einem Feldexperiment wurden bei Nacht ziehende Amseln *(Turdus merula)* gefangen und für kurze Zeit in der Dämmerung einem künstlichen, um 90° verdrehten Magnetfeld ausgesetzt. Das künstliche Magnetfeld wies im Unterschied zum natürlichen Magnetfeld nicht nach Norden, sondern nach Osten. Die freigelassenen Tiere wurden anschließend über mehrere Nächte verfolgt. In der ersten Nacht flogen die Amseln nicht weiter nach Norden, sondern nach Westen. An den darauf folgenden Tagen flogen sie aber wieder in die ursprüngliche nördliche Richtung. In der ersten Nacht behielten sie die falsche Richtung bei, obwohl der Sternenhimmel als weiterer möglicher Kompass zur Verfügung stand (Cochran et al. 2004). Daraus lässt sich schließen, dass diese Zugvögel einen Magnetkompass als primäres Navigationssystem benutzen und dass ihr Kompass nicht fix ist, sondern jeden Abend in der Dämmerung in Relation zum Polarisationsmuster des Sonnenazimut kalibriert wird. Auch nachtaktive Fledermäuse (Großes Mausohr, *Myotis myotis*) kalibrieren ihren Magnetkompass mit Hilfe des Sonnenuntergangs, wobei das Polarisationsmuster des Himmels aber nicht entscheidend ist (Holland et al. 2010).

(5) Himmelskompass Manche Tiere können das Polarisationsmuster des Himmels zur Orientierung verwenden; sie besitzen einen Kompass, mit dem sie das **Polarisationsmuster** des Himmels erkennen können. Es entsteht dadurch, dass von der Sonne eintreffendes Licht auf Moleküle in der Atmosphäre stößt und dabei gestreut wird. Die Schwingungsrichtung des polarisierten Lichts bildet ein konzentrisch um die Sonne angeordnetes Muster, das von Tieren mit den entsprechenden sensorischen Fähigkeiten zur Justierung des Himmelskompasses genutzt wird. Bei Wüstenameisen *(Cataglyphis fortis)* haben Experimente gezeigt, wie Nahrung suchende Individuen, nachdem sie eine Futterquelle gefunden hatten, mit Hilfe dieses Kompasses auf direktem Weg zu ihrem Nest zurückkehren (z. B. Åkesson und Wehner 2002). Ein afrikanischer Mistkäfer *(Scarabaeus zambesianus)* kann sogar das millionenfach schwächere Polarisationsmuster des Mondes zur Orientierung nutzen (Dacke et al. 2003).

Mit einer Karte und einem dieser Kompasse können verschiedene Tiere mit Hilfe von unterschiedlichen Mechanismen navigieren. Man unterschiedet dabei zwischen Formen echter Navigation und Vektornavigation (◘ Abb. 5.10).

(1) Vektornavigation Wenn Tiere, wie beispielsweise die erwähnten verfrachteten jungen Stare, (noch) keine Karte besitzen, aber über einen Kompass und einen Entfernungsmesser verfügen, können sie ein Ziel

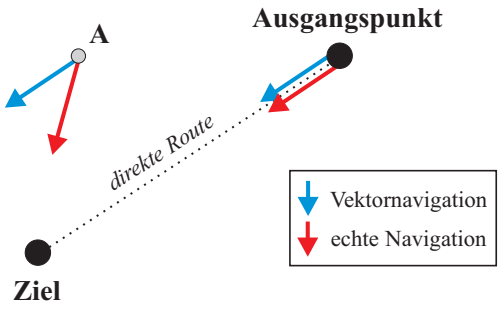


Abb. 5.10 Unterscheidung zwischen Vektornavigation und echter Navigation. Mit beiden Mechanismen können Tiere vom Start zum Ziel gelangen. Wenn Individuen aber experimentell von dieser Route verfrachtet und an einer anderen Stelle (A) frei gelassen werden, behalten Tiere mit Vektornavigation die ursprüngliche Richtung bei (blaue Pfeile). Wenn dagegen echte Navigation möglich ist, können Tiere die Verfrachtung kompensieren und von jedem beliebigen Punkt aus mit Hilfe einer Richtungsänderung ihr Ziel erreichen

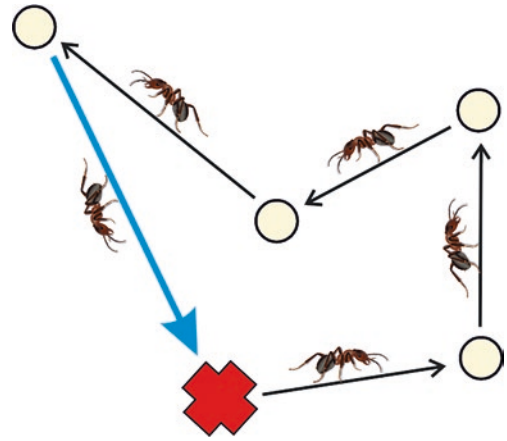


Abb. 5.11 Pfadintegration. Ein Tier bewegt sich dabei von einem Ausgangspunkt (Kreuz) über mehrere andere Punkte fort und kehrt dann gezielt zum Ausgangspunkt zurück *(blauer Pfeil)*. (Ameise: © OpenClipart-Vectors/Pixabay)

erreichen, ohne dessen genaue Koordinaten zu kennen. Ein im Tierreich weit verbreiteter Mechanismus der Vektornavigation ist die **Pfadintegration**. Diese besteht darin, dass ein Tier ständig seine Position aus der Entfernung und Richtung vorangegangener Bewegungen bestimmt und dann gezielt zu einem Punkt, meist dem Ausgangspunkt, zurückkehrt (◘ Abb. 5.11). Der dabei verwendete Mechanismus wird auch als **idiothetische Orientierung** bezeichnet, da die Information zur Orientierung aus der Integration vorhergehender Körperbewegungen bzw. den dadurch ausgelösten propriozeptiven Signalen stammt. Dabei wird durch Integration über alle Teilsegmente ein Vektor berechnet, der das Tier zum Ausgangspunkt zurückführt. Die für die Integration benötigte Richtungsinformation kann mit einem Kompass gesammelt werden, der dann auf dem Rückweg auch dazu dient, die gewählte Richtung beizubehalten. Die Entfernungsinformation kann über verschiedene Mechanismen und Modalitäten gesammelt werden. Bei Honigbienen dient dazu der optische Fluss; bei Wüstenameisen ist es die Zahl der zurückgelegten Schritte (► Box 5.2) sowie, unabhängig davon, ebenfalls der optische Fluss (Pfeffer und Wittlinger 2016).

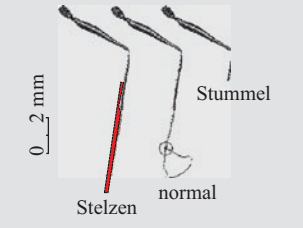
(2) Allothetische Navigation Bei dieser Form der Navigation benutzen Tiere externe Informationen oder Reize zur Navigation. Bei der Pfadverfolgung *(trail following)* verwenden Tiere dazu einen mehr oder weniger kontinuierlichen Pfad an Duftmarken. Die Ameisenstraße ist das bekannteste Beispiel für diese Form der Navigation. Wenn Tiere, wie beispielsweise Ameisen oder Bienen, in diesem Kontext ein visuelles Signal verwenden, spricht man von Leuchtfeuernavigation *(beaconing)*. Durch Erinnerung und Zusammenfügen markanter Landmarken, die nicht direkt angesteuert werden, können beispielsweise Bienen oder Brieftauben auch allein anhand einer Karte pilotieren *(piloting)*. Wenn Tiere aus verschiedenen Reizen eine umfassende räumliche Repräsentation ihrer Umwelt aufbauen, können sie auch ihre relative Position zu einem Ziel bestimmen und dies mit Hilfe echter Navigation erreichen (◘ Abb. 5.10). Mit einer solchen **kognitiven Karte** können beispielsweise Wüstenameisen und Honigbienen ihr Ziel

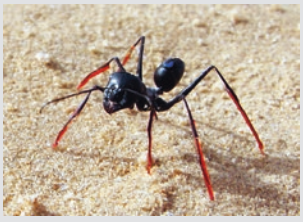
erreichen, aber auch manche Primatenarten nutzen Ressourcen in ihrem Streifgebiet so ökonomisch, dass sie ebenfalls auf eine mentale Repräsentation zurückzugreifen scheinen (Trapanese et al. 2019). Der Einsatz kognitiver Karten ist aufgrund der unterschiedlichen Baupläne dieser Tiere also nicht von der Gehirngröße abhängig.

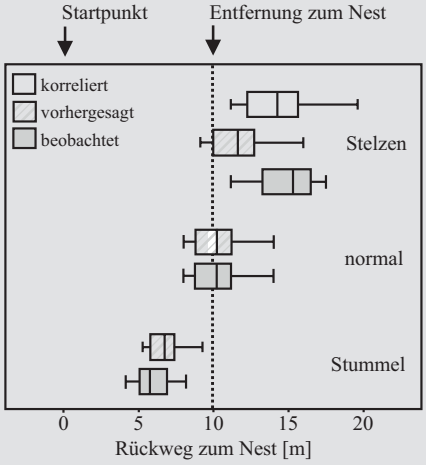
Box 5.2

Pfadintegration bei Wüstenameisen: Wie messen sie die Entfernung?

- **Frage:** Wie messen Wüstenameisen die von ihnen zurückgelegte Entfernung vom Nest?
- **Hintergrund:** Mit Hilfe von Pfadintegration finden Wüstenameisen von jedem Punkt zu ihrem Nest zurück. Zur Bestimmung der Richtung benutzen sie einen Himmelskompass. Unklar ist, wie sie die notwendige Entfernungsinformation gewinnen. Hier wird die Hypothese getestet, dass idiothetische Reize Daten über zurückgelegte Entfernungen liefern.
- **Methode:** Ameisen wurden dazu trainiert, von ihrem Nest über eine 10 m lange Rinne zu einer Futterstelle zu gehen. Gemessen wurde die Strecke, die sie auf ihrem Rückweg bis zum Beginn des Nestsuchverhaltens zurücklegten. Verglichen wurden Ameisen mit zwischen Hin- und Rückweg experimentell verkürzten, durch Ankleben von Schweineborsten verlängerten oder normal langen Beinen.







- **Ergebnis:** Tiere mit normal langen Beinen legten im Durchschnitt 10,2 m zurück, wohingegen diejenigen mit verkürzten Beinen zu kurz (5,8 m) und diejenigen mit Stelzen zu weit (15,3 m) gingen.
- **Schlussfolgerung:** Durch Veränderung der Beinlänge wurde die Schrittlänge manipuliert. Dementsprechend unter- oder überschätzten Individuen mit verkürzten bzw. verlängerten Beinen die tatsächlich zurückgelegte Entfernung. Der „Tachometer" basiert also auf der Integration idiothetischer Reize.

(Wittlinger et al. 2006; Quelle Wüstenameise und Ameisenbeingrafik: Matthias Wittlinger).

Abb. 5.12 Kraniche ziehen in kleinen Verbänden über Tausende von Kilometern. (© Frank Fichtmüller/Getty Images/iStock)

5.2.3 Wanderungen

Die an der Navigation beteiligten Mechanismen sind zwar an Honigbienen und Brieftauben am besten untersucht, spielen aber in der freien Natur vor allem bei Tieren eine Rolle, die ausgedehnte Wanderungen unternehmen (Kayes et al. 2015). Die bekanntesten und spektakulärsten Wanderungen werden von Zugvögeln unternommen. Die Mehrzahl der circa 10.000 Vogelarten begibt sich jedes Jahr auf Wanderungen, wobei sie teilweise schwierigen Navigationsproblemen wie magnetischen Anomalien oder reduzierter Verlässlichkeit des Sonnenkompasses ausgesetzt sind. Die bei uns ansässigen Zugvögel verlassen ihre Sommerquartiere auf der nördlichen Halbkugel im Herbst und verbringen den Winter auf der Südhalbkugel oder in gemäßigten nördlichen Breiten (Abb. 5.12).

Bei diesen Wanderungen werden zum Teil erstaunliche Flugleistungen erbracht. Die Küstenseeschwalbe *(Sterna paradisea)* brütet in der Arktis und überwintert in der Antarktis und legt dafür pro Jahr bis zu 50.000 km zurück. Da diese Vögel im Durchschnitt weit mehr als 20 Jahre alt werden können, kommen sie im Lauf ihres Lebens auf mehr als eine Million Flugkilometer! Aber auch andere Arten wie Rauchschwalben *(Hirundo rustica)* legen im Jahr 20.000 bis 30.000 km zurück. Auch die Dauerflugleistungen sind beachtlich: Manche Schnepfenvögel (Scolopacidae) fliegen ohne Zwischenpause in circa 100 h von Nordsibirien nach Tasmanien, und legen dabei im Durchschnitt mehr als 10.000 km zurück (Gill et al. 2009). Schließlich müssen manche Zugvögel auch formidable Hindernisse überwinden; Streifengänse *(Anser indicus)* überqueren beispielsweise den Himalaya in wenigen Stunden, wobei sie Höhenunterschiede von bis zu 6000 m bewältigen (Hawkes et al. 2011).

(1) Die Evolution des Vogelzugs Wie lässt sich die Evolution des Vogelzugs erklären? Solche langen Migrationen bergen ein erhöhtes Mortalitätsrisiko, da schlechtes Wetter, Meeresüberquerungen und Zwischenlandungen in unbekannten Gebieten zusätzliche Gefahren darstellen, mit denen sich Standvögel nicht auseinandersetzen müssen. Die für den Zug notwendigen Energiereserven müssen gesammelt und mit herumgetragen werden. Zudem stellen die langen Wanderstrecken selbst eine zusätzliche energetische Belastung dar. Die tatsächlichen energetischen Kosten wurden erstmals direkt

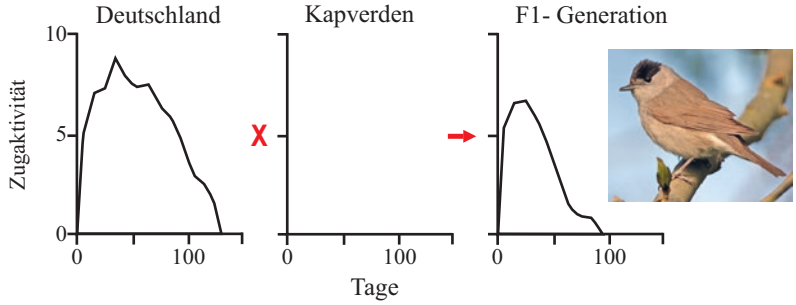


Abb. 5.13 Genetische Kontrolle des Vogelzugs. Kreuzungsexperimente mit Teilpopulationen von Mönchsgrasmücken *(Sylvia atricapilla)* mit unterschiedlichem Zugverhalten ergaben, dass die F1-Generation intermediäre Zugaktivität hat. (Nach Berthold 1991; Quelle Mönchsgrasmücke: Andreas Klein)

an nordamerikanischen Amseln gemessen (Wikelski et al. 2003). Dabei wurde überraschenderweise herausgefunden, dass in einer kühlen Nacht nichtziehende Vögel ungefähr so viel Energie verbrauchen wie andere, die 2 bis 3 h geflogen sind. Bei einer Reise von mehreren tausend Kilometern werden daher für den eigentlichen Flug nur ca. 30 % der gesamten Energie verbraucht; der Rest wird während den Zwischenlandungen aufgebraucht. Die Kosten langer Wanderungen werden auf unterschiedliche Weise kompensiert. So können durch entsprechende Routenwahl die Risiken und Kosten der Reise reduziert werden. Dementsprechend fliegen die meisten europäischen Zugvögel über Gibraltar oder den Bosporus nach Afrika, um so den Anteil des Fluges über Wasser zu reduzieren.

Eine zentrale Frage bezüglich der Evolution des Vogelzugs betrifft die historischen biogeographischen Prozesse, die Auskunft über die ultimaten Vorteile dieses spektakulären Verhaltens geben. Die große Mehrzahl der Zugvögel pendelt zwischen Brutgebieten im temperaten Norden und Überwinterungsgebieten in wärmeren oder gar tropischen Breiten. Es war lange umstritten, ob die ziehenden Arten ursprünglich tropischer Herkunft waren und weiter im Norden in den Sommermonaten bessere Bedingungen für Ernährung und Fortpflanzung vorfanden oder ob ursprünglich im Norden beheimatete Arten durch die Wanderung nach Süden dort während der Wintermonate bessere Überlebenschancen hatten. Die derzeit umfassendste vergleichende Untersuchung zeigte, dass für amerikanische Singvögel die zweite Erklärung sehr viel wahrscheinlicher ist (Winger et al. 2014).

(2) Proximate Kontrolle von Wanderungen Der Beginn der Migration wird photoperiodisch ausgelöst und von einer Jahresuhr gesteuert. Schon im Vorfeld der Migration beginnen Zugvögel je nach Bedarf Fettreserven anzulegen und zeigen eine motorische Hyperaktivität, die **Zugunruhe,** die durch anhaltendes Hüpfen, Flattern und Flügelschlagen im Sitzen charakterisiert ist. Diese einer circannualen Rhythmik unterliegenden, verhaltensphysiologischen Prozesse deuten darauf hin, dass wesentliche Aspekte des Vogelzugs direkt genetisch gesteuert sind. In einer eindrucksvollen Serie von Kreuzungs- und Verhaltensexperimenten hat Peter Berthold die faszinierenden genetischen Grundlagen des Vogelzugs entschlüsselt.

Als geeignete Versuchstiere wählte er Mönchsgrasmücke *(Sylvia atricapilla),* Garten- und Hausrotschwanz *(Phoenicurus phoenicurus* bzw. P. *ochruros),* deren zahlreiche eurasischen Populationen sich als Standvögel, Teilzieher oder reine Zugvögel verhalten, wobei Letztere unterschiedliche Zugstrecken und -richtungen aufweisen (Abb. 5.13). In Käfigen mit beweglichen

Sitzstangen lässt sich über entsprechend angebrachte Mikroschalter die Zugunruhe elegant und genau quantifizieren. Informationen über die Zugwege und Brut- und Überwinterungsgebiete stammen vor allem von Beringungsstudien. In großen Schwärmen ziehende Arten lassen sich auch mit Radar verfolgen. An Vögeln, die groß genug sind, können auch Telemetriesender angebracht werden, die mit Satelliten verfolgt werden.

Bei Messungen an Tausenden von Individuen konnte Berthold (1991) zeigen, dass Beginn, Dauer und Richtung der Zugunruhe art- und populationsspezifisch sind und eine genetische Basis haben. Die genetische Information wird dabei in einen Vektor übertragen, der ein Zeitprogramm und Richtungsinformationen, inklusive positionsabhängige Richtungsänderungen, enthält. Beide Komponenten dieses Vektors werden quantitativ vererbt. Das heißt, aus der Kreuzung von ziehenden und nichtziehenden Mönchsgrasmücken gehen Hybriden mit intermediärer Zugaktivität hervor. Genauso haben Hybriden aus Populationen mit unterschiedlichen Zugrichtungen eine intermediäre mittlere Zugrichtung (◘ Abb. 5.13).

Durch Selektionsexperimente an Teilziehern konnten auch wichtige Einblicke in die evolutionären Mechanismen des Vogelzugs erlangt werden. Bei Teilziehern wandert jährlich nur ein Teil der Population weg, während der andere Teil im Brutgebiet verbleibt. Durch direktionale Selektionsexperimente an teilziehenden Mönchsgrasmücken konnte nach nur drei Generationen eine ausschließlich zugaktive und nach sechs Generationen eine nicht mehr zugaktive Teilpopulation gezüchtet werden. Da sich bei assortativen Verpaarungen (also z. B. Zieher mit Zieher) nicht nur der Anteil an Ziehern unter den Jungen, sondern auch (in diesem Fall) die Menge der Zugaktivität erhöht, handelt es sich um ein polygenes, quantitatives Merkmal, dessen Erblichkeit bei etwa 0,4 liegt (Pulido et al. 2001). Aufgrund dieser beachtlichen Erblichkeit und der phänotypischen Variation der beteiligten Merkmale existiert ein hohes Selektionspotential, das über evolutionäre Zeiträume rasche Anpassungen an sich verändernde Umweltbedingungen möglich macht. In der Tat überwintert seit 40 Jahren ein Teil der mitteleuropäischen Mönchsgrasmücken nicht mehr im Mittelmeerraum, sondern auf den Britischen Inseln (Bearhop et al. 2005). Kreuzungsexperimente zeigten, dass diese neue Zugrichtung ebenfalls vererbt wird (Berthold et al. 1992).

Bleibt zu betonen, dass die teilweise spektakulären Wanderungen sehr wahrscheinlich nur durch die Koordination mehrerer Mechanismen möglich ist; allein mit einem Kompass sind Punktlandungen über Tausende von Kilometern nicht vorstellbar. Es ist daher sinnvoll, Wanderungen in drei Phasen zu unterteilen, in denen unterschiedliche Mechanismen zum Einsatz kommen (◘ Abb. 5.14; Mouritsen 2018).

(3) Wanderungen bei anderen Taxa Auch unter Säugetieren gibt es eine Reihe von beachtlichen Beispielen für Wanderungen. Manche Fledermausarten ziehen genauso weit wie manche Zugvögel, um den Winter in wärmeren Gefilden oder besonders geeigneten Winterquartieren zu verbringen (Kays et al. 2015). Auch unter Walen sind lange saisonale Wanderungen weit verbreitet, wobei sie warme Gewässer aufsuchen, um ihre Jungen zu gebären. Bei terrestrischen Säugetierarten gibt es ausgedehnte Wanderungen: sowohl arktische Karibus als auch Gnus, Zebras und verschiedene Gazellen der Serengeti wandern regelmäßig mehrere hundert Kilometer zwischen saisonal verfügbaren Weidegründen. Entscheidend für ihre Route ist die Erinnerung daran, wie die Vegetation am Zielort durchschnittlich

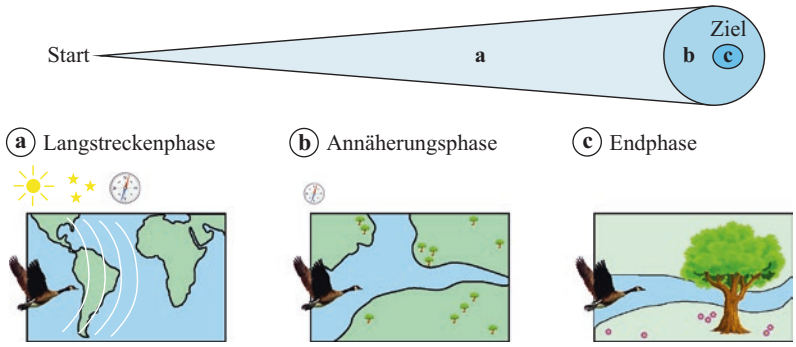


Abb. 5.14 Drei Phasen einer Wanderung. Während der **a** Langstreckenphase sind vor allem Sonnen-, Stern- und Magnetkompass wichtige Orientierungshilfen. Während der **b** Annäherungsphase spielen auch visuelle Landmarken, olfaktorische Gradienten oder lokale Magnetanomalien eine zusätzliche Rolle. Im **c** Zielgebiet helfen Landmarken und die Erinnerung daran, das spezifische Ziel zu finden. (Nach Mouritsen 2018; Baum, Kompass, Wildgans: © OpenClipart-Vectors/Pixabay)

in der Vergangenheit ausgesehen hat (Bracis und Mueller 2017). Aus Beobachtungen von in neue Habitate umgesetzte Populationen von Elchen und Dickhornschafen erfuhr man, dass (soziales) Lernen (▶ Abschn. 12.3) der zentrale Mechanismus bei der Evolution saisonaler Wanderungen bei diesen Arten darstellt, da sie erst Jahrzehnte nach der Umsiedlung begonnen haben, lokalen Änderungen in der Nahrungsverfügbarkeit zu folgen (Jesmer et al. 2018).

Unter den Reptilien sind vor allem die langen Wanderungen der Meeresschildkröten gut untersucht. Sie werden durch das lokale Erdmagnetfeld auf ihr Geburtsgebiet geprägt, zu dem sie Jahre später zur eigenen Fortpflanzung zurückkehren (Brothers und Lohman 2015). Wanderungen bei Amphibien sind weniger spektakulär, aber bei den jährlichen „Krötenwanderungen" kehren viele temperate Frosch- und Krötenarten über mehrere Kilometer an das Gewässer zur Paarung zurück, an dem sie selbst geschlüpft sind. Bei Fischen sind die Wanderungen der pazifischen Lachse (*Oncorhynchus* spp.) am besten erforscht, die sich nach 2 bis 3 Jahren im offenen Meer vermutlich per Sonnenkompass Richtung Küste orientieren und dann am Geruch den Fluss und Bach identifizieren, aus dem sie stammen und in dem sie selber ablaichen, bevor sie sterben. Auch die in europäischen und nordamerikanischen Flüssen heimischen Aale *(Anguilla rostrata)* wandern jedes Jahr mit Hilfe eines Magnetkompasses zur Paarung in die Sargassosee im westlichen Atlantik (Cresci et al. 2017).

Manche Insekten wandern ebenfalls, zumeist in riesigen Schwärmen, über größere Entfernungen. Eine der faszinierendsten Wanderleistungen überhaupt findet sich beim Monarchfalter *(Danaus plexippus)*. Ein Großteil der nordamerikanischen Population dieser Schmetterlinge überwintert in einem wenige Hektar großen Waldgebiet in Mexiko, wo sie mehrere Monate in einer Ruhestarre verbringen (Abb. 5.15). Sie verpaaren sich kurz vor der Rückreise und durchlaufen während eines Sommers drei bis fünf Generationen. Die letzte Generation eines Jahres, also völlig naive Individuen, bewältigt dann wieder die Wanderung nach Mexiko. Da Monarchfalter unter allen Wetterbedingungen gerichtet ziehen, haben sie wahrscheinlich einen Sonnen- und einen Magnetkompass.

Abb. 5.15 Überwinternde Monarchfalter *(Danaus plexippus)*. (Quelle: Klaus Schmidt-Koenig)

Das heißt, sämtliche Mechanismen für eine erfolgreiche Wanderung, aber auch alle Informationen über das Zielgebiet, müssen in ihrem vergleichsweise einfachen Nervensystem genetisch verankert sein. Allerdings sind sie nicht zu echter Navigation befähigt; verfrachtete Monarchfalter ziehen nämlich in die ursprüngliche Richtung weiter; d. h., sie betreiben Vektornavigation (Mouritsen et al. 2013).

5.3 Zusammenfassung

Erfolgreiches tagtägliches Überleben basiert zu einem Großteil darauf, dass sich Tiere in ihrem Lebensraum zeitlich und räumlich orientieren. Praktisch alle bekannten Sinnesmodalitäten werden dazu eingesetzt, entsprechende Informationen aus der Umwelt aufzunehmen. Das Studium der Orientierungsleistungen hat daher eine starke sinnesphysiologische Komponente und ist größtenteils auf proximate Fragen konzentriert. Zur Orientierung in der Zeit besitzen sehr viele Tiere eine innere circadiane Uhr, die wichtige tagesrhythmische Kör- perfunktionen koordiniert sowie die Aktivität des betreffenden Organismus in Bezug auf den Wechsel zwischen Tag und Nacht steuert. Bei Tieren, die den Regelmäßigkeiten des Gezeitenwechsels, der Mondphasen oder der Jahreszeiten ausgesetzt sind, finden sich zusätzliche innere Uhren mit entsprechender Periodenlänge. Die proximaten Grundlagen dieser Uhren bis hin zur genetischen Basis sind teilweise erforscht. Für die Orientierung im Raum existieren zahlreiche Mechanismen, die sich mit Hilfe einfacher Regelkreise direkt an einem Reiz ausrichten. Dabei werden eine Reihe von Kinesen und Taxien unterschieden, die vor allem bei der Nahorientierung bedeutsam sind. Für räumliche Orientierung über größere Distanzen ist die Fähigkeit, mit Hilfe einer Karte und eines Kompasses zu navigieren, notwendig. Der Sonnenkompass ist dabei am weitesten verbreitet; es kommen aber auch regelmäßig Magnet- und Sternenkompass zum Einsatz. Sie liefern die Grundlage für den Erfolg der Wanderungen, zum Teil über Tausende von Kilometern, die von Zugvögeln, aber auch vielen anderen Wirbeltieren und manchen Wirbellosen, durchgeführt werden.

Literatur

Åkesson S, Wehner R (2002) Visual navigation in desert ants *Cataglyphis fortis*: are snapshots coupled to a celestial system of reference? J Exp Biol 205:1971–1978

Bearhop S, Fiedler W, Furness RW, Votier SC, Waldron S, Newton J, Bowen GJ, Berthold P, Farnsworth K (2005) Assortative mating as a mechanism for rapid evolution of a migratory divide. Science 310:502–504

Berthold P (1991) Genetic control of migratory behaviour in birds. Trends Ecol Evol 6:254–257

Berthold P, Helbig AJ, Mohr G, Querner U (1992) Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. Nature 360:668–670

Bloch G, Barnes BM, Gerkema MP, Helm B (2013a) Animal activity around the clock with no overt circadian rhythms: patterns, mechanisms and adaptive value. Proc R Soc Lond B 280:20130019

Bloch G, Herzog ED, Levine JD, Schwartz WJ (2013b) Socially synchronized circadian oscillators. Proc R Soc Lond B 280:20130035

Bracis C, Mueller T (2017) Memory, not just perception, plays an important role in terrestrial mammalian migration. Proc R Soc Lond B 284:20170449

Brothers JR, Lohmann KJ (2015) Evidence for geomagnetic imprinting and magnetic navigation in the natal homing of sea turtles. Curr Biol 25:392–396

Bulla M et al (2016) Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. Nature 540:109–113

Campera M, Balestri M, Chimienti M, Nijman V, Nekaris KAI, Donati G (2019) Temporal niche separation between the two ecologically similar nocturnal primates *Avahi meridionalis* and *Lepilemur fleuretae*. Behav Ecol Sociobiol 73:55

Cheeseman JF, Fewster RM, Walker MM (2017) Circadian and circatidal clocks control the mechanism of semilunar foraging behaviour. Sci Rep 7:3780

Cochran WW, Mouritsen H, Wikelski M (2004) Migrating songbirds recalibrate their magnetic compass daily from twilight cues. Science 304:405–408

Cresci A, Paris CB, Durif CMF, Shema S, Bjelland RM, Skiftesvik AB, Browman HI (2017) Glass eels (*Anguilla anguilla*) have a magnetic compass linked to the tidal cycle. Sci Adv 3:e1602007

Dacke M, Nilsson D-E, Scholtz CH, Byrne M, Warrant EJ (2003) Insect orientation to polarized moonlight: an African dung beetle uses the moonlit sky to make a swift exit after finding food. Nature 424:33

Da Silva A, Valcu M, Kempenaers B (2015) Light pollution alters the phenology of dawn and dusk singing in common European songbirds. Philos Trans R Soc Lond B 370:20140126

de la Iglesia HO, Johnson CH (2013) Biological clocks: riding the tides. Curr Biol 23:R921–R923

Dornhaus A, Chittka L (1999) Insect behaviour: evolutionary origins of bee dances. Nature 401:38

Erkert HG, Kappeler PM (2004) Arrived in the light: diel and seasonal activity patterns in wild Verreaux's sifakas (*Propithecus v. verreauxi*; Primates: Indriidae). Behav Ecol Sociobiol 57:174–186

Foster JJ, el Jundi B, Smolka J, Khaldy L, Nilsson D-E, Byrne Marcus J, Dacke M (2017) Stellar performance: mechanisms underlying milky way orientation in dung beetles. Philos Trans R Soc Lond B 372:20160079

Gill RE Jr, Tibbitts TL, Douglas DC, Handel CM, Mulcahy DM, Gottschalck JC, Warnock N, McCaffery BJ, Battley PF, Piersma T (2009) Extreme endurance flights by landbirds crossing the Pacific Ocean: ecological corridor rather than barrier? Proc R Soc Lond B 276:447–457

Golombek DA, Rosenstein RE (2010) Physiology of circadian entrainment. Physiol Rev 90:1063–1102

Hawkes LA et al (2011) The trans-Himalayan flights of bar-headed geese (*Anser indicus*). Proc Natl Acad Sci USA 108:9516–9519

Helm B, Ben-Shlomo R, Sheriff MJ, Hut RA, Foster R, Barnes BM, Dominoni D (2013) Annual rhythms that underlie phenology: biological time-keeping meets environmental change. Proc R Soc Lond B 280:20130016

Helm B, Visser ME, Schwartz W, Kronfeld-Schor N, Gerkema M, Piersma T, Bloch G (2017) Two sides of a coin: ecological and chronobiological perspectives of timing in the wild. Philos Trans R Soc Lond B 372:20160246

Holland RA, Borissov I, Siemers BM (2010) A nocturnal mammal, the greater mouse-eared bat, calibrates a magnetic compass by the sun. Proc Natl Acad Sci USA 107:6941–6945

Jesmer BR et al (2018) Is ungulate migration culturally transmitted? Evidence of social learning from translocated animals. Science 361:1023–1025

Kaiser TS et al (2016) The genomic basis of circadian and circalunar timing adaptations in a midge. Nature 540:69–73

Kappeler PM, Erkert HG (2003) On the move around the clock: correlates and determinants of cathemeral activity in wild redfronted lemurs (*Eulemur fulvus rufus*). Behav Ecol Sociobiol 54:359–369

Kays R, Crofoot MC, Jetz W, Wikelski M (2015) Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. Science 348:aaa2478

Kempenaers B, Borgström P, Loës P, Schlicht E, Valcu M (2010) Artificial night lighting affects dawn song, extra-pair siring success, and lay date in songbirds. Curr Biol 20:1735–1739

Kronfeld-Schor N, Dominoni D, de la Iglesia H, Levy O, Herzog ED, Dayan T, Helfrich-Forster C (2013) Chronobiology by moonlight. Proc R Soc Lond B 280:20123088

Mandal S (2018) How do animals find their way back home? A brief overview of homing behavior with special reference to social Hymenoptera. Insect Soc 65:521–536

Menzel R, Brandt R, Gumbert A, Komischke B, Kunze J (2000) Two spatial memories for honeybee navigation. Proc R Soc Lond B 267:961–968

Mouritsen H (2018) Long-distance navigation and magnetoreception in migratory animals. Nature 558:50–59

Mouritsen H, Larsen ON (2001) Migrating songbirds tested in computer-controlled Emlen funnels use stellar cues for a time-independent compass. J Exp Biol 204:3855–3865

Mouritsen H, Derbyshire R, Stalleicken J, Mouritsen OØ, Frost BJ, Norris DR (2013) An experimental displacement and over 50 years of tag-recoveries show that monarch butterflies are not true navigators. Proc Natl Acad Sci USA 110:7348–7353

Partch CL, Green CB, Takahashi JS (2014) Molecular architecture of the mammalian circadian clock. Trends Cell Biol 24:90–99

Perdeck AC (1958) Two types of orientation in migrating *Sturnus vulgaris* and *Fringilla coelebs* as revealed by displacement experiments. Ardea 46:1–37

Pfeffer SE, Wittlinger M (2016) Optic flow odometry operates independently of stride integration in carried ants. Science 353:1155–1157

Pulido F, Berthold P, Mohr G, Querner U (2001) Heritability of the timing of autumn migration in a natural bird population. Proc R Soc Lond B 268:953–959

Raible F, Takekata H, Tessmar-Raible K (2017) An overview of monthly rhythms and clocks. Front Neurol 8:189

Reed TE, Grøtan V, Jenouvrier S, Sæther B-E, Visser ME (2013) Population growth in a wild bird is buffered against phenological mismatch. Science 340:488–491

Sakai T, Ishida N (2001) Circadian rhythms of female mating activity governed by clock genes in *Drosophila*. Proc Natl Acad Sci USA 98:9221–9225

Schmidt-Koenig K (1960) The sun azimuth compass: one factor in the orientation of homing pigeons. Science 131:826–827

Sheeba V, Chandrashekaran MK, Joshi A, Sharma VK (2002) Locomotor activity rhythm in *Drosophila melanogaster* after 600 generations in an aperiodic environment. Naturwissenschaften 89:512–514

Spoelstra K, Wikelski M, Daan S, Loudon ASI, Hau M (2016) Natural selection against a circadian clock gene mutation in mice. Proc Natl Acad Sci USA 113:686–691

Srinivasan M, Zhang S, Altwein M, Tautz J (2000) Honeybee navigation: nature and calibration of the ‚odometer'. Science 287:851–853

Tautz J, Zhang S, Spaethe J, Brockmann A, Si A, Srinivasan M (2004) Honeybee odometry: performance in varying natural terrain. PLoS Biol 2:e211

Tessmar-Raible K, Raible F, Arboleda E (2011) Another place, another timer: marine species and the rhythms of life. BioEssays 33:165–172

Trapanese C, Meunier H, Masi S (2019) What, where and when: spatial foraging decisions in primates. Biol Rev 94:483–502

Ugolini A (2016) The moon orientation of the equatorial sandhopper *Talorchestia martensii* Weber. Behav Ecol Sociobiol 70:1699–1706

von Frisch K (1967) The dance language and orientation of bees. Belknap Press of Harvard Univ Press, Cambridge

Wikelski M, Tarlow EM, Raim A, Diehl RH, Larkin RP, Visser GH (2003) Costs of migration in free-flying songbirds. Nature 423:704

Wiltschko R, Wiltschko W (2017) Das Navigationssystem der Vögel. Vogelwarte 55:29–51

Winger BM, Barker FK, Ree RH (2014) Temperate origins of long-distance seasonal migration in New World songbirds. Proc Natl Acad Sci USA 111:12115–12120

Wittlinger M, Wehner R, Wolf H (2006) The ant odometer: stepping on stilts and stumps. Science 312:1965–1967

Wood S, Loudon A (2018) The pars tuberalis: the site of the circannual clock in mammals? Gen Comp Endocrinol 258:222–235

Zhang L, Hastings MH, Green EW, Tauber E, Sladek M, Webster SG, Kyriacou CP, Wilcockson DC (2013) Dissociation of circadian and circatidal timekeeping in the marine crustacean *Eurydice pulchra*. Curr Biol 23:1863–1873

Habitat- und Nahrungswahl

Braunbären sind flexible Nahrungsgeneralisten (Quelle: © KenCanning/Getty Images/iStock)

© Springer-Verlag GmbH Deutschland, ein Teil von Springer Nature 2020
P. M. Kappeler, *Verhaltensbiologie,* https://doi.org/10.1007/978-3-662-60546-2_6

Inhaltsverzeichnis

6.1 Habitatwahl – 106
6.1.1 Mechanismen der Habitatwahl – 108
6.1.2 Konsequenzen der Habitatwahl – 111
6.1.3 Anthropogene Einflüsse – 113

6.2 Nahrungswahl – 115
6.2.1 Optimale Nahrungswahl – 116
6.2.2 Determinanten des Fressverhaltens – 118
6.2.3 Strategien der Nahrungssuche – 119

6.3 Nahrungskonkurrenz – 123
6.3.1 Formen und Ursachen von Nahrungskonkurrenz – 124
6.3.2 Konsequenzen der Nahrungskonkurrenz – 125

6.4 Tier-Pflanze-Interaktionen – 130
6.4.1 Evolution von Herbivorie – 130
6.4.2 Tier-Pflanze-Mutualismus – 132

6.5 Zusammenfassung – 132

Literatur – 133

Jedes Tier muss regelmäßig Nahrung zu sich nehmen, um die energetischen Grundlagen für Wachstum, Aufrechterhaltung der Grundfunktionen und Reproduktion zu gewährleisten. Daher kommt der Suche, Auswahl, Verteidigung und Aufnahme von Nahrung eine wichtige Funktion beim tagtäglichen Überleben zu. Diese Verhaltensweisen findet zumeist in einem geeigneten Habitat statt, das als Lebensraum ausgewählt wird. Bei der Habitatwahl spielen neben abiotischen Faktoren auch Interaktionen mit Artgenossen, Räubern und Parasiten eine Rolle. Bei der Wahl eines Futterplatzes müssen Tiere das Prädationsrisiko und die Intensität der Nahrungskonkurrenz durch Artgenossen berücksichtigen. Die Verteilung der Nahrung bestimmt, ob und wie Nahrungsressourcen gegebenenfalls gegen Konkurrenten verteidigt werden. Da die meisten Tiere sich von pflanzlicher Nahrung ernähren, kommt es bei der Nahrungssuche regelmäßig zu Interaktionen zwischen Tieren und Pflanzen; mit weitreichenden Konsequenzen auf beiden Seiten.

6.1 Habitatwahl

Individuen verschiedener Arten sind nicht gleichmäßig oder zufällig über alle verfügbaren Lebensräume verteilt. Formal beschreibt der Begriff Habitatwahl die Wahrscheinlichkeit, dass eine gegebene Ressourceneinheit von einem Tier genutzt wird, wenn es auf diese trifft. Das Verhalten, in diesem Fall also „Bleiben“ oder „Weiterziehen“, ist dabei der proximate Mechanismus, der dieser Entscheidung zugrunde liegt. Natürliche Selektion

bewertet letztendlich die Tauglichkeit von verschiedenen Phänotypen, in unterschiedlichen Habitaten erfolgreich zu überleben und stabile Populationen aufrechtzuerhalten. Dementsprechend verfügen Mitglieder verschiedener Arten über physiologische und andere Anpassungen, die ihr Vorkommen auf mehr oder weniger große geographische Bereiche beschränken. Also bestimmt die Summe der Entscheidungen vieler Individuen auf diese Art und Weise die Verbreitung und Abundanz von Arten.

Habitate und ihre Nutzung variieren in mehreren Dimensionen, die zu verschiedensten Mustern der Habitatnutzung führen. Auf der globalen Skala besitzen die meisten Tiere ein umschriebenes Verbreitungsgebiet, das oft durch einen dominierenden Habitattyp (Tundra, Savanne, Regenwald etc.) charakterisiert ist. Nur die wenigsten Arten haben eine nahezu globale Verbreitung. Dabei handelt es sich meist um Kulturfolger, die in räumlicher Nähe zu Menschen in vielen klimatisch unterschiedlichen Gebieten vorkommen (z. B. Wanderratten, Stubenfliegen). Am anderen Ende des Spektrums gibt es Arten, deren Verbreitung auf vergleichsweise winzige Gebiete von wenigen km^2 beschränkt ist. Innerhalb des geographischen Verbreitungsgebietes einer Art kann es auf kleineren räumlichen Maßstäben Heterogenität in Bezug auf Vegetationstyp (z. B. Laub- oder Nadelwald, Wiese etc.), Nahrungsverfügbarkeit, Feuchtigkeit und Temperatur sowie Anzahl und Qualität von Schutz- und Nistplätzen geben, welche die Wahl des konkreten Lebensraums beeinflussen (◘ Abb. 6.1). Dadurch können sich auf kleinräumiger lokaler Ebene artspezifische Verteilungsmuster ergeben, die sich an einer oder mehreren dieser abiotischen Variablen orientieren oder zusätzlich durch biotische Faktoren beeinflusst werden.

Mikrovariation in abiotischen Faktoren wird unter anderem durch die Dreidimensionalität der meisten Lebensräume bestimmt; so herrschen beispielsweise zwischen dem Fuß und Gipfel eines Berges in vielerlei Hinsicht sehr unterschiedliche Lebensbedingungen in Bezug auf Niederschlag, Temperatur, Feuchtigkeit, Vegetationstyp etc. Habitatvariation hat auch eine zeitliche Dimension. Neben

◘ **Abb. 6.1** Auf mehreren hierarchischen Ebenen gibt es Heterogenität in potentiellen Lebensräumen. Jede Art muss sich in diesem Mosaik ein für sie geeignetes Habitat auswählen. (Quelle: Ulrike Walbaum)

saisonalen Änderungen gibt es anthropogene Effekte vom Klimawandel bis zur Fragmentierung, welche die Lebensräume und -bedingungen verändern. Außerdem können Zugvögel und andere Arten, die lange Wanderungen durchführen, zu verschiedenen Jahreszeiten in sehr unterschiedlichen Habitaten anzutreffen sein. Durch Abwanderung oder Verdriftung kommen außerdem immer wieder neue Genotypen in angrenzende Habitate, in denen sie sich gegebenenfalls etablieren können. Dabei interagieren physiologische oder morphologische Merkmale mit natürlichen Barrieren oder anderen abiotischen Faktoren und bestimmen so das Ausbreitungsvermögen einer Art; dadurch lässt sich beispielsweise die Verbreitung von Vögeln über den Himalaya erklären (White 2016). Manche Insekten und Amphibien besetzen dagegen altersabhängig unterschiedliche Habitate; beispielsweise sind viele Kaulquappen obligat aquatisch und die adulten Frösche terrestrisch. Habitatwahl kann also auch auf unterschiedlichen Zeitskalen ein dynamischer Prozess sein.

6.1.1 Mechanismen der Habitatwahl

Bei der Wahl eines Habitats interagieren biotische und abiotische Faktoren miteinander und bestimmen mit Hilfe verschiedener Mechanismen, wo wie viele Mitglieder einer Art wie lange leben. Ein bedeutsamer biotischer Faktor stellt die **interspezifische Konkurrenz** dar. Ein grundlegendes Paradigma der Ökologie besagt nämlich, dass sympatrische Arten mit identischen Habitatansprüchen nicht koexistieren können und es daher zu einer ökologischen Segregation in Bezug auf mindestens eine Habitatdimension kommt. Dies führt dazu, dass die Mitglieder einer Art die Mitglieder einer anderen Art mit ähnlichen Habitatansprüchen verdrängen können. In vielen Fällen kommt es aber auch zur Koexistenz mehrerer nah verwandter Arten mit ähnlichen ökologischen Ansprüchen. Diese kann durch Unterschiede in der Habitatnutzung ermöglicht werden; eine Ressource wird also beispielsweise von verschiedenen Arten räumlich aufgeteilt oder zu unterschiedlichen Tageszeiten genutzt. So sind die in Wüsten lebenden insektivoren Fledermäuse darauf angewiesen, Zugang zu Teichen zu haben, um dort zu jagen. Die miteinander konkurrierenden Arten nischen sich dabei so ein, dass sie sich auf Teiche unterschiedlicher Größe verteilen und/oder diese zu unterschiedliche Zeiten der Nacht nutzen (Razgour et al. 2011).

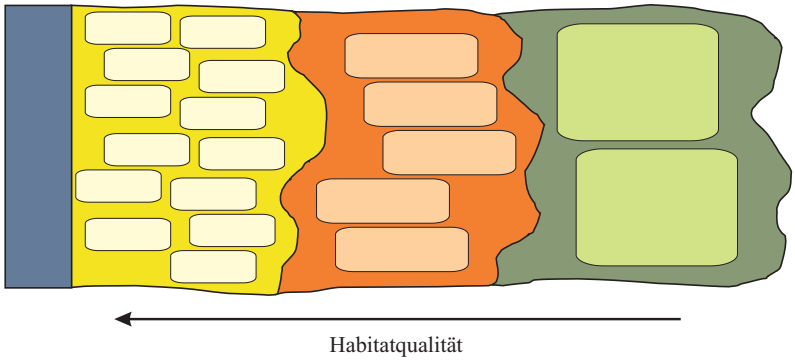
Mitglieder anderer Arten haben durch ihre ökologische Funktion als Räuber oder Beute bzw. als Parasit oder Wirt einen Einfluss darauf, welche anderen Arten im selben Habitat koexistieren können. Diese grundlegenden ökologischen Beziehungen – **Prädation** und **Parasitismus** – beeinflussen die Verbreitung von Arten auf allen räumlichen Skalen. Die Diversität und Dichte potentieller Räuber wird von Beutetieren offenbar mit der Nahrungsverfügbarkeit oder der Qualität anderer wichtiger Ressourcen in einem Gebiet verrechnet. Beispielsweise vermeiden es Rothirsche *(Cervus elaphus)* auf den eigentlich von ihnen bevorzugten Wiesen zu grasen, wenn Wölfe in der Nähe sind, und bleiben stattdessen im Inneren des Waldes (Creel et al. 2005). In Bezug auf Kausalität aussagekräftigere Experimente haben gezeigt, dass Unglückshäher *(Perisoreus infaustus),* denen in der Nähe ihrer Nester regelmäßig Vokalisationen ihrer Nesträuber (Krähen, *Corvus*) vorgespielt wurden, neue, besser geschützte Nistplätze suchen (Eggers et al. 2006). Wenn man umgekehrt Räuber experimentell aus einem Gebiet entfernt oder fernhält, verändert sich ebenfalls die Mikrohabitatnutzung ihrer Beute (Strauß et al. 2008).

Der Einfluss von Parasiten auf die Habitatwahl wurde unter anderem in einer vergleichenden Studie an Vögeln aufgezeigt. Als Reaktion auf Parasiten bevorzugen

Küstenvögel aus arktischen Regionen beim Überwintern nämlich Habitate mit Salzwasser, obwohl solche mit Süßwasser auch zur Verfügung stehen und von nahverwandten Arten aus südlicheren Gefilden genutzt werden. Die unterschiedlichen Infektionsraten mit Vogelmalaria legen nahe, dass die arktischen Arten Habitate meiden, in denen ein hohes Malariarisiko existiert (Mendes et al. 2005).

Durch Konkurrenz mit Mitgliedern der eigenen Art, die per Definition identische Habitatansprüche besitzen, wird sowohl die lokale Abundanz als auch das Verbreitungsgebiet einer Art beeinflusst. *Drosophila melanogaster* mit unterschiedlichen experimentell manipulierten Wettbewerbsfähigkeiten weichen beispielsweise unter starker **innerartlicher Konkurrenz** auf eine neue Ressource aus, wodurch ihre Nische insgesamt vergrößert wird (Bolnick 2001). Unterschiede in der lokalen Besiedlungsdichte lassen sich bei vielen Zugvögeln beobachten, die nach und nach aus ihrem Überwinterungsgebiet zurückkehren und zuerst die besten Territorien besetzen. In einem heterogenen Habitat werden die für eine Art optimalen Bereiche häufig zuerst besiedelt; wenn diese Bereiche gesättigt sind, weichen andere Individuen auf suboptimale Bereiche aus (◘ Abb. 6.2). Mönchsgrasmücken *(Sylvia atricapilla)* haben beispielsweise eine Präferenz für wassernahe Laubwälder, finden sich aber auch in benachbarten Mischwäldern ohne Gewässer. In beiden Habitaten haben diese Vögel aber denselben durchschnittlichen Fortpflanzungserfolg, offenbar weil in den Laubwäldern ihre Dichte ungefähr viermal höher ist (Weidinger 2000).

Selektion auf die Wahl eines möglichst optimalen Habitats ist offensichtlich so stark, dass sich im Laufe der Evolution Präferenzen, Lern- und Prägungsmuster (▶ Abschn. 12.3) entwickelt haben, durch welche die Wahl von bestimmten Habitaten ebenfalls vermittelt werden. Dadurch, dass Individuen in einem optimalen Habitat eine größere Fitness erzielen, werden existierende erbliche Grundlagen ihrer **Habitatpräferenz** positiv selektiert und die zugrunde liegenden Verhaltensmechanismen der Habitatwahl genetisch verankert. Schwirrammern *(Spizella passerina)* kommen zum Beispiel in nordamerikanischen Kiefernwäldern vor und verbringen in Volieren mit Kiefern- und Eichenästen deutlich mehr Zeit auf den Kiefern (Klopfer 1963). In leeren Käfigen von Hand aufgezogene Junge haben nach zwei Monaten eine ähnlich starke Präferenz für Kiefernzweige, was auf eine genetische Grundlage dieser Präferenz hinweist. Bei



◘ **Abb. 6.2** Habitatqualität und innerartliche Konkurrenz. Wenn es Heterogenität in der Habitatqualität gibt (hier seien *„gelbe"* Habitate besser als *„orange"* und diese wiederum besser als *„grüne"*), können Tiere, die durch innerartliche Konkurrenz verdrängt werden, ihren Zugang zu einer bestimmten Menge an Ressourcen dadurch konstant halten, dass sie die Größe ihrer Territorien mit abnehmender Habitatqualität vergrößern. Im *„grünen"* Habitat sind Territorien *(Rechtecke)* dementsprechend größer als in den beiden besseren Habitaten

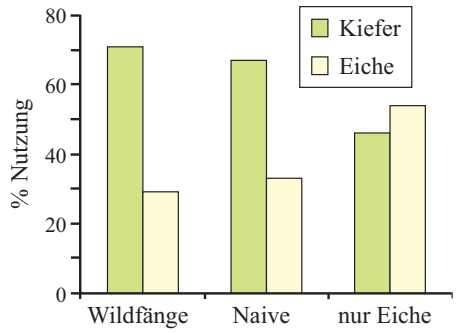


Abb. 6.3 Angeborene und erlernte Habitatpräferenzen. Aus der freien Wildbahn in entsprechende Volieren verfrachtete Schwirrammern haben eine klare Präferenz für Kiefernzweige. Naive, d. h. in leeren Volieren von Hand aufgezogene Tiere, haben im Alter von zwei Monaten ebenfalls eine spontane Präferenz für Kiefern. Diese Präferenz kann durch Aufzucht in einer reinen „Eichen-Umwelt" aber teilweise modifiziert werden (Klopfer 1963)

6

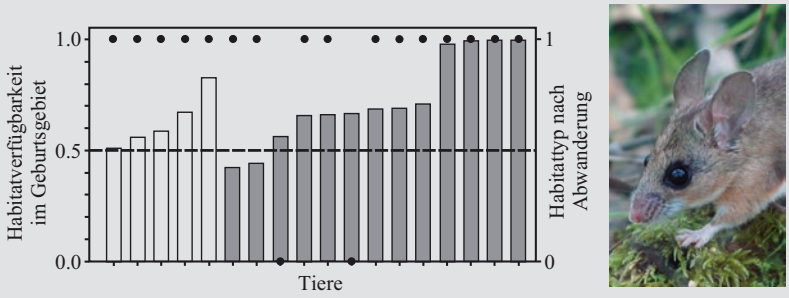
Jungtieren, die in Käfigen aufwuchsen, die nur mit Eichenzweigen ausgestattet waren, war im Alter von zwei Monaten keine klare Präferenz zu erkennen (Abb. 6.3).

Die genetisch angelegte Grundpräferenz für ein Habitat kann daher durch frühe **Erfahrung** modifiziert werden (► Box 6.1); auf der Ebene der Auswahl eines bestimmten Territoriums oder Streifgebiets spielt durch Lernen erworbene Vertrautheit mit dem Gebiet eine analoge Rolle (Piper 2011). Umsetzungsversuche mit Meisen lieferten die überzeugendsten Nachweise dafür, dass die Habitatwahl durch **soziales Lernen** erworben wird: sowohl Blau- als auch Kohlmeisen, die von Eltern der jeweils anderen Art nach experimenteller Umsetzung der Eier aufgezogen wurden, zeigten in Bezug auf verschiedene Aspekte der Mikronische, in der sie nach Nahrung suchen, sehr viel mehr Ähnlichkeit mit ihren jeweiligen Stiefeltern als mit ihren biologischen Eltern (Slagsvold und Wiebe 2007). Außerdem kann individuelle Habitatwahl zusätzlich durch Unterschiede in der **Persönlichkeit** (► Abschn. 12.2) beeinflusst werden: kecke Heckenbraunellen *(Prunella modularis)* siedeln sich beispielsweise sehr viel häufiger in mutmaßlich gefährlichen Gebieten mit intensiven Störungen durch Menschen an als dies ihre scheueren Artgenossen tun (Holtmann et al. 2017). Schließlich können sich Habitatpräferenzen auch zwischen den Geschlechtern derselben Art unterscheiden: weibliche Mufflons *(Ovis gmelini)*, die Jungtiere führen, halten sich vorwiegend in exponierten und steilen, aber daher sicheren Gebieten auf, wohingegen die Männchen schattige Plateaus bevorzugen (Marchand et al. 2015).

Box 6.1

Erfahrung und Habitatwahl

- **Frage:** Haben abwandernde Pinselmäuse *(Peromyscus boylii)* eine Präferenz für das Habitat, in dem sie aufgewachsen sind?
- **Hintergrund:** Wenn das Habitat, in dem Jungtiere aufwachsen, einen Einfluss auf den Habitattyp hat, in dem sie sich nach der Abwanderung aus ihrem Geburtsgebiet (► Abschn. 13.2) niederlassen, sollte dieser Habitattyp überzufällig gewählt werden. Voraussetzung ist natürlich, dass verschiedene Habitattypen zur Auswahl stehen.
- **Methode:** 18 junge Pinselmäuse wurden vor der Abwanderung in ihrem Geburtsgebiet gefangen, besendert und verfolgt, bis sie sich im neuen Gebiet niedergelassen hatten. Für jedes Tier wurde der Anteil von Busch- *(weiß)* bzw. Waldhabitat *(grau)* in ihrem Geburtsgebiet bestimmt.



- **Ergebnis:** 16 von 18 Tiere ließen sich in dem Habitattyp nieder, der ihrem Geburtshabitat ähnlicher war, als dies aufgrund der jeweiligen Habitatverfügbarkeit zu erwarten wäre.*
- **Schlussfolgerung:** Die Erfahrung früh im Leben beeinflusst individuelle Habitatpräferenzen maßgeblich.

(Mabry und Stamps 2008; Quelle Pinselmaus: William Ruggles)
*In einer logistischen Regression wurde die Wahl des natalen Habitattyps jedes Individuums mit „1", die des nichtnatalen Habitattyps mit „0" (rechte Ordinate) bewertet.

6.1.2 Konsequenzen der Habitatwahl

In einer heterogenen Welt hat die Wahl eines geeigneten Habitats unmittelbare Konsequenzen für den Überlebens- und Fortpflanzungserfolg der betreffenden Individuen. Individuen, die in qualitativ besseren Habitaten innerhalb des Verbreitungsgebietes vorkommen, können zum Beispiel schneller wachsen und früher geschlechtsreif werden sowie mehr oder häufiger Nachwuchs produzieren (► Abschn. 3.2). Umgekehrt haben schlechte Entscheidungen bei der Habitatwahl eine Reihe von möglichen analogen Kosten; angefangen von schlechterer Fortpflanzung bis hin zu einem erhöhten Mortalitätsrisiko. Habitat-spezifische Unterschiede in der durchschnittlichen Fitness haben daher Konsequenzen für die lokale Populationsdynamik. Wenn eine Population zu- oder abnimmt, verändert sich damit die lokale Abundanz der Mitglieder einer Art, was rückkoppelnde Effekte auf ihre räumliche Verteilung und Fitness hat (◘ Abb. 6.4).

Diese funktionale Verknüpfung zwischen Ökologie, Verhalten und Life History äußert sich bei stark ausgeprägter Heterogenität zwischen Lebensräumen in der Unterscheidung zwischen **Source- und Sink-Habitaten.** Habitate mit besseren Bedingungen für erfolgreiches Überleben und Reproduzieren stellen eine Quelle *(source)* für die Besiedelung qualitativ schlechterer Gebiete *(sink)* dar, in denen entweder kein Populationswachstum stattfindet oder es sogar zum lokalen Aussterben der betroffenen Art kommt (◘ Abb. 6.5). Pfeifhasen *(Ochotona princeps),* die an der Schneegrenze in den Rocky Mountains leben, haben beispielsweise in Populationen auf tiefer gelegenen alpinen Wiesen höhere Geburts- und geringere Sterberaten als im Bereich der höher gelegenen Schneewiesen. Dementsprechend findet ein Netto-Austausch von Individuen vom produktiveren Wiesenhabitat in höhere Regionen statt (Kreuzer und Huntly 2003).

Heterogenität in der Habitatqualität kann über diese Mechanismen der differentiellen Fortpflanzung auch zu lokalen Unter-

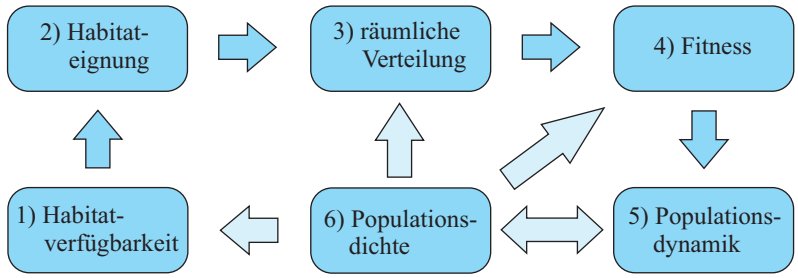


Abb. 6.4 Konsequenzen der Habitatwahl. Aus allen verfügbaren Habitaten für eine Art 1) sind nur manche geeignet 2) und werden gewählt 3), wodurch die räumliche Verteilung einer Art definiert wird. Einzelne Habitate unterscheiden sich in Produktivität, Risiken und anderen Qualitätsmerkmalen, so dass sich die durchschnittliche Fitness zwischen Habitaten unterscheidet 4), was direkt die Populationsdynamik bestimmt 5). Bei Änderungen der Populationsgröße ändert sich die Populationsdichte 6), die wiederum mehrere der anderen Prozesse beeinflusst. (Nach Matthiopoulos et al. 2015)

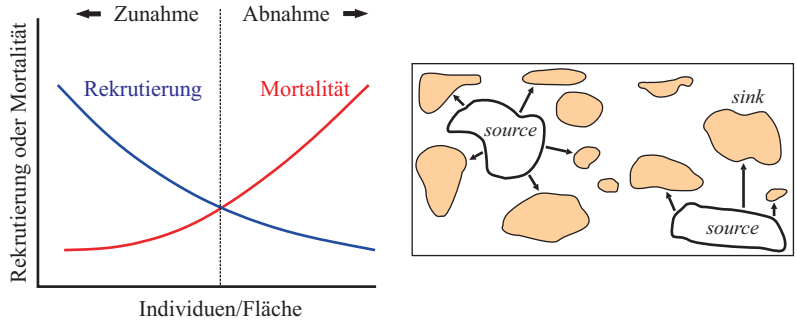


Abb. 6.5 Qualitätsunterschiede in verfügbaren Habitatbereichen einer Art führen dazu, dass in guten Bereichen das Populationswachstum (Rekrutierung) größer ist als die Mortalitätsraten; in schlechten Habitaten ist es umgekehrt. Dadurch kommt es zu einer Netto-Zunahme bzw. Abnahme der Populationsgröße. Wenn zwischen guten und schlechten Habitaten ein Austausch von Individuen stattfindet, fungiert das gute Habitat als *source* und das schlechte als *sink*

schieden in der Häufigkeit von Genen, die der Wahl von und Anpassung an bestimmten Habitaten zugrunde liegen, führen. So ist bei Bergziegen *(Oreamnos americanus)* Habitatwahl der beste Prädiktor der genetischen Struktur ihrer lokalen Populationen (Shafer et al. 2012). Letztendlich kann eine immer größere ökologische Spezialisierung daher dazu führen, dass lokale Fortpflanzungsbarrieren entstehen, die schließlich zu **Artbildung** beitragen. Diese Konsequenzen ökologischer Differenzierung sind unter anderem bei adriatischen Mauereidechsen (*Podarcis melisellensis*: Herrel et al. 2008) beschrieben worden.

Damit ist die Habitatwahl auch direkt mit der **Biodiversität** verknüpft. Durch die beschriebenen Prozesse kommt es zu Habitat-abhängigen Unterschieden in der Anzahl der koexistierenden Arten (α-Diversität). Über große räumliche Skalen kommt es zu globalen Mustern (γ-Diversität); vor allem entlang der Längengrade. Ameisen erreichen z. B. ihre höchste Diversität in Äquatornähe, wohingegen Habitate in temperaten Regionen mehr als hundertfach weniger Arten beherbergen. Da Ameisen einen tropischen Ursprung und sich zu den Polen hin ausgebreitet haben, wird deren

γ-Diversität am besten durch die Zeit erklärt, die zur Diversifizierung zur Verfügung stand (Economo et al. 2018).

6.1.3 Anthropogene Einflüsse

Vor ein paar Millionen Jahren war die Erde noch ein ganz anderer Ort. Dort, wo Sie heute dieses Buch lesen, war vor 180 Mio. Jahren ein Meer, vor 50 Mio. Jahren ein feuchter Tropenwald, und vor 15.000 Jahren herrschte eine Eiszeit. Kontinente haben sich seither permanent verschoben und ganze Tiergruppen sind entstanden und wieder ausgestorben. Die Umwelt und die darin befindlichen Habitate haben sich also schon immer verändert und die verschiedensten Tiere haben sich mehr oder weniger gut daran angepasst. In den letzten 150 Jahren hat der Mensch allerdings für Änderungen der terrestrischen Lebensräume und des Klimas gesorgt, die in diesem Ausmaß und auf dieser Zeitskala nur von wenigen Meteoriteneinschlägen und Vulkanausbrüchen übertroffen werden. Diese raschen, nachhaltigen Umweltänderungen stellen viele Tiere in Bezug auf ihre Habitatwahl vor große Herausforderungen.

Evolution ist ein nie endender Prozess, der über die oben beschriebenen Prozesse zu merkmalsspezifischen Anpassungen und Änderungen der Populationsdynamik führt. Die Anpassung an neue Umweltbedingungen kann dabei auf drei Wegen erfolgen:

1. durch **Abwanderung** in andere, besser geeignete Habitate.
2. durch **Selektion** von bestimmten Phänotypen, was zu einer Veränderung der genetischen Variation innerhalb der Population führt. Ein Problem besteht dabei darin, dass mit zunehmend besserer Anpassung an ein Habitat die genetische Variabilität der korrespondierenden Gene geringer werden sollte. Wenn die Umwelt sich dann rasch und/oder massiv ändert, haben die bis dahin gut angepassten Individuen keine adäquate genetische Variabilität, die es erlaubt, sich an die geänderten Umweltbedingungen anzupassen.
3. durch **phänotypische Plastizität,** also die Fähigkeit eines Genotyps, umweltabhängig unterschiedliche Phänotypen auszubilden. Viele von dieser Plastizität betroffenen Merkmale sind Verhaltensweisen, die ihre Funktion im Kontext der Habitatwahl besitzen (Fox et al. 2019). Das Ausmaß dieser Plastizität variiert zwischen Arten und ist letztendlich dafür verantwortlich, dass manche Arten rasch aussterben (Stichwort: Insektensterben), andere dagegen sogar ihr Verbreitungsgebiet ausdehnen können (Stichwort: Neobiota). Ein Verständnis der Grundlagen der Verhaltensplastizität (► Abschn. 12.2) ist also für viele Fragen im Natur- und Artenschutz essentiell!

Anthropogene Umweltänderungen stellen Tiere in diesem Kontext vor neue Herausforderungen: Urbanisierung, Intensivlandwirtschaft, Fragmentierung und Klimawandel (◘ Abb. 6.6):

Erstens: Die Mehrzahl der Menschen lebt inzwischen in Städten. Die zunehmende **Urbanisierung** führt unter anderem zu lokalen Änderungen in der Temperatur, Hydrologie und dem Ausmaß an Umwelt-, Lärm-, und Lichtverschmutzung. Damit kreieren Städte neue Habitate, an die sich verschiedene Arten unterschiedlich gut anpassen. Wanderratten, Tauben und Kakerlaken sind aus Städten nicht mehr wegzudenken; andere Arten sind dagegen in den jeweiligen Städten schon längst lokal ausgestorben. Wieder andere, wie z. B. Amseln, manche Möwen und Wildschweine, sind flexibel genug, auch in Städten zu leben. Bei diesen Arten hat das urbane Leben Konsequenzen für Verhalten – Singvögel singen in Städten beispielsweise lauter (Brumm und Naguib 2009) – und Populationsgenetik: Genetische Drift ist in

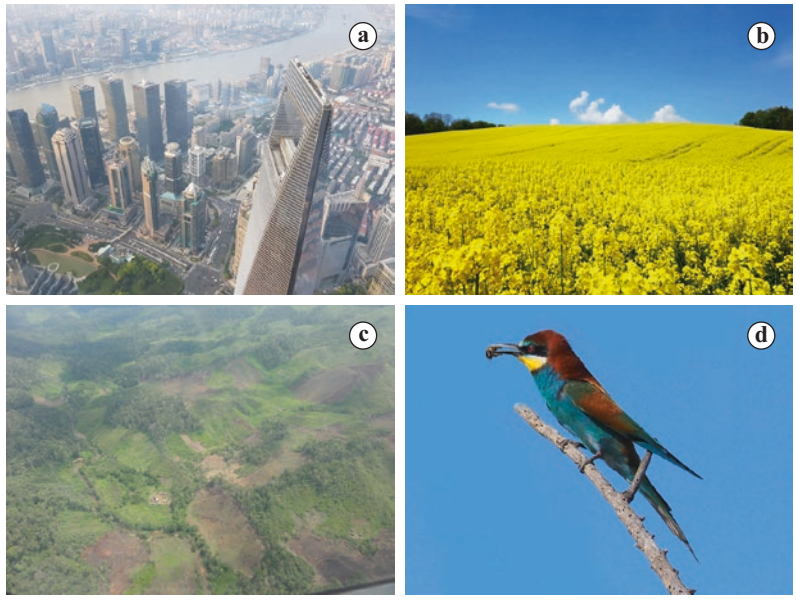


Abb. 6.6 Vier durch Menschen verursachte Umweltveränderungen stellen Tiere bei ihrer Habitatwahl vor neue Probleme: **a** Urbanisierung (hier: Shanghai), **b** Intensivlandwirtschaft mit Monokulturen, **c** Habitatfragmentierung (hier: ehemaliger Regenwald in Madagaskar) und **d** Klimawandel, der tropischen Arten (hier: Bienenfresser) ein Überwintern in temperaten Regionen erlaubt. (Quelle: **a** Peter Kappeler, **b** © Michael Schwarzenberger/Pixabay, **c** Peter Kappeler, **d** © gayulo/Pixabay)

Stadtpopulationen vergleichsweise erhöht und Genfluss reduziert (Johnson und Munshi-South 2017).

Zweitens: Durch die zunehmende Ausbreitung von **Intensivlandwirtschaft** wird vielen Arten die natürliche Lebensgrundlage entzogen. Wo vor wenigen Generationen noch Misch- oder Regenwälder standen, erstrecken sich heute Rapsfelder oder Palmölplantagen bis an den Horizont. Aufgrund der massiv reduzierten Habitatheterogenität können in diesen Monokulturen nur wenige Arten leben. Die Folgen: Bienen- und Insektensterben bzw. ein dramatischer genereller Verlust an Biodiversität.

Drittens: Eng damit verbunden ist die **Fragmentierung** von natürlichen Lebensräumen. Durch Abholzung, aber auch durch Straßen- und Städtebau, werden natürliche Habitate zerstört und auf unterschiedlichen räumlichen Skalen fragmentiert. Wo sich vor hundert Jahren noch Wälder über Hunderte von Kilometern erstreckten, sind heute vielerorts nur noch isolierte Waldinseln vorhanden. Kaum eine über Millionen von Generationen in einem Regenwald evolvierte Art besitzt aber die Verhaltensplastizität, in den abgeholzten und transformierten Gebieten überleben zu können. Die verbleibenden Restpopulationen sehen sich – abhängig von der Größe des Habitatfragments und ihrer eigenen Körpergröße – mit Änderungen der Bedeutung interspezifischer Konkurrenz oder Prädation konfrontiert. Fragmentierung limitiert auch Abwanderungs- und Ausbreitungsmöglichkeiten und beeinflusst so die genetische Populationsstruktur (Coté et al. 2017).

Schließlich haben sich durch den anhaltenden Anstieg der Durchschnittstemperaturen die abiotischen Lebensbedingungen in praktisch allen terrestrischen Habitaten verändert. Der aktuelle **Klimawandel** beeinflusst die Verbreitung und Abundanz von vielen Tieren, wobei die meisten Effekte über

Variablen vermittelt werden, die direkt mit der Habitatwahl zusammenhängen. Zu diesen Variablen zählt der Toleranzbereich zwischen der höchsten und niedrigsten Umgebungstemperatur, die besonders für Ektotherme bedeutsam ist, die Nahrungsverfügbarkeit sowie die Abundanz von Räubern (Wong und Candolin 2014).

Durch die Erhöhung der Durchschnittstemperaturen in gemäßigten Breiten besteht für manche Arten die Gelegenheit, ihr Verbreitungsgebiet nach Norden auszudehnen, vor allem, wenn sie sehr mobil sind, oder Mitglieder von Arten mit einem ursprünglich tropischen Verbreitungsgebiet finden nun geeignete Lebensbedingungen, wenn sie aus Menschenobhut entkommen. In Deutschland haben sich dementsprechend vor allem neue Vogelarten ausgebreitet (z. B. Nilgänse, Halsbandsittiche und Bienenfresser), aber auch Asiatische Tigermücken *(Aedes albopictus),* die mehrere gefährliche Viren übertragen, überleben inzwischen hierzulande dank der immer milderen Winter. Andere Arten, wie etwa Hummeln, verlagern ihre Verbreitungsgebiete in höhere, kühlere Zonen, anstatt sich weiter nach Norden auszubreiten (Kerr et al. 2015).

Kohlmeisen *(Parus major)* in England begannen schon in den 1970er-Jahren, den Beginn der Eiablage an die steigenden Durchschnittstemperaturen anzupassen. So ist in Langzeitdaten aus fast 50 Jahren zu erkennen, dass der Beginn des Brutgeschäfts um gut 14 Tage vorverlegt wurde. Dabei war der beste Prädiktor die Durchschnittstemperatur in den Wochen vor der Eiablage. Offenbar ist individuelle Verhaltensplastizität für diese fitnessrelevante Verschiebung verantwortlich (Charmantier et al. 2008). In diesem Beispiel ist die immer frühere Verfügbarkeit von Insektenraupen – die wichtigste Nahrung während der Jungenaufzucht – für die Verhaltensänderungen der Meisen unmittelbar auschlaggebend.

Neben physiologischem Stress kann Klimawandel schließlich auch Änderungen in der Struktur lokaler Gemeinschaften auslösen. Die Interaktion dieser Faktoren wurde im Detail in einer Gemeinschaft von marinen Wirbellosen untersucht: Die vertikale Verbreitung von zwei Muschel- und Seepockenarten an der nordamerikanischen Westküste wird negativ von der Wassertemperatur beeinflusst; die ihres wichtigsten Räubers – einem Seestern – aber nicht. Mit zunehmender Erwärmung der Wassertemperatur verkleinert sich daher die vertikale Zone im Uferbereich, in dem die Beutearten überleben können. Der experimentelle Ausschluss der Seesterne in Mikrohabitaten mit warmen Wassertemperaturen führte zu einer deutlichen Zunahme der Dichte von Muscheln und Seepocken (Harley 2011). Die Effekte des Klimawandels auf alle Mitglieder einer lokalen Gemeinschaft sind daher komplex und verlangen einen umfassenden Ansatz, der sowohl alle Interaktionen einer Art mit den in ihrem Lebensraum vorherrschenden Umweltfaktoren **(Autökologie)** als auch die vielfältigen Beziehungen zwischen allen Mitgliedern einer Lebensgemeinschaft **(Synökologie)** berücksichtigt.

6.2 Nahrungswahl

Wenn ein Individuum ein Habitat ausgewählt hat, muss es darin geeignete Nahrung suchen, auswählen, bearbeiten und schließlich fressen. Sollte es dann im selben Gebiet noch weiter Nahrung suchen oder ist es besser, damit an anderer Stelle fortzufahren? Wie lange und mit welcher Strategie sollte es an verschiedenen Orten suchen? Da jeder dieser Schritte und Entscheidungen mit Investitionen an Zeit und Energie verbunden sind, sollten Tiere im Laufe der Evolution Strategien entwickelt haben, die es ihnen erlauben, möglichst effizient an die von ihnen benötigte Nahrung zu gelangen. Welche Faktoren dabei maximiert werden, wird von der *Optimal-foraging*-Theorie beschrieben.

Vorteile: - Energiegewinn

Kosten: - Bearbeitungsaufwand
- Inhaltsstoffe
- Verletzungsrisiko
  (Beute und Konkurrenten)
- Prädationsrisiko

optimal foraging

6

Abb. 6.7 Vor- und Nachteile, die bei der Nahrungswahl berücksichtigt werden. Die Optimal-foraging-Theorie beschäftigt sich mit möglichen Lösungen dieser Abwägung. (Waage: © OpenClipart-Vectors/Pixabay)

6.2.1 Optimale Nahrungswahl

Die Theorie der optimalen Nahrungswahl liefert ein Gerüst, um grundlegende Probleme der Nahrungswahl mit Hilfe von Kosten-Nutzen-Abwägungen (► Abschn. 2.2) zu analysieren. Sie basiert auf einer Reihe von Annahmen über verschiedene Zwänge, denen ein Nahrung suchendes Tier unterliegt, Entscheidungen, die ein Tier treffen kann, Variablen, die dabei optimiert werden, und die Kontrolle der entsprechenden Verhaltensweisen (Charnov 1976). So geht diese Theorie unter anderem davon aus, dass ein Tier über komplette Information über seine Nahrungsverteilung verfügt, dass die Nahrungswahl durch keine anderen Faktoren eingeschränkt ist und dass alle an der Nahrungssuche und -auswahl beteiligten Verhaltensweisen angeboren sind und unabhängig evolvieren. Da manche dieser Annahmen nie überprüft wurden, unrealistisch sind oder grundsätzlich in Frage gestellt wurden, hat sich dieser Ansatz zur Erklärung des Fouragier- und Fressverhaltens nie vollständig durchgesetzt, obwohl zahlreiche theoretische und empirische Arbeiten dazu angefertigt wurden (Pyke 1984).

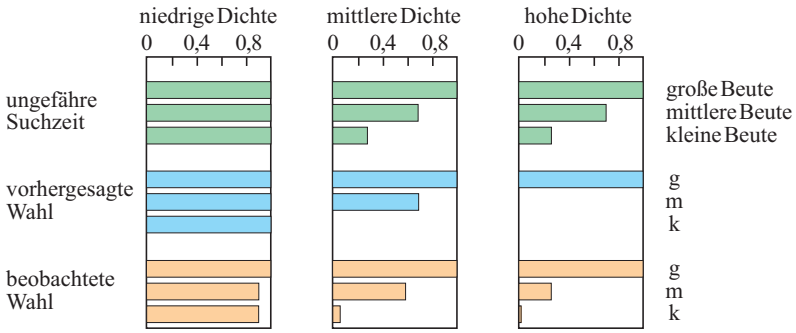
Wenn ein Tier eine geeignete Beute oder einen geeigneten Futterplatz *(feeding patch)* gefunden hat, stellt sich die strategische Frage, ob diese Nahrung gefressen werden soll oder nicht (Abb. 6.7). Dem offensichtlichen Vorteil des energetischen Gewinns stehen mehrere potentielle Kosten gegenüber, die damit verrechnet werden sollten. Zu diesen Kosten zählen der mögliche **Bearbeitungsaufwand** *(handling time)*, der mögliche Gehalt an schädlichen Inhaltsstoffen sowie mögliche Risiken durch die Wehrhaftigkeit der Beute, ein erhöhtes eigenes Risiko, aufgrund der verminderten Aufmerksamkeit selbst gefressen zu werden, sowie Risiken, die sich durch Konkurrenz mit Artgenossen um diese Nahrung ergeben. Diese unbewussten Abwägungen sind zwar von den genannten internen und externen Faktoren abhängig, aber andererseits haben sich im Laufe der Evolution durch vielfache Auswertungen dieser und sehr ähnlicher Situationen auch artspezifische Entscheidungsregeln für eine optimale Nahrungswahl etabliert.

Für räuberisch lebende Tiere stellt sich beispielsweise oft die Frage, welche Art oder Größe sie aus ihrem Beutespektrum wählen sollen. Bei relativ kleiner Beute ist möglicherweise der Energiegewinn in Relation zum Aufwand sehr klein; bei wehrhaften oder großen Beutetieren kann dagegen die Bearbeitung so aufwändig sein, dass die Energieaufnahmerate geringer ist als bei mittelgroßer Beute. Diese Variabilität zwischen verschiedenen Beutetypen

kann als unterschiedliche **Profitabilität** verglichen werden, welche als Netto-Nährwert (Energiegehalt minus Bearbeitungs- und Verdauungskosten) pro Bearbeitungszeit ausgedrückt wird. Auf diese Art und Weise lässt sich möglicherweise ein optimaler Beutetyp recht gut charakterisieren, aber in Wirklichkeit nutzen Räuber natürlich auch Beute aus benachbarten Größenklassen oder von anderen Arten. Die optimale Nahrungswahl wird also auch von anderen Faktoren beeinflusst.

Der wichtigste Faktor in diesem Zusammenhang ist die **Suchzeit** für die optimale Beute, die in Einzelfällen nur wenige Millisekunden dauern kann. Wenn ein Räuber lange nach dem optimalen Beutetyp suchen muss, ist es irgendwann profitabler, auch nichtoptimale Beute zu fressen. Es ist intuitiv einsichtig, dass ein Räuber sich auf den profitabelsten Beutetyp konzentrieren sollte, solange dieser häufig genug ist. Die **Verfügbarkeit** des weniger profitablen Beutetyps ist dabei nicht von Belang. Umgekehrt hängt die Nutzung des weniger profitablen Beutetyps aber von der Häufigkeit des präferierten Beutetyps bzw. von der entsprechenden Suchzeit ab. Man erwartet daher eine sprunghafte (und keine graduelle) Änderung der Fressstrategie, wenn die Suchkosten für die profitablere Beute größer werden als die Profitabilität der eigentlich nicht bevorzugten Beute.

Einige spezifische Vorhersagen dieses Modells der optimalen Nahrungswahl wurden durch empirische Beobachtungen oder gezielte Experimente überprüft (◘ Abb. 6.8). Dieses Modell betrifft dabei sowohl die Zusammensetzung des „Gesamtspeiseplans“ als auch die Wahl (zumeist nach der Größe) innerhalb spezifischer Beutetypen. Aus der Kombination von Suchzeit, Bearbeitungszeit und Verfügbarkeit von Beute unterschiedlicher Größe ergibt sich daher eine Reihe von generellen Vorhersagen (◘ Tab. 6.1).



◘ **Abb. 6.8** Optimale Nahrungswahl bei Sonnenbarschen *(Lepomis macrochirus)*. In einem systematischen Fütterungsexperiment wurde den Fischen verschieden große Wasserflöhe in unterschiedlicher Dichte (≈Suchzeit; *grün*) angeboten und ihre Wahl *(orange)* mit theoretischen Vorhersagen *(blau)* verglichen. Mit zunehmender Abundanz profitablerer Beute (Verhältnis groß: mittel: klein) wird unprofitablere Beute verschmäht. (Nach Werner und Hall 1974)

◘ **Tab. 6.1** Vorhersagen darüber, ob Tiere in Abhängigkeit von Suchzeit, Bearbeitungszeit und Verfügbarkeit sich eher als Generalisten oder Spezialisten verhalten sollen. Beispiele sind im Text erläutert

Suchzeit	Bearbeitungszeit	Verfügbarkeit	Vorhersage
Lang	Kurz	Gering	**Generalist**
Kurz	Lang	Hoch	**Spezialist**

Erstens sollten Räuber mit im Vergleich zur Suchzeit kurzer Bearbeitungszeit wenig wählerisch, d. h. Nahrungsgeneralisten, sein, da sie während der kurzen Bearbeitungszeit eine sehr geringe Chance hätten, eine andere Beute zu finden. Dieser Strategie scheinen beispielsweise insektivore Vögel zu folgen, für welche die Suche nach einem Beuteinsekt relativ aufwändig sein kann, wohingegen der Bearbeitungsaufwand vernachlässigbar ist. Ein Vogel hat daher nichts zu verlieren, wenn er ein einmal gefundenes Beutetier auch frisst; dementsprechend werden unterschiedliche Beutetiere im Verhältnis ihrer Verfügbarkeit gefressen. Durch diese unselektive Nahrungswahl wird die Profitabilität der Nahrungsaufnahme dieser Räuber maximiert.

Zweitens: Wenn dagegen die Suchzeit unerheblich, die Bearbeitungszeit aber beträchtlich ist, sollte ein Räuber sich auf die profitabelste Beute spezialisieren. Diese Situation trifft z. B. auf Raubtiere zu, die inmitten ihrer potentiellen Beute leben und selektiv leicht zu überwältigende Arten bzw. junge, kranke oder alte Individuen angreifen.

Drittens sollten Räuber in Gebieten oder Situationen mit geringer Beutedichte weniger selektiv sein und auch suboptimale Beute nehmen, da die Suchzeiten für alle Beutetypen erhöht sind. Umgekehrt sollten bei mäßigen oder hohen Gesamtdichten eines Beutetyps Individuen aus der Beuteklasse mit der geringsten Profitabilität aus dem Nahrungsspektrum weggelassen werden, egal wie häufig sie sind.

Dass trotzdem in all diesen Situationen aus Sicht des theoretischen Modells Fehler gemacht werden, deutet darauf hin, dass die Räuber zum einen offensichtlich immer wieder das verfügbare Spektrum erfassen oder dass zum anderen die Wahl auch nach Kriterien wie Nährstoffgehalt oder Geschmack erfolgen kann. Man sollte schließlich auch nicht außer Acht lassen, dass diese Modelle nicht implizieren, dass sich alle Tiere zu jeder Zeit optimal verhalten. Vielmehr geht es darum, dass diejenigen Individuen im Durchschnitt die größte Fitness haben, die sich weitestgehend an eine dieser Strategien halten.

6.2.2 Determinanten des Fressverhaltens

Um zu verstehen, wer warum was frisst, kann das Verhalten von Tieren auf mehreren Ebenen analysiert werden. Das ökologische Konzept der **Nahrungspyramide** erklärt dabei die beobachtete Diversität in der Nahrung von Tieren in den allergröbsten Zügen. Demnach wird die in Pflanzen gespeicherte Lichtenergie von Herbivoren genutzt, welche die große Mehrzahl der Tierarten darstellen; das exklusive Fressen von tierischer Nahrung ist dagegen einer Minderheit von Karnivoren vorbehalten. Omnivoren fressen beide Nahrungstypen.

Je nachdem, wie viele verschiedene Typen innerhalb einer Nahrungsklasse gefressen werden, kann man Nahrungsspezialisten und -generalisten unterscheiden. **Nahrungsspezialisten** sind auf wenige oder im Extremfall nur eine Art von Nahrung spezialisiert. Ein potentieller Vorteil hoher Spezialisierung besteht darin, dass Nahrungsquellen potentiell exklusiv genutzt werden können. Spezialisten könnten, im Vergleich zu Generalisten, welche dieselbe Ressource nutzen, auch einen Vorteil aus effizienterer Nutzung beziehen. Andere Tiere nutzen dagegen ein sehr viel breiteres Spektrum an Nahrungsbestandteilen und werden als **Nahrungsgeneralisten** bezeichnet. Ihre Flexibilität ist in saisonalen Habitaten mit wechselndem Nahrungsangebot vorteilhaft, wo sie sich zu verschiedenen Jahreszeiten auf die jeweils häufigste oder profitabelste Nahrung konzentrieren können. Dafür leben Generalisten mit einem höheren Risiko, bei unbekanntem Futter auf Nahrung mit giftigen Inhaltsstoffen zu stoßen. Auf der

ökologischen Ebene ist die Häufigkeit von Generalisten umgekehrt mit der Produktivität eines Habitats korreliert; wenn es generell weniger zu fressen gibt, ist es offenbar vorteilhaft, alle möglichen Nahrungen mit in den Speiseplan aufzunehmen.

Innerhalb der Spezialisten und vor allem der Generalisten existiert Variabilität in Bezug auf die Diversität **Nahrungszusammensetzung.** Diese Variabilität ist auf eine Vielzahl externer, interner und historischer Faktoren zurückzuführen. So beeinflussen die aktuelle Nahrungsverfügbarkeit sowie Bearbeitungszeit, Prädationsdruck, Nahrungskonkurrenz und Aspekte der Habitatstruktur, wer wo nach Nahrung sucht. Was dort tatsächlich gefressen wird, hängt vom aktuellen Hungerzustand, von individuellen Erfahrungen und Vorlieben, Geschlecht und Fortpflanzungszustand sowie vom Nährwert und anderen Inhaltsstoffen der Nahrung ab (s. auch ◘ Abb. 2.4). Schließlich gibt es übergeordnete Zwänge des Bauplans, welche die sensorische Ausstattung, morphologische Spezialisierungen oder physiologische Beschränkungen betreffen, die den konkreten Speiseplan eines Individuums mitbestimmen.

Es gibt schließlich auch einige Hinweise darauf, dass manche Tiere bestimmte Pflanzeninhaltsstoffe zur **Selbstmedikation** einsetzen können und ihre Nahrungswahl entsprechend modifizieren. Wenn Pflanzenteile gefressen werden, die keinen erkennbaren Nährwert besitzen, aber sekundäre Pflanzeninhaltsstoffe aufweisen, welche die Fitness von Parasiten reduzieren, kann es sich um einen Fall von Selbstmedikation handeln. Dabei kann unterschieden werden, ob die Behandlung therapeutisch oder prophylaktisch ist und ob ein Tier sich selbst oder andere entsprechend behandelt. Für alle Kombinationen sind Beispiele dokumentiert (de Roode et al. 2013), wobei viele von Wirbellosen stammen. Selbstmedikation setzt also keine besonderen kognitiven Fähigkeiten voraus.

6.2.3 Strategien der Nahrungssuche

Bei der Nahrungssuche und -aufnahme spielen kognitive, ökologische und soziale Faktoren eine Rolle bei der Ausbildung spezifischer Strategien.

(1) Kognitive Faktoren Der erste Schritt bei der Nahrungssuche besteht darin, geeignete Nahrung als solche zu erkennen. Hierbei spielen auf der proximaten Ebene artspezifische sensorische Fähigkeiten eine herausragende Rolle. Praktisch alle Sinnesmodalitäten (Sicht, Geruch, Gehör, Tastsinn usw.), die im Tierreich existieren, werden von mindestens einer Art auch zur Nahrungssuche eingesetzt. Das Finden von Nahrung wird bei manchen Tieren durch spezifische **Suchmuster** erleichtert. Dabei handelt es sich um neuronale Schaltkreise *(templates),* die auf spezifische Reizkombinationen ansprechen und die Aufmerksamkeit auf Merkmale lenken, die eine Unterscheidung vom Hintergrund erleichtern. Der Besitz eines Suchmusters kann zwar den Vorteil haben, dass gut getarnte Beute oder seltene Nahrung häufiger gefunden wird. Andererseits gibt es Hinweise darauf, dass andere potentielle Nahrung schlechter wahrgenommen wird, wenn mit einem spezifischen Suchmuster gesucht wird.

Solche Suchmuster können relativ rasch erlernt werden, wie Wahlversuche mit Blaubuschhähern *(Cyanocitta cristata)* gezeigt haben. Diese wurden in einem operanten Konditionierungsversuch (in dem eine Assoziation zwischen einem Verhalten und einer Konsequenz, in der Regel eine Belohnung, hergestellt wird, ► Abschn. 12.3) darauf trainiert, für eine Futterbelohnung auf einen Bildschirm zu picken, auf dem eine gut getarnte Motte abgebildet war (Pietrewicz und Kamil 1979). Als Kontrolle wurde nur der Hintergrund ohne Motte gezeigt. Wenn immer dieselbe Motte gezeigt wurde,

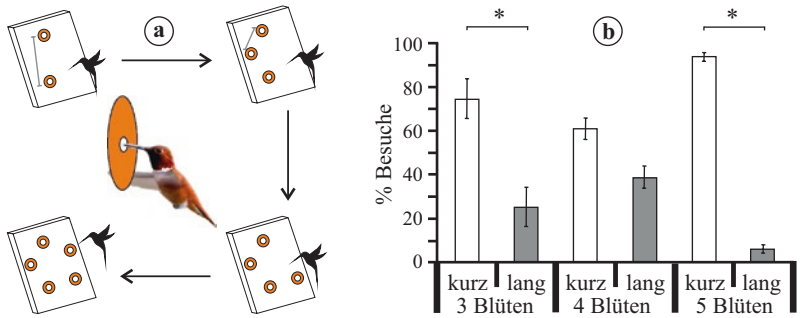


Abb. 6.9 Strategie des Blütenbesuchs von Fuchskolibris *(Selasphorus rufus)*. **a** Kolibris wurden 2, 3, 4 oder 5 künstliche Blüten mit bekannten Abständen angeboten, und die Reihenfolge des Besuchs wurde aufgezeichnet. **b** Die Tiere flogen nur einen Bruchteil aller möglichen Routen und nahmen dabei am häufigsten die kürzesten Wege. (Nach Tello-Ramos et al. 2015; Fuchskolibri: © Chris LeBoutillier/Pixabay, schwarzer Kolibri: © Clker-Free-Vector-Images/Pixabay)

6

verbesserte sich die Anzahl der richtigen Wahlen der Häher. Wenn aber zwei verschiedene Motten in zufälliger Reihenfolge präsentiert wurden, gab es keinen Lernerfolg; vermutlich weil die Häher kein Suchbild entwickeln konnten. Weiterführende Versuche mit polymorphen digitalen Motten haben bestätigt, dass seltene Morphe der Motten weniger häufig gejagt werden, dass dadurch (künstliche) Selektion hin zu immer schwieriger zu entdeckenden Morphen stattfindet und dass dabei die Suchmuster des Räubers den entscheidenden Mechanismus darstellen (Bond und Kamil 2002).

Der Erfolg bei der Nahrungssuche kann auch durch die angewandte **Suchstrategie** beeinflusst werden. Die Wege, die ein Nahrung suchendes Tier einschlägt, könnten theoretisch rein zufällig sein. Das wäre aber aufgrund der in der Regel langsamen Erneuerungsraten der Futterquellen in den meisten Fällen wenig effizient. Wenn Ressourcen rar und zufällig im Raum verteilt sind, scheint ein sogenannter *Lévy walk* die beste Suchstrategie darzustellen: Dabei alternieren mehrere kurze Suchbewegungen mit langen Zwischenschritten (Reynolds 2018). Die tatsächlichen Suchwege und -geschwindigkeiten hängen stark von der bei der Suche beteiligten Sensorik und vor allem von der Verteilung der Nahrung ab. Auf ein bestimmtes Teilgebiet beschränktes Suchen, bei dem die aktuelle Erfahrung einbezogen wird, scheint aber ebenso wie wiederholte Besuche derselben Ressourcen in einer vorhersagbaren Reihenfolge *(trapline foraging*), bei der die Reisestrecke minimiert wird, weit verbreitet zu sein (◘ Abb. 6.9).

Schließlich legen manche Tiere Nahrungsvorräte an, um Zeiten von Nahrungsknappheit zu überstehen (► Abschn. 4.2). Für sie stellt sich das Problem, diese Speicher so zu verstecken, dass sie von anderen nicht gefunden werden, sie von den Individuen, die sie angelegt haben, aber trotzdem wiedergefunden werden. Dazu sind neben räumlichen Orientierungsleistungen (► Abschn. 5.2) auch Gedächtnisleistungen notwendig. Diese betreffen sowohl die Erinnerung der Verstecke als auch die Erinnerung daran, wann welche Verstecke zuletzt besucht wurden und was diese noch enthalten.

Wenn sich eine Nahrungsquelle erneuert und ein Individuum verlässlich Zugang zu ihr hat, d. h. es keine oder wenig zwischenzeitliche Nutzung durch andere gibt, können diese Orte mit Hilfe von Gedächtnisleistungen wiederholt aufgesucht werden. In diesem Fall stellt sich die Frage nach der **optimalen Wiederkehrzeit,** also

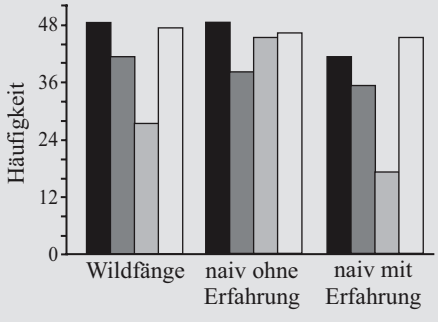
wie schnell ein Individuum wieder an eine bestimmte Nahrungsquelle zurückkehren sollte. Blüten besuchende Insekten sehen sich beispielsweise diesem Problem gegenüber. Sie konzentrieren sich unter den Blüten unterschiedlicher Größe und Verfügbarkeit meist auf die häufigste und ergiebigste Art. Sie sollten aber unter Optimalitätsgesichtspunkten weiterhin sporadisch Alternativen explorieren. Diese Explorationen finden bei Hummeln tatsächlich statt und basieren auf Langzeitgedächtnisleistungen bezüglich der jeweiligen Ergiebigkeit (Keasar et al. 2002).

Individuelles Lernen von Qualitätsunterschieden zwischen unterschiedlichen Nahrungsquellen kann schließlich bei der Nahrungswahl ebenfalls eine wichtige proximate Rolle spielen, wie Experimente mit Mäusen gezeigt haben, denen Eicheln unterschiedlicher Qualität angeboten wurden (► Box 6.2).

Box 6.2

Nahrungswahl: gelernt oder angeboren?

- **Frage:** Spielt individuelles Lernen bei der Auswahl spezifischer Nahrungselemente eine Rolle?
- **Hintergrund:** Samen stellen einen wichtigen Nahrungsbestandteil vieler Nagetiere dar. Bislang war nur bekannt, dass es offenbar angeborene Präferenzen für Samen bestimmter Pflanzenarten gibt. Man wusste aber nicht, ob bei der Nahrungswahl auch erlernte Informationen einfließen. Wenn dem so ist, sollten sich naive und erfahrene Tiere in ihrer Nahrungswahl unterscheiden.
- **Methode:** Algerischen Hausmäusen *(Mus spretus)* wurden Eicheln angeboten, die teilweise von Rüsselkäferlarven befallen waren. Erfahrene, im Freiland gefangene Mäuse verschmähten die befallenen Eicheln; naive, in Gefangenschaft aufgewachsene Mäuse unterschieden zunächst nicht zwischen den beiden Typen von Eicheln. Nachdem sie 15 Tage lang infestierte und intakte Eicheln zu fressen bekommen hatten, wurden naive Mäuse erneut getestet.



- **Ergebnis:** Wildfänge präferierten intakte Eicheln *(schwarz)* und solche, die noch Larven enthielten *(dunkelgrau)* gegenüber leeren Eicheln *(hellgrau)*, die bereits von den Larven verlassen wurden; Eicheln, denen experimentell ein kleines Loch verpasst wurde, um Larvenbefall zu simulieren *(weiß)*, wurden ebenfalls häufig gefressen. Naive Mäuse diskriminierten spontan nicht zwischen den verschiedenen Typen von Eicheln *(Mitte)*; nach einer zweiwöchigen Lernphase zeigten sie aber dasselbe Muster wie erfahrene Mäuse *(rechts)*.

- **Schlussfolgerung:** Individuell erworbene Erfahrung mit Eicheln unterschiedlicher Qualität beeinflusst die Nahrungswahl dieser Mäuse. Wenn sich Nahrung zwischen Jahren oder Bäumen in ihrer Qualität unterscheidet, haben Tiere mit dieser Lernfähigkeit einen Vorteil bei der effizienten Nahrungswahl.

(Muñoz und Bonal 2008; Quelle Algerische Hausmaus: Alberto Muñoz)

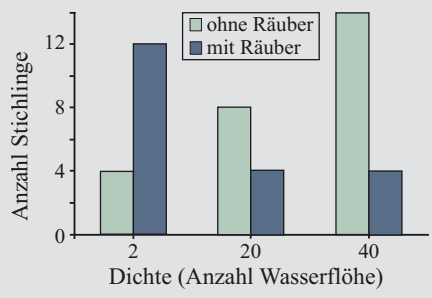
(2) Ökologische Faktoren Bei vielen Tieren beeinflusst das **Prädationsrisiko,** wo und wie lange sie nach Nahrung suchen. Wenn es ein Prädationsrisiko gibt, sehen sich die betroffenen Individuen einem Tradeoff zwischen fressen und gefressen werden gegenüber. In diesem Fall müssen sie Wachsamkeit und Nahrungssuche gegeneinander abwägen, wobei die Art der Nahrung und die Gruppengröße neben dem akuten Hungerzustand einen modulierenden Einfluss auf diese Entscheidung ausüben (► Box 6.3). Bei chronischem Räuberrisiko können die Konsequenzen der Bedrohung weit über das aktuelle Nahrungsverhalten hinausgehen und sogar Aspekte der Life History beeinflussen. So verbrachten Kaulquappen, die mit räuberischen Libellenlarven zusammen aufwuchsen, im Vergleich mit Kontrolltieren unabhängig von ihrem Hungerzustand weniger Zeit an Orten mit Nahrung und zeigten verzögertes Wachstum und spätere Metamorphose (van Buskirk und McCollum 2000).

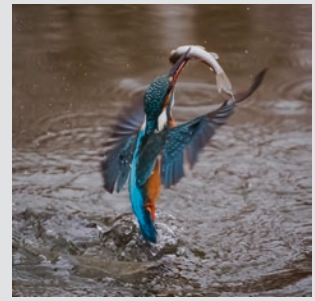
6

Box 6.3

Prädationsrisiko und Fressverhalten

- **Frage:** Beeinflusst das (wahrgenommene) Prädationsrisiko das Fressverhalten?
- **Hintergrund:** Die Nahrungsaufnahme muss mit dem Prädationsrisiko abgewogen werden, da die Aufmerksamkeit nicht gleichzeitig auf die Nahrung und mögliche Gefahren gerichtet werden kann. Stichlinge *(Gasterosteus aculeatus),* die Wasserflöhe in unterschiedlichen Dichten (Verwirrungseffekt bei höheren Dichten, ► Abschn. 7.3) jagen, sind unterschiedlich aufmerksam.
- **Methode:** Stichlinge wurden einzeln in ein Aquarium gegeben, in dem sich fünf Kompartimente mit unterschiedlichen Dichten an Wasserflöhen befanden. Gemessen wurden der Aufenthaltsort der Stichlinge sowie die Anzahl der gefressenen Wasserflöhe. Bei der Hälfte der Versuche wurde die Silhouette eines Eisvogels über das Aquarium geflogen.





- **Ergebnis:** Stichlinge hielten sich häufiger in Kompartimenten mit höheren Dichten an Wasserflöhen auf *(grün),* wo sie auch höhere Fressraten hatten. Nach Präsentation der

Räuberattrappe wurden Kompartimente mit geringerer Dichte bevorzugt *(blau)* und wurde weniger gefressen.

- **Schlussfolgerung:** Das subjektiv wahrgenommene Risiko, einem Räuber ausgesetzt zu sein, führt zu Verhaltensreaktionen, die bessere Aufmerksamkeit ermöglichen, aber die Nahrungsaufnahme kompromittieren.

(Milinski und Heller 1978; Eisvogel: © Robert Balog/Pixabay).

(3) Soziale Faktoren Das Finden von Nahrung kann durch **Kommunikation** mit Artgenossen erheblich erleichtert werden. Das bekannteste Beispiel dafür ist der Bienentanz, mit dem Arbeiterinnen ihren Stockgenossinnen Richtung, Entfernung, Art und Ergiebigkeit von Nahrungsquellen signalisieren (► Abschn. 5.2). In ähnlicher Weise setzen die meisten Ameisen Duftstoffe ein, um den Rückweg zwischen einer Nahrungsquelle und ihrem Stock zu markieren. Die rekrutierten Schwestern finden dann mit Hilfe dieser Ameisenstraße rasch und genau ans Ziel. Aktive Rekrutierung zu einer Futterquelle ist bei Wirbeltieren dagegen selten. Es wurde gleichwohl beschrieben, dass beispielsweise Raben *(Corvus corax)*, Hühner *(Gallus gallus)* oder Schimpansen *(Pan troglodytes)*, die etwas Fressbares gefunden haben, ihre Artgenossen mit Futterrufen anlocken. Die Vorteile dieses Rufens sind, im Gegensatz zu den entsprechenden Signalen der sozialen Insekten, aber nicht offensichtlich, da dabei das Risiko besteht, gefundene Nahrung an nichtverwandte Konkurrenten zu verlieren.

Es gibt auch einige Hinweise darauf, dass Ansammlungen von Tieren als **Informationszentren** fungieren können, von denen aus bei der Nahrungssuche weniger erfolgreiche Tiere anderen Artgenossen zu einer Nahrungsquelle folgen. Dieses Phänomen wurde unter anderem an Vogelarten untersucht, die in Kolonien brüten. In einem Experiment mit Krähen *(Corvus corone)* wurden mehrere Tiere gefangen und für einige Tage in einer Voliere gehalten. Die Hälfte von ihnen wurde abends in der Nähe von Schlafbäumen von Krähen freigelassen, die gerade eine ergiebige Futterquelle (einen toten Elch) entdeckt hatten. Sie folgten alle ihren Schlafgenossen am nächsten Morgen zu dieser Futterquelle. Im Unterschied dazu fanden nur etwa ein Viertel der anderen Krähen, die bei einer anderen Schlafgruppe freigelassen wurden, von alleine eine Futterquelle (Marzluff et al. 1996). Daraus kann geschlossen werden, dass in der Schlafgruppe Informationen über Nahrungssucherfolg ausgetauscht wurden; über die dabei beteiligten Mechanismen gibt es allerdings noch keine Klarheit.

Von allen sozialen Faktoren wird die individuelle Nahrungsaufnahme am stärksten durch **Nahrungskonkurrenz** mit Artgenossen beeinflusst, da diese identische Bedürfnisse und Strategien besitzen. Da Nahrungskonkurrenz weitreichende Konsequenzen für das Sozialverhalten haben kann, bespreche ich diese als Nächstes etwas ausführlicher.

6.3 Nahrungskonkurrenz

Konkurrenz um Nahrung zwischen Mitgliedern derselben Art kann sehr unterschiedliche Formen annehmen, wobei ein Großteil dieser Variabilität von Merkmalen der Futterquelle abhängen, um die konkurriert wird. Genauso variabel sind die Konsequenzen der Nahrungskonkurrenz, welche unter anderem die räumliche Verteilung von Individuen als auch deren Sozialbeziehungen beeinflusst.

6.3.1 Formen und Ursachen von Nahrungskonkurrenz

Infolge von Konkurrenz mit Artgenossen reduziert sich per Definition die Nahrungsaufnahmerate eines Individuums. Die beiden Formen der zugrunde liegenden Konkurrenz variieren dabei kontinuierlich, wobei sich die relativen Anteile indirekter und direkter Konkurrenz gegenläufig verändern. Direkte **Interferenzkonkurrenz** *(contest competition)* liegt immer dann vor, wenn Individuen Artgenossen mit Hilfe von Aggression aktiv von Nahrungsquellen vertreiben oder ausschließen. Löwen vertreiben andere Rudelmitglieder von einer Beute durch Drohen, Angreifen und Verjagen. Indirekte **Ausbeutungskonkurrenz** *(scramble competition)* ist dagegen dadurch charakterisiert, dass manche Individuen Zugang zu Nahrungsressourcen verlieren, weil andere Tiere diese bereits gefunden oder aufgebraucht haben; es findet aber kein direkter Wettbewerb statt. Diese Form der Nahrungskonkurrenz tritt bei Zebras und anderen Herbivoren auf, die friedlich nebeneinander fressen, aber jedes gefressene Grasbüschel steht für ein anderes Herdenmitglied eben nicht mehr als Nahrung zur Verfügung.

Das jeweils vorherrschende **kompetitive Regime** wird von der Größe sowie der räumlichen und zeitlichen Verteilung einer Nahrungsressource – die zusammen ihre Verteidigbarkeit bestimmen – festgelegt (◘ Tab. 6.2). Wenn Nahrungsquellen von intermediärer Größe sind, räumlich geklumpt und zeitlich gleichmäßig verteilt vorkommen, kommt es zur Interferenzkonkurrenz. Bei Nahrungsressourcen, die andere Kombinationen dieser Merkmale aufweisen, kommt es zur Ausbeutungskonkurrenz. Diese Faktoren müssen natürlich immer in Relation zur Körpergröße der betreffenden Tierart betrachtet werden.

Außerdem ist für das jeweilige kompetitive Regime entscheidend, ob Tiere alleine oder in Gruppen Nahrung aufnehmen (◘ Tab. 6.3). Ein solitäres Individuum kann unabhängig entscheiden, ob und wie lange es eine Ressource nutzen will, solange Ressourcen so verteilt und gestaltet sind, dass es nur zu Ausbeutungskonkurrenz kommt. Einbußen kommen nur dadurch zustande, dass von Konkurrenten verbrauchte Ressourcen

◘ **Tab. 6.2** Charakteristika von Ressourcen und deren Konsequenzen für Verteidigbarkeit und Konkurrenz. Bei Größe, räumlicher und zeitlicher Verteilung handelt es sich um kontinuierliche Variablen, die aus heuristischen Gründen kategorisiert werden

Größe	Verteilung im Raum	Verteilung in der Zeit	Verteidigbar?	Konkurrenz
Klein	Zerstreut	Geklumpt	Nein	**Ausbeutung**
Mittel	Geklumpt	Gleichmäßig	Ja	**Interferenz**
Groß	Zerstreut	Geklumpt	Nein	**Ausbeutung**

◘ **Tab. 6.3** Die wichtigsten sozialen Determinanten von Ausbeutung- und Interferenzkonkurrenz um Nahrung innerhalb und zwischen Gruppen sowie bei solitären Tieren

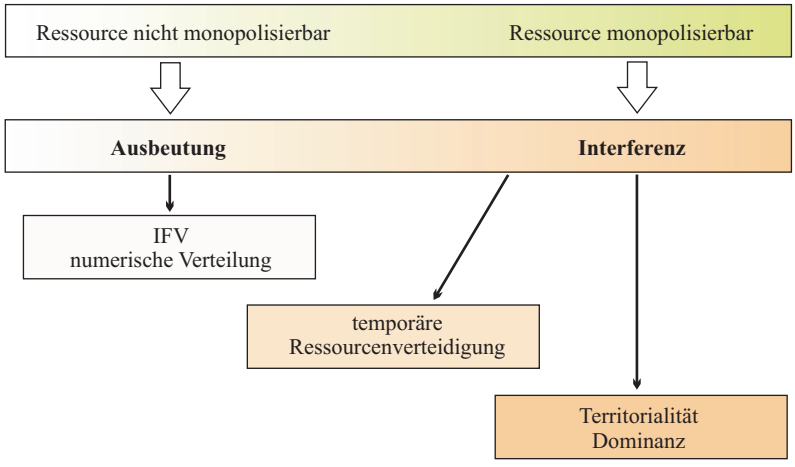
	Innerhalb Gruppen	Zwischen Gruppen	Solitäre Tiere
Ausbeutung	Gruppengröße	Populationsdichte (hoch)	Populationsdichte
Interferenz	Dominanz	Nahrungsverteilung & Populationsdichte	Populationsdichte & Territorialität

einem Individuum nicht mehr zur Verfügung stehen, so dass die Intensität der Konkurrenz allein durch die Populationsdichte bestimmt wird. Wenn Nahrungsressourcen dagegen verteidigbar sind, bestimmt ebenfalls die Populationsdichte die Größe der einzelnen Territorien. Bei in Gruppen lebenden Tieren nimmt die Intensität der Ausbeutungskonkurrenz mit der Gruppengröße zu, da in einem gegebenen Gebiet mehr Tiere dieselbe Menge an Nahrung teilen müssen. Ausbeutungskonkurrenz zwischen Gruppen gibt es nur, wenn diese überlappende Streifgebiete haben und die Populationsdichte hoch ist. Interferenzkonkurrenz zwischen Gruppen ist von der Populationsdichte in Relation zur Nahrungsverteilung abhängig. Bei entsprechender Ressourcenverteilung kann es demnach vorteilhaft sein, Nahrung zusammen mit anderen Artgenossen zu nutzen und zu verteidigen. Das Ausmaß an Interferenzkonkurrenz innerhalb einer Gruppe reflektiert die Effekte von Dominanzhierarchien; die Intensität der Konkurrenz ist dabei positiv mit der Steilheit der Dominanzhierarchie korreliert.

6.3.2 Konsequenzen der Nahrungskonkurrenz

Unterschiedliche Formen und Intensitäten der Nahrungskonkurrenz haben sowohl Konsequenzen für die räumliche Verteilung von Individuen als auch für deren Sozialbeziehungen. Die Verteidigbarkeit von Nahrungsquellen ist dabei letztendlich die entscheidende Determinante, da sie das Konkurrenzregime bestimmt (◘ Abb. 6.10).

Wenn Ressourcen zwischen konkurrierenden Tieren prinzipiell geteilt werden können, ist zu erwarten, dass sich Individuen dabei so im Raum verteilen, dass jedes Tier seine Nahrungsaufnahme maximiert. Wenn sich Individuen dabei ohne Einschränkungen bewegen können, kommt es zu einer **ideal freien Verteilung** (Fretwell und Lucas 1969). Sie kommt dadurch zustande, dass die Qualität einer Nahrungsquelle mit zunehmender Anzahl von Konkurrenten abnimmt (◘ Abb. 6.11). Wenn es eine heterogene Verteilung von Nahrungsquellen unterschiedlicher Qualität gibt, ist nämlich zu erwarten, dass das erste Nahrung suchende Individuum sich



◘ **Abb. 6.10** Schematische Darstellung der Beziehungen zwischen Ressourcenqualität auf Konkurrenzregime, räumlicher Verteilung und Sozialbeziehungen von Individuen. (IFV = ideal freie Verteilung)

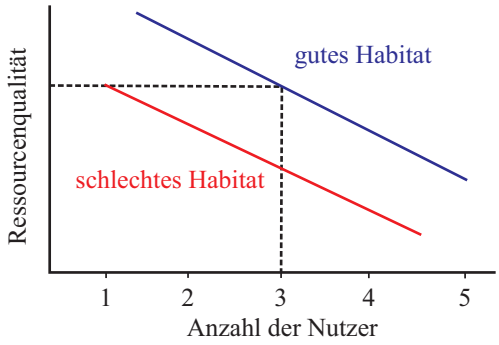


Abb. 6.11 Ideal freie Verteilung. Die Qualität einer Ressource nimmt mit zunehmender Anzahl der sie nutzenden Individuen ab. Wenn es Qualitätsunterschiede zwischen Habitaten (oder *feeding patches*) gibt („gutes" bzw. „schlechtes" Habitat), ergeben sich Äquivalenzen zwischen diesen. In diesem hypothetischen Beispiel findet das dritte Individuum als dritter Nutzer des guten Habitats genauso gute Bedingungen vor wie als alleiniger Nutzer des schlechten Habitats

an die profitabelste Nahrungsquelle begibt. Wenn N weitere Individuen dasselbe tun, ist irgendwann der Punkt erreicht, an dem sich der durchschnittliche individuelle Ertrag soweit reduziert hat, dass es für das N + 1te Individuum besser ist, die zweitbeste Nahrungsquelle zu nutzen usw. Die Zahl der gleichzeitig fressenden Tiere sollte sich also zwischen den verschiedenen Nahrungsquellen in Abhängigkeit von deren Qualität einpendeln, so dass eine Situation entsteht, in der kein Individuum einen Vorteil aus einem Wechsel an eine andere Nahrungsquelle gewinnen kann. Diese Gleichgewichtssituation wird als ideal freie Verteilung bezeichnet.

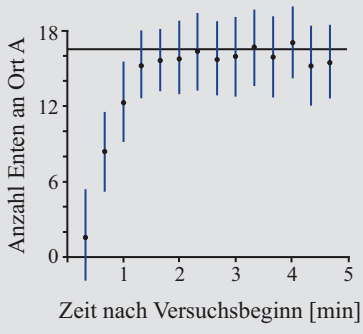
Im einfachsten Fall einer ideal freien Verteilung erwartet man, dass alle Konkurrenten identische Nahrungsaufnahmeraten haben. Eine wichtige Annahme besteht daher darin, dass alle Nahrungsquellen einen kontinuierlichen Input an Ressourcen haben. Eine solche Situation findet sich zum Beispiel in Fließgewässern, in denen Fische mit der Strömung angeschwemmte Nahrung aufnehmen. In einem inzwischen klassischen Experiment hat Milinski (1979) überprüft, ob sich Stichlinge entsprechend diesen Vorhersagen ideal frei zwischen zwei Ressourcen verteilen. Er tropfte in Aquarien mit sechs Stichlingen *(Gasterosteus aculeatus)* an den beiden Enden Wasserflöhe in unterschiedlichen Raten ins Becken. Wenn an einem Ende doppelt so viele Wasserflöhe eingegeben wurden wie am anderen, verteilten sich die Fische entsprechend der Profitabilität der beiden Futterstellen: also vier am Ende mit der höheren Eingaberate und zwei auf der anderen Seite. Bei jeder anderen Verteilung der Fische täte mindestens ein Individuum besser daran, die Seite zu wechseln. Wenn die Eingaberaten der beiden Seiten getauscht wurden, änderten die Stichlinge auch innerhalb weniger Minuten ihre Verteilung. Das heißt, die numerische Verteilung der Fische folgte tatsächlich den Vorhersagen einer idealen freien Verteilung (s. auch ► Box 6.4).

Box 6.4

„Ideal freie Enten"

- **Frage:** Wie verteilen sich Stockenten *(Anas platyrhynchos)* zwischen zwei Futterstellen mit unterschiedlicher Profitabilität?
- **Hintergrund:** Das Modell der ideal freien Verteilung macht Vorhersagen über die Verteilung von Individuen zwischen Ressourcen unterschiedlicher Qualität. Wenn keine anderen Faktoren wirksam sind, sollten sich Individuen so zwischen Ressourcen verteilen, dass jedes Individuum denselben Gewinn erzielt.
- **Methode:** 33 Stockenten auf einem Teich wurden an zwei 20 m voneinander entfernten Stellen mit kleinen Brotstückchen gefüttert. Die Profitabilität der beiden Futterstellen

wurde durch unterschiedliche Fütterungsraten kontrolliert und die Zahl der Enten an beiden Stellen über 5 min gezählt.



- **Ergebnis:** Wenn die Profitabilität beider Stellen identisch war, wurden im Durchschnitt 16,5 Enten an jeder Fütterungsstelle erwartet (horizontale Linie). Innerhalb der ersten 2 min hatten sich die Enten entsprechend dem vorhergesagten Verhältnis zwischen den beiden Fütterungsstellen verteilt.
- **Schlussfolgerung:** Die Verteilung von Enten zwischen verschiedenen Ressourcen lässt sich mit dem Konzept der ideal freien Verteilung vorhersagen. Allerdings variiert in diesem Fall die individuelle Fressrate aufgrund von Dominanzbeziehungen, so dass die tatsächlichen Gewinne nicht exakt identisch sind.

(Harper 1982; Quelle Entenfütterung: Peter Kappeler)

Das Verhalten von Tieren in freier Natur wird in dieser Hinsicht aber durch mindestens drei Faktoren kompliziert. Erstens verschlechtern sich viele natürliche Ressourcen mit zunehmender Nutzung in ihrer Qualität und werden nicht schnell genug erneuert, um die Annahme des kontinuierlichen Inputs zu gewährleisten. Realistische Modelle müssen also auch die Erneuerungsrate der Ressource mitberücksichtigen. Zweitens können sich unterschiedliche Habitate auch in ihrem Prädationsrisiko für Nahrung suchende Individuen unterscheiden, so dass sie möglicherweise gezwungen werden, beide Faktoren gegeneinander abzuwägen. Schließlich sind nicht alle Individuen gleich starke Konkurrenten; es gibt individuelle Unterschiede in der Wettbewerbsfähigkeit. Größere, stärkere oder dominante Tiere können unter Umständen eine Nahrungsquelle ganz oder teilweise für sich monopolisieren und andere Artgenossen in schlechtere Gebiete abdrängen. Hier manifestiert sich **temporäre Territorialität.**

Wenn Ressourcen monopoliert werden können, hat dies sowohl Konsequenzen für die Sozialbeziehungen zwischen Individuen als auch für deren räumliche Verteilung:

Erstens: Wenn es zu regelmäßigen Interaktionen zwischen denselben Individuen kommt, haben interindividuelle Unterschiede in der Größe, Stärke, Ausdauer, Schnelligkeit, Erfahrung oder Motivation einen Einfluss auf die Intensität und potentiellen Kosten der Interferenzkonkurrenz. Aufgrund dieser Unterschiede können sich **Dominanzbeziehungen** bilden, die Asymmetrien zwischen Kontrahenten formalisieren und es erlauben, die Kosten der Konkurrenz zu reduzieren, wenn damit verbundene Regeln und Signale beachtet.

Da die Fitness von Weibchen vornehmlich durch Zugang zu Nahrung limitiert wird, hat Nahrungskonkurrenz vor allem Bedeutung für die Sozialbeziehungen zwischen Weibchen; Männchen bilden dagegen Dominanzbeziehungen vor allem dazu aus, Zugang zu paarungsbereiten Weibchen zu regeln (► Abschn. 8.3). Dominanzbeziehungen können sich nicht nur zwischen solitären Individuen und zwischen den Mitgliedern einer Gruppe, sondern auch zwischen benachbarten Gruppen bilden (Holekamp und Strauss 2016).

Zweitens hat Interferenzkonkurrenz auch Konsequenzen für die räumliche Verteilung von solitären Tieren oder ganzen Gruppen. Wenn ein Tier zwar ein umschriebenes Gebiet nutzt, dieses aber nicht verteidigt und es von Nachbarn teilweise mitgenutzt wird, spricht man von dessen **Streifgebiet** *(home range)*. **Territorialität** existiert immer dann, wenn Individuen oder soziale Einheiten einer Art weiter voneinander im Raum verteilt sind als dies durch Zufall zu erwarten wäre. Ob und in welcher Form Nahrungsressourcen ökonomisch verteidigt werden können, wird von Verhaltensökologen als Ergebnis einer Kosten-Nutzen-Abwägung analysiert, bei der vier Eigenschaften der Ressource eine wichtige Rolle spielen.

Erstens ist die Qualität der Ressource bedeutsam. Qualität ist unter anderem durch unterschiedlichen Energiegehalt und Inhaltsstoffe charakterisiert, und energiereiche Nahrungsquellen (z. B. Früchte oder Blüten) sollten daher eher verteidigt werden als energiearme (z. B. Gras oder Blätter).

Zweitens variieren Nahrungsressourcen auch in ihrer Quantität: entweder durch Unterschiede in ihrer Größe oder Menge. Wenn die Ressourcenquantität zunimmt, wird deren Verteidigbarkeit immer geringer und umgekehrt. Die Verteidigbarkeit bemisst sich dabei natürlich immer in Relation zur Körpergröße der betreffenden Art.

Drittens ist die Verteilung einer Nahrungsquelle im Raum (gleichmäßig, zufällig oder geklumpt) bei der Erklärung ihrer Verteidigbarkeit bedeutsam. Eine gegebene Nahrungsmenge kann von einem Individuum verteidigbar sein, wenn sie sich geklumpt an einem Ort befindet. Sobald dieselbe Menge aber über eine größere Fläche in mehrere kleine Einheiten verteilt wird, ist sie nicht mehr zu verteidigen.

Schließlich kann auch die zeitliche Verteilung einer Ressource gleichmäßig oder geklumpt sein. Wenn es sich um Variabilität auf der Ebene eines Jahres handelt, spricht man von Saisonalität, aber natürlich kann für unterschiedliche Tiergruppen zeitliche Variabilität auf anderen Skalen (Tage, Monate) von Bedeutung sein. Wenn eine bestimmte Nahrungsquelle gleichmäßig über einen bestimmten Zeitraum verfügbar wird, ist sie theoretisch ebenfalls leichter zu verteidigen, als wenn dieselbe Menge an Ressource zu einem Zeitpunkt gehäuft verfügbar wird.

Diese vier Faktoren fließen daher auch in die Bestimmung der optimalen Territoriumsgröße ein (Gill und Wolf 1975; ► Abschn. 2.2).

Wenn ein Individuum aus natürlichen Gründen oder für ein Experiment aus seinem Territorium verschwindet, wird sein Platz in vielen Fällen in kürzester Zeit von einem anderen Tier eingenommen, das entweder aus einem schlechteren Gebiet „umzieht“ oder bislang als nichtterritorialer Vagabund *(floater)* unterwegs war. Die teilweise faszinierende Geschwindigkeit dieser Wiederbesetzungen zeigt, dass viele Territoriumsinhaber ständig mit der Verteidigung ihres Gebietes beschäftigt sein müssen. Direkte Aggression in Begegnungen zwischen Konkurrenten ist dabei der am häufigsten eingesetzte Mechanismus. Bei diesen Auseinandersetzungen sind physische Merkmale zumeist für den Erfolg ausschlaggebend. Da diese Interaktionen immer mit einem Verletzungsrisiko behaftet sind, haben sich im Laufe der Evolution auch ritualisierte Kommunikationssignale *(displays)* in

den verschiedenen Sinnesmodalitäten entwickelt, die in diesem Kontext eingesetzt werden und Artgenossen auf existierende Territoriumsgrenzen hinweisen.

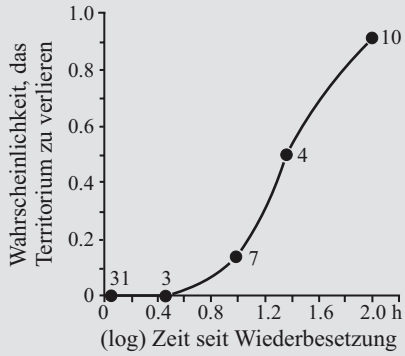
Territorialität findet sich bei solitären, aber auch bei paar- oder gruppenlebenden Arten. Ökonomische Analysen sind für Individuen leicht nachvollziehbar, auch wenn sie in der Praxis oft schwierig durchzuführen sind. Wenn aber zwei oder mehr Individuen zusammenleben, müssen sowohl ihre individuellen Vor- und Nachteile als auch die Effekte ihres Zusammenlebens bei der Analyse von Territorialität berücksichtigt werden. Benötigen zum Beispiel zwei Tiere ein doppelt so großes Territorium wie ein einzelnes Individuum und lässt sich ein gemeinsames Territorium mit weniger Pro-Kopf-Aufwand verteidigen? In größeren Gruppen gibt es zudem die Gefahr, dass manche Individuen andere die Kosten der Verteidigung allein tragen lassen, aber trotzdem die Vorteile des Ressourcenzugangs für sich in Anspruch nehmen; es entsteht ein Kollektivhandlungsproblem *(collective action problem)*. So kann z. B. in Paaren oder Gruppen nur ein Geschlecht für die Verteidigung zuständig sein, oder manche Individuen beteiligen sich sehr viel häufiger als andere.

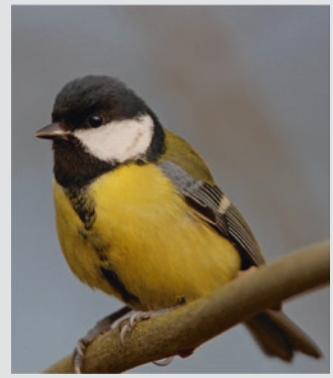
Schließlich existiert auch Variation darin, wie intensiv, erfolgreich und nachhaltig Territorien verteidigt werden. Diese Variation wird neben Unterschieden in individuellen Merkmalen wie Größe oder Motivation auch durch bestimmte Regeln beeinflusst. In diesem Kontext wurde beispielsweise der „Lieber-Feind-Effekt" *(dear enemy phenomenon)* beobachtet. Er beschreibt den Fall, dass territoriale Auseinandersetzungen zwischen bekannten Nachbarn weniger intensiv sind und seltener eskalieren, als wenn ein fremder Eindringling gestellt wird. Dadurch profitieren alle Territoriumsinhaber, da die Kosten für die Verteidigung eines Territoriums nach dessen Etablierung auf diese Weise gesenkt werden. Umgekehrt erhöht sich für den Inhaber nach dieser Grundinvestition der Wert eines Territoriums (aufgrund der reduzierten Unterhaltskosten), so dass diese erhöhte Motivation zum Ressourcenverteidigungspotential des Inhabers beiträgt. Dementsprechend gewinnen die Residenten territoriale Auseinandersetzungen sehr viel häufiger als Eindringlinge (► Box 6.5). Diesen Effekt findet man auch bei gruppenlebenden Arten, und zwar unabhängig von der jeweiligen Gruppengröße (Koch et al. 2016).

Box 6.5

Territorialverteidigung bei Kohlmeisen

- **Frage:** Hängt der Ausgang von Kämpfen zwischen Territoriumsbesitzern und Eindringlingen – hier bei Kohlmeisen *(Parus major)* – davon ab, wer das Territorium besitzt?
- **Hintergrund:** Territoriumsinhaber können Eindringlinge in der Regel abwehren. Das könnte daran liegen, dass Residente 1) ein höheres Ressourcenverteidigungspotential haben, also z. B. stärker sind, 2) mehr zu gewinnen haben, oder dass es 3) eine arbiträre Konvention gibt, die Residente bevorzugt.
- **Methode:** In einer Serie von Entfernungsexperimenten wurden Kohlmeisenpaare von ihrem Territorium gefangen und nach 1 bis 6 Tagen dort wieder freigelassen. Gemessen wurden die Geschwindigkeit der Besetzung des freien Territoriums durch ein anderes Paar sowie die Kämpfe zwischen beiden Paaren.





6

- **Ergebnis:** Kämpfe zwischen Residenten und den „Nachrückern" waren länger und intensiver als deren Auseinandersetzungen mit etablierten Nachbarn oder normalen Eindringlingen. Die Zeit, welche die Nachrücker schon auf dem Territorium verbracht hatten, beeinflusste sowohl die Intensität der Kämpfe als auch die Wahrscheinlichkeit, die früheren Residenten zu besiegen.*
- **Schlussfolgerung:** Territoriale Residenten gewinnen gegen Eindringlinge nicht, weil sie stärker sind oder es eine entsprechende Konvention gibt, sondern weil sie mehr zu gewinnen haben. Als etablierte Residenten profitieren sie nämlich von geringeren Verteidigungskosten gegen etablierte Nachbarn.

(Krebs 1982; Quelle Kohlmeise: Andreas Klein)
*Wahrscheinlichkeit von Residenten, das Territorium zu verlieren, als Funktion der (log) Dauer seit der Wiederbesetzung durch Nachrücker.

6.4 Tier-Pflanze-Interaktionen

Da die große Mehrzahl der Tierarten sich ganz oder teilweise von pflanzlicher Nahrung ernährt, kam es im Laufe der Evolution zu Wettrennen oder wechselseitigen Anpassungen zwischen Tieren und Pflanzen. Zwei Aspekte sind in diesem Zusammenhang von besonderer evolutionärer Bedeutung: die Herbivorie sowie die Instrumentalisierung von Tieren bei der Fortpflanzung von Pflanzen (◘ Abb. 6.12). In beiden Bereichen findet eine intensive Kommunikation zwischen Pflanzen und ihren Besuchern statt.

6.4.1 Evolution von Herbivorie

Zwischen Pflanzen und herbivoren Tieren gibt es einen fundamentalen Interessenskonflikt, der seit Jahrmillionen ein **evolutionäres Wettrennen** antreibt. Herbivore beziehen ihre Energie und Nährstoffe ganz oder teilweise aus pflanzlichem Material. Dazu fressen sie Teile von Wirtspflanzen oder zerstören sie sogar ganz. Viele Pflanzen müssen sich in diesem Zusammenhang nicht nur mit einer, sondern mit einer Vielzahl von Tierarten auseinandersetzen, die ihre Wurzeln, Stämme, Blätter, Blüten oder Samen beschädigen. Die betroffenen Pflanzen erfahren dadurch zum Teil massive Fitnesseinbußen, da durch diese Zerstörung ihre Fähigkeit, zu überleben, zu wachsen und sich fortzupflanzen, erheblich eingeschränkt werden kann. Es ist daher nicht verwunderlich, dass natürliche Selektion eine Reihe von Abwehrmechanismen bei Pflanzen hervorgebracht hat, mit denen sie sich gegen Herbivoren zur Wehr

Abb. 6.12 Herbivorie, Bestäubung und Samenausbreitung sind die evolutionär bedeutsamsten Aspekte von Tier-Pflanze-Interaktionen. Blätter fressende Giraffen *(Giraffa camelopardalis rothschildi)*, Blüten besuchende Insekten sowie Früchte fressende Amseln *(Turdus merula)* liefern Beispiele für diese Interaktionen. (Quelle Giraffe: Ulrike Walbaum, Hummel: © Myriam Zilles/Pixabay, Amsel: © Johann van der Geest/Pixabay)

setzen. Dabei kann es sich um mechanische (z. B. Stacheln, Dornen oder Nesseln) oder chemische Anpassungen handeln (Carmona et al. 2011).

Die chemische Abwehr von Pflanzen beruht auf der Produktion von unverträglichen oder giftigen Inhaltsstoffen. Diese Inhaltsstoffe werden zumeist vom sekundären Stoffwechsel der Pflanzen selbst produziert und werden als Stickstoff- oder Kohlenstoff-basiert klassifiziert. Die wichtigsten Stoffklassen in diesem Zusammenhang sind die ca. 10.000 Alkaloide, die von Aminosäuren abgeleitet sind und eine hohe Affinität für tierische Neurotransmitterrezeptoren besitzen und daher meist eine (dosisabhängige) toxische Wirkung haben. Aufgrund ihres bitteren Geschmacks induzieren sie eine abstoßende Wirkung gegenüber potentiellen Herbivoren. Die zweite funktionell wichtige Gruppe toxischer Pflanzeninhaltsstoffe sind die Terpenoide, von denen über 20.000 bekannt sind. Da Alkaloide stickstoffhaltig sind, bedeutet deren Abfluss aus den primären, häufig Stickstoff-limitierten Stoffwechselprozessen zusammen mit dem Verbrauch an energiehaltigen Co-Faktoren (ATP usw.), dass die chemische Abwehr mit energetischen Kosten verbunden ist. Viele Pflanzen sehen sich daher mit einem Trade-off zwischen Wachstum und Verteidigung konfrontiert und können nicht beliebig in ihre chemische Verteidigung investieren.

Auf der Seite der Herbivoren gibt es entsprechende **Gegenselektion** auf Fähigkeiten, diese pflanzlichen Abwehrmechanismen zu umgehen oder unschädlich zu machen. So gibt es Gegenanpassungen im Bereich der Entwicklung von Kauwerkzeugen, die auch mit besonders harten, zähen oder mechanisch geschützten Strukturen erfolgreich umgehen können. Gegen manche pflanzliche Inhaltsstoffe sind auch physiologische Detoxifikationsmechanismen entstanden. Wenn ein solcher Mechanismus entwickelt wird, kann er aber den alleinigen Zugang zu einer Pflanzenart ermöglichen. Die Raupen des Monarchfalters *(Danaus plexippus)* können nicht nur die Herzglykoside der Seidenpflanzen erfolgreich

detoxifizieren, sondern sie können diese zum eigenen Schutz vor räuberischen Vögeln umwandeln und einsetzen (Zalucki und Malcolm 1999).

6.4.2 Tier-Pflanze-Mutualismus

Ein zweiter, aus evolutionärer Sicht wichtiger Aspekt der Interaktion zwischen Tieren und Pflanzen betrifft deren mutualistische Beziehungen im Kontext der Bestäubung von Samenpflanzen sowie der Ausbreitung ihrer Samen. Bei der Bestäubung ihrer Blüten sind 80 bis 90 % der Angiospermen auf Insekten, Vögel oder Säugetiere angewiesen, wobei die Bestäuber ihrerseits jeweils zahlreiche Wirte besuchen. Manche Artenpaare von Pflanzen und Tieren haben sich aber auch in Bezug auf die Bestäubung aufeinander spezialisiert, wie zahlreiche Feigen und Feigenwespen. Bienen und Hummeln leben teilweise direkt von pflanzlichem Pollen; für andere, wie Schmetterlinge oder Kolibris, wird der Blütenbesuch durch Nektarien lohnend gemacht, die neben Zucker auch Aminosäuren bereitstellen. Die Übertragung von Pollen zwischen verschiedenen Pflanzen ist daher aus Sicht der Bestäuber oft nur ein unvermeidliches Nebenprodukt ihrer Nahrungssuche.

Der Reproduktionserfolg hängt bei vielen Pflanzen von der **Samenausbreitung** ab. Ihre Samen müssen an einen Ort gelangen, der für die Keimung und Entwicklung der jungen Pflanze optimale Voraussetzungen in Bezug auf Nährstoffe, Licht und Feuchtigkeit bietet und in der Regel vom Mutterbaum entfernt sein sollte, da dieser identische Ansprüche hat und daher mit seinem Nachwuchs konkurriert (Gelmi-Candusso et al. 2017). Manche Pflanzen verbreiten ihre Samen mit dem Wind (Anemochorie), in der Hoffnung, dass bei dieser Zufallsverteilung manche Samen an einen geeigneten Ort kommen. Bei der Verbreitung anderer Samen spielen Tiere die entscheidende Rolle (Zoochorie). In diesem Zusammenhang sind ebenfalls zahlreiche Anpassungen bei Pflanzen entstanden, welche die Wahrscheinlichkeit der Ausbreitung ihrer Samen erhöht. Dazu zählen mechanische Strukturen wie Widerhaken, die sich am Körper von größeren Tieren verfangen können, sowie Belohnungen in Form von energiereichen Verpackungen der Samen in Früchten oder Beeren, die frugivoren Tieren als Nahrung dienen.

In den meisten Fällen werden die Samen beim Fressen nicht beschädigt und fern vom Mutterbaum mit Dünger versehen abgesetzt. Aus Sicht des Tieres besteht der Vorteil dieses Arrangements darin, dass die Frucht, der Fettkörper an den Samen (Elaiosomen) oder die Samen selbst (Nüsse) Energiequellen darstellen. Für die Pflanze besteht der Vorteil darin, dass die Samen von der Mutterpflanze weg transportiert werden und damit möglicherweise neue Gebiete kolonisiert werden können und dass dadurch Konkurrenz mit dem eigenen Nachwuchs um dieselben Ressourcen vermieden wird. Samenausbreitung durch Tiere ist daher auch ein wichtiger Mechanismus zur Erhaltung von Biodiversität, wie am Beispiel der Verbreitung von Früchten tropischer Bäume durch Vögel (Bleher und Böhning-Gaese 2001), Fledermäuse (Giannini und Kalko 2004) und Primaten (Ganzhorn et al. 1999) besonders deutlich wird.

6.5 Zusammenfassung

Die ausreichende Versorgung eines Organismus mit Energie und Nährstoffen ist unabdingbare Voraussetzung für dessen Wachstum, Überleben und Fortpflanzung. Um Zugang zu für sie erschließbare Nahrungsquellen zu erhalten, haben Tiere Anpassungen und

Präferenzen für bestimmte Habitattypen entwickelt. Innerhalb dieser generellen Präferenzen gibt es Variabilität in der Habitatnutzung auf kleineren räumlichen Skalen. Bei der Suche und Auswahl von geeigneter Nahrung in einem gewählten Habitat spielen neben sensorischen Fähigkeiten auch ökonomische Kosten-Nutzen-Abwägungen eine Rolle. Zahlreiche Überprüfungen einfacher Vorhersagen der *Optimal-foraging*-Theorie haben nahegelegt, dass Individuen bei der Nahrungswahl durch Abwägung mehrerer Merkmale versuchen, die Profitabilität der Nahrungsaufnahme zu maximieren. Aufgrund nahezu identischer Nahrungsbedürfnisse von Artgenossen ist Nahrungskonkurrenz unvermeidlich. Deren Form und Intensität wird wesentlich durch die räumliche und zeitliche Verteilung der Ressourcen bestimmt. Nahrungskonkurrenz kann entweder zu einer ideal freien Verteilung von Individuen zwischen benachbarten Nahrungsquellen, zur Ausbildung von Dominanzbeziehungen oder zu Territorialität führen. Da aufgrund der Nahrungspyramide die Mehrzahl der Tierarten hauptsächlich pflanzliche Nahrung nutzt, sind im Laufe der Evolution zahlreiche Interaktionen zwischen Tieren und Pflanzen im Kontext von Herbivorie, Bestäubung und Samenausbreitung entstanden.

Literatur

Bleher B, Böhning-Gaese K (2001) Consequences of frugivore diversity for seed dispersal, seedling establishment and the spatial pattern of seedlings and trees. Oecologia 129:385–394

Bolnick DI (2001) Interspecific competition favours niche width expansion in *Drosophila melanogaster*. Nature 410:463–466

Bond AB, Kamil AC (2002) Visual predators select for crypticity and polymorphism in virtual prey. Nature 415:609–613

Brumm H, Naguib M (2009) Environmental acoustics and the evolution of bird song. Adv Stud Behav 40:1–33

Carmona D, Lajeunesse MJ, Johnson MTJ (2011) Plant traits that predict resistance to herbivores. Funct Ecol 25:358–367

Charmantier A, McCleery RH, Cole LR, Perrins C, Kruuk LEB, Sheldon BC (2008) Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. Science 320:800–803

Charnov EL (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. Theoret Pop Biol 9:129–136

Coté J, Bestion E, Jacob S, Travis J, Legrand D, Baguette M (2017) Evolution of dispersal strategies and dispersal syndromes in fragmented landscapes. Ecography 40:56–73

Creel S, Winnie J Jr, Maxwell B, Hamlin K, Creel M (2005) Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. Ecology 86:3387–3397

de Roode JC, Lefèvre T, Hunter MD (2013) Self-medication in animals. Science 340:150–151

Economo EP, Narula N, Friedman NR, Weiser MD, Guénard B (2018) Macroecology and macroevolution of the latitudinal diversity gradient in ants. Nat Commun 9:1778

Eggers S, Griesser M, Nystrand M, Ekman J (2006) Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the Siberian jay. Proc R Soc Lond B 273:701–706

Fox RJ, Donelson JM, Schunter C, Ravasi T, Gaitán-Espitia JD (2019) Beyond buying time: the role of plasticity in phenotypic adaptation to rapid environmental change. Philos Trans R Soc Lond B 374:20180174

Fretwell SD, Lucas HL (1969) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. Acta Biotheor 19:16–36

Ganzhorn JU, Fietz J, Rakotovao E, Schwab D, Zinner D (1999) Lemurs and the regeneration of dry deciduous forest in Madagascar. Conserv Biol 13:794–804

Gelmi-Candusso TA, Heymann EW, Heer K (2017) Effects of zoochory on the spatial genetic structure of plant populations. Mol Ecol 26:5896–5910

Giannini NP, Kalko EKV (2004) Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. Oikos 105:209–220

Gill FB, Wolf LL (1975) Economics of feeding territoriality in the golden-winged sunbird. Ecology 56:333–345

Harley CDG (2011) Climate change, keystone predation, and biodiversity loss. Science 334:1124–1127

Harper DGC (1982) Competitive foraging in mallards: ‚ideal free' ducks. Anim Behav 30:574–584

Herrel A, Huyghe K, Vanhooydonck B, Backeljau T, Breugelmans K, Grbac I, Van Damme R, Irschick DJ (2008) Rapid large-scale evolutionary divergence in morphology and performance associated with exploitation of a different dietary resource. Proc Natl Acad Sci USA 105:4792–4795

Holekamp KE, Strauss ED (2016) Aggression and dominance: an interdisciplinary overview. Curr Opin Behav Sci 12:44–51

Holtmann B, Santos ESA, Lara CE, Nakagawa S (2017) Personality-matching habitat choice, rather than behavioural plasticity, is a likely driver of a phenotype-environment covariance. Proc Roy Soc B 284:20170943

Johnson MTJ, Munshi-South J (2017) Evolution of life in urban environments. Science 358:eaam8327

Keasar T, Rashkovich E, Cohen D, Shmida A (2002) Bees in two-armed bandit situations: foraging choices and possible decision mechanisms. Behav Ecol 13:757–765

Kerr JT et al (2015) Climate change impacts on bumblebees converge across continents. Science 349:177–180

Klopfer PH (1963) Behavioral aspects of habitat selection: the role of early experience. Wilson Bull 75:15–22

Koch F, Signer J, Kappeler PM, Fichtel C (2016) The role of the residence-effect on the outcome of intergroup encounters in Verreaux's sifakas. Sci Rep 6:28457

Krebs JR (1982) Territorial defence in the great tit *(Parus major)*: do residents always win? Behav Ecol Sociobiol 11:185–194

Kreuzer MP, Huntly NJ (2003) Habitat-specific demography: evidence for source-sink population structure in a mammal, the pika. Oecologia 134:343–349

Mabry KE, Stamps JA (2008) Dispersing brush mice prefer habitat like home. Proc R Soc Lond B 275:543–548

Marchand P, Garel M, Bourgoin G, Dubray D, Maillard D, Loison A (2015) Sex-specific adjustments in habitat selection contribute to buffer mouflon against summer conditions. Behav Ecol 26:472–482

Marzluff JM, Heinrich B, Marzluff CS (1996) Raven roosts are mobile information centres. Anim Behav 51:89–103

Matthiopoulos J, Fieberg J, Aarts G, Beyer HL, Morales JM, Haydon DT (2015) Establishing the link between habitat selection and animal population dynamics. Ecol Monogr 85:413–436

Mendes L, Piersma T, Lecoq M, Spaans B, Ricklefs RE (2005) Disease-limited distributions? Contrasts in the prevalence of avian malaria in shorebird species using marine and freshwater habitats. Oikos 109:396–404

Milinski M (1979) An evolutionary stable feeding strategy in sticklebacks. Z Tierpsychol 51:36–40

Milinski M, Heller R (1978) Influence of a predator on optimal foraging behavior of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). Nature 275:642–644

Muñoz A, Bonal R (2008) Seed choice by rodents: learning or inheritance? Behav Ecol Sociobiol 62:913–922

Pietrewicz AT, Kamil AC (1979) Search image formation in the blue jay *Cyanocitta cristata*. Science 204:1332–1333

Piper WH (2011) Making habitat selection more "familiar": a review. Behav Ecol Sociobiol 65:1329–1351

Pyke GH (1984) Optimal foraging theory: a critical review. Annu Rev Ecol Syst 15:523–575

Razgour O, Korine C, Saltz D (2011) Does interspecific competition drive patterns of habitat use in desert bat communities? Oecologia 167:493–502

Reynolds AM (2018) Current status and future directions of Lévy walk research. Biol Open 7:bio030106

Shafer ABA, Northrup JM, White KS, Boyce MS, Côté SD, Coltman DW (2012) Habitat selection predicts genetic relatedness in an alpine ungulate. Ecology 93:1317–1329

Slagsvold T, Wiebe KL (2007) Learning the ecological niche. Proc R Soc Lond B 274:19–23

Strauß A, Solmsdorff KY, Pech R, Jacob J (2008) Rats on the run: removal of alien terrestrial predators affects bush rat behaviour. Behav Ecol Sociobiol 62:1551–1558

Tello-Ramos MC, Hurly TA, Healy SD (2015) Traplining in hummingbirds: flying short-distance sequences among several locations. Behav Ecol 26:812–819

van Buskirk J, McCollum SA (2000) Functional mechanisms of an inducible defence in tadpoles: morphology and behaviour influence mortality risk from predation. J Evol Biol 13:336–347

Weidinger K (2000) The breeding performance of blackcap *Sylvia atricapilla* in two types of forest habitat. Ardea 88:225–233

Werner EE, Hall DJ (1974) Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish *(Lepomis macrochirus)*. Ecology 55:1042–1052

White AE (2016) Geographical barriers and dispersal propensity interact to limit range expansions of Himalayan birds. Am Nat 188:99–112

Wong BBM, Candolin U (2014) Behavioral responses to changing environments. Behav Ecol 26:665–673

Zalucki MP, Malcolm SB (1999) Plant latex and first-instar monarch larval growth and survival on three North-American milkweed species. J Chem Ecol 25:1827–1842

Prädation

Trotz zahlreicher Anpassungen der Beute behalten die Räuber häufig die Oberhand. (Quelle: Claudia Fichtel)

© Springer-Verlag GmbH Deutschland, ein Teil von Springer Nature 2020
P. M. Kappeler, *Verhaltensbiologie,* https://doi.org/10.1007/978-3-662-60546-2_7

Inhaltsverzeichnis

7.1 Evolutionäre Wettrennen – 138

7.2 Räuberstrategien – 143

7.3 Beutestrategien – 145

7.4 Zusammenfassung – 158

Literatur – 158

7

Fressen und Gefressenwerden sind eng miteinander verbunden. Da sich zahlreiche Tiere ganz oder teilweise von tierischer Nahrung ernähren, hat das Fressverhalten dieser Räuber drastische negative Konsequenzen für die Fitness der betroffenen Beute. Prädation und deren Vermeidung sind daher zentrale Aspekte der Überlebensstrategien aller Tiere. Das aus diesem Konflikt zwischen Räuber und Beute entspringende evolutionäre Wettrennen hat zu vielfältigen und spektakulären Anpassungen geführt, bei denen es sich in vielen Fällen um Verhaltensmerkmale handelt. In diesem Kapitel zeige ich auf, mit welchen Strategien Räuber und Beute versuchen, in diesem Wettrennen die Oberhand zu gewinnen.

7.1 Evolutionäre Wettrennen

Viele Tiere ernähren sich teilweise oder exklusiv von tierischer Beute, und praktisch alle Arten sind zumindest in einem Lebensstadium davon bedroht, gefressen zu werden. Tiere, die andere zum Zweck der Nahrungsaufnahme töten, werden als **Räuber** oder **Prädatoren** bezeichnet; ihre Opfer als **Beute.** Aufgrund der zentralen Bedeutung der Prädation für die Fitness von Räubern und Beutetieren liegt auf allen Anpassungen, die Individuen in dieser Hinsicht einen Vorteil verschaffen, ein enormer Selektionsdruck. Dabei werden sowohl die Fähigkeiten von Räubern, ihre Beute effizient zu suchen, diese eindeutig zu erkennen und sie mit möglichst wenig Aufwand zu überwältigen, als auch die Fähigkeiten der Beute, sich der Entdeckung zu entziehen und einem Räuber zu entkommen, von natürlicher Selektion belohnt, wann immer sie auch nur einen kleinen Vorteil mit sich bringen und eine genetische Basis haben (◘ Abb. 7.1). Damit sind die Grundlagen für ein evolutionäres Wettrennen geschaffen, bei dem ein Vorteil durch eine Anpassung der Beute früher oder später durch eine Gegenanpassung der Räuber wettgemacht wird und umgekehrt (Abrams 2000).

Gibt es bei einem solchen evolutionären Wettrennen jemals einen Sieger? Theoretische Überlegungen und empirische Beobachtungen legen nahe, dass diese Wettrennen in stabilen Systemen meist endlos weitergehen; hauptsächlich weil die Beute immer einen kleinen Vorsprung hat. Zum einen haben die meisten Beutetiere im Durchschnitt schnellere Life Histories und können ihre Merkmale daher schneller anpassen als die Räuber (► Abschn. 3.2).

Durch höhere Fortpflanzungsraten der Beutetiere sehen sich viele Räuber im Laufe ihres Lebens mehreren Generationen ihre Beute gegenüber, wodurch die Beuteart über Rekombination und Mutation mehr Möglichkeiten hat, neue Vermeidungsstrategien zu entwickeln. Zudem ist der Selektionsdruck auf Räuber und Beute unterschiedlich stark. Für ein Beutetier

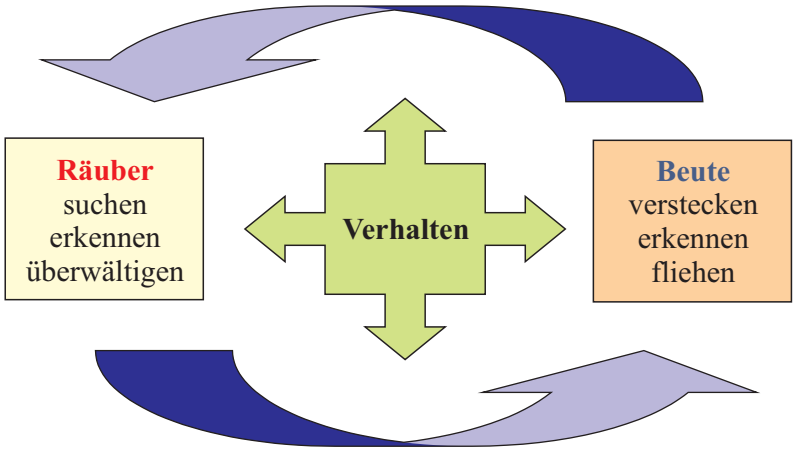


Abb. 7.1 Evolutionäres Wettrennen zwischen Räuber und Beute. Verschiedene Verhaltensmechanismen und daran angepasste morphologische Merkmale vermitteln Strategien und Gegenstrategien der Beteiligten

geht es bei einer Interaktion mit einem Räuber immer um Leben oder Tod, wohingegen es für den Räuber immer nur um die nächste Mahlzeit geht. Ein Beutetier darf sich keinen Fehler erlauben, und wenn er doch passiert, zieht die natürliche Selektion genau in diesem Moment ihre Bilanz über dieses Individuum. Räuber stehen hingegen nicht unter diesem immensen Erfolgs- und Selektionsdruck, da sie auch weiterleben und sich weiter fortpflanzen können, wenn sie eine Beute einmal nicht zur Strecke bringen.

Schließlich gibt es auch ökologische Gründe, die sich aus der Populationsdynamik von Räuber und Beute ergeben, die dafür sprechen, dass es nicht zum Aussterben des einen oder anderen Mitglieds eines Räuber-Beute-Systems kommt. Wenn nämlich die Räuber überhand nehmen, wird die Dichte der Beuteart irgendwann so weit reduziert sein, dass die Räuber zu einer anderen Beuteart wechseln müssen, um ausreichend Nahrung zu finden, und damit der entsprechende Selektionsdruck von der ersten Beuteart genommen wird. Umgekehrt, wenn eine Räuberart aufgrund reduzierter Fortpflanzungsraten immer seltener wird, weil die Beute sich immer besser an sie angepasst hat, werden die Räuber deswegen selten ausgerottet, da der Selektionsdruck auf die Beute, sich weiter zu verbessern, mit abnehmender Dichte des Räubers abnimmt. Das Ergebnis ist, zumindest theoretisch, eine **gekoppelte Oszillation** der Dichten von Räuber und Beute. In Wirklichkeit gibt es aber selten so einfache und isolierte Systeme, da die Dichte der Beute auch von deren Nahrungsverfügbarkeit abhängt oder sie von mehr als einem Räuber gejagt wird bzw. ein Räuber praktisch nie auf eine einzige Beuteart spezialisiert ist. Unter diesen Bedingungen kann es aber zu synchronisierten Oszillationen der Populationen mehrerer Beutearten kommen (Korpimäki et al. 2005).

Das bekannteste Beispiel für ein solches simples Räuber-Beute-System liefern Kanadischer Luchs *(Lynx canadensis)* und Schneeschuhhase *(Lepus americanus)* in Nordamerika. Ihre Populationsdichten sind eng aneinander gekoppelt und schwanken in einem Zyklus von 9 bis 11 Jahren (Abb. 7.2). Die Hasenpopulation kann Spitzendichten von bis zu 1500 Individuen pro km^2 erreichen. Unter diesen Bedingungen wird es für sie immer schwieriger, Futter zu finden, und der Prädationsdruck steigt, da die durch

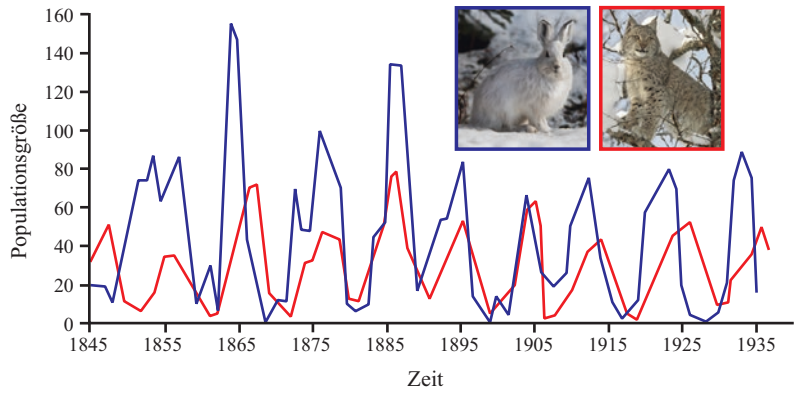


Abb. 7.2 Populationszyklus eines Räuber-Beute-Systems. Die Populationsgrößen von Schneeschuhhasen und Kanadischen Luchsen oszillieren über Jahrzehnte leicht versetzt zueinander. (Schneeschuhhase: © skeeze/Pixabay, Luchs: © klaas huizenga/Pixabay)

7

Hunger geschwächten Hasen eine leicht zu erlegende Beute sind. Unter diesen Bedingungen können sich die Luchse optimal fortpflanzen, und ihre Dichte nimmt zu, wodurch der Prädationsdruck auf die Hasen weiter erhöht wird. Die Hasenpopulation reduziert sich unter diesen Bedingungen bis auf ein niederes stabiles Niveau, welches mit den höchsten Luchsdichten zusammenfällt. Die Fortpflanzung der Luchse ist stark durch die Nahrungsverfügbarkeit limitiert, so dass sie unter Nahrungsmangel die Wurfgrößen reduzieren oder die Fortpflanzung sogar ganz einstellen und somit die Luchsdichte ebenfalls reduziert wird.

Wenn sich die Nahrung der Hasen wieder regeneriert hat, können sich diese wieder vermehren und bei mehreren Würfen pro Jahr schnell wieder eine wachsende Population etablieren, wodurch ein neuer Zyklus eingeleitet wird. Die Populationsdynamik der Luchse ist dabei allein von derjenigen der Hasen abhängig, wohingegen die Zyklen der Hasen durch die Kombination der Effekte von Prädation durch mehrere Räuber und die Verfügbarkeit ihrer Nahrung gesteuert werden (Stenseth et al. 1997).

Die Beziehungen zwischen Prädationsraten und Populationsdynamik können sehr komplexe Phänomene hervorrufen und über verschiedene Mechanismen vermittelt werden. Insbesondere energetische und andere physiologische Kosten des Räuberdrucks können die individuellen Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit beeinflussen. Bei Wapitihirschen *(Cervus canadensis)* führt beispielsweise hoher Prädationsdruck durch Wölfe *(Canis lupus)* zu einer Reduktion im weiblichen Progesterontiter, welcher sich wiederum in einer reduzierten Geburtsrate niederschlägt (Creel et al. 2007). Auch manche Kleinsäuger, die einem hohen Prädationsrisiko ausgesetzt sind, unterdrücken die Fortpflanzung, vermutlich weil trächtige Tiere leichter von Räubern zu fangen sind. Auch Körperkondition und Verhalten können durch die Präsenz von Räubern beeinträchtigt werden: Kohlmeisen *(Parus major)*, denen regelmäßig Rufe von Sperbern *(Accipiter nisus)* vorgespielt wurden, verringerten ihr Körpergewicht und ihre Explorationsrate stärker als Meisen, denen Kontrollrufe vorgespielt wurden (Abbey-Lee et al. 2016). Prädation hat daher nicht nur über die direkten Effekte der individuellen Prädation einen Einfluss auf die Populationsdynamik (Abb. 7.3).

Die Mehrzahl der Arten, die jemals auf der Erde existiert hat, ist bereits aus-

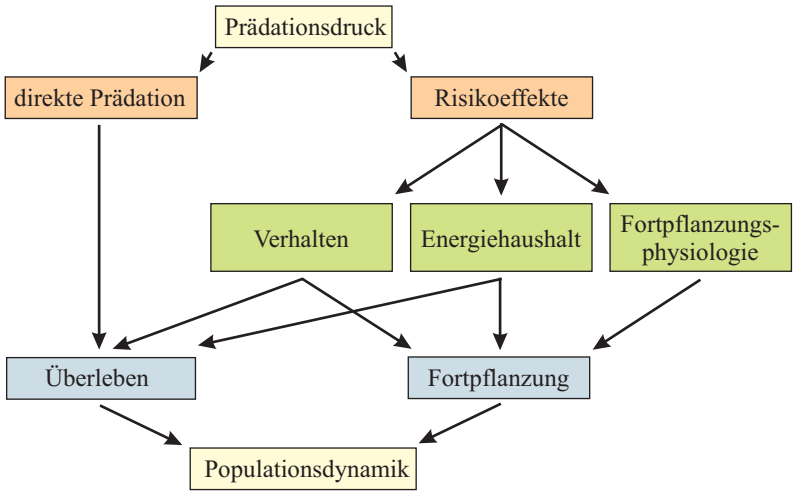


Abb. 7.3 Beziehungen zwischen Prädationsdruck und Populationsdynamik. Über direkte Prädation von Individuen beeinflussen Räuber die Populationsdynamik der Beute. Das wahrgenommene Prädationsrisiko der Beute kann aber auch dessen Verhalten (energetische Konsequenzen) und Physiologie beeinflussen, welche über negative Effekte auf Überleben und Fortpflanzung die Populationsdynamik ebenfalls mit steuern

gestorben; es ist aber in vielen Fällen nicht klar, ob und in welchem Maß eine Räuber-Beute-Beziehung an deren **Aussterben** beteiligt war. Prinzipiell lässt sich aber anhand von sukzessiven Vergleichen der Faunenzusammensetzung der Einfluss des Aussterbens oder Auftauchens von Räubern auf die Diversität ihrer Beutearten untersuchen (Sallan et al. 2011). Eine Reihe von rezenten Beispielen, bei denen durch menschlichen Einfluss ein Teil eines Ökosystems in seiner Stabilität gestört wurde, zeigen aber, dass Prädation prinzipiell einen entsprechenden Einfluss haben kann. Vor allem auf Inseln wurden durch eingeschleppte neue Räuber zahlreiche Arten in relativ kurzen Zeiträumen ausgerottet (Duncan et al. 2013). Die Nestprädation von am Boden brütenden Vögeln in Neuseeland durch eingeschleppte Hauskatzen und Ratten ist nur eines von mehreren Beispielen. In diesem Fall trafen neue Räuber auf völlig unvorbereitete Beute, da es davor keine am Boden lebenden Nesträuber gab, so dass sich dieses System erst gar nicht stabilisieren konnte. Ein anderes Beispiel stammt von den Bahamas, wo nach einem Wirbelsturm eine Eidechsenart *(Anolis sagrei)* auf den Inseln ausstarb, auf denen eine davor eingeschleppte räuberische Eidechsenart *(Leiocephalus carinatus)* lebte. Auf benachbarten Inseln ohne den eingeschleppten Räuber erholte sich *A. sagrei* dagegen rasch von den ökologischen Störungen durch den Wirbelsturm (Schoener et al. 2001; Abb. 7.4). Diese Fälle sprechen auch gegen die Hypothese, dass es nicht zum Aussterben von Beutepopulationen im evolutionären Wettlauf kommt, weil Räuber sich „klug" verhalten, also ihre Beute nicht übermäßig nutzen.

In stabilen Systemen entwickeln sich im Laufe des evolutionären Wettrennens immer feiner aufeinander abgestimmte **Strategien und Gegenstrategien.** Miteinander vertraute Räuber und Beutearten können sich beispielsweise gegenseitig besonders gut erkennen, wodurch es zur Entwicklung von sehr spezifischen Gegenstrategien kommt. So leben auf manchen australischen Blüten räuberische Spinnen, die von eingeborenen Bienen, aber nicht von eingeschleppten Honigbienen erkannt und vermieden werden (Heiling und Herb-

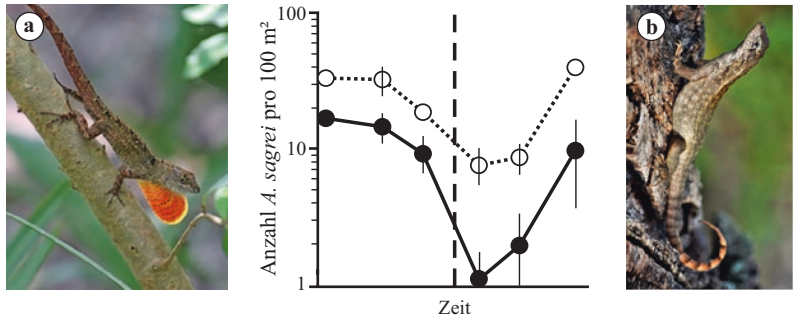


Abb. 7.4 Bahama-Anolis *(Anolis sagrei)* kommen auf Inseln, auf denen die räuberische Ringelschwanzechse *(Leicocephalus carinatus)* eingeschleppt wurde (schwarzer Kreis), in sehr viel geringerer Dichte vor als auf benachbarten Inseln ohne diesen Räuber (offener Kreis). Nach einem Wirbelsturm (gestrichelte Linie) galten die Bahama-Anolis aufgrund der intensiven Prädation vielerorts sogar als ausgestorben. Ihre Populationen regenerierten sich aber durch Individuen, die den Hurrikan noch im Ei überlebten. (Nach Schoener et al. 2001; Quelle Bahama-Anolis: Ulrike Walbaum, Ringelschwanzechse: © ScottsIm/Pixabay)

7

erstein 2004). Andererseits können Arten, die verschiedenen Räubern mit unterschiedlichen Jagdstrategien ausgesetzt sind, auch flexible Gegenstrategien wählen, die von Räuber und Kontext abhängig sind. Vögel, die von Greifvögeln in der Luft angegriffen werden, passen beispielsweise ihre Fluchtstrategie an den jeweiligen Räuber an und versuchen, mit unterschiedlichen Flugmanövern zu entkommen (Hedenström und Rosén 2001).

Alle Räubervermeidungsstrategien sind mit Kosten verbunden, die letztendlich verhindern, dass die Anpassungen der Beute denjenigen der Räuber im evolutionären Wettlauf enteilen. Es ist daher nicht verwunderlich, dass manche Beutetiere versuchen, diese Kosten zu reduzieren oder ganz zu vermeiden, indem sie sich auf **induzierbare Abwehrmechanismen** spezialisieren. Diese Mechanismen werden nur bei Bedarf aktiviert, also wenn ein tatsächliches und akutes Prädationsrisiko festgestellt wurde. Diese Anpassungen können das Verhalten betreffen, indem zum Beispiel die Aktivität reduziert oder ein eigentlich optimales Habitat verlassen wird. Bahama-Anolis *(Anolis sagrei),* auf deren Inseln neue, räuberische Eidechsen ausgesetzt wurden, veränderten ihre Habitatnutzung und mit einiger Verzögerung ihre Morphologie, die an die neue Nische besser angepasst war (Lapiedra et al. 2018; ◘ Abb. 7.4). Kaulquappen von Grasfröschen *(Rana temporaria)* prägen ebenfalls morphologische Merkmale in der Präsenz von Räubern (Libellenlarven) anders aus als in deren Abwesenheit und passen ihre Aktivität an das wahrgenommenen Prädationsrisiko an (Dijk et al. 2016).

Auch auf der Räuberseite finden sich Beispiele für fein dosierte Anpassungen an lokale Bedürfnisse. So zeigen Strumpfbandnattern *(Thamnophis sirtalis)* Resistenz gegen das Gift einer ihrer Beutearten: Molche der Gattung *Taricha.* Die Resistenz gegen das Gift der Molche variiert jedoch zwischen Populationen entlang der amerikanischen Westküste über drei Größenordnungen und ist an die jeweils lokale Stärke des Giftes angepasst (Geffeney et al. 2002). Die Anpassung der Nattern an dieses Risiko ist also auch mit Kosten verbunden und wird entsprechend sparsam eingesetzt. Klapperschlangen *(Crotalus oreganus)* passen die Aktivität ihres Giftes an lokale Variation in der Resistenz gegen dieses Gift bei Kalifornischen Zieseln *(Otospermophilus beecheyi)* in analoger Weise an (Holding et al. 2016, ◘ Abb. 7.5).

Abb. 7.5 Klapperschlangen sind der wichtigste Räuber für Kalifornische Ziesel und Ziesel die wichtigste Beute der Klapperschlangen. Auf molekularer Ebene findet ein Wettrennen zwischen dem Gift der Schlangen und einem Protein der Ziesel, das Resistenz gegen das Gift verschafft, statt. Klapperschlangen passen dabei die Aktivität ihres Giftes an die Effektivität der Resistenz an. (Quelle: Jennifer Smith)

7.2 Räuberstrategien

Räuber haben zwei grundlegende Strategien, um ihre Beute zu finden: Lauern und Suchen. **Ansitzjäger** *(sit-and-wait predators)* verharren ruhig und teilweise gut getarnt an einer Stelle und lauern auf potentielle Beute. Ihr Erfolg beruht im Wesentlichen auf Überraschung der ahnungslosen Beute, die sie mit einem Blitzangriff überwältigen. Diese Strategie ist im Allgemeinen mit vergleichsweise geringen energetischen Kosten verbunden (Williams et al. 2014). Räuber müssen nur einen möglichst profitablen Futterplatz suchen; ihre Suchkosten sind vernachlässigbar. Ihre Selektivität bei der Beutewahl kann bei entsprechend hoher Beutedichte hoch sein; andererseits sind diese Räuber darauf angewiesen, dass die richtige Beute in ausreichender Zahl zu ihnen kommt.

Beispiele für Ansitzjäger finden sich unter anderem bei Netze bauenden Spinnen, Ameisenlöwen, Libellenlarven, Hechten, Anglerfischen, Reihern, Eisvögeln, manchen Greifvögeln sowie zahlreichen Reptilien (Abb. 7.6). Letztere haben den Vorteil, dass sie aufgrund ihrer geringen Stoffwechselraten ausdauernd lauern können, ohne allzu viele Kosten des Wartens zu akkumulieren. Breitkopfottern *(Hoplocephalus bungaroides)* beispielsweise lauern Tage oder Wochen regungslos auf ihre Beute (Downes und Shine 1998).

Die alternative Räuberstrategie besteht darin, aktiv nach Beute zu suchen. Dadurch erhöhen sich zwar Suchaufwand und Auffälligkeit, aber auch die Begegnungsrate mit potentieller Beute. Diese **Suchjäger** haben oft ein spezifisches Suchmuster ihrer Beute sowie besonders leistungsfähige Sinne, die bei der Suche zum Einsatz kommen. Wenn sie eine Beute aus der Ferne entdeckt haben, setzen sie zu einer Verfolgungsjagd an, in deren Verlauf

Abb. 7.6 Beispiele für Ansitzjäger. Eisvögel *(Alcedo vintsioides)* und Seidenspinnen *(Nephila inaurata)* lauern ihren Opfern auf. (Quelle Eisvogel: Manfred Eberle, Seidenspinne: Ulrike Walbaum)

die Beute gegebenenfalls erlegt wird. Welse *(Silurus glanis)* können beispielsweise die Turbulenzen ihrer Beutefische über eine Distanz von mehr als 50 Körperlängen der Beute detektieren und verfolgen (Pohlmann et al. 2001). Bei der Auswahl der Beute, die sie angreifen, können suchende Räuber eine gewisse Selektivität an den Tag legen, wenn es große Unterschiede zwischen Beutearten oder -typen in Bezug auf den zu erwartenden durchschnittlichen Aufwand bei deren Bearbeitung gibt (► Abschn. 6.2). Diese Strategie verfolgen unter anderem zahlreiche Raubfische, insektivore Vögel, Fledermäuse sowie Löwen und Tüpfelhyänen. Bei Tüpfelhyänen *(Crocuta crocuta)* erfolgen als Anpassung an Gebiete mit unterschiedlicher Beuteprofitabilität sogar weiträumige Bewegungen, die Vorhersagen der ideal freien Verteilung entsprechen (Höner et al. 2005; ► Abschn. 6.2).

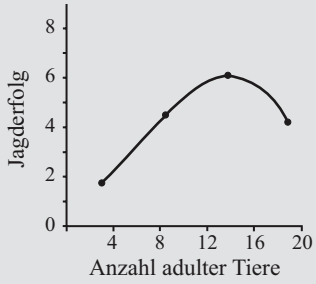
Neben diesen allgemeinen Strategien haben verschiedene Räuber auch spezifische Anpassungen zur Erhöhung ihrer Jagdeffektivität entwickelt. Besonders erwähnenswert ist in diesem Zusammenhang die mehrfach unabhängige Entwicklung von Giften, die zur Immobilisierung von Beutetieren eingesetzt werden. So finden sich bei Nesseltieren (Hydrozoa und Anthozoa) Nematozysten, die Klebe-, Wickelfäden oder Toxine enthalten. Dieser Mechanismus des Beutefangs, der vor allem bei Seeanemonen weit verbreitet ist, kann auch zur Abwehr von Angreifern eingesetzt werden. Das stärkste bekannte Gift im Tierreich überhaupt findet sich bei Würfelquallen *(Chironex fleckeri)*. Bei terrestrischen Arten finden sich ebenfalls Giftapparate zur Überwältigung von Beute bei Spinnen, Skorpionen, Eidechsen und Schlangen (Fry et al. 2006). Die stärksten Spinnengifte finden sich bei australischen Tunnelspinnen (*Atrax* spp.) und südamerikanischen Kammspinnen (*Phoneutria* spp.). Skorpione ergreifen ihre Beute mit ihren Cheliceren und manche Arten setzen zusätzlich ihren am Postabdomen befindlichen Giftstachel ein, der dabei über den Körper nach vorne geschleudert wird. Giftnattern (Elapidae), Vipern (Viperidae), Grubenottern (Crotalidae) und Seeschlangen (Hydrophiidae) injizieren mit ihren Giftzähnen Neuro- und Cardiotoxine zusammen mit verschiedenen Enzymen, um ihre Beute zu lähmen oder zu töten; sie können sich damit aber auch gegen Angreifer zur Wehr setzen.

Man kann Räuber auch dahingehend klassifizieren, ob sie alleine oder in Gruppen jagen. Gemeinsam jagende Tiere weisen große Diversität in Bezug auf die Stabilität der Assoziation, der Art der dabei eingesetzten Kommunikationssignale, der Spezialisierung auf bestimmte Rollen bei der Jagd und der Muster für die Verteilung der Beute zwischen den Jagenden auf (Lang und Farine 2017). Wenn sich mehrere Räuber zusammentun, sind sie für die Beutetiere auffälliger, haben möglicherweise längere Suchstrecken und -zeiten und müssen die Beute unter sich aufteilen, so dass der Pro-Kopf-Erfolg, gemessen am Aufwand, geringer sein kann als bei solitär jagenden Individuen. Da sich trotz dieser Nachteile mehrfach in Gruppen lebende Räuber entwickelt haben, muss es auch **Vorteile der gemeinsamen Jagd** geben, die diese Nachteile mehr als wettmachen. So wird durch kooperative Jagd die Erfolgsquote der Angriffe erhöht; zwei oder noch mehr Räuber haben oft eine größere Chance, eine Beute zu erlegen, als einer alleine. Zudem können mehrere Räuber Beutetiere überwältigen, die für einzelne Räuber zu groß oder zu wehrhaft wären. Mehrere Räuber können sich auch strategisch platzieren und durch koordinierte Aktionen Beute aufeinander zutreiben. Schließlich stellt das Gruppenleben für diese Räuber auch eine Art Versicherung dar, da erfolglose Tiere eine Chance haben, am Erfolg ihrer Artgenossen teilzuhaben (► Box 7.1).

Box 7.1

Kosten-Nutzen-Analyse der gemeinsamen Jagd

- **Frage:** Hat die gemeinsame Jagd, im Vergleich zur solitären Jagd, einen Netto-Vorteil für die betreffenden Individuen?
- **Hintergrund:** Gemeinsame Jagd von Karnivoren hat einen von der Gruppengröße abhängigen positiven Effekt auf den Jagderfolg. Allerdings wurden dabei die Kosten des Teilens und des möglichen zusätzlichen Aufwandes (häufigere oder längere Jagd) in größeren Gruppen nicht berücksichtigt.
- **Methode:** Der Jagderfolg von Wildhunden *(Lycaon pictus)*, deren Anzahl adulter Gruppenmitglieder zwischen 3 und 20 variierte, wurde bei über 900 Jagdepisoden gemessen. Zur Abschätzung der Kosten wurde der Pro-Kopf-Jagderfolg aller Gruppenmitglieder, die Gesamtzahl aller Jagdereignisse sowie deren Dauer bestimmt.



- **Ergebnis:** Jagderfolg, gemessen als Pro-Kopf-Menge an Nahrung per km Jagd, steht in einem umgekehrt u-förmigen Zusammenhang mit der Anzahl der Jäger. Individuen in kleinen und sehr großen Gruppen haben einen geringeren Pro-Kopf-Jagderfolg als Tiere in mittelgroßen Gruppen. Gruppen dieser mittleren Größe treten auch am häufigsten auf.
- **Schlussfolgerung:** Die Berücksichtigung von Kosten und Nutzen des gemeinsamen Jagens fördert die Bildung von Gruppen. Gemeinsame Jagd ist hier vorteilhafter, als alleine auf die Jagd zu gehen.

(Creel und Creel 1995; Wildhundrudel: © M.Harvey/WILDLIFE/picture alliance)

7.3 Beutestrategien

Die Mehrzahl aller Tierarten lebt mit der permanenten Bedrohung, gefressen zu werden. Prädation ist deshalb die wichtigste Ursache extrinsischer Mortalität und macht die Chancen der Beutetiere schlagartig zunichte, ihre individuelle Fitness zu verbessern. Es gibt daher einen starken Selektionsdruck darauf, dieses Mortalitätsrisiko zu senken. Jedes Individuum, das aufgrund einer Verbesserung eines winzigen Aspekts seiner Physiologie, Morphologie oder seines Verhaltens von einem Räuber schwieriger zu entdecken oder zu erlegen ist, hat aufgrund der damit verbundenen verbesserten Überlebenswahrscheinlichkeit die Chance gewahrt, sich fortzupflanzen und die genetischen Grundlagen dieses Vorteils in

die nächste Generation weiterzugeben. Aufgrund der evolutionären Bedeutung und ubiquitären Natur des Prädationsrisikos haben sich im Kontext der Räubervermeidung bei Beutearten aus verschiedenen taxonomischen Gruppen durch konvergente Evolution mehrfach unabhängig ähnliche Anpassungen entwickelt.

Diese Anpassungen der potentiellen Beutetiere sind stark auf die Jagdstrategien der jeweiligen wichtigsten Räuber zugeschnitten, aber teilweise durch anatomische, physiologische und ökologische Zwänge eingeschränkt (Ajie et al. 2007). Das Prädationsrisiko muss vor allem gegen die Notwendigkeiten des eigenen Nahrungserwerbs abgewogen werden (Searle et al. 2008). Zusätzlich kompromittiert werden diese Anpassungen in manchen Fällen dadurch, dass eine Art zwar räuberisch lebt, gleichzeitig aber auch selbst einem permanenten Prädationsrisiko ausgesetzt ist. Gehöckerte Krabbenspinnen *(Thomisus onustus)* leben beispielsweise in Blütenständen, wo sie Blüten besuchenden Insekten auflauern, aber auch selbst von Vögeln erbeutet werden. In verschiedenen Blüten nehmen die Spinnen deren Färbungen an, so dass sie jeweils für ihre Beute und Räuber schlecht sichtbar sind (Théry und Casas 2002). Ähnlich ergeht es auch vielen einheimischen insektivoren Singvögeln, die ständig davon bedroht sind, selbst von Greifvögeln oder Raubsäugern gefressen zu werden (◘ Abb. 7.7). Ihre Anpassungen sowohl als Räuber als auch als Beute können daher suboptimal sein, da sie zum Teil nicht miteinander vereinbar sind.

◘ **Abb. 7.7** Insektivore Vögel, wie diese Blaumeise *(Cyanistes caeruleus)*, sind gleichzeitig Räuber und potentielle Beute. Die damit jeweils verbundenen Anpassungen sind nicht leicht miteinander zu vereinbaren. (Quelle: Dave Friel)

(1) Krypsis Das individuelle Prädationsrisiko wird durch eine Vielzahl an Anpassungen der Morphologie und des Verhaltens verringert. Eine Möglichkeit besteht darin, möglichst kryptisch zu sein, d. h. durch unauffälliges Aussehen und Verhalten erst gar nicht die Aufmerksamkeit eines Räubers zu erregen. Das Unsichtbarmachen von Tieren, die sich vor visuell suchenden Räubern schützen, erfolgt auf verschiedene Weisen (◘ Abb. 7.8). Zum einen gibt es die Möglichkeit, sich mit verschiedenen Pflanzenteilen oder anderen Objekten, die im Lebensraum der Beute weit verbreitet sind, zu bedecken und sich durch **Dekoration** vor Entdeckung zu schützen. Bei Wirbellosen weit verbreitet ist **Mimese,** also die Nachahmung von unbelebten Objekten der Umgebung wie Steinen, Blättern oder Ästchen. Stabheuschrecken *(Phasmatodea)* liefern spektakuläre Beispiele dafür, dass so getarnte Tiere gar nicht als etwas Lebendiges oder Fressbares erkannt werden.

Andere Anpassungen in diesem Kontext betreffen vor allem Modifikationen der Körperfärbung (Cuthill et al. 2017), die aber auch im Kontext der sexuellen Selektion (► Abschn. 8.1) und sozialen Kommunikation (► Abschn. 14.1) wichtige Funktionen haben. So erlauben es Tarnmuster, mit einem Hintergrund visuell zu verschmelzen (◘ Abb. 7.8). Punkt- und Streifenmuster sowie betonte Färbungen an der Peripherie lösen Kontraste auf und erschweren so ebenfalls

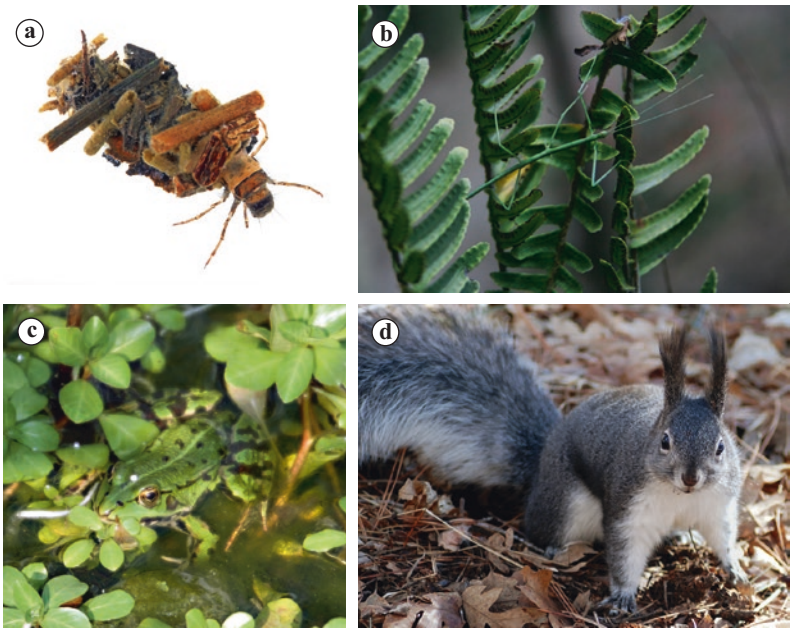


Abb. 7.8 Mechanismen der Krypsis: **a** Dekoration (Köcherfliegenlarve), **b** Mimese (Stabheuschrecke), **c** Tarnung (Teichfrosch) und **d** Konterschattierung (Eichhörnchen). (**a** © Ottfried Schreiter/imageBROKER/picture alliance, **b** © Gerson Rodriguez/Pixabay, **c** Quelle: Peter Kappeler, **d** © David Mark/Pixabay)

das Entdecken. Manche Tiere, wie Tintenfische oder Chamäleons, können sich aktiv an die Farbe des Hintergrundes anpassen. Sowohl der Abgleich der Beute mit ihrem Hintergrund sowie die Fähigkeit der Räuber, sie trotzdem zu entdecken, sind mit zahlreichen kognitiven Problemen und Fähigkeiten verbunden (Skelhorn und Rowe 2016). Eine weitere Lösung haben viele Bewohner von dreidimensionalen Lebensräumen gefunden, die durch Konterschattierung *(counter shading)*, also mit ihrem dunklen Rücken von oben gegen einen dunklen Untergrund und von unten mit ihrem hellen Bauch gegen den hellen Himmel, schwieriger zu erkennen sind.

(2) Warnfärbung Einen komplett gegensätzlichen Weg haben Tiere beschritten, die durch auffällige Warnfärbungen auf sich aufmerksam machen. Sie signalisieren potentiellen Räubern damit nicht nur ihre Präsenz, sondern auch ihre **Ungenießbarkeit** oder Wehrhaftigkeit (Abb. 7.9). So auffällig gefärbte Tiere besitzen eine aktive oder passive **Wehrhaftigkeit,** d. h., sie enthalten Inhaltsstoffe, die sie übel schmeckend, ungenießbar oder sogar giftig machen, so dass den Räubern ein einziges entsprechendes Erlebnis genügt, um den Zusammenhang zwischen Warnfärbung und Ungenießbarkeit zu lernen und eine lebenslängliche Aversion gegen diese Art zu entwickeln. Bei vielen Hymenopteren ist der Legestachel der sterilen Arbeiterinnen in einen Giftapparat umgewandelt, mit dem sie Angreifern schmerzhafte Stiche zufügen können. Die Warnfärbung besteht hier in einem charakteristischen schwarz-gelben Streifenmuster am Abdomen. Die vielleicht größte Diversität an Warnmustern und auffälligen Körperanhängen überhaupt existiert bei Schmetterlingsraupen.

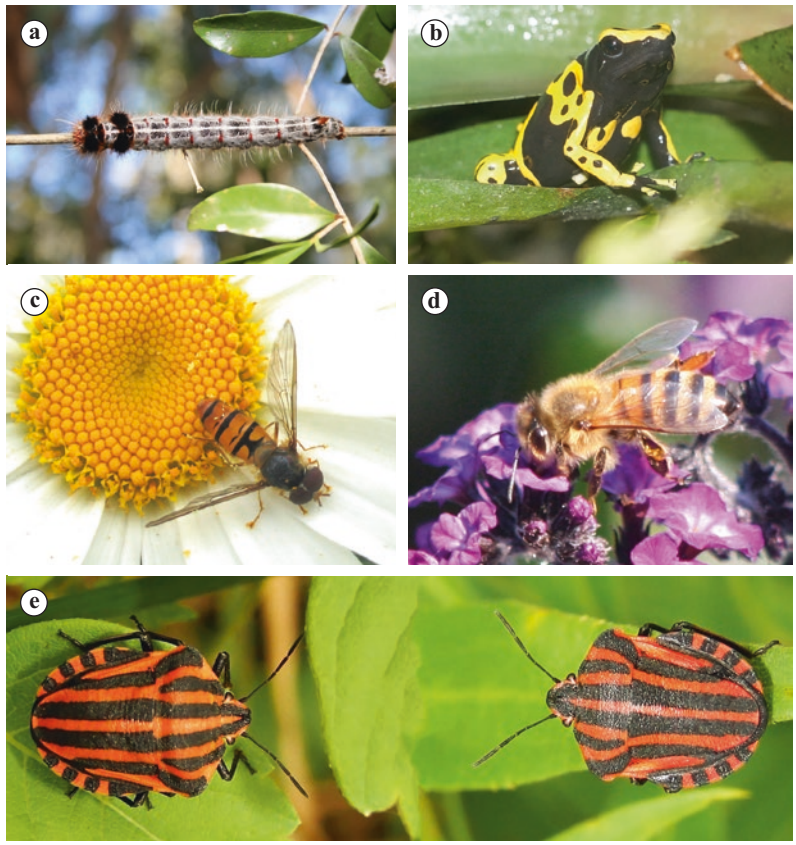


Abb. 7.9 Warnfärbungen: Aposematismus (**a** Schmetterlingsraupe; **b** Pfeilgiftfrosch), Bates'sche Mimikry (**c** Schwebfliege und **d** Honigbiene), Müller'sche Mimikry (**e** Feuerwanzen). (Quelle: **a** Peter Kappeler, **b** © Marcel Langthim/Pixabay, Quelle **c** und **d** Ulrike Walbaum, **e** © Leo Karstens/Pixabay)

Für diejenigen Individuen, die zum Lernerfolg eines naiven Räubers beitragen, bringt diese Form der Verteidigung keinen Vorteil. Ganz im Gegenteil: Sie werden möglicherweise verletzt oder sogar gefressen, und letztendlich profitieren nur die anderen Artgenossen, denen dieser Räuber im Laufe seines Lebens noch begegnet. Hieraus ergibt sich ein evolutionäres Rätsel: Wenn ein Warnsignal einmal in einer Population verbreitet ist, kann seine Beibehaltung erklärt werden, da die genannten Kosten über viele Individuen verteilt werden und das individuelle Risiko, als Lernmodell für einen naiven Räuber zu dienen, gering ist. Wenn ein solches Warnsignal aber durch Mutation neu auftritt, ist dieses Merkmal zunächst einmal selten und die betroffenen Individuen sind auffälliger als ihre kryptischen Artgenossen, so dass sich die Frage stellt, wie sich ein aposematisches Merkmal im Laufe der Evolution zunächst in einer Population etablieren konnte.

Bisherige Versuche, die **Evolution von Aposematismus** zu erklären, gehen von unterschiedlichen Annahmen über die relative Bedeutung der beteiligten Räuber- und Beutemerkmale aus. Zum einen spricht manches dafür, dass Räuber ungenießbare oder giftige Beute besser vermeiden lernen, wenn diese auffällig gefärbt ist, da sie bereits existierende sensorische Neigungen der Räuber anspricht. Zudem

besitzen manche Räuber eine Hemmung, unbekannte Nahrung aufzunehmen, oder eine angeborene Vermeidung auffällig gefärbter Beute, was den neuen, auffälligen Beutetypen zu Gute kommen könnte. Wenn man andererseits davon ausgeht, dass die beiden Merkmale „Warnfärbung" und „Ungenießbarkeit" unabhängig variieren, zeigen Modellierungen, dass Aposematismus schnell zu einem verlässlichen Wahrscheinlichkeitsindikator der Ungenießbarkeit wird, wenn man zusätzlich annimmt, dass das Verhalten des Räubers mit der Beute koevolviert und nicht durch präexistierende sensorische Neigungen fixiert ist (Sherratt 2002). Da Aposematismus sich verschiedener Modalitäten bedient und zudem auf Räuber aus unterschiedlichsten Taxa wirkt, erscheint es aber unwahrscheinlich, dass alle Räuber dieselben präexistierenden sensorischen Neigungen besitzen.

Dass im Laufe der Evolution nicht viel mehr Beutearten aposematische Merkmale entwickelt haben, liegt vermutlich daran, dass diese Form der Verteidigung nicht nur zu Beginn ihrer Evolution mit beträchtlichen Kosten verbunden ist, sondern dass auch die Produktion und sichere Lagerung des chemischen Abwehrstoffes aufwändig ist. Manche Abwehrstoffe werden aus der Nahrung aufgenommen und müssen nicht selbst hergestellt werden. Andere Schutz- und Verteidigungsstoffe werden dagegen selbst produziert. Da alle diese Stoffe eine schädliche physiologische Wirkung haben, müssen die betreffenden Tiere selbst über aufwändige physiologische Mechanismen verfügen, um diesen Stoff im eigenen Körper unschädlich zu lagern. Bei Pfeilgiftfröschen *(Dendrobatidae)* scheinen beispielsweise bestimmte Ernährungsgewohnheiten und hohe aerobische Kapazität wichtige Voraussetzungen zu sein, welche die Evolution von Aposematismus erleichtern (Santos und Canatella 2011).

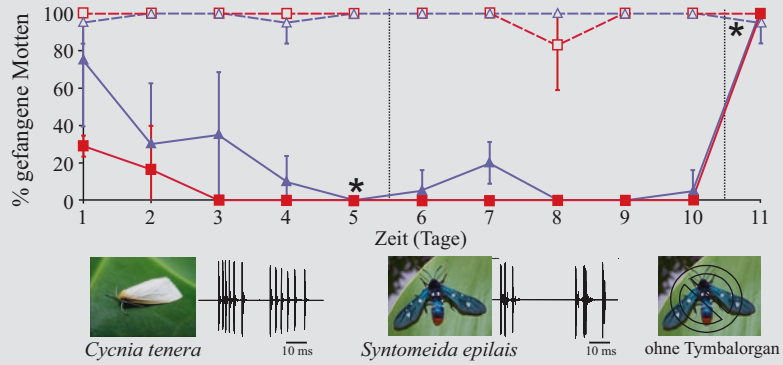
Die Überlegung, dass echte Wehrhaftigkeit durch ihre Kosten auf relativ wenige Arten beschränkt bleibt, wird dadurch unterstützt, dass es Arten gibt, welche die auffällige Warnfärbung von wehrhaften Arten besitzen, aber völlig harmlos und genießbar sind. Dabei handelt es sich um Fälle von **Bates'scher Mimikry.** Schwebfliegen *(Syrphidae)* ahmen zum Beispiel das auffällige schwarz-gelbe Streifenmuster von Bienen und Wespen nach und können daher mit diesen verwechselt werden; sie besitzen aber keine Wehrhaftigkeit (◘ Abb. 7.9). Die Ähnlichkeit verschiedener Schwebfliegenarten hängt dabei von ihrer Körpergröße ab; kleinere Arten sind offenbar weniger profitable Beute für viele Räuber, so dass sie diesbezüglich einem geringeren Selektionsdruck ausgesetzt sind, den wehrhaften Vorbildern möglichst stark zu ähneln (Penney et al. 2012).

Bei **Müller'scher Mimikry** ähneln sich dagegen zwei wehrhafte oder ungenießbare Arten zum Verwechseln, so dass sie durch mutualistische Abschreckung des Räubers gegenseitig ihren Schutz verbessern; ein Räuber, der ein ungenießbares Individuum der Art A gefressen hat, wird in Zukunft auch die ähnlich aussehende Art B vermeiden (► Box 7.2). Ein bekanntes Beispiel stammt von Feuerwanzen *(Pyrrhocoridea)*, die durch giftige Drüsensekrete geschützt sind und auffällig rot-schwarz gemustert sind (◘ Abb. 7.9). Diese Nachahmung kann in beiden Fällen neben faszinierender äußerer Ähnlichkeit mit einer anderen Art sogar deren arttypische Verhaltensmuster mit einschließen, so dass die Verwechslungsgefahr für die Räuber noch weiter zunimmt. Der gegenseitige Schutz funktioniert auch, wenn die beteiligten Arten sich im Ausmaß ihrer Ungenießbarkeit unterscheiden (Rowland et al. 2007). Wenn es innerhalb einer wehrhaften Art auch Individuen mit reduzierter Wehrhaftigkeit gibt spricht man von **Automimikry.**

Box 7.2

Akustische Mimikry

- **Frage:** Kann Mimikry auch über andere Modalitäten vermittelt werden?
- **Hintergrund:** Beispiele für akustische Mimikry sind bislang nur anekdotenhaft bekannt. Tigerspinner *(Cycnia tenera)* und Oleanderbärenspinner *(Syntomeida epilais)* sind ungenießbare Motten, die bei der Wahrnehmung von Ortungslauten von Fledermäusen selbst Laute produzieren.
- **Methode:** 7 naive Fledermäuse (*Lasiurus borealis* (rot) und *Eptesicus fuscus* (blau)) und *Eptesicus fuscus*) wurden darauf trainiert, an Fäden fixierte Motten zu „jagen". Neben verschiedenen genießbaren Arten, die keine Laute erzeugen, wurden an den ersten 5 Tagen des Versuchs auch Tigerspinner angeboten. Ab dem 6. Tag wurden stattdessen Oleanderbärenspinner präsentiert. Für die Präsentation am 11. Tag wurden den Oleanderbärenspinnern die lauterzeugenden Tymbalorgane entfernt. In allen Versuchen wurde der Anteil der von den Fledermäusen „gefangenen" Motten bestimmt.



- **Ergebnis:** In allen Versuchen wurden von beiden Fledermausarten praktisch alle genießbaren Motten gefressen (gestrichelte Linien). Am 5. Tag hatten alle Individuen beider Arten gelernt, die ungenießbaren Tigerspinner zu meiden (*signifikanter Unterschied zwischen Tag 1 und 5). Die daraufhin angebotenen Oleanderbärenspinner wurden ebenfalls durchgängig gemieden. Wenn diesen die Lautproduktion nicht mehr möglich war (Tag 11), wurden alle gefangen, aber anschließend nicht gefressen (*signifikanter Unterschied zwischen Tag 10 und 11).
- **Schlussfolgerung:** Die Tatsache, dass Oleanderbärenspinner von in Bezug auf diese Art naiven Fledermäusen ebenfalls gemieden wurden, beweist die Existenz von Müller'scher Mimikry. Das Experiment mit stummen Beutetieren beweist, dass das akustische Signal dafür verantwortlich ist.
  (Barber und Conner 2007; Quelle: Jesse Barber)

Die am besten untersuchten Beispiele für beide Formen von Mimikry stammen von tropischen Schmetterlingen, bei denen auch die **Evolution von Mimikry** am besten untersucht ist. Hier stellen sich dieselben Fragen wie bei der Evolution von Aposematismus. Mimikry entsteht hier leichter, weil aufgrund der Annäherung zwischen dem Aussehen der beiden Arten keine zusätzliche Auffälligkeit auftritt, da alle Arten schon vorher auffällig waren. Das Farbmuster der Flügel wird durch ein einziges „Supergen" gesteuert, das schlagartig Ähnlichkeit zwischen zwei Arten herstellt (Nadeau et al. 2016). Außerdem haben Feldexperimente mit Schmetterlingsmodellen gezeigt, dass die Effizienz eines Warnsignals mit dessen lokaler Frequenz zunimmt, bis das Wissen der Räuber „gesättigt" ist; frequenzabhängige Selektion spielt also bei der Evolution von Mimikry eine wichtige Rolle (Chouteau et al. 2016).

Bei manchen Arten sind Warnsignale ohne chemischen Schutz entstanden, die diese Tiere nicht unbedingt auffälliger machen, sondern einen Angreifer auf kurze Distanz erschrecken oder verwirren sollen (Umbers et al. 2017). Diese Signale bestehen beispielsweise aus Flecken, die als Augen eines viel größeren Tieres interpretiert werden können. Solche Augenflecken befinden sich auch manchmal am kaudalen Ende eines Tieres, so dass ein Räuber vom Zugriff auf den empfindlichen Kopf abgelenkt wird. Manche Reptilien und Wirbellose sind auch in der Lage, ihren von einem Räuber ergriffenen Schwanz oder andere Körperteile abzustoßen (Autotomie) und sich so im letzten Moment doch noch vor einem verwirrten Räuber in Sicherheit zu bringen. Individuen anderer Arten sind dagegen den anderen Weg gegangen: Sie besitzen keine Warnsignale, geben aber in Interaktionen mit Räubern ätzende, irritierende oder übelriechende Substanzen ab, die den Räuber zum Abbruch des Angriffs veranlassen. Wanzen, Tintenfische und Stinktiere liefern bekannte Beispiele für diese Form der Verteidigung.

(3) Mechanischer Schutz Andere Tierarten sind mechanisch vor Räubern geschützt, indem sie sich mit einer harten oder stacheligen Oberfläche versehen, die es Räubern schwer oder unmöglich macht, durch diesen Panzer lebenswichtige Organe zu verletzen (◘ Abb. 7.10). Schuppen- und Gürteltiere, Stachelschweine und diverse Insektivoren liefern bekannte, unabhängig entstandene Säugetierbeispiele für diese Strategie. Viele Schnecken, Muscheln, Seeigel und manche Krebse sind bekanntlich durch ihre Häuser oder Schalen vor dem Zugriff ihrer Räuber geschützt. Manche Beutetiere verteidigen sich auch mit Waffen und Verhaltensweisen, die ansonsten in innerartlichen Auseinandersetzungen eingesetzt werden. Sie können beißen, treten, schlagen und sich mit Stacheln, Hörnern, Geweihen oder langen Zähnen wehren. Vor allem wenn der Größenunterschied zwischen Räuber und Beute nicht allzu groß ist, kann diese Form der aktiven Gegenwehr mit erheblichen Risiken für den Angreifer verbunden sein.

(4) Verhaltensmechanismen Eine große Vielfalt an Verhaltensweisen trägt ebenfalls zu einem effektiven Schutz vor Prädation bei. Wenn Räuber und Beute eng zusammen leben, können Beutetiere durch konstante Beobachtung ihr Verhalten an die Aktivität der von ihnen beobachteten Räuber anpassen und so die Kosten von Räubervermeidungsverhalten reduzieren: Moskitofische *(Gambusia holbrooki)* schwimmen schneller und näher beieinander wenn ihr Räuber aktiv ist (Kent et al. 2019). Beim gemeinsamen **Hassen** *(mobbing)* wird der Räuber beispielsweise solange verfolgt und mit Scheinangriffen attackiert, bis er unverrichteter Dinge weiterzieht (Crofoot 2012). Dabei können gegenüber verschiedenen Räubern unterschiedliche Verhaltensweisen und Rufe eingesetzt werden, wodurch sowohl andere Arten, die demselben

Abb. 7.10 Mechanischer Schutz vor Räubern: **a** Schuppen (Tannenzapfenechse), **b** Stacheln (Stachelschwein), **c** Haus (Einsiedlerkrebs), **d** Hörner (Moschusochsen). (**a** © Frauke Fein/Pixabay, **b** © analogicus/Pixabay, **c** © Ellen Chan/Pixabay, **d** © David Mark/Pixabay)

Räuber ausgesetzt sind, als auch andere Räuber angelockt werden.

Tiere, die sich nicht auf chemischen oder mechanischen Schutz verlassen können, suchen ihr Heil in der Regel in der **Flucht.** Es gibt daher starke Selektion auf Beutetiere, die schneller laufen, fliegen oder schwimmen können als ihre Räuber. Dabei ist es oft vorteilhaft, sich durch unregelmäßige, unvorhersagbare Bewegungen dem finalen Zugriff zu entziehen. Solche Bewegungen, wie z. B. die unregelmäßigen Luftsprünge der Thomson-Gazelle *(Gazella thomsonii),* können dem Räuber schon vor dem Angriff signalisieren, dass die Beute schwer zu fangen ist oder, wenn mehrere Tiere dieses Verhalten zeigen, den Räuber so verwirren, dass er sich nicht auf eine Beute konzentrieren kann (Caro et al. 2004).

Voraussetzung für eine erfolgreiche Flucht ist die rechtzeitige Entdeckung des Räubers. Vor allem für große Tiere oder in Gruppen lebende Arten, für die Krypsis nur bedingt möglich ist, bietet **Wachsamkeit** die Möglichkeit, Räuber möglichst früh zu entdecken, und diesen entscheidenden Informationsvorteil zum Verstecken oder zur Flucht zu nutzen. Wachsamkeit der Beute kann auf allen Modalitäten basieren, die eine frühzeitige Entdeckung ermöglichen. Am besten untersucht ist visuelle Wachsamkeit **(Vigilanz).** Praktisch alle tagaktiven Tiere können davon profitieren, durch Absuchen ihres visuellen Horizontes sich nähernde Räuber möglichst früh zu erkennen (Abb. 7.11). Wenn ein Räuber entdeckt wird, gibt es, je nachdem um welches Räuber-Beute-Paar es sich handelt, vier Möglichkeiten für den nächsten Schritt der Beute:

1. kann die potentielle Beute den Räuber auf sich aufmerksam machen, möglicherweise auf ihn zugehen und ihn „mobben", um zu signalisieren, dass er entdeckt wurde und kein Überraschungsangriff mehr möglich ist;
2. kann das Beutetier nur einen Warnruf ausstoßen, um damit Artgenossen, Mitglieder anderer Arten und den Räuber selbst über die Entdeckung zu informieren;

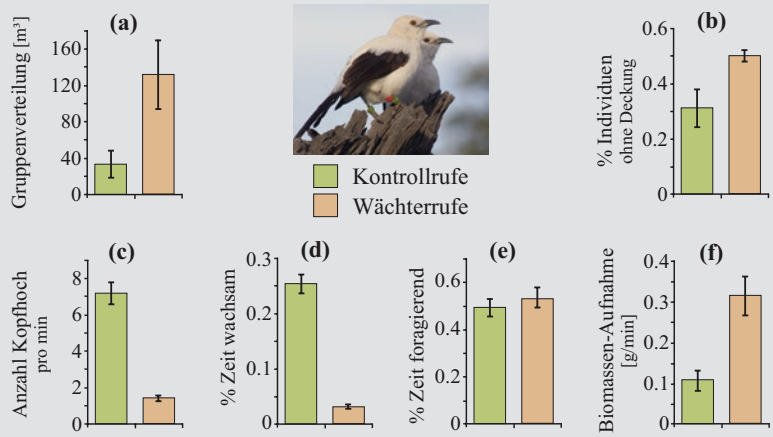
Abb. 7.11 Ein wachsamer Pavian *(Papio cynocephalus)* kann aus erhöhter Warte Gefahren besser erkennen. (Quelle: Peter Kappeler)

3. kann der Entdecker „einfrieren“ und versuchen, sich möglichst gut und lange zu verstecken (Broom und Ruxton 2005);
4. kann das Individuum, welches einen sich nähernden Räuber entdeckt hat, sofort fliehen und sich gegebenenfalls an einem sicheren Ort verstecken.

Box 7.3

Vorteile der geteilten Wachsamkeit

- **Frage:** Hat die Präsenz eines Wachpostens positive Effekte auf das Fouragierverhalten von Elsterdrosslingen *(Turdoides bicolor)?*
- **Hintergrund:** Elsterdrosslinge leben in Gruppen von bis zu 15 Individuen, die im Boden nach Nahrung suchen. Ca. 30 % der Zeit positioniert sich ein Individuum für mehrere Minuten auf einer erhöhten Warte, wo sie gegebenenfalls Alarmrufe geben. Die jeweiligen Wachposten geben während ihrer „Schicht“ regelmäßig Wächterlaute *(sentinel calls)* von sich.
- **Methode:** Gruppen von Elsterdrosslingen wurden in Phasen mit und ohne Wächter beobachtet. Dabei wurden u. a. der Abstand zwischen Individuen, ihr Wachsamkeitsverhalten sowie ihr Fouragiererfolg gemessen. Außerdem wurden in einem Playback-Experiment Wächterlaute abgespielt, wenn gerade kein Gruppenmitglied diese Funktion übernahm.



- **Ergebnis:** In Situationen mit natürlichen Wächtern und mit *playbacks* von Wächterrufen waren Individuen weiter verteilt (a), benutzten häufiger exponierte Stellen (b), waren selber seltener wachsam (c, d), fraßen nicht länger (e), hatten aber trotzdem höhere Futteraufnahmeraten (f) als in Situationen ohne Wächter oder während des Abspielens von Kontrollrufen.
- **Schlussfolgerung:** Die geteilte Wachsamkeit verbessert den Fouragiererfolg von Gruppenmitgliedern, indem die Kosten der individuellen Wachsamkeit reduziert werden. Die Wächterrufe allein ermöglichen in diesem Fall, den verstreut in unübersichtlichem Terrain fouragierenden Artgenossen die Präsenz eines Wächters zu signalisieren.
(Hollén et al. 2008; Quelle Elsterdrosslinge: Andy Radford)

Wachsamkeit hat aber auch ihre Kosten. In der Zeit, in der ein Tier nach Räubern Ausschau hält, kann es diese nicht mit anderen Aktivitäten verbringen, die ebenfalls seine Fitness beeinflussen – also zum Beispiel nach Nahrung suchen (► Box 7.3). Daher ist es nicht verwunderlich, dass die Häufigkeit von Wachsamkeitsverhalten in Abhängigkeit von mehreren Variablen moduliert wird, um diese Kosten zu verringern. Den wichtigsten Effekt hat dabei die Gruppengröße (Elgar 1989). Einzeln lebende Tiere investieren deutlich mehr in Wachsamkeit als solche, die sich Wachsamkeit mit Gruppenmitgliedern teilen können. Vor allem bei kleinen Gruppengrößen nimmt dieser Vorteil relativ stark mit jedem weiteren Gruppenmitglied zu (Roberts 1996). Diese geteilte Wachsamkeit ist daher auch ein wichtiger Selektionsvorteil, der zusammen mit einem damit verbundenen Verdünnungseffekt die Bildung von Gruppen gefördert hat. Bei größeren Gruppen ist nicht die Größe der Gesamtgruppe, sondern die der lokalen Gruppe ausschlaggebend, was wiederum die Bedeutung des erwähnten Vorteils in kleinen Gruppen unterstreicht.

Neben der Größe der Gruppe, in der sich ein Individuum befindet, bestimmen vor allem individuelle Merkmale wie Geschlecht, Alter und Sozialstatus die Variation im Wachsamkeitsverhalten. So wurde mehrfach beobachtet, dass

Männchen häufiger wachsam sind und Räuber früher erkennen als Weibchen. Geschlechtsunterschiede in der Wachsamkeit sind zu erwarten, wenn Weibchen mehr Zeit zum Fressen benötigen oder wenn Männchen ihre Wachsamkeit gleichsam als Dienstleistung für Gruppenmitgliedschaft oder Paarungsprivilegien anbieten (van Schaik und van Noordwijk 1989). Außerdem sind juvenile Tiere zumeist weniger wachsam als adulte Gruppenmitglieder, da sie mehr Zeit mit Nahrungssuche verbringen müssen. Mütter und andere Erwachsene können dieses Risiko aber mit erhöhter Wachsamkeit kompensieren.

Innerhalb von Gruppen stellt sich auch die Frage, ob Individuen ihre Vigilanz synchronisieren (sollten). Wenn alle Gruppenmitglieder unabhängig voneinander Ausschau nach Räubern halten, kann ein Räuber keine Regelmäßigkeit in diesem Verhalten zu seinen Gunsten ausnutzen (Scannell et al. 2001). Andererseits wäre es vorteilhaft, Wachsamkeit mit anderen Gruppenmitgliedern zu koordinieren, so dass zu jedem Zeitpunkt nur einer wachsam ist. Dies scheint aber nur bei Arten mit Alarmrufen zu gelten, bei denen nicht wachsame Tiere Räuber nur schwer entdecken können (z. B. Erdmännchen, *Suricata suricatta;* Manser 1999). Bei anderen Arten, wie beispielsweise Wasserböcken *(Kobus ellipsiprymnus),* ist dagegen die Wachsamkeit innerhalb einer Gruppe synchronisiert; vermutlich weil sie eine Tendenz haben, das jeweilige Verhalten ihres Nachbarn zu kopieren (Pays et al. 2007).

Neben der visuellen Vigilanz gibt es auch Wachsamkeit in anderen Modalitäten. Nachtfalter nehmen zum Beispiel die Ortungsrufe Nahrung suchender Fledermäuse schon aus der Distanz wahr und manche von ihnen besitzen einen Reflex, der ihren Flügelschlag aus dem Rhythmus und sie dadurch ins Trudeln bringt, wodurch sie auf der resultierenden unregelmäßigen Flugbahn von den Fledermäusen viel schwieriger zu fangen sind (► Box 7.2). In aquatischen Lebensräumen spielen olfaktorische Reize, die von Räubern ausgehen, eine wichtige Rolle bei deren Früherkennung durch die Beute. So reagieren Fische und Amphibienlarven allein auf die Präsenz chemischer Signale des Räubers mit adaptiven Verhaltensänderungen, z. B. in Form von reduzierter Aktivität. Säugetiere können Aufenthaltsorte ihrer Räuber olfaktorisch erkennen und vermeiden diese Gebiete. Interessanterweise findet sich diese Fähigkeit einerseits bei Kängurupopulationen, die seit Tausenden von Generationen nicht mehr mit einem bestimmten Räuber in Kontakt gekommen sind, aber andererseits müssen andere Arten diese Assoziation offenbar erst lernen (Blumstein et al. 2002).

Funktional eng mit der Wachsamkeit verbunden ist der Einsatz von **Alarmsignalen.** Manche Fische und aquatische Tiere setzen chemische Substanzen frei, wenn sie von einem Räuber angegriffen werden. Dieses Signal löst bei Artgenossen Fluchtverhalten aus und wird daher als **Schreckstoff** bezeichnet (von Frisch 1941). Bei Insekten gibt es flüchtige Alarmpheromone mit analoger Funktion.

Alarmrufe sind die am besten untersuchten Alarmsignale. Solche Laute, die von Individuen ausgestoßen werden, die einen Räuber entdeckt haben, haben drei Effekte. Erstens macht der Rufer auf sich aufmerksam und erhöht dadurch sein persönliches Risiko, angegriffen zu werden. Zweitens wird der Räuber in diesem Moment darüber informiert, dass er entdeckt wurde und bricht seinen Angriff daher möglicherweise ab, da er das Überraschungsmoment verloren hat. Drittens profitieren andere potentielle Beutetiere von dieser Warnung, da sie nicht mehr vom Räuber überrascht werden können.

Die Risiken des Alarmrufens werden offenbar durch die Vorteile mehr als wettgemacht. In diesem Zusammenhang spielt

die Verstärkung der Vorteile durch Verwandtenselektion (► Abschn. 3.1) eine wichtige Rolle. Wenn die Empfänger des Warnrufs nämlich Verwandte des Rufers sind, können indirekte Fitnessvorteile für den Rufer zur evolutionären Entstehung und Erhaltung von Warnrufen beitragen (Sherman 1977). In diesem Fall erhöht ein Alarmruf die statistische Überlebenswahrscheinlichkeit von Individuen, die abstammungsidentische Allele mit dem Rufer teilen. Wenn es sich dabei um Nichtverwandte oder sogar um Mitglieder anderer Arten (Fichtel 2004) handelt, können diese Vorteile durch reziproken Altruismus (► Abschn. 14.5) erklärt werden, falls der Rufer damit rechnen kann, regelmäßig auch in der Empfängerrolle zu sein.

Alarmrufe können prinzipiell zwei Arten von Informationen enthalten. **Dringlichkeitsrufe** enthalten keine Information über die spezifische Identität des Räubers oder anderer Gefahren, sondern kodieren in ihrer akustischen Struktur den Grad der subjektiv gefühlten Bedrohung. So unterscheiden sich diese Laute vor allem in Abhängigkeit von der Entfernung der Bedrohung. Bei Schwarzkopfmeisen *(Poecile atricapillus)* enthalten diese Alarmrufe auch Informationen über die Größe des Räubers (Templeton et al. 2005). **Funktional referentielle Rufe** sind dagegen räuberspezifisch und klassifizieren die Kategorie (z. B. Schlange, Boden- oder Luftfeind) des Angreifers. Außerdem lösen diese Rufe spezifische, adaptive Reaktionen der Empfänger aus. Wenn zum Beispiel von Grünen Meerkatzen *(Chlorocebus pygerythrus)* ein Luftfeindalarmruf gegeben wird (oder experimentell in Abwesenheit eines Räubers präsentiert wird), schauen die Empfänger nach oben und bewegen sich rasch nach unten oder in Bereiche, die sie nach oben schützen; gegenüber Bodenfeinden oder Schlangen geäußerte Alarmrufe lösen andere adaptive Fluchtreaktionen aus (Price et al. 2015). Ein Vergleich von sympatrischen Erdmännchen *(Suricata suricatta)* und Kap-Borstenhörnchen *(Xerus inauris)* ergab, dass nicht die Habitatkomplexität (baum- vs. bodenlebend) einen bestimmten Typ von Alarmrufen begünstigt, sondern dass die Art der Habitatnutzung (Fouragierverhalten und Gruppenkohäsion) besser erklärt, welche der beiden Arten Dringlichkeitsrufe und welche funktional referentielle Alarmrufe besitzt (Furrer und Manser 2009).

Die meisten bislang daraufhin untersuchten Arten haben entweder Rufe des einen oder anderen Typs; manche haben dagegen ein gemischtes Alarmrufsystem, bei dem ein funktional referentieller Ruf nur gegen einen spezifischen Räuber eingesetzt wird und alle anderen Räuber und Bedrohungen mit einem unspezifischen Laut bedacht werden (Fichtel und Kappeler 2002). Erdmännchen kombinieren beide Informationen, indem sie die akustische Struktur funktional referentieller Alarmrufe in Abhängigkeit der Dringlichkeit modifizieren (Manser 2001; ◘ Abb. 7.12). Paviane *(Papio cynocephalus)* nutzen strukturell unterschiedliche Varianten desselben Lauttyps sowohl als Alarmruf als auch in anderen Kontexten (Fischer et al. 2001), und Springaffen *(Callicebus nigrifrons)* kodieren den Typ und Aufenthaltsorts eines Räubers durch das Verhältnis von zwei Alarmrufen (Berthet et al. 2019). Da die Struktur von Alarmrufen auf der Produktionsseite angeboren ist, ist es bei dieser Flexibilität im Einsatz nicht verwunderlich, dass sowohl ihr korrekter Einsatz als auch die korrespondierenden Reaktionen gelernt werden müssen. Diese Flexibilität erlaubt es auch, die Bedeutung einzelner Rufe an Veränderungen der Zusammensetzung der Räubergilde anzupassen (Fichtel und Kappeler 2011).

Ein sehr effektiver Verhaltensmechanismus zur Reduktion des individuellen Prädationsrisikos besteht in der **Bildung von Gruppen.** Dabei treten gleich mehrere

Abb. 7.12 Erdmännchen besitzen mehrere Anpassungen zur Vermeidung des Prädationsrisikos wie Gruppenbildung, Wachsamkeit und Alarmrufe. (Quelle: Peter Kappeler)

Vorteile in Bezug auf die Räuberverteidigung in Kraft. Die Vorteile der geteilten Wachsamkeit wurden schon erwähnt. Zudem kann die gemeinsame Verteidigung mehrerer Tiere ausreichend sein, einen Angriff abzuwehren, obwohl einzelne Individuen einem Räuber unterlegen sind. Bei sehr großen Gruppen kann dieser Schutz vor Räubern dadurch erzielt werden, dass viele, chaotisch fliehende potentielle Beutetiere einen Angreifer so sehr verwirren, dass er erfolglos bleibt. Offenbar fällt es einem Räuber in dieser Situation schwer, sich auf ein Individuum zu konzentrieren, wodurch ein koordiniertes Zupacken unmöglich wird. Wenn große Fischschwärme von Raubfischen angegriffen werden, tritt diese Räuberverwirrung zum Beispiel auf.

Ein substantieller passiver Vorteil der Gruppenbildung in Bezug auf die Verringerung des persönlichen Prädationsrisikos ergibt sich aus dem resultierenden **Verdünnungseffekt** (Hamilton 1971). Wenn ein Räuber immer nur eine Beute erlegt, sinkt die individuelle Wahrscheinlichkeit, vom Räuber ausgewählt zu werden, durch den Zusammenschluss mit einem anderen Artgenossen von 100 % auf 50 % (◘ Abb. 7.13). Wenn die Gruppe aus drei Individuen besteht, ist das individuelle Risiko bereits auf 33 % gesenkt. Das heißt, gerade bei kleinen Gruppengrößen stellt der Verdünnungseffekt einen wichtigen Vorteil des Gruppenlebens dar (Lehtonen und Jaatinen 2016). Bei größeren Gruppen wird der zusätzliche Vorteil aus dem Verdünnungseffekt, den jedes Individuum aus dem Anschluss eines weiteren Tieres an die Gruppe erfährt, immer geringer. Zudem treten auch zunehmend Nachteile in Kraft, welche die tatsächliche Gruppengröße mit beeinflussen (► Abschn. 13.2). Experimente mit Dreistacheligen Stichlingen *(Gasterosteus aculeatus)* haben gezeigt, dass die Präferenz von Individuen, sich einer bestimmten Gruppe anzuschließen, nicht nur von deren Größe, sondern auch von deren Dichte und Kohäsion abhängt (Frommen et al. 2009), so dass sich die Vorteile des Verwirrungs- und Verdünnungseffekts sogar überlagern können.

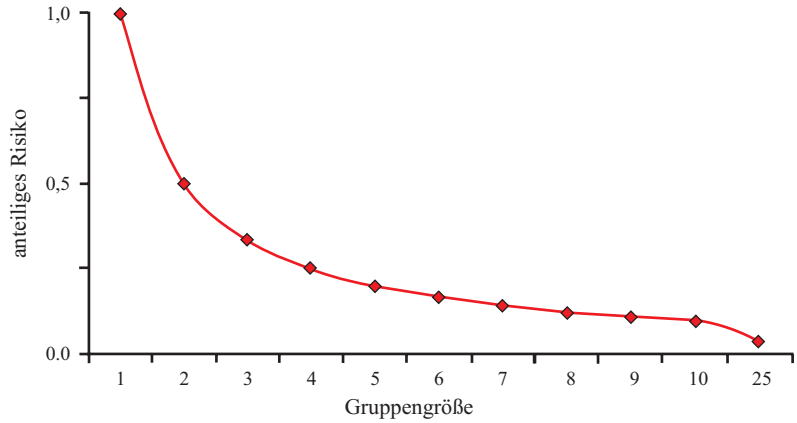


Abb. 7.13 Verdünnungseffekt. Mit zunehmender Gruppengröße sinkt das individuelle Risiko, von einem Räuber ausgewählt zu werden. In kleinen Gruppen sind die Vorteile durch die Addition eines weiteren Mitgliedes am größten

7

7.4 Zusammenfassung

Räuber und Beute befinden sich in einem endlosen evolutionären Wettrennen. Da es für die Räuber immer nur um die nächste Mahlzeit, für die Beute aber um das nackte Überleben geht, hat die Beute aufgrund des stärkeren Selektionsdrucks die Nase immer ein wenig vorne. Dementsprechend existieren bei Beutetieren Anpassungen, mit denen sie versuchen, Räubern, die ansitzend oder suchend sowie solitär oder in Gruppen jagen, zu entgehen. Die wichtigsten Beutestrategien bestehen darin, entweder sehr unauffällig oder sehr auffällig zu sein, wobei Auffälligkeit mit Ungenießbarkeit oder Wehrhaftigkeit einhergeht. Auf der Verhaltensebene stellt Wachsamkeit, manchmal in Kombination mit Alarmsignalen, eine effektive Strategie dar, um das Prädationsrisiko für sich und andere zu reduzieren. Durch den Zusammenschluss zu Gruppen ergeben sich aus dem Verdünnungseffekt, geteilter Wachsamkeit und anderen Vorteilen Schutzeffekte zur Verringerung des individuellen Risikos, gefressen zu werden. Da zahlreiche Tiere gleichzeitig Räuber und Beute sind, kann es zu interessanten Konflikten zwischen diesen teilweise gegenläufigen Strategien kommen.

Literatur

Abbey-Lee RN, Mathot KJ, Dingemanse NJ (2016) Behavioral and morphological responses to perceived predation risk: a field experiment in passerines. Behav Ecol 27:857–864

Abrams PA (2000) The evolution of predator-prey interactions: theory and evidence. Annu Rev Ecol Syst 31:79–105

Ajie BC, Pintor LM, Watters J, Kerby JL, Hammond JI, Sih A (2007) A framework for determining the fitness consequences of antipredator behavior. Behav Ecol 18:267–270

Barber JR, Conner WE (2007) Acoustic mimicry in a predator-prey interaction. Proc Natl Acad Sci USA 104:9331–9334

Berthet M, Mesbahi G, Pajot A, Cäsar C, Neumann C, Zuberbühler K (2019) Titi monkeys combine alarm calls to create probabilistic meaning. Sci Adv 5:eaav3991

Blumstein DT, Mari M, Daniel JC, Ardron JG, Griffin AS, Evans CS (2002) Olfactory predator recognition: wallabies may have to learn to be wary. Anim Conserv 5:87–93

Broom M, Ruxton GD (2005) You can run – or you can hide: optimal strategies for cryptic prey against pursuit predators. Behav Ecol 16:534–540
Caro TM, Graham CM, Stoner CJ, Vargas JK (2004) Adaptive significance of antipredator behaviour in artiodactyls. Anim Behav 67:205–228
Chouteau M, Arias M, Joron M (2016) Warning signals are under positive frequency-dependent selection in nature. Proc Natl Acad Sci USA 113:2164–2169
Creel S, Creel NM (1995) Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. Anim Behav 50:1325–1339
Creel S, Christianson D, Liley S, Winnie JA Jr (2007) Predation risk affects reproductive physiology and demography of elk. Science 315:960
Crofoot MC (2012) Why mob? Reassessing the costs and benefits of primate predator harassment. Folia Primatol 83:252–273
Cuthill IC et al. (2017) The biology of color. Science 357:470
Dijk B, Laurila A, Orizaola G, Johansson F (2016) Is one defence enough? Disentangling the relative importance of morphological and behavioural predator-induced defences. Behav Ecol Sociobiol 70:237–246
Downes S, Shine R (1998) Sedentary snakes and gullible geckos: predator-prey coevolution in nocturnal rock-dwelling reptiles. Anim Behav 55:1373–1385
Duncan RP, Boyer AG, Blackburn TM (2013) Magnitude and variation of prehistoric bird extinctions in the Pacific. Proc Natl Acad Sci USA 110:6436–6441
Elgar MA (1989) Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. Biol Rev 64:13–33
Fichtel C (2004) Reciprocal recognition of sifaka *(Propithecus verreauxi verreauxi)* and redfronted lemur *(Eulemur fulvus rufus)* alarm calls. Anim Cogn 7:45–52
Fichtel C, Kappeler PM (2002) Anti-predator behavior of group-living Malagasy primates: mixed evidence for a referential alarm call system. Behav Ecol Sociobiol 51:262–275
Fichtel C, Kappeler PM (2011) Variation in the meaning of alarm calls in Coquerel's and Verreaux's sifakas *(Propithecus coquereli, P. verreauxi)*. Int J Primatol 32:346–361
Fischer J, Metz M, Cheney DL, Seyfarth RM (2001) Baboon responses to graded bark variants. Anim Behav 61:925–931
Frommen JG, Hiermes M, Bakker TCM (2009) Disentangling the effects of group size and density on shoaling decisions of three-spined sticklebacks *(Gasterosteus aculeatus)*. Behav Ecol Sociobiol 63:1141–1148
Fry BG et al. (2006) Early evolution of the venom system in lizards and snakes. Nature 439:584–588
Furrer RD, Manser MB (2009) The evolution of urgency-based and functionally referential alarm calls in ground-dwelling species. Am Nat 173:400–410
Geffeney S, Brodie ED Jr, Ruben PC, Brodie ED 3rd (2002) Mechanisms of adaptation in a predator-prey arms race: TTX-resistant sodium channels. Science 297:1336–1339
Hamilton WD (1971) Geometry for the selfish herd. J Theor Biol 31:295–311
Hedenström A, Rosén M (2001) Predator versus prey: on aerial hunting and escape strategies in birds. Behav Ecol 12:150–156
Heiling AM, Herberstein ME (2004) Predator-prey coevolution: Australian native bees avoid their spider predators. Proc R Soc Lond B 271:S196–S198
Höner OP, Wachter B, East ML, Runyoro VA, Hofer H (2005) The effect of prey abundance and foraging tactics on the population dynamics of a social, territorial carnivore, the spotted hyena. Oikos 108:544–554
Holding ML, Biardi JE, Gibbs HL (2016) Coevolution of venom function and venom resistance in a rattlesnake predator and its squirrel prey. Proc R Soc Lond B 283:20152841
Hollén LI, Bell MBV, Radford AN (2008) Cooperative sentinel calling? Foragers gain increased biomass intake. Curr Biol 18:576–579
Kent MIA, Herbert-Read JE, McDonald G, Wood AJ, Ward AJW (2019) Fine-scale behavioural adjustments of prey on a continuum of risk. Proc R Soc Lond B 286:20190448
Korpimäki E, Norrdahl K, Huitu O, Klemola T (2005) Predator-induced synchrony in population oscillations of coexisting small mammal species. Proc R Soc Lond B 272:193–202
Lang SDJ, Farine DR (2017) A multidimensional framework for studying social predation strategies. Nat Ecol Evol 1:1230–1239
Lapiedra O, Schoener TW, Leal M, Losos JB, Kolbe JJ (2018) Predator-driven natural selection on risk-taking behavior in anole lizards. Science 360:1017–1020
Lehtonen J, Jaatinen K (2016) Safety in numbers: the dilution effect and other drivers of group life in the face of danger. Behav Ecol Sociobiol 70:449–458
Manser MB (1999) Response of foraging group members to sentinel calls in suricates, *Suricata suricatta*. Proc R Soc Lond B 266:1013–1019
Manser MB (2001) The acoustic structure of suricates' alarm calls varies with predator type and the level of response urgency. Proc R Soc Lond B 268:2315–2324

Nadeau NJ et al. (2016) The gene cortex controls mimicry and crypsis in butterflies and moths. Nature 534:106–110

Pays O, Renaud P-C, Loisel P, Petit M, Gerard J-F, Jarman PJ (2007) Prey synchronize their vigilant behaviour with other group members. Proc R Soc Lond B 274:1287–1291

Penney HD, Hassall C, Skevington JH, Abbott KR, Sherratt TN (2012) A comparative analysis of the evolution of imperfect mimicry. Nature 483:461–464

Pohlmann K, Grasso FW, Breithaupt T (2001) Tracking wakes: the nocturnal predatory strategy of piscivorous catfish. Proc Natl Acad Sci USA 98:7371–7374

Price T, Wadewitz P, Cheney D, Seyfarth R, Hammerschmidt K, Fischer J (2015) Vervets revisited: a quantitative analysis of alarm call structure and context specificity. Sci Rep 5:13220

Roberts G (1996) Why individual vigilance declines as group size increases. Anim Behav 51:1077–1086

Rowland HM, Ihalainen E, Lindström L, Mappes J, Speed MP (2007) Co-mimics have a mutualistic relationship despite unequal defences. Nature 448:64–67

Sallan LC, Kammer TW, Ausich WI, Cook LA (2011) Persistent predator-prey dynamics revealed by mass extinction. Proc Natl Acad Sci USA 108:8335–8338

Santos JC, Cannatella DC (2011) Phenotypic integration emerges from aposematism and scale in poison frogs. Proc Natl Acad Sci USA 108:6175–6180

Scannell J, Roberts G, Lazarus J (2001) Prey scan at random to evade observant predators. Proc R Soc Lond B 268:541–547

Schoener TW, Spiller DA, Losos JB (2001) Predators increase the risk of catastrophic extinction of prey populations. Nature 412:183–186

Searle KR, Stokes CJ, Gordon IJ (2008) When foraging and fear meet: using foraging hierarchies to inform assessments of landscapes of fear. Behav Ecol 19:475–482

Sherman PW (1977) Nepotism and the evolution of alarm calls. Science 197:1246–1253

Sherratt TN (2002) The coevolution of warning signals. Proc R Soc Lond B 269:741–746

Skelhorn J, Rowe C (2016) Cognition and the evolution of camouflage. Proc R Soc Lond B 283:20152890

Stenseth NC, Falck W, Bjørnstad ON, Krebs CJ (1997) Population regulation in snowshoe hare and Canadian lynx: asymmetric food web configurations between hare and lynx. Proc Natl Acad Sci USA 94:5147–5152

Templeton CN, Greene E, Davis K (2005) Allometry of alarm calls: black-capped chickadees encode information about predator size. Science 308:1934–1937

Théry M, Casas J (2002) Predator and prey views of spider camouflage. Nature 415:133

Umbers KDL, De Bona S, White TE, Lehtonen J, Mappes J, Endler JA (2017) Deimatism: a neglected component of antipredator defence. Biol Lett 13:20160936

van Schaik CP, van Noordwijk MA (1989) The special role of male *Cebus* monkeys in predation avoidance and its effect on group composition. Behav Ecol Sociobiol 24:265–276

von Frisch K (1941) Über einen Schreckstoff der Fischhaut und seine biologische Bedeutung. Z vergl Physiol 29:46–145

Williams TM, Wolfe L, Davis T, Kendall T, Richter B, Wang Y, Bryce C, Elkaim GH, Wilmers CC (2014) Instantaneous energetics of puma kills reveal advantage of felid sneak attacks. Science 346:81–85

Fortpflanzung

Inhaltsverzeichnis

8 Sexuelle Selektion: evolutionäre Grundlagen – 159

9 Intrasexuelle Selektion: wie Männchen konkurrieren – 185

10 Intersexuelle Selektion: wie Weibchen wählen – 221

Die eigene, direkte Fortpflanzung stellt für die Individuen der meisten Tierarten den entscheidenden Beitrag zu ihrer individuellen Fitness dar. In diesem Zusammenhang gibt es im Tierreich eine überwältigende Diversität an Fortpflanzungssystemen, Reproduktionsstrategien und -taktiken, deren Zwänge und Möglichkeiten das Fortpflanzungsverhalten von Individuen bestimmen. Alle Merkmale, die den individuellen Fortpflanzungserfolg beeinflussen, werden von sexueller Selektion bewertet. In den einzelnen Kapiteln dieses Abschnittes werde ich die Diversität der Fortpflanzungssysteme sowie deren Konsequenzen für die sexuelle Selektion skizzieren. Da die getrenntgeschlechtliche sexuelle Fortpflanzung am weitesten verbreitet und am besten untersucht ist, werde ich die Ursachen und Mechanismen männlicher und weiblicher Fortpflanzungsstrategien ausführlich in separaten Kapiteln besprechen. Dabei wird deutlich, dass die von beiden Geschlechtern erforderliche Kooperation zur erfolgreichen Fortpflanzung auf allen organisatorischen Ebenen (Genetik, Physiologie, Verhalten) durch einen grundlegenden Interessenskonflikt zwischen den Geschlechtern kompromittiert wird. Die Konsequenzen für die Evolution unterschiedlicher Paarungssysteme werden abschließend skizziert.

Sexuelle Selektion: evolutionäre Grundlagen

Männliche Fasanen haben sexuell selektierte Ornamente. (© Duncan Leitch/Pixabay)

© Springer-Verlag GmbH Deutschland, ein Teil von Springer Nature 2020
P. M. Kappeler, *Verhaltensbiologie,* https://doi.org/10.1007/978-3-662-60546-2_8

Inhaltsverzeichnis

8.1 Sexuelle und natürliche Selektion – 164

8.2 Life History und Fortpflanzungsbiologie – 167
8.2.1 Diversität der Vermehrungsformen – 167
8.2.2 Geschlechtsbestimmung – 172

8.3 Geschlechterrollen – 173

8.4 Sexueller Konflikt – 179

8.5 Geschlechterverhältnisse – 183

8.6 Zusammenfassung – 186

Literatur – 186

8

Im Tierreich existieren neben der uns vertrauten getrenntgeschlechtlichen Fortpflanzung eine Reihe anderer Formen der Vermehrung. Diese können als Life-History-Merkmale verstanden werden, die bestimmte Fortpflanzungsstrategien generieren. Die Theorie der sexuellen Selektion liefert ein übergreifendes Gerüst zur Analyse der Verhaltensweisen und anderer Anpassungen in Zusammenhang mit der Fortpflanzung, so dass ich deren Mechanismen als Erstes vorstellen möchte. Ich werde dabei sexuelle Selektion näher charakterisieren, die Beziehungen zwischen Life History und Fortpflanzung sowie die Determinanten von Geschlechterrollen besprechen. Da die Dynamik der sexuellen Selektion auch von einem grundlegenden Konflikt zwischen den Geschlechtern sowie von Variation im adulten Geschlechterverhältnis beeinflusst wird, ergänzen diese Themen eine Übersicht über die Grundlagen der Diversität und Evolution von tierischen Fortpflanzungsstrategien.

8.1 Sexuelle und natürliche Selektion

Mit der Theorie der natürlichen Selektion präsentierte Charles Darwin (1859) ein analytisches Werkzeug zur Erklärung von adaptiven Unterschieden zwischen Arten. Viele dieser Unterschiede wurden von ihm dadurch erklärt, dass natürliche Selektion den Trägern bestimmter Merkmalsausprägungen einen Überlebensvorteil verschafft. Er war sich aber auch darüber bewusst, dass er damit eine Reihe von auffälligen Geschlechtsunterschieden, die teilweise die Überlebenschancen ihrer Träger reduzieren, nicht erklären konnte. So machen die langen, auffälligen Schwanzfedern männlicher Pfauen *(Pavo cristatus)* ihre Träger auffällig gegenüber Räubern und behindern sie bei der Flucht, sind aber gleichzeitig ein wichtiger Bestandteil der Balz (◘ Abb. 8.1).

Die Evolution dieser Merkmale erklärte Darwin in seinem 1871 erschienenen Werk

Abb. 8.1 Der männliche Pfau *(Pavo cristatus)* liefert eines der bekanntesten Beispielen für sexuell selektierte Merkmale, die mit offensichtlichen Überlebensnachteilen verbunden sind. (© Alexas_Fotos/Pixabay)

durch „eine Theorie der Selektion in Bezug auf Sex". Darin definierte er **sexuelle Selektion** als: … *„die Art von Selektion, die den Vorteil, den einzelne Individuen gegenüber anderen Individuen desselben Geschlechts und derselben Art erfahren, betrifft und zwar ausschließlich in Bezug auf die Fortpflanzung"*. Den Schwerpunkt der Aufmerksamkeit Darwins stellten **sekundäre Geschlechtsmerkmale** dar – also Merkmale, die dem Erwerb von Paarungspartnern dienen. Davon zu unterscheiden sind dagegen primäre Geschlechtsmerkmale, d. h. die Strukturen des Fortpflanzungsapparats, welche die Reproduktion bewerkstelligen sowie Geschlechtsunterschiede in Strukturen, die verschiedenen Lebensweisen dienen, wie z. B. Form und Größe des Schnabels mancher Vögel, die durch natürliche Selektion modifiziert werden.

Sexuelle Selektion entsteht demnach aufgrund von **Varianz im Fortpflanzungserfolg** zwischen Mitgliedern desselben Geschlechts. Die Varianz beschreibt dabei die durchschnittliche Abweichung der Werte aller Individuen vom gemeinsamen Mittelwert. Je weiter der Fortpflanzungserfolg einer Population über deren Mitglieder verteilt ist, desto größer die Varianz. Geschlechtsunterschiede in der Varianz im Fortpflanzungserfolg innerhalb einer Art sind praktisch unvermeidlich. Sie beschreiben die **Gelegenheit für sexuelle Selektion** und können dafür benutzt werden, die relative Intensität der Selektion zu charakterisieren und sie zwischen Taxa zu vergleichen.

Die Beziehung zwischen natürlicher und sexueller Selektion ist oft vage definiert, obwohl Darwin in dieser Hinsicht recht deutlich war. **Natürliche Selektion** ist nicht das Gegenteil von sexueller Selektion, sondern sie wurde so benannt, um sie von **künstlicher Selektion** *(artificial selection)* durch Menschen bei der Zucht von Haustieren und Nutzpflanzen zu unterscheiden (► Abschn. 3.1). Darwin hat sexuelle Selektion auch nicht als einen Spezialfall der natürlichen Selektion betrachtet. Vielmehr fallen all

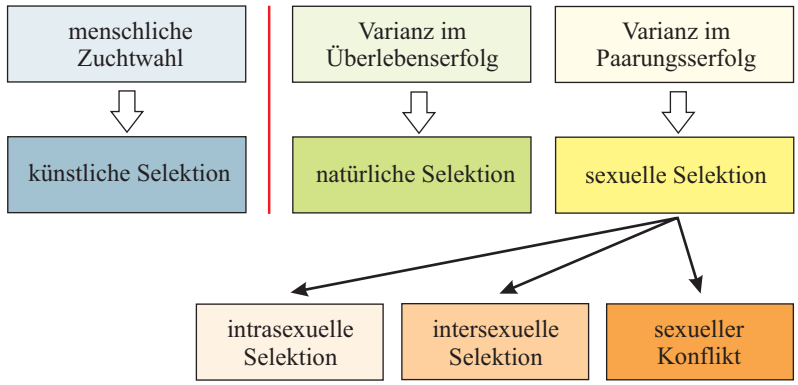


Abb. 8.2 Ursachen und Mechanismen unterschiedlicher Formen von Selektion. Sexuelle Selektion kann mit Hilfe von drei Mechanismen wirken

diejenigen Merkmale unter den Einfluss der sexuellen Selektion, die zu Variation im Fortpflanzungserfolg (im Unterschied zum Überlebenserfolg) innerhalb eines Geschlechts führen (Abb. 8.2). Die Überlebensrate der produzierten Nachkommen bis zu deren Geschlechtsreife, welche die Fitness letztendlich definiert, steht dagegen unter dem Einfluss der natürlichen Selektion (Blanckenhorn 2010). Darwin selbst hat möglicherweise durch die Wahl des Begriffs, nämlich *„selection in relation to sex"* und nicht *„sexual selection",* andeuten wollen, dass es nur eine Selektion gibt (Clutton-Brock 2017).

Sexuelle Selektion basiert auf drei Hauptprozessen. **Intrasexuelle Selektion** wirkt auf Merkmale, die bei der Konkurrenz zwischen Mitgliedern desselben Geschlechts um Zugang zu Paarungspartnern beteiligt sind. Aus heutiger Sicht muss dieser Begriff von „Konkurrenz um den Paarungserfolg" für Männchen auf „Konkurrenz um den Befruchtungserfolg" ausgedehnt werden, da inzwischen mehrere Formen postkopulatorischer Konkurrenz bekannt sind; d. h. eine erfolgreiche Paarung ist zwar notwendig, aber oft nicht hinreichend, um eine Befruchtung zu erzielen (▶ Abschn. 9.4). **Intersexuelle Selektion** wirkt dagegen auf Merkmale, die von Mitgliedern eines Geschlechts eingesetzt werden, um Mitglieder des anderen Geschlechts dazu zu veranlassen, sich mit ihnen zu verpaaren. Intersexuelle Selektion beinhaltet also eine explizite Wahlentscheidung durch die Mitglieder des Geschlechts, an das die von diesen Merkmalen ausgehenden Signale gerichtet sind (▶ Box 8.1). Die beiden Mechanismen sexueller Selektion können sich gegenseitig verstärken, z. B. wenn beide die Körpergröße beeinflussen; ihre Effekte können jedoch auch gegenläufig sein oder von ihrer zeitlichen Abfolge abhängen. Zudem kommt es bei Arten mit sexueller Fortpflanzung im Kontext der Fortpflanzung unausweichlich zu einem sexuellen Konflikt, da die evolutionären Interessen von Männchen und Weibchen praktisch nie übereinstimmen. Da Merkmalsanpassungen, die den Erfolg im daraus resultierenden evolutionären Wettstreit zwischen den Geschlechtern beeinflussen, auch die Varianz im Fortpflanzungserfolg befeuern, wird **sexueller Konflikt** als weiterer Mechanismus der sexuellen Selektion betrachtet (Hosken und Stockley 2005; Abb. 8.2).

Box 8.1

Wann ist ein Merkmal intersexuell selektiert?
Wie lässt sich nachweisen, dass ein Merkmal intersexuell selektiert ist?

1. Zunächst muss ein Merkmal bei Männchen und Weibchen unterschiedlich ausgeprägt sein. Wenn es einen Geschlechtsunterschied gibt, gilt es festzustellen, ob es in diesem Merkmal Variation in der Ausprägung zwischen Individuen eines Geschlechts gibt. Wenn wir also z. B. überprüfen wollen, ob die prachtvoll gefärbte Kehle männlicher Rotkehlchen durch sexuelle Selektion erklärbar ist, muss es zwischen Männchen natürliche Variation in der Größe und Intensität dieser Färbung geben.
2. Im nächsten Schritt gilt es zu zeigen, dass die Mitglieder des anderen Geschlechts zwischen unterschiedlichen Ausprägungen dieses Merkmals diskriminieren und eine Präferenz für eine bestimmte Ausprägung haben. Im Fall unseres Beispiels müsste man also nachweisen, dass Weibchen den Kehlfleck bei der Auswahl von potentiellen Paarungspartnern beachten und eine Präferenz, z. B. für Männchen mit größeren oder intensiver gefärbten Flecken haben.
3. Eine solche Präferenz muss zudem im Kontext der Partnerwahl und Fortpflanzung ausgedrückt werden. Weibchen müssten sich in diesem Fall also bevorzugt mit Männchen paaren, die größere oder rötere Kehlflecken besitzen.
4. Schließlich gilt es, einen positiven Zusammenhang zwischen einer differentiellen Präferenz und dem Fortpflanzungserfolg der betreffenden Weibchen nachzuweisen. Dieses Szenario gilt aber nur dann, wenn die Population für das betroffene Merkmal noch nicht im Gleichgewicht ist. Sobald gerichtete Selektion zum Stillstand kommt, ist zu erwarten, dass Weibchen Männchen mit durchschnittlicher Merkmalsausprägung bevorzugen.

Der formale Nachweis der Existenz eines sexuell selektierten Merkmals ist also methodisch anspruchsvoll und aufwändig, so dass es nicht verwunderlich ist, dass er in dieser Form erst für wenige Merkmale, wie z. B. die Schwanzfedern männlicher Pfauen oder die Anogenitalschwellungen weiblicher Paviane, erbracht wurde (Snowdon 2004).

8.2 Life History und Fortpflanzungsbiologie

Die uns allen sicherlich geläufigste Fortpflanzungsstrategien besteht darin, dass sich ein Weibchen mit einem Männchen verpaart und dabei Spermien zur Befruchtung der Eier übertragen werden. Diese Form der sexuellen Fortpflanzung mit getrennten Geschlechtern stellt aber nur eine von zahlreichen Möglichkeiten dar, mit denen sich Tiere fortpflanzen. Die beiden Geschlechterfunktionen können auch in einem Individuum vereinigt sein, oder Vermehrung erfolgt komplett asexuell (◘ Abb. 8.3). Auf welche Art und Weise ein Individuum seinen Fortpflanzungserfolg erhöhen kann, wird daher zuallererst durch diese, im Bauplan verankerten Life-History-Merkmale festgelegt.

8.2.1 Diversität der Vermehrungsformen

(1) Asexualität und Sexualität Als eine grundlegende Form der Vermehrung existiert die **asexuelle Fortpflanzung,** bei der zwei

Formen unterschieden werden, je nachdem ob die Organismen aus einer oder mehreren Zellen bestehen (de Meeûs et al. 2007). Bei einzelligen Organismen entstehen Nachkommen durch die einfache **Teilung** eines Individuums, welches dadurch seine Existenz aufgibt. Diese Form der geschlechtslosen Fortpflanzung betreiben Einzeller, wie z. B. Amöben oder Geiseltierchen, aber auch alle Urbakterien und Bakterien. Bei mehrzelligen Tieren unterscheidet man wiederum zwei Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung. Bei der **agametischen Fortpflanzung** entstehen Nachkommen aus Körperzellen des Elters; entweder durch Fragmentierung des gesamten Elters (z. B. bei Korallen und Schwämmen) oder durch Knospenbildung am elterlichen Körper (z. B. bei Quallen). Eine alternative Möglichkeit besteht darin, dass die Vorfahren zwar Eier produzieren, die aber nicht befruchtet werden. Diese Arten mit **Parthenogenese** („Jungfernzeugung") bestehen also nur aus Weibchen und finden sich bei Rädertierchen, Bärtierchen, sowie manchen Arthropoden und Reptilien.

Bei Arten mit asexueller Fortpflanzung haben Nachkommen also einen einzigen Vorfahren, mit dem sie genetisch identisch sind. Diese asexuellen Formen der Vermehrung ermöglichen hohe Reproduktionsraten und bieten den Vorteil, dass ein bewährter Genotyp unverändert beibehalten werden kann. Außerdem kann die Reproduktion unabhängig erfolgen, also ohne Suche von und ohne Konkurrenz um Fortpflanzungspartner. Trotzdem wird asexuelle Fortpflanzung heute nur von einer kleinen Minderheit aller Tierarten betrieben. Die Seltenheit der Asexualität hat ihre Gründe: Bei einem Vergleich von nah miteinander verwandten Gespenstschrecken *(Phasmatodea)*, von denen sich manche asexuell und manche sexuell fortpflanzen, hatten die Arten mit asexueller Fortpflanzung nämlich deutlich mehr nachteilige Mutationen (Bast et al. 2018).

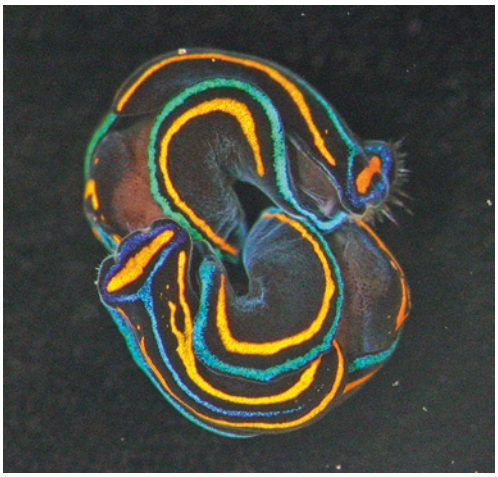
Einige wenige Tiere, wie Blattläuse und Wasserflöhe (◘ Abb. 8.3) haben ein „gemischtes System", bei dem sich parthenogenetische und sexuelle Fortpflanzung abwechseln. Damit besitzen sie die Möglichkeit, sich unter für sie optimalen Umweltbedingungen asexuell zu vermehren und unter sich verschlechternden Bedingungen durch sexuelle Fortpflanzung besser angepasste Nachkommen oder Überdauerungsstadien zu produzieren. So ein flexibles System erscheint eigentlich optimal, aber offenbar wird die Fähigkeit zu fakultativer

◘ **Abb. 8.3** Wasserflöhe *(Daphnia magna)* können sich fakultativ sexuell und asexuell fortpflanzen. (© micro_photo/Getty Images/iStock)

sexueller Fortpflanzung durch einen damit verbundenen intensiven sexuellen Konflikt behindert (Burke und Bonduriansky 2017).

Bei Arten mit **sexueller Fortpflanzung** verschmelzen zwei durch Meiose entstandene haploide Gameten miteinander, um die Entwicklung eines neuen Individuums anzustoßen (Lehtonen et al. 2012). Sexuelle Fortpflanzung mit gleich großen Gameten **(Isogamie)** ist die ursprüngliche Form, aber heutzutage bei Tieren und Pflanzen extrem selten; man findet sie nur noch bei einigen Einzellern, wie z. B. der Bierhefe. Bei praktisch allen Tieren gibt es dagegen unterschiedlich großen Gameten **(Anisogamie)** wobei diejenigen Individuen, die wenige, relativ große und nährstoffreiche Gameten bilden, per Definition als **Weibchen** bezeichnet werden. Die anderen, die viele kleine, nährstoffarme Geschlechtszellen produzieren, sind entsprechend als **Männchen** definiert. Sexuelle Fortpflanzung ist aber nicht notwendigerweise gleichbedeutend mit der Existenz von zwei getrennten Geschlechtern.

Hermaphroditen (Zwitter) haben funktionsfähige männliche und weibliche Geschlechtsanlagen in einem Individuum vereinigt. Dieses System bietet aufgrund der inhärenten Flexibilität die Möglichkeit, die Fortpflanzung opportunistisch zu gestalten. Einerseits ist eine Selbstbefruchtung möglich. Andererseits ist jeder Artgenosse ein potentieller Paarungspartner, wobei Spermien meist reziprok ausgetauscht werden, so dass zwar die Kosten der Partnerfindung reduziert werden, aber strategische Fragen darüber auftauchen, wie viel in die männliche und weibliche Funktion investiert werden soll (Anthes 2010). Wechselseitige Inseminationen sind dabei häufiger reziprok als durch Zufall zu erwarten wäre (◘ Abb. 8.4; Anthes und Michiels 2005).



◘ **Abb. 8.4** Wenn zwei paarungsbereite Kopfschildschnecken *(Chelidonura hirundinina)* aufeinandertreffen, erfolgt der Spermienaustausch zwischen diesen Hermaphroditen nach strengen Regeln der Reziprozität. (Quelle: Nils Anthes)

Hermaphroditismus kann aber auch so ausgeprägt sein, dass ein Individuum im Laufe des Lebens einen **Geschlechtswechsel** vollzieht. Bei manchen Fischen variiert das Geschlecht nämlich alters- bzw. größenabhängig (Fische wachsen ein Leben lang): Die jüngeren und kleineren Tiere agieren bei diesen Arten zumeist zunächst als Männchen **(Protandrie);** wenn sie eine bestimmte Größe erreichen, wandeln sie sich zu Weibchen um und produzieren fortan Eier statt Spermien. Das ist daher relativ einfach, weil die Gonaden wenig differenziert sind und die Befruchtung außerhalb des Körpers erfolgt. Bei anderen Fischarten ist die Abfolge umgekehrt: Sie beginnen ihr Leben als Weibchen und werden dann zu Männchen **(Protogynie),** wenn sie groß genug sind, andere Männchen zu dominieren (Baroiller und D'Cotta 2016).

Die überwiegende Zahl der Tierarten betreibt **getrenntgeschlechtliche**

Fortpflanzung (Gonochorie) mit diploiden Männchen und Weibchen. Bei ihnen kann die Befruchtung intern oder extern erfolgen, was wiederum Konsequenzen für das Paarungsverhalten und geschlechtsspezifische Investitionsstrategien in den Nachwuchs nach sich zieht (◘ Abb. 8.5, ► Abschn. 11.1). Bei einigen getrenntgeschlechtlichen Tieren können Besonderheiten bei der Befruchtung auftreten. Am bedeutsamsten sind in diesem Zusammenhang Hymenopteren, bei denen die Weibchen aus befruchteten Eiern entstehen und dementsprechend diploid sind, wohingegen aus unbefruchteten Eiern haploide Männchen schlüpfen. Diese **Haplodiploidie** hat weitreichende Konsequenzen, da dadurch Weibchen mit ihren Schwestern näher verwandt sind als sie dies mit ihrem eigenen Nachwuchs wären, sich daher nicht selbst fortpflanzen und stattdessen in die Aufzucht von Geschwistern investieren (Hamilton 1964; ► Abschn. 11.4). Bei manchen Amphibien und Fischen sind Männchen sogar gänzlich verzichtbar geworden. Deren Fortpflanzung erfolgt asexuell durch **Gynogenese,** d. h., die diploiden Eizellen werden durch Spermien von Männchen anderer Arten stimuliert, um eine parthenogenetische Entwicklung der Embryonen zu initiieren (Schlupp 2005). Sexuelle Fortpflanzung ist also bei weitem kein einheitliches Merkmal.

(2) Evolution von Sex Die Evolution von Sexualität vor 700 bis 800 Mio. Jahren war eines der wichtigsten Ereignisse im Verlauf der Evolution, und ihre Erklärung stellt immer noch eine der größten Herausforderungen der Evolutionsbiologie dar. Sexuelle Fortpflanzung ist, im Vergleich zur asexuellen Fortpflanzung, aus zwei Gründen ein Paradoxon (◘ Tab. 8.1; Lehtonen et al. 2012). Zum einen werden durch die notwendige Rekombination bei der Meiose erfolgreiche Genkombinationen, also solche, deren Träger es geschafft haben, bis zur Geschlechtsreife zu überleben und sich erfolgreich fortzupflanzen, auseinandergebrochen. Dieser Nachteil wird als **Kosten der Rekombination**

◘ **Abb. 8.5** Getrenntgeschlechtliche sexuelle Fortpflanzung ist im Tierreich weit verbreitet, wobei die Befruchtung extern oder intern erfolgt. (Libellen: © Adina Voicu/Pixabay, Frösche: © Aline Dassel/Pixabay, Tauben: © Daina Krumins/Pixabay, Schafe: © Elsemargriet/Pixabay)

bezeichnet. Zum andern entstehen, im Vergleich zu asexuellen Arten, durch die notwendige Produktion von Männchen Fitnesseinbußen für Weibchen, da nicht nur Töchter produziert werden, die sich selber wieder fortpflanzen, sondern die Hälfte der Investitionen in die Fortpflanzung auf Söhne entfällt. Dieser Nachteil ist als **Kosten der Männchenproduktion** bekannt.

Was diese Kosten mehr als wettmacht ist noch nicht abschließend geklärt (◘ Tab. 8.1). Ein wichtiger unmittelbarer Vorteil der sexuellen Fortpflanzung besteht darin, dass durch sexuelle Selektion nachteilige Allele ausgefiltert werden und damit populationsgenetische Vorteile entstehen, die das Überleben auch unter herausfordernden Bedingungen ermöglichen. Diese Effekte wurden in Experimenten mit Reismehlkäfern *(Tribolium castaneum)* gezeigt, die mehrere Jahre starker oder schwacher sexueller Selektion und danach intensiver Inzucht ausgesetzt wurden (Lumley et al. 2015). Außerdem kann Sexualität über längere Zeiträume zu einem Selektionsvorteil für die Mitglieder einer Population führen, entweder weil sie das Aussterben durch mangelnde Anpassungen an Umweltveränderungen aufgrund von genetischer Koppelung vorteilhafter Mutationen (Fisher-Muller-Theorie) oder Akkumulation von nachteiligen Mutationen *(Muller's ratchet)* verhindert. Mitglieder sexueller Populationen können auch aufgrund der geringeren Wachstumsraten reduzierter intraspezifischer Konkurrenz ausgesetzt sein *(ecological cost)*.

Sexualität kann andererseits auch mit kurzfristigen Vorteilen für Individuen verbunden sein, entweder weil durch die resultierende genetische Variabilität der Nachkommen deren bessere Anpassung an unvorhersagbare Umweltbedingungen

◘ **Tab. 8.1** Zusammenfassung der Vor- und Nachteile sexueller Fortpflanzung

Evolution von Sexualität	
Nachteile	**Vorteile**
– Kosten der Rekombination – Kosten der Männchenproduktion	*Langfristig* – Kopplung positiver Mutationen – Verhinderung der Akkumulation negativer Mutationen – Reduzierte ökologische Konkurrenz *Kurzfristig* – Flexible Anpassung an veränderte Umwelt – Anpassungen an heterogene Umwelt – Antagonistische Koevolution

(Best-Man-Hypothese) oder an die räumliche Heterogenität ihrer Lebensräume (Tangled-Bank-Hypothese) gewährleistet wird. Außerdem kann es zu einem Vorteil bei kompetitiven Interaktionen zwischen verschiedenen Organismen („antagonistische Koevolution") wie beispielsweise zwischen Parasiten und ihren Wirten kommen (Red-Queen-Hypothese). Die Herausforderung bei der Überprüfung dieser Hypothesen besteht darin, zwischen Ursprung und Beibehaltung von sexueller Fortpflanzung zu unterscheiden. So legen Experimente mit fakultativ sexuellen Rädertierchen (Rotifera) nahe, dass Anpassungen an neue Umweltbedingungen mit Fitnesseinbußen in der ursprünglichen Umgebung verbunden sind und somit zur Beibehaltung von Sex beitragen, aber nicht notwendigerweise dessen Ursprung erklären (Luijckx et al. 2017).

Die bislang überzeugendsten Hinweise auf die evolutionären Ursachen sexueller Fortpflanzung unterstützen die

Red-Queen-Hypothese. Der Name dieser Hypothese stammt aus der Geschichte von „Alice im Wunderland", in der die rote Königin Alice erzählt, dass *„it takes all the running you can do, to keep in the same place"*. Demnach gibt es einen evolutionären Wettlauf zwischen Pathogenen und ihren Wirten, bei dem die Wirte durch sexuelle Fortpflanzung immer neue Genotypen mit verbesserter Resistenz produzieren und somit einen Vorteil gegenüber Parasiten und Krankheitserregern haben, die an den häufigsten Genotyp angepasst sind (Hamilton et al. 1990).

Beispielsweise stellten Lively und Dybdahl (2000) bei einer Schneckenpopulation mit sexuellen und asexuellen Individuen fest, dass der Anteil sexueller Individuen positiv mit der Parasitenhäufigkeit, aber keinem anderen Umweltfaktor korreliert. Direktere Unterstützung für die Vorhersagen der Red-Queen-Hypothese stammt aus einem Experiment mit einem Nematoden *(Caenorhabditis elegans)*, dessen Populationen aus Zwittern und Männchen mit variablem Anteil sexueller Fortpflanzung bestehen. In einem Koevolutionsexperiment mit pathogenen Bakterien starben die durch genetische Manipulation zu obligaten Selbstbefruchtern gemachten Populationen rasch aus, wohingegen Wildtypen und gentechnisch zu obligaten Fremdbefruchtern gemachte Populationen mit den Bakterien gemeinsam evolvierten (Morran et al. 2011). Auch kurzfristige Anpassungen unterstützen diese Hypothese: Fruchtfliegen *(Drosophila melanogaster)*, die experimentell infiziert wurden, produzierten Nachkommen mit einem höheren Anteil an rekombinierten Genen als Kontrolltiere, denen sterile Verletzungen zugefügt wurden (Singh et al. 2015). Sexuelle Fortpflanzung hat sich also letztendlich wohl aufgrund der damit verbundenen Vorteile im evolutionären Wettrennen zwischen Parasiten und ihren Wirten durchgesetzt.

8.2.2 Geschlechtsbestimmung

Sexuelle Fortpflanzung mit getrennten Geschlechtern ist somit eine häufige, aber nicht die einzige Form, die nächste Generation auf den Weg zu bringen. Die Entstehung von Geschlechtern bei Arten mit sexueller Fortpflanzung ist im Tierreich ebenfalls nicht einheitlich. Prinzipiell wird das Geschlecht einer gegebenen Art durch einen von sieben genetischen oder zwei umweltbasierten Mechanismen bestimmt (◘ Tab. 8.2; Bachtrog et al. 2014).

Die bekanntesten **genetischen Mechanismen der Geschlechtsdetermination** basieren auf der Kombination von geschlechtsspezifischen Chromosomen. Bei Säugetieren, aber auch bei Käfern und Fliegen, wird das weibliche Geschlecht durch die Kombination von zwei X-Chromosomen bestimmt. Bei Vögeln, Schlangen, Krebsen und Schmetterlingen ist es aber genau umgekehrt: Dort tragen die Männchen zwei identische Geschlechtschromosomen (ZZ) und die Weibchen zwei unterschiedliche (ZW). Einen weiteren genetischen Mechanismus der Geschlechtsbestimmung besitzen manche Fische, bei denen mehrere Gene, die nicht auf den Geschlechtschromosomen angesiedelt sind, das Geschlecht bestimmen. Bei Hymenopteren bestimmt dagegen die Gesamtstruktur des Erbguts, welches Geschlecht entsteht; Töchter entstehen hier nur aus befruchteten Eiern. In seltenen Fällen wird das väterliche Genmaterial bei manchen Individuen eliminiert, es

Tab. 8.2 Die häufigsten Arten der Geschlechtsbestimmung im Tierreich

Geschlechter	Geschlechtsbestimmung	Geschlechtschromosomen	Beispiele
Keins	–	–	Einzeller
Zwitter	–	–	Würmer, Schnecken
Zwei getrennte	Temperatur	Vorhanden (ZW und XX)	Krokodile, Schildkröten
Zwei getrennte	Gendosis	Vorhanden (XX)	Manche Fische
Zwei getrennte	Befruchtung	Befruchtung ja ⇒ Töchter Befruchtung nein ⇒ Söhne	Ameisen, Bienen, Wespen
Zwei getrennte	Chromosomen	Weibchen 2 ungleiche (ZW)	Schmetterlinge, Vögel, Schlangen
Zwei getrennte	Chromosomen	Weibchen 2 gleiche (XX)	Reptilien, Säugetiere

kommen bakterielle Parasiten innerhalb der Geschlechtszellen vor, oder manche Weibchen produzieren nur Töchter, andere dagegen nur Söhne.

Das Geschlecht kann auch durch Umweltfaktoren bestimmt werden. Bei zahlreichen Reptilien bestimmt die Umgebungstemperatur, der die Eier nach der Ablage ausgesetzt sind, ob daraus ein Weibchen oder Männchen schlüpft. Schließlich können auch soziale Faktoren entscheidend sein. So werden aus den sexuell noch undifferenzierten Larven eines Meereswurms diejenigen Männchen, die auf ein Weibchen treffen; alle anderen werden zu Weibchen. Auch der Geschlechtswechsel bei manchen Fischen wird durch die soziale Umwelt, in diesem Fall durch das lokale Geschlechterverhältnis, bestimmt.

8.3 Geschlechterrollen

Bei Arten mit getrenntgeschlechtlicher sexueller Fortpflanzung unterscheiden sich Männchen und Weibchen darin, wie wählerisch sie bei der Partnerwahl sind, wie intensiv sie um Fortpflanzungspartner konkurrieren sowie im Ausmaß ihrer elterlichen Fürsorge. Diese Unterschiede werden kollektiv als **Geschlechterrollen** bezeichnet (Schärer et al. 2012). In Darwins ursprünglicher Darstellung der sexuellen Selektionstheorie hat er Partnerwahl durch Weibchen als Selektionsmechanismus zwischen den Geschlechtern und den Kampf zwischen Männchen als wichtigsten Selektionsmechanismus innerhalb der Geschlechter dargestellt. Konkurrenz zwischen Weibchen und Wahl durch Männchen kamen darin nicht vor. Letztendliche Grundlage für diese Einschätzung und Definition dieser **traditionellen Geschlechterrollen** ist die unterschiedliche Größe der Gameten von Männchen und Weibchen. Basierend auf Überlegungen zur Evolution von **Anisogamie** lässt sich die Evolution von traditionellen und erweiterten Geschlechterrollen rekonstruieren und so die Grundlagen für ein modernes Verständnis geschlechtsspezifischer Fortpflanzungsstrategien schaffen.

(1) Evolution von Anisogamie Bei sich sexuell fortpflanzenden Organismen ist **Isogamie** die ursprüngliche Form der Sexualität. Dabei sind die zur Zygote verschmelzenden Gameten gleich groß. Isogamie findet sich heute nur noch bei einfachen Einzellern (z. B. *Paramecium*). Bei fast allen sich sexuell reproduzierenden mehrzelligen Tieren und Pflanzen findet dagegen eine anisogame Fortpflanzung statt, d. h., die Gameten haben unterschiedliche Größen. Diese Entwicklung kann als Spezialisierung an die beiden Aufgaben, die ein Gamet hat, nämlich andere Gameten zu finden und erfolgreich Zygoten zu bilden, interpretiert werden. Männliche Gameten **(Spermien)** sind klein, beweglich und nährstoffarm und repräsentieren eine optimale Anpassung an die erste Anforderung. Das weibliche Geschlecht ist dagegen durch die Produktion von großen, unbeweglichen und nährstoffreichen Gameten **(Eier)** definiert.

Anisogamie entwickelt sich aus Isogamie, wenn genetische Variation in der Gametengröße existiert, die Überlebenswahrscheinlichkeit der Zygoten größenabhängig ist und die Zunahme der Überlebensfähigkeit mit zunehmender Größe den Nachteil der geringeren Anzahl mehr als wettmacht, d. h. wenn zwei große Zygoten im Durchschnitt eine größere Fitness als vier kleine mit derselben Gesamtmasse haben (Parker et al. 1972). Unter diesen Annahmen, d. h. bei relativer Zunahme der großen Gameten, entsteht ein Selektionsdruck auf kleine Gameten, sich einen großen Partner zu suchen und dessen Nahrungsreserven auszubeuten. Große Gameten sollten versuchen, mit anderen möglichst großen Gameten zu verschmelzen. Da aber Zygoten aus zwei winzigen Gameten nicht überlebensfähig sind, ist der Nachteil für einen großen Gameten beim Verschmelzen mit einem kleinen geringer als für einen kleinen beim Verschmelzen mit einem anderen kleinen, d. h., die Selektion wirkt stärker auf die kleinen Gameten, die außerdem aufgrund ihrer größeren Zahl einen zusätzlichen Vorteil erfahren, da sie größere genotypische Variabilität ausbilden können. Die mittelgroßen Gameten werden rasch aussterben, da sie weder den Vorteil der großen Anzahlen noch der großen Nahrungsreserven aufweisen. Am Ende dieses Wettlaufs gibt es also nur zwei Gametentypen: Eier und Spermien.

(2) Konsequenzen der Anisogamie Weibchen produzieren wenige große Gameten; Männchen viele kleine. Das heißt, Männchen sind potentiell in der Lage, mehr Eier zu befruchten als verfügbar sind. Damit werden Eier zu einer knappen Ressource, um die Männchen konkurrieren, da diese ihren potentiellen Fortpflanzungserfolg limitieren. Als Konsequenz ergibt sich dadurch ein **fundamentaler Geschlechtsunterschied** in den Determinanten des Fortpflanzungserfolgs. Männchen können ihren Fortpflanzungserfolg dadurch erhöhen, dass sie möglichst viele Weibchen finden und deren Eier befruchten. Sie haben damit ein wesentlich größeres Fortpflanzungspotential und sind daher einer starken Selektion ausgesetzt, was die Konkurrenz um Weibchen betrifft. Weibchen können dagegen nur die Rate der Eiproduktion erhöhen; Kopulationen mit zusätzlichen Männchen haben keinen quantitativen Einfluss auf ihre Fitness. Ihre Fitness wird daher vor allem von Zugang zu Ressourcen limitiert, die sie in die Eiproduktion und Entwicklung und Fürsorge der Jungen investieren.

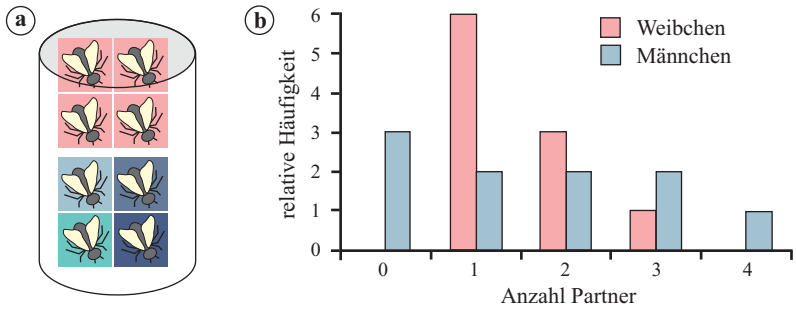


Abb. 8.6 Batemans Prinzipien: In Paarungsexperimenten mit *Drosophila* wurden vier Weibchen mit vier unterscheidbaren Männchen zusammengesetzt (**a**). Die Zuordnung der resultierenden Nachkommen (**b**) ergab, dass die Varianz in der Anzahl der Paarungspartner bei Männchen größer war als bei Weibchen. (Nach Bateman 1948)

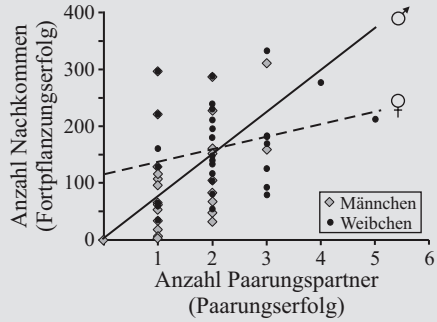
Dieser fundamentale Geschlechtsunterschied der Fitnesslimitierung wurde erstmals von Angus Bateman (1948) in einem Experiment mit *Drosophila* demonstriert (Abb. 8.6). Er setzte dazu jeweils vier Männchen und vier Weibchen zusammen, wobei die Männchen durch individuelle phänotypische Marker charakterisiert waren, und ließ sie sich verpaaren. Anschließend ordnete er die Nachkommen jedes Weibchens einem Männchentyp zu; er machte also keine Beobachtungen des Paarungsverhaltens und bestimmte auch nicht den individuellen Fortpflanzungserfolg einzelner Fliegen. Er fand heraus, dass die allermeisten Weibchen sich mit einem oder zwei Männchen verpaarten, wohingegen es genauso viele Männchen gab, die sich gar nicht fortpflanzten, wie solche, die eine oder zwei Paarungspartnerinnen hatten. Manche Männchen verpaarten sich sogar mit drei oder vier Weibchen. Das heißt, die Varianz in der Zahl der Paarungspartner (und Nachkommen) war bei Männchen wesentlich größer als bei Weibchen; manchen Männchen gelang es also, viele Weibchen zu befruchten, wohingegen andere wenig oder gar keinen Erfolg hatten. Dieser Geschlechtsunterschied wurde mittlerweile unter anderem auch in wilden Populationen anderer Insekten bestätigt (Rodríguez-Muñoz et al. 2010).

Aus dieser Studie wurden **Batemans Prinzipien** abgeleitet. Demnach hat das Geschlecht, welches der stärkeren sexuellen Selektion unterliegt, die höhere standardisierte Varianz im **Paarungserfolg** (Anzahl Partner) und **Fortpflanzungserfolg** (Anzahl Nachkommen). Außerdem ist die Steigung der Regressionsgeraden, die Fortpflanzungserfolg als Funktion des Paarungserfolgs betrachtet, im Geschlecht unter intensiverer sexueller Selektion steiler (► Box 8.2). Heute existieren neben dem Bateman-Gradienten weitere, zum Teil genauere Maße (z. B. Jones-Index) für die Intensität der sexuellen Selektion (Henshaw et al. 2016).

Box 8.2

Batemans Prinzipien: Geschlechtsunterschiede in der Intensität sexueller Selektion

- **Frage:** Unterscheidet sich die Intensität der sexuellen Selektion (bei Rauhhäutigen Gelbbauchmolchen, *Taricha granulosa*) zwischen den Geschlechtern in der von Batemans Prinzipien vorhergesagten Weise?
- **Hintergrund:** Batemans Prinzipien postulieren, dass sich die standardisierten Varianzen im Fortpflanzungs- bzw. Paarungserfolg zwischen den Geschlechtern unterscheiden (ist in der Regel bei Männchen größer). Damit sexuelle Selektion wirken kann, muss es einen Zusammenhang zwischen den beiden ersten Prinzipien geben; dieser wird durch den Bateman-Gradienten beschrieben.
- **Methode:** Aus einem Teich wurden alle (96 Männchen und 42 Weibchen) Gelbbauchmolche nach der Paarungszeit gefangen und vermessen. Weibchen wurden bis zur Eiablage einzeln gehalten und die Vaterschaften der 762 Jungen genetisch bestimmt.



- **Ergebnis:** Männchen hatten eine 19-mal höhere standardisierte Varianz im Fortpflanzungserfolg und eine 7-mal höhere standardisierte Varianz im Paarungserfolg.* Die Steigung der Geraden, die den Zusammenhang zwischen Paarungs- und Fortpflanzungserfolg beschreibt (= Bateman-Gradient), ist für Männchen (—) positiv, wohingegen der Gradient für Weibchen (---) sich nicht signifikant von Null unterscheidet.
- **Schlussfolgerung:** Die Intensität der sexuellen Selektion ist, wie vorhergesagt, für Männchen höher.

(Jones et al. 2002; Quelle Molche: Stevan Arnold)
*berechnet als Varianz/Mittelwert^2

Eine erste generelle Formulierung **geschlechtsspezifischer Fortpflanzungsstrategien** wurde von George Williams (1966) erstellt. Er verdeutlichte die von Darwin skizzierten traditionellen Geschlechterrollen, indem er die Fortpflanzung aus der Perspektive beider Geschlechter beleuchtete. Aufgrund der physiologischen Zwänge der internen Schwangerschaft und der nachfolgenden Laktation sind die Unterschiede zwischen den Geschlechtern bei Säugetieren deutlich erkennbar (◘ Abb. 8.7). Die Rolle eines männlichen Säugetiers in der Fortpflanzung endet demnach meist mit der

Abb. 8.7 Weibliche Säugetiere tragen den Großteil der Kosten der Fortpflanzung. (© Sommersprosse21/Pixabay)

Kopulation, die für ihn nur geringe Kosten in Form von aufgewendeter Energie und verringerter Wachsamkeit mit sich bringt. Für die Weibchen ist es genau umgekehrt: Mit der Kopulation beginnt für sie eine Zeit, die unter Umständen monatelange Gefahren und physiologische Belastungen mit sich bringt und andere Aspekte ihres Verhaltens beeinflusst. Aufgrund der vergleichsweise geringeren Kosten der primären Fortpflanzungsrolle der Männchen sollten diese daher eine ständige Bereitschaft zeigen, sich mit so vielen Weibchen wie möglich zu paaren. Weibchen können dagegen durch zusätzliche Verpaarungen mit anderen Männchen ihren quantitativen Fortpflanzungserfolg nicht verbessern, da ihre Wurfgröße relativ invariant und nicht durch Spermien limitiert ist. Aus diesen Überlegungen leitete Williams eine allgemeine stärkere Tendenz zur Promiskuität bei Männchen sowie eine Tendenz zur Zurückhaltung und Diskriminierung bei Weibchen ab.

Robert Trivers (1972) hat diese Überlegung in wichtiger Weise erweitert und generalisiert. Er hat deutlich gemacht, dass die geschlechtsspezifische Form des elterlichen Investments in die Nachkommen (► Abschn. 11.2), und nicht das Geschlecht oder die Gametengröße an sich, ausschlaggebend dafür ist, ob ein Individuum sich in der von Darwin und Williams charakterisierten Weise als typisch männlich oder weiblich verhält. Trivers definierte **elterliches Investment** als „jegliches Investment durch die Eltern in ihre Nachkommen, das die Überlebenswahrscheinlichkeit der Nachkommen zu Lasten der Fähigkeit der Eltern, in weitere Nachkommen zu investieren, erhöht". Demnach müssen alle Formen der elterlichen Investition in die Fitness der Nachkommen berücksichtigt werden. Außerdem bestimmt der relative Anteil der elterlichen Investition beider Geschlechter in ihren Nachwuchs den Fortpflanzungswettbewerb zwischen den Geschlechtern. Das heißt, wenn ein Geschlecht erheblich mehr investiert als das andere (und zwar unabhängig davon, wer die größeren Gameten produziert!), wird es zum Objekt der Konkurrenz zwischen Mitgliedern des anderen Geschlechts.

Da es in der Praxis oft schwierig ist, das Ausmaß elterlicher Investition zu messen und zu vergleichen, hat Tim Clutton-Brock (1991) vorgeschlagen, dass die Rollen im Fortpflanzungswettbewerb letztendlich durch die potentiellen Fortpflanzungsraten beider Geschlechter determiniert werden. Die **potentiellen Fortpflanzungsraten** ergeben sich aus der Anzahl der Jungen pro Zeiteinheit, die beide Eltern unabhängig voneinander produzieren. Dieser Vorschlag basierte auf der Einsicht, dass eine Kopulation und deren Konsequenzen für die Geschlechter unterschiedliche „Bearbeitungszeiten" mit sich bringen. Das im Hinblick auf die Fortpflanzungsraten „schnellere" Geschlecht wird dabei durch das „langsamere" Geschlecht limitiert und dadurch zum Wettbewerb um Partner gezwungen.

Bei Dreistacheligen Stichlingen (*Gasterosteus aculeatus;* Abb. 8.8) ist es zum Beispiel schwierig zu bestimmen, welches Geschlecht die größere elterliche Investition leistet. Hier legen Weibchen die Eier in ein Nest, das von einem Männchen gebaut, anschließend bewacht und mit sauerstoffreichem Wasser befächelt wird. Sind hier

Abb. 8.8 Männlicher Dreistacheliger Stichling bei der Brutpflege. (Quelle: Tino Strauss)

die energetischen Kosten der Eiproduktion höher als die Kosten des Bauens, Fächelns, der reduzierten Nahrungsaufnahme und der erhöhten Räubergefahr während des Brütens durch die Männchen? Hier ist es nun so, dass die Weibchen einmal pro Woche Eier legen können und die Männchen einzelne Gelege 15 bis 20 Tage lang bebrüten. Allerdings können Männchen bis zu 6 Gelege gleichzeitig bebrüten, wodurch sie eine maximale Fortpflanzungsrate von einem Gelege pro 2,5 Tage haben; eine Rate, die doppelt so hoch ist wie die der Weibchen. Da die Männchen ein Gelege schneller verarbeiten können, konkurrieren sie trotz ihrer erheblichen Investition um Weibchen (Kraak et al. 1999).

Dieses verfeinerte Modell zu den Ursachen sexueller Selektion wurde unter anderem dadurch unterstützt, dass es auch geschlechtsspezifisches Verhalten bei Arten erklären konnte, die sogenannte **umgekehrte Geschlechterrollen** an den Tag legen (Berglund und Rosenqvist 2003). Bei Seepferdchen *(Syngnathus typhle)* sind z. B. die Männchen allein für die Aufzucht der Jungen verantwortlich. Weibchen sind größer, aggressiver und konkurrieren untereinander um Männchen. Wie erwartet sind bei Seepferdchen die Bateman'schen Prinzipien umgekehrt: Bei Weibchen gibt es eine stärkere positive Korrelation zwischen der Anzahl von Paarungspartnern und Fertilität (Jones et al. 2000).

Die Varianz im individuellen Fortpflanzungserfolg hat auch eine zufällige Komponente (Hubbell und Johnson 1987). Außerdem ist zu erwarten, dass Individuen **flexible Fortpflanzungsstrategien** gegenüber sich verändernden sozialen oder Umweltbedingungen an den Tag legen. So wurde bei mehreren Arten beobachtet, dass Weibchen weniger wählerischer sind, wenn es ein hohes Prädationsrisiko gibt, ihre Parasitenbelastung hoch ist, sie relativ alt sind oder weniger Männchen zur Auswahl stehen (Gowaty 2004). Männchen sollten sich daher unter bestimmten Bedingungen sehr wohl auch wählerisch verhalten (► Abschn. 9.6). Eine Metaanalyse zahlreicher Einzelstudien zeigte aber, dass in der großen Mehrheit der untersuchten Arten aus dem gesamten Tierreich Männchen stärkerer sexueller Selektion unterliegen und dass dieser Geschlechtsunterschied mit weniger väterlicher Jungenfürsorge und größeren Männchen verbunden ist (Janicke et al. 2016). Außerdem haben mathematische Modellierungen (Lethonen et al. 2016) eindeutig gezeigt, dass Geschlechterrollen durch Anisogamie angelegt und befördert werden und dass Zufall und andere Faktoren nur in seltenen Fällen zu Abweichungen davon führen.

Das **aktuelle Verständnis von Geschlechterrollen** geht daher davon aus, dass beide Geschlechter durch Zwänge ihrer Life History im Großen und Ganzen zwar auf die typischen Geschlechterrollen festgelegt sind, dass diese aber innerhalb enger Grenzen flexibel angepasst werden können. Man erwartet daher prinzipiell, dass beide Geschlechter unter bestimmten Bedingungen sowohl untereinander konkurrieren als auch wählerisch sein können (Clutton-Brock 2007). Da die Geschlechter aber durch unterschiedliche Faktoren in ihrem Fortpflanzungserfolg limitiert werden und die Flexibilität der Geschlechterrollen mehr oder weniger stark eingeschränkt sein kann, sind sexuelle Konflikte häufig.

8.4 Sexueller Konflikt

Die genetischen Interessen von Männchen und Weibchen sind in den allerseltensten Fällen kongruent. Anisogamie und ihre Folgen führen dazu, dass es aufgrund von geschlechtsspezifischen Anpassungen zur Maximierung des individuellen Fortpflanzungserfolgs zu einem evolutionären Konflikt zwischen den Geschlechtern kommt (Hosken und Stockley 2005). Immer wenn Anpassungen eines Geschlechts die Fitness der Mitglieder des anderen Geschlechts beeinträchtigen, sollte dies zu Gegenanpassung führen. Wenn diese Gegenanpassungen erfolgreich sind, leitet dies ein evolutionäres Wettrennen zwischen den Geschlechtern ein. Dieser **sexuelle Konflikt** ist immer dann zu erwarten, wenn die Geschlechter sich nicht in lebenslanger Monogamie fortpflanzen, wenn sie sich genetisch unterscheiden und wenn diese Unterschiede zu verschiedenen optimalen Ausgängen führen – also praktisch immer. Da andererseits die Fitness von Männchen und Weibchen nicht unabhängig voneinander evolviert, schaden sich beide Geschlechter jeweils auch indirekt selbst, wenn sie ihre Fitness auf Kosten des jeweils anderen erhöhen. Vor diesem Hintergrund gibt es eine Reihe von Mechanismen, mit denen beide Geschlechter diesen Konflikt austragen, die zum Teil weitreichende Konsequenzen für Verhalten, Morphologie und Physiologie bis hin zur Artbildung haben (Arnqvist und Rowe 2005).

Bei den meisten Arten verpaaren sich Weibchen mit mehreren Partnern **(Polyandrie),** Männchen leisten keine väterliche Fürsorge in ihren Nachwuchs, die Geschlechter bleiben nur für kurze Zeit um die Kopulation herum zusammen, und Weibchen können Spermien für bestimmte Zeit speichern. In dieser Situation wird die Fitness eines Männchens durch die Zahl der Weibchen, mit denen es sich verpaart, sowie der Zahl der Jungen pro Weibchen, die von ihm gezeugt werden, bestimmt. Aus männlicher Sicht ist Polyandrie daher die Wurzel allen Übels.

Sobald sich ein Weibchen mit einem zweiten Männchen paart, kommt es nämlich zu Spermienkonkurrenz (► Abschn. 9.4), und das erste Männchen verliert einen Teil der Vaterschaft. Mit jedem weiteren verpaarten Konkurrenten verringert sich die Vaterschaftswahrscheinlichkeit weiter. Selektion wird daher Merkmale der Männchen belohnen, die dazu führen, dass sich Weibchen gar nicht mehr, seltener oder erst später mit anderen verpaaren. Eine Art, dies zu erreichen, besteht darin, die Paarungen selbst mit Kosten für die Weibchen zu belegen. Merkmale der Männchen, welche die Fitness der Weibchen reduzieren, sind dabei im Lauf der Evolution aber entstanden, *obwohl* sie Weibchen schädigen, nicht *weil* sie es tun.

Weibchen werden dagegen von Selektion dafür belohnt, ihre lebenslange und nicht ihre kurzfristige Fekundität zu maximieren. Außerdem haben sie eine **optimale Wiederverpaarungsrate,** die größer als 0 ist. Weibchen haben auch höhere optimale Schwellenwerte, um für eine Paarung ausreichend stimuliert zu werden sowie andere Präferenzen für optimale Fekundität und mütterliches Investment (◘ Abb. 8.9). Die Geschlechtsunterschiede in diesen Präferenzen liefern daher die wichtigsten Grundlagen für die antagonistische Koevolution zwischen den Geschlechtern. Dabei werden zwei Formen des sexuellen Konflikts unterschieden.

Ein **Intralokuskonflikt** existiert immer dann, wenn die Variation der Allele an einem Genort ein Merkmal in beiden Geschlechtern beeinflusst und beide Geschlechter unterschiedliche Fitnessoptima für diese Allele besitzen (Bonduriansky und Chenoweth 2009). Dadurch, dass es an diesem Lokus eine genetische Korrelation zwischen den Geschlechtern gibt und Männchen und

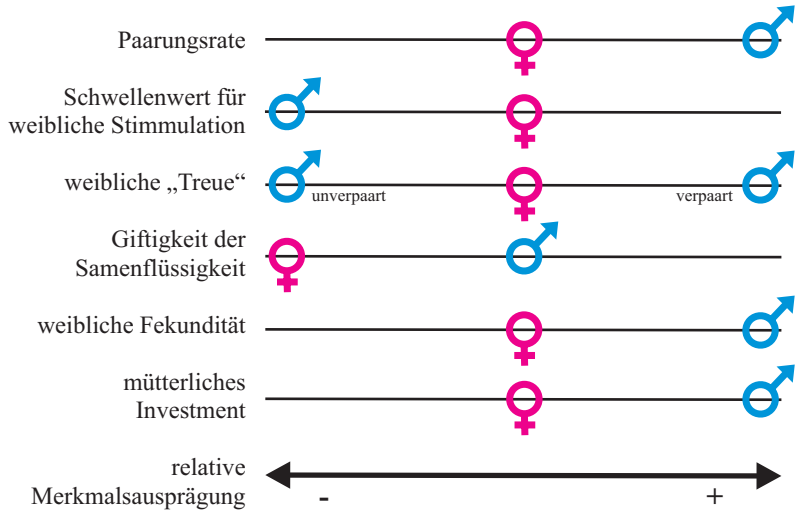


Abb. 8.9 Faktoren, die den sexuellen Konflikt beeinflussen. Für jedes Merkmal sind die relativen Optima für Weibchen und Männchen dargestellt. (Nach Holland und Rice 1998)

Weibchen antagonistische Interessen verfolgen, behindern sich die Geschlechter gezwungenermaßen gegenseitig in der optimalen Ausprägung des betroffenen Merkmals. Es gibt also erhebliche antagonistische Variation in der Fitness der Adulten, wobei Gene, die für Weibchen vorteilhaft sind, für Männchen nachteilig sind und umgekehrt.

Ein **Interlokuskonflikt** liegt dagegen immer dann vor, wenn es einen Konflikt über den Ausgang von Interaktionen zwischen den Geschlechtern gibt. Obwohl der Konflikt zwischen den Geschlechtern ausgetragen wird, sind verschiedene Genloci die eigentlichen genetischen Einheiten, die antagonistisch koevolvieren und dem Phänomen den Namen geben. Dabei kann grundsätzlich zwischen einem Paarungs- und einem Befruchtungskonflikt unterschieden werden. Ein weiterer Konflikt kann sich über das Ausmaß des elterlichen Investments in die Jungen ergeben. Der Paarungskonflikt findet vor allem präkopulatorisch statt, wohingegen der Konflikt über die anstehende Fertilisation postkopulatorisch ausgetragen wird.

Die Fitnessinteressen eines Männchens werden am besten dadurch bedient, dass es 100 % der Eier aller Weibchen, denen es begegnet, befruchtet. Jedes Merkmal eines Weibchens, das zu einer Präferenz für ein bestimmtes Männchen auf Kosten eines anderen führt, löst einen sexuellen Konflikt mit dem abgelehnten Männchen aus. Das heißt, Partnerwahl durch die Weibchen verursacht sexuellen Konflikt, aber sexueller Konflikt kann auch zur Evolution von Partnerwahlmechanismen führen, durch die direkte, von den Männchen verursachte Kosten durch entsprechende Partnerwahl der Weibchen reduziert werden. Dieser zweite Prozess berücksichtigt auch Aspekte des Konflikts, die mit natürlicher Selektion verknüpft sind, wie z. B. Kosten durch erhöhte Mortalität oder reduzierte Fekundität, die sich als Konsequenz der Einflüsse bestimmter männlicher Merkmale ergeben. Deshalb ist zu erwarten, dass Selektion Mechanismen fördert, mit denen Weibchen diese schädlichen Einflüsse reduzieren können; es gibt also Selektion für weiblichen Widerstand, der sich in Form von Partnerpräferenzen äußern kann. In diesem Fall werden wiederum Männchen erfolgreich sein, die diesen

Abb. 8.10 Paarungen bei *Drosophila* sind voller Konflikte zwischen den Geschlechtern. (© Robin/stock.adobe.com)

Widerstand überwinden können. Es kommt also zu einem evolutionären Zyklus von Resistenz und Überwindung derselben, der als **Chase-away-Selektion** bezeichnet wird (Holland und Rice 1998).

Dass Interlokuskonflikte zwischen den Geschlechtern in der postulierten Art und Weise auftreten, wurde von Rice (1996) mit einem genialen Experiment nachgewiesen. Er unterbrach die Koevolution zwischen den Geschlechtern, indem er mit Hilfe genetischer Werkzeuge und entsprechenden Paarungsregimes *Drosophila*-Populationen kreierte, in denen Männchen sich an die Weibchen anpassen konnten, die Weibchen aber nicht mit den Männchen koevolvieren konnten. Nach nur 30 Generationen hatten die Männchen in diesem Wettrennen einen Vorsprung, der ihre Fitness um 25 % erhöhte. Diese Verbesserung der Männchen ging mit einer deutlichen Reduktion der Überlebensrate der Weibchen einher. Die Überlebensrate der Weibchen wurde dadurch verringert, dass Männchen sich immer häufiger wiederverpaaren und dadurch mehr schädliche Samenflüssigkeit übertragen konnten ◘ Abb. 8.10).

Durch experimentell erzwungene Monogamie von natürlicherweise promisken *D. melanogaster* konnte in einem weiteren Experiment gezeigt werden, dass antagonistische Koevolution zwischen den Geschlechtern umgekehrt und durch mutualistische Koevolution ersetzt wird. Indem Fruchtfliegen in zufällig zusammengesetzten Paaren über viele Generationen gezüchtet wurden, waren Partnerwahl, Männchenkonkurrenz, Spermienkonkurrenz und kryptische Weibchenwahl eliminiert. Die so gezüchteten Männchen waren am Ende des Experiments weniger schädlich gegenüber ihren Weibchen (Holland und Rice 1999), investierten weniger in Spermienkonkurrenz, und ihre Weibchen zeigen induzierte Änderungen genetischer Aktivität im zentralen Nervensystem, die ihr Fortpflanzungsverhalten mit weiteren Männchen normalerweise beeinträchtigen (Hollis et al. 2019). Merkmale, welche die Konkurrenzfähigkeit zwischen Männchen unter

normalen Bedingungen erhöhen, reduzieren also den reproduktiven Output der Weibchen.

Männchen können das Verhalten der Weibchen in der für sie vorteilhaften Weise auf mehrere Arten beeinflussen. Wie schon erwähnt, enthält die Samenflüssigkeit bei *Drosophila* toxische Substanzen, die dazu führt, dass Weibchen, die sich häufiger verpaaren, früher sterben. Proteine der akzessorischen Drüsen, die in der Samenflüssigkeit enthalten sind, haben eine Vielzahl anderer Konsequenzen, die allesamt den Fortpflanzungserfolg des ersten Männchens erhöhen. Sie erhöhen unter anderem die Ovipositionsrate der Weibchen, verbessern die Spermienspeicherung, inaktivieren Spermien anderer Männchen und reduzieren die Rezeptivität der Weibchen (Stockley 1997).

Beim Rapsweißling *(Pieris napi)* übertragen die Männchen bei der Paarung eine flüchtige Substanz an die Weibchen, die auf andere Männchen als Antiaphrodisiakum wirkt und weitere Verpaarungen der Weibchen weitgehend verhindert (Andersson et al. 2000). Männchen können bei der Paarung auch die Genitalien der Weibchen beschädigen und sie so von weiteren Paarungen abhalten oder sie deponierten Vaginalpropfen aus Sekreten der akzessorischen Drüsen, die den weiblichen Genitaltrakt versiegeln. Schließlich gibt es auch Fälle von **sexuellem Kannibalismus,** bei dem Männchen während der Paarung vom Weibchen gefressen werden (Schneider und Fromhage 2010). Der Konflikt besteht hier darin, dass Weibchen aus dieser Mahlzeit direkte Fekunditätsvorteile beziehen können, wohingegen die Fortpflanzungskarriere der Männchen beendet wird. Männchen sollten daher versuchen, kannibalistische Weibchen zu vermeiden. So könnte man die oft winzige Größe von Spinnenmännchen vor diesem Hintergrund interpretieren, da sie so ihre Attraktivität als Opfer des Kannibalismus reduzieren können. Eine andere Möglichkeit besteht darin, sich opportunistisch mit fressenden Weibchen zu verpaaren.

Wenn es zwischen den Geschlechtern einen Konflikt über das Paarungsverhalten gibt, können typischerweise Männchen durch Androhung oder Anwendung von Gewalt ihre Wahrscheinlichkeit erhöhen, zu einer fertilen Paarung zu gelangen. Diese Form von Zwang wird als sexuelle Nötigung *(sexual coercion)* bezeichnet (Smuts und Smuts 1993). **Sexuelle Nötigung** ist dadurch charakterisiert, dass Männchen Weibchen dazu manipulieren, ein für sie nachteiliges Verhalten zu zeigen, welches aber den Männchen nutzt (► Box 8.3). Die Beziehung zwischen Konflikt und Nötigung ist also zirkulär: Konflikt kann zu Nötigung führen, und Nötigung fördert Konflikt.

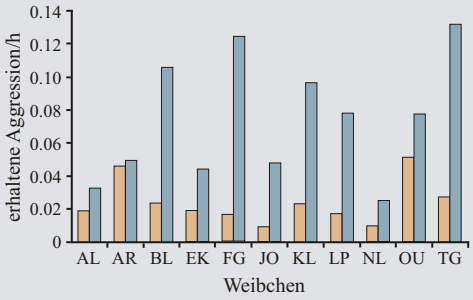
Sexuelle Nötigung kann auch mit **sexueller Belästigung** *(sexual harassment)* einhergehen. Sie ist dadurch charakterisiert, dass persistente Werbe- und Paarungsversuche Weibchen in ihrem Verhalten beeinträchtigen. Solche Belästigung kann zu reduzierter Nahrungsaufnahme sowie erhöhtem Energieverbrauch und Räuberrisiko führen. Für Weibchen beinhaltet Belästigung oft auch eine Erhöhung des Verletzungsrisikos. Mehrere Beispiele, von Dungfliegen bis hin zu See-Elefanten, zeigen, dass Weibchen in solchen Interaktionen sogar getötet werden können, insbesondere dann, wenn sie von mehreren Männchen gleichzeitig belästigt werden (Stumpf et al. 2011).

Durch diese unterschiedlichen Interessen und Zwänge sind die Voraussetzungen für einen **Zermürbungskrieg** *(war of attrition)* zwischen den Geschlechtern gegeben. Es geht also darum, ob die Männchen mit der Belästigung aufhören, bevor die Weibchen nachgeben, oder umgekehrt. Der Ausgang dieses Konflikts hängt vor allem von den Weibchen ab, da die Männchen in der Regel sehr viel größeren potentiellen Nutzen und geringere Kosten haben. Es ist daher nicht verwunderlich, dass es in den meisten Fällen zu erzwungenen Kopulationen kommt. Beispiele dafür gibt es bei Enten (Adler 2009) und Orang-Utans (*Pongo abelii*, Fox 2002).

Box 8.3

Sexuelle Nötigung durch männliche Schimpansen

- **Frage:** Schränkt Aggression durch Männchen die weibliche Partnerwahl ein?
- **Hintergrund:** Bei Primaten mit promiskem Paarungssystem wie Schimpansen (*Pan troglodytes*) tritt regelmäßig männliche Aggression gegen Weibchen auf. Wenn es sich dabei um sexuelle Nötigung handelt, sollte sich diese Aggression verstärkt gegen rezeptive Weibchen richten und in erhöhten Paarungsraten mit den betroffenen Weibchen resultieren.
- **Methode:** Langzeitbeobachtungsdaten einer Schimpansenpopulation in Uganda wurden im Hinblick auf die Verteilung von Aggressions- und Kopulationshäufigkeiten ausgewertet.



- **Ergebnis:** Weibchen, die sich bereits erfolgreich fortgepflanzt hatten, erfuhren in den Zeiten ihrer Rezeptivität (blaue Balken) signifikant häufiger Aggression von Männchen als zu anderen Zeiten (orangefarbene Balken). Männchen kopulierten auch signifikant häufiger mit Weibchen, denen überdurchschnittlich häufig ihre Aggression zuteil wurde.
- **Schlussfolgerung:** Männliche Schimpansen nötigen rezeptive Weibchen durch Aggression zu zusätzlichen Paarungen. Nötigung kann als männliche Gegenstrategie zum weiblichen Interesse, durch polyandrische Verpaarungen das Infantizidrisiko zu verschleiern, interpretiert werden. (Muller et al. 2007; Quelle Schimpanse: Cristina M. Gomes)

8.5 Geschlechterverhältnisse

Das numerische Verhältnis von adulten Männchen und Weibchen stellt eine besonders wichtige Determinante der Intensität der Konkurrenz zwischen Männchen sowie der Wahlmöglichkeiten der Weibchen dar. Auch der Konflikt zwischen den Geschlechtern darüber, wer wie viel an elterlicher Fürsorge leistet, wird von diesem demographischen Faktor beeinflusst. Wenn es in einer Population zum Beispiel einen Überhang an Männchen gibt, konkurrieren zahlreiche Männchen um relativ wenige Weibchen; die Intensität der intrasexuellen Selektion nimmt also zu. In diesem Fall sollten Männchen zudem eher elterliche Fürsorge an den Tag legen, da es sich auszahlen kann, auf diese Weise in die Fortpflanzung mit einem der raren Weibchen zu investieren (Kokko und Jennions 2008).

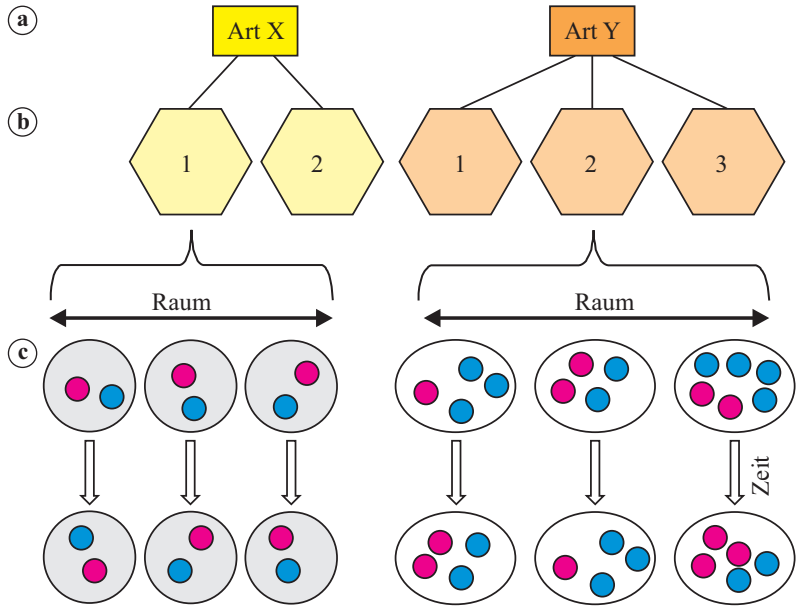


Abb. 8.11 Ebenen der Variation im adulten Geschlechterverhältnis. Unterschiede zwischen Arten (**a**) werden durch die Durchschnittswerte ihrer Populationen (**b**) bestimmt, die wiederum aus zahlreichen sozialen Einheiten (Paare in Art X; Gruppen in Art Y) zusammengesetzt sind. Auf dieser Ebene (**c**) existiert Variation in Raum und Zeit. (Nach Kappeler 2017)

Das **adulte Geschlechterverhältnis** variiert systematisch zwischen Arten, Populationen und artspezifischen sozialen Einheiten, aber auch als Funktion der Zeit (Abb. 8.11). Abweichungen von einem ausgeglichenen Geschlechterverhältnis sind weit verbreitet; so gibt es bei zwei Drittel der daraufhin untersuchten Vogelarten eine signifikante Abweichung von einer Gleichverteilung (Székely et al. 2014). Als Konsequenz der beobachteten Variation im adulten Geschlechterverhältnis stellt sich die Frage nach der Flexibilität der damit verbundenen Geschlechterrollen (Kappeler 2017). Wenn Arten sich stabil im adulten Geschlechterverhältnis unterscheiden, sollte man einerseits Verhaltensanpassungen an diese langfristigen Durchschnittsbedingungen finden. Andererseits sollte man auch flexible Reaktionen auf sich dynamisch verändernde adulte Geschlechterverhältnisse beobachten. Erste empirische Untersuchungen haben unterstützende Hinweise für beide Vorhersagen geliefert.

So existiert bei Schnepfenvögeln *(Scolopacidae)* eine große Diversität an Paarungssystemen und den damit verbundenen Geschlechterrollen. Da sympatrische Arten sich teilweise stark in diesen Merkmalen unterscheiden, ist es unwahrscheinlich, dass ökologische Ursachen diese Variabilität zwischen nah verwandten Arten erklären. Die ausgeprägte Variation im adulten Geschlechterverhältnis zwischen diesen Arten liefert aber eine Erklärung: Arten mit einem zugunsten der Männchen verschobenen adulten Geschlechterverhältnis haben umgekehrte Geschlechterrollen, verpaaren sich polyandrisch und die Männchen leisten mehr elterliche Fürsorge und umgekehrt (Liker et al. 2013). Auch innerhalb von Arten scheint Variation im adulten Geschlechterverhältnis flexible Anpassungen von Komponenten von Geschlechterrollen

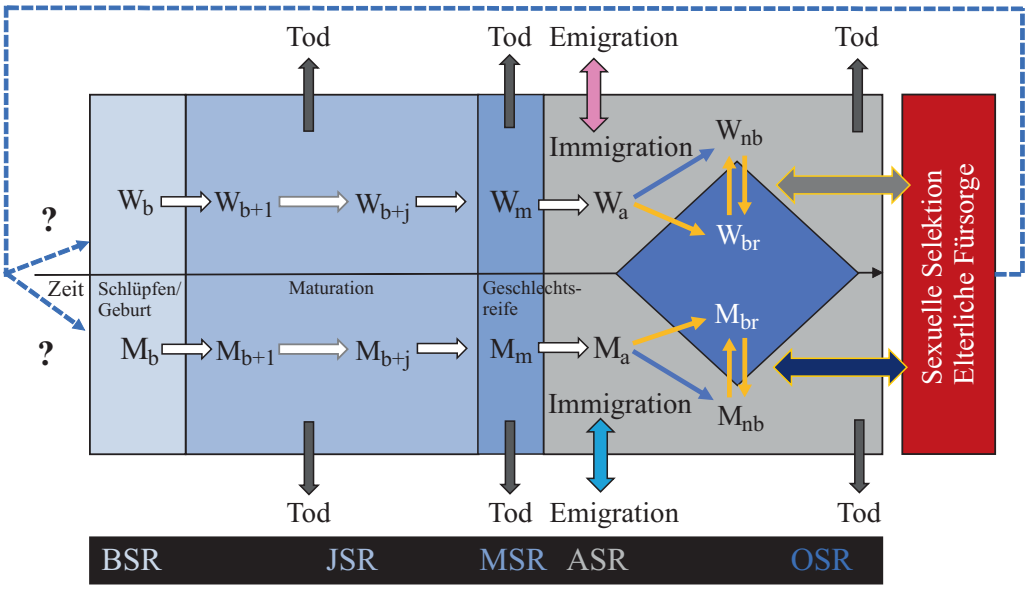


Abb. 8.12 Dynamik der Geschlechterverhältnisse. Das primäre Geschlechterverhältnis (*birth sex ratio,* BSR) ergibt sich aus dem Verhältnis der geborenen Weibchen (Wb) und Männchen (Mb). Durch Mortalität verändert sich dieses im Laufe der Zeit über das juvenile Geschlechterverhältnis (*juvenile sex ratio,* JSR) zum Geschlechterverhältnis bei der Geschlechtsreife (*maturational sex ratio,* MSR). Das adulte Geschlechterverhältnis (*Adult Sex Ratio,* ASR) wird zusätzlich durch Ein- und Abwanderung modifiziert. Von den adulten Tieren ist immer nur ein Teil bereit, sich fortzupflanzen (Wbr und Mbr); ihr Verhältnis beschreibt das operationale Geschlechterverhältnis (*operational sex ratio,* OSR), welche einen wichtigen Einfluss auf Geschlechterrollen hat

auszulösen: In einer Paviangruppe nahmen die Aggressionsraten zwischen Weibchen mit zunehmend zu Weibchen verschobenem adultem Geschlechterverhältnis zu (Cheney et al. 2012).

Wie kommt es zu solchen großen Schwankungen und Unterschieden im adulten Geschlechterverhältnis innerhalb und zwischen Arten? Proximat sind hierfür vor allem Geschlechtsunterschiede in Geburts- und Sterberaten, teilweise aber auch im Wanderungsverhalten verantwortlich (Jennions et al. 2017). Ausgangspunkt ist in jedem Fall das Geschlechterverhältnis beim Schlüpfen bzw. bei der Geburt (Abb. 8.12). Bei Arten mit chromosomaler Geschlechtsbestimmung ist hier ein ausgeglichenes primäres Geschlechterverhältnis zu erwarten. Ronald Fisher (1930) hat als Erster erkannt, dass selbst wenn es Mechanismen zur Beeinflussung der Befruchtungswahrscheinlichkeit gibt und die Überproduktion eines Geschlechts vorteilhaft wäre, die Abweichung von einem ausgeglichenen primären Geschlechterverhältnis evolutionär nicht stabil wäre. Verschobene primäre Geschlechterverhältnisse kommen daher nur in Ausnahmefällen zustande (Komdeur 2012). Durch differentielle Mortalität der heranwachsenden Jungtiere kann es aber schon zu einem verschobenen Geschlechterverhältnis zum Zeitpunkt der Geschlechtsreife kommen (Eberhart-Phillips et al. 2018). Geschlechtsspezifische Ab- und Zuwanderung geschlechtsreifer Individuen generiert zusätzliche Variation im adulten Geschlechterverhältnis zwischen sozialen Einheiten. Schließlich sind zu einem gegebenen Zeitpunkt immer nur eine begrenzte Anzahl der anwesenden Männchen und Weibchen zur Fortpflanzung

bereit (**operationales Geschlechterverhältnis**; Emlen und Oring 1977), da manche schon befruchtet oder mit der Jungenfürsorge beschäftigt sind. Dieses Verhältnis sagt die Gelegenheit für sexuelle Sektion sehr gut voraus und erklärt daher Artunterschiede in der Richtung und Intensität der sexuellen Selektion (Janicke und Morrow 2018).

8.6 Zusammenfassung

Die erfolgreiche Weitergabe möglichst vieler Kopien der eigenen Gene in die nächste Generation ist ein zentrales Anliegen aller Individuen, welches durch Selektion streng bewertet wird. Auf welche Art die Vermehrung bewerkstelligt wird, variiert innerhalb des Tierreichs in faszinierender Weise und umfasst verschiedene asexuelle und sexuelle Fortpflanzungssysteme. Die Entstehung sexueller Fortpflanzung war eine der herausragenden Ereignisse der Evolutionsgeschichte. Sexualität konnte sich trotz offensichtlicher Nachteile durchsetzen; mutmaßlich weil sie beim evolutionären Wettrennen zwischen Wirten und Pathogenen den Wirten zu einem entscheidenden Vorteil verhilft. Anisogamie legt in wichtiger Weise grundlegende Aspekte des Fortpflanzungs- und Jungenaufzuchtverhaltens der Geschlechter fest, die sich in einem unvermeidlichen sexuellen Konflikt niederschlagen, welcher auf verschiedenen Ebenen ausgetragen wird. Die bei der Mehrzahl der Tiere vorherrschenden „typischen" Geschlechterrollen von konkurrierenden Männchen und wählerischen Weibchen können unter anderem aber auch vom Verhältnis paarungsbereiter Männchen und Weibchen modifiziert werden und sind daher flexibler als lange angenommen.

Literatur

Adler M (2009) Sexual conflict in waterfowl: why do females resist extrapair copulations? Behav Ecol 21:182–192

Andersson J, Borg-Karlson A-K, Wiklund C (2000) Sexual cooperation and conflict in butterflies: a male-transferred anti-aphrodisiac reduces harassment of recently mated females. Proc R Soc Lond B 267:1271–1275

Anthes N (2010) Mate choice and reproductive conflict in simultaneous hermaphrodites. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 329–357

Anthes N, Michiels NK (2005) Do „sperm trading" simultaneous hermaphrodites always trade sperm? Behav Ecol 16:188–195

Arnqvist G, Rowe L (2005) Sexual conflict. Princeton Univ Press, Princeton

Bachtrog D et al (2014) Sex determination: why so many ways of doing it? PLoS Biol 12:e1001899

Baroiller JF, D'Cotta H (2016) The reversible sex of gonochoristic fish: insights and consequences. Sex Dev 10:242–266

Bast J, Parker DJ, Dumas Z, Jalvingh KM, Van Tran P, Jaron KS, Figuet E, Brandt A, Galtier N, Schwander T (2018) Consequences of asexuality in natural populations: insights from stick insects. Mol Biol Evol 35:1668–1677

Bateman AJ (1948) Intrasexual selection in *Drosophila*. Heredity 2:349–368

Berglund A, Rosenqvist G (2003) Sex role reversal in pipefish. Adv Stud Behav 32:131–167

Blanckenhorn WU (2010) The quantitative study of sexual and natural selection in the wild and in the laboratory. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 301–327

Bonduriansky R, Chenoweth SF (2009) Intralocus sexual conflict. Trends Ecol Evol 24:280–288

Burke NW, Bonduriansky R (2017) Sexual conflict, facultative asexuality, and the true paradox of sex. Trends Ecol Evol 32:646–652

Cheney DL, Silk JB, Seyfarth RM (2012) Evidence for intrasexual selection in wild female baboons. Anim Behav 84:21–27

Clutton-Brock TH (1991) The evolution of parental care. Princeton Univ Press, Princeton

Clutton-Brock TH (2007) Sexual selection in males and females. Science 318:1882–1885

Clutton-Brock TH (2017) Reproductive competition and sexual selection. Philos Trans R Soc Lond B 372:20160310

Darwin C (1859) On the origin of species. Murray, London

Darwin C (1871) The descent of man and selection in relation to sex. Murray, London

de Meeûs T, Prugnolle F, Agnew P (2007) Asexual reproduction: genetics and evolutionary aspects. Cell Mol Life Sci 64:1355–1372

Eberhart-Phillips LJ et al (2018) Demographic causes of adult sex ratio variation and their consequences for parental cooperation. Nat Commun 9:1651

Emlen ST, Oring LW (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. Science 197:215–223

Fisher RA (1930) The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford

Fox EA (2002) Female tactics to reduce sexual harassment in the Sumatran orangutan *(Pongo pygmaeus abelli)*. Behav Ecol Sociobiol 52:93–101

Gowaty PA (2004) Sex roles, contests for the control of reproduction, and sexual selection. In: Kappeler PM, van Schaik CP (Hrsg) Sexual selection in primates: new and comparative perspectives. Cambridge Univ Press, Cambridge, S 37–54

Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. J Theor Biol 7:1–52

Hamilton WD, Axelrod R, Tanese R (1990) Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites (a review). Proc Natl Acad Sci USA 87:3566–3573

Henshaw JM, Kahn AT, Fritzsche K (2016) A rigorous comparison of sexual selection indexes via simulations of diverse mating systems. Proc Natl Acad Sci USA 113:300–308

Holland B, Rice WR (1998) Chase-away sexual selection: antagonistic seduction versus resistance. Evolution 52:1–7

Holland B, Rice WR (1999) Experimental removal of sexual selection reverses intersexual antagonistic coevolution and removes a reproductive load. Proc Nat Acad Sci USA 96:5083–5088

Hollis B, Koppik M, Wensing KU, Ruhmann H, Genzoni E, Erkosar B, Kawecki TJ, Fricke C, Keller L (2019) Sexual conflict drives male manipulation of female postmating responses in *Drosophila melanogaster*. Proc Natl Acad Sci USA 116:8437–8444

Hosken DJ, Stockley P (2005) Sexual conflict. Curr Biol 15:R535–536

Hubbell SP, Johnson LK (1987) Environmental variance in lifetime mating success, mate choice, and sexual selection. Am Nat 130:91–112

Janicke T, Morrow EH (2018) Operational sex ratio predicts the opportunity and direction of sexual selection across animals. Ecol Lett 21:384–391

Janicke T, Häderer IK, Lajeunesse MJ, Anthes N (2016) Darwinian sex roles confirmed across the animal kingdom. Sci Adv 2:e1500983

Jennions MD, Székely T, Beissinger SR, Kappeler PM (2017) Sex ratios. Curr Biol 27:R790–R792

Jones AG, Rosenqvist G, Berglund A, Arnold SJ, Avise JC (2000) The Bateman gradient and the cause of sexual selection in a sex-role-reversed pipefish. Proc R Soc Lond B 267:677–680

Jones AG, Arguello JR, Arnold SJ (2002) Validation of Bateman's principles: a genetic study of sexual selection and mating patterns in the rough-skinned newt. Proc R Soc Lond B 269:2533–2539

Kappeler PM (2017) Sex roles and adult sex ratios: insights from mammalian biology and consequences for primate behaviour. Philos Trans R Soc Lond B 372:20160321

Kokko H, Jennions MD (2008) Parental investment, sexual selection and sex ratios. J Evol Biol 21:919–948

Komdeur J (2012) Sex allocation. In: Royle NJ, Smiseth PT, Kölliker M (Hrsg) The evolution of parental care. Oxford Univ Press, Oxford, S 171–188

Kraak SBM, Bakker TCM, Mundwiler B (1999) Sexual selection in sticklebacks in the field: correlates of reproductive, mating, and paternal success. Behav Ecol 10:696–706

Lehtonen J, Jennions MD, Kokko H (2012) The many costs of sex. Trends Ecol Evol 27:172–178

Lehtonen J, Parker GA, Schärer L (2016) Why anisogamy drives ancestral sex roles. Evolution 70:1129–1135

Liker A, Freckleton RP, Szekely T (2013) The evolution of sex roles in birds is related to adult sex ratio. Nat Commun 4:1587

Lively CM, Dybdahl MF (2000) Parasite adaptation to locally common host genotypes. Nature 405:679–681

Luijckx P, Ho EKH, Gasim M, Chen S, Stanic A, Yanchus C, Kim YS, Agrawal AF (2017) Higher rates of sex evolve during adaptation to more complex environments. Proc Natl Acad Sci USA 114:534–539

Lumley AJ, et al (2015) Sexual selection protects against extinction. Nature 522:470–473

Morran LT, Schmidt OG, Gelarden IA, Parrish RC II, Lively CM (2011) Running with the Red Queen: host-parasite coevolution selects for biparental sex. Science 333:216–218

Muller MN, Kahlenberg SM, Emery Thompson M, Wrangham RW (2007) Male coercion and the costs of promiscuous mating for female chimpanzees. Proc R Soc Lond B 274:1009–1014

Parker GA, Baker RR, Smith VGF (1972) The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. J Theor Biol 36:529–553

Rice WR (1996) Sexually antagonistic male adaptation triggered by experimental arrest of female evolution. Nature 381:232–234

Rodríguez-Muñoz R, Bretman A, Slate J, Walling CA, Tregenza T (2010) Natural and sexual selection in a wild insect population. Science 328:1269–1272

Schärer L, Rowe L, Arnqvist G (2012) Anisogamy, chance and the evolution of sex roles. Trends Ecol Evol 27:260–264

Schlupp I (2005) The evolutionary ecology of gynogenesis. Annu Rev Ecol Evol Syst 36:399–417

Schneider J, Fromhage L (2010) Monogynous mating strategies in spiders. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 441–464

Singh ND, Criscoe DR, Skolfield S, Kohl KP, Keebaugh ES, Schlenke TA (2015) Fruit flies diversify their offspring in response to parasite infection. Science 349:747–750

Smuts BB, Smuts RW (1993) Male aggression and sexual coercion of females in nonhuman primates and other mammals: evidence and theoretical implications. Adv Stud Behav 22:1–63

Snowdon CT (2004) Sexual selection and communication. In: Kappeler PM, van Schaik CP (Hrsg) Sexual selection in primates. Cambridge Univ Press, Cambridge, S 57–70

Stockley P (1997) Sexual conflict resulting from adaptations to sperm competition. Trends Ecol Evol 12:154–159

Stumpf RM, Martinez-Mota R, Milich KM, Righini N, Shattuck MR (2011) Sexual conflict in primates. Evol Anthropol 20:62–75

Székely T, Weissing FJ, Komdeur J (2014) Adult sex ratio variation: implications for breeding system evolution. J Evol Biol 27:1500–1512

Trivers RL (1972) Parental investment and sexual selection. In: Campbell B (Hrsg) Sexual selection and the descent of man, 1871–1971. Aldine, Chicago, S 136–179

Williams GC (1966) Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thoughts. Princeton Univ Press, Princeton

Intrasexuelle Selektion: wie Männchen konkurrieren

Männliche See-Elefanten konkurrieren erbittert um Weibchen. (© S. Schuetter/blickwinkel/picture alliance)

© Springer-Verlag GmbH Deutschland, ein Teil von Springer Nature 2020
P. M. Kappeler, *Verhaltensbiologie,* https://doi.org/10.1007/978-3-662-60546-2_9

Inhaltsverzeichnis

9.1 Übersicht – 190

9.2 Strategien und Taktiken – 191

9.3 Präkopulatorische Konkurrenz – 197

9.4 Postkopulatorische Konkurrenz – 209

9.5 Postkonzeptionelle Konkurrenz – 217

9.6 Partnerwahl durch Männchen – 220

9.7 Zusammenfassung – 221

Literatur – 221

9

Obwohl moderne Geschlechterrollen berücksichtigen, dass die Mitglieder beider Geschlechter um Fortpflanzungspartner konkurrieren und diese auswählen, gibt es gute theoretische Gründe und zahlreiche empirische Belege für massive Geschlechtsunterschiede in diesen Bereichen. Daher fokussiert diese Übersicht über Mechanismen und Konsequenzen der intrasexuellen Selektion auf männliche Fortpflanzungsstrategien. Dabei werden Merkmale, welche die Wahrscheinlichkeit, zu einer Paarungsgelegenheit zu kommen, auch nur minimal erhöhen, von intrasexueller Selektion positiv bewertet. Sexuell selektierte Anpassungen finden sich dabei in ganz unterschiedlichen Merkmalen, wobei das Verhalten aber eine herausragende Rolle spielt. Die Präsentation dieser Anpassungen folgt dabei dem logischen zeitlichen Ablauf und unterscheidet zwischen prä- und postkopulatorischer Konkurrenz. Das grundlegende Konzept der Strategie, das auf beide Geschlechter zutrifft, wird dieser Diskussion vorangestellt.

9.1 Übersicht

Da ihr Fortpflanzungserfolg durch den Zugang zu fertilen Weibchen limitiert ist, folgen Männchen in der Regel einem „kopulatorischen Imperativ“ (Ghiselin 1974). Dabei werden Merkmale, welche die Wahrscheinlichkeit, zu einer Paarungsgelegenheit zu kommen, erhöhen, durch intrasexueller Selektion belohnt. Bei Männchen zählen laut Darwin (1871) Angriffs- und Verteidigungswaffen, Aggressivität und *„Mut in Kämpfen, Ornamente und Vorrichtungen, die Klänge oder Düfte produzieren, welche nur dazu dienen, Weibchen anzulocken“,* zu diesen Merkmalen. Die Konkurrenz zwischen Männchen um den relativ höchsten Fortpflanzungserfolg ist dabei aber in den wenigsten Fällen auf das unmittelbare Paarungsgeschehen begrenzt; zumal eine erfolgreiche Paarung noch keine Fortpflanzung garantiert, wenn sich Weibchen mehrfach verpaaren.

Der Fortpflanzungswettbewerb zwischen Männchen hat eine logische zeitliche Dynamik (◘ Abb. 9.1). Zunächst muss ein Männchen paarungsbereite Weibchen lokalisieren und aufsuchen. Zur Maximierung seines Fortpflanzungs-

Abb. 9.1 Etappen der Fortpflanzungskonkurrenz. Die zeitliche Organisation der einzelnen Schritte zeigt, dass Männchen vor und nach der Kopulation auf verschiedene Weisen miteinander konkurrieren

erfolges sollte es dann versuchen, möglichst viele Weibchen für sich zu monopolisieren. Diese präkopulatorische Konkurrenz hat viele Facetten, wobei zumeist Variabilität zwischen Männchen in physischen Merkmalen für deren Erfolg ausschlaggebend ist. Selbst wenn ein Männchen diese ersten Etappen erfolgreich absolviert hat, erzielt es durch die vollzogenen Kopulationen zunächst nur einen Paarungserfolg; ob eine erfolgreiche Paarung auch zur erfolgreichen Fortpflanzung führt, hängt von einer Reihe weiterer Faktoren ab.

Wenn sich das Weibchen nämlich auch noch mit anderen Männchen verpaart, kommen seine Spermien unter Umständen gar nicht zur Befruchtung, falls sie bei der stattfindenden Spermienkonkurrenz unterliegen oder vom Weibchen wieder ausgestoßen werden. Außerdem können selbst noch nach der Befruchtung Zygoten durch den Einfluss von Rivalen unter Umständen resorbiert oder Föten abgestoßen werden. Selbst neugeborene Jungtiere können noch von Rivalen getötet werden, um das betroffene Weibchen schneller für sich paarungsbereit zu machen, wodurch der Fortpflanzungserfolg eines Männchens also noch Monate nach einer Paarung zunichte gemacht wird. Eine Kopulation stellt daher zunächst nur eine notwendige Voraussetzung für erfolgreiche Fortpflanzung dar. Mit welchen Mechanismen Männchen versuchen, Mitkonkurrenten auf allen Etappen der Fortpflanzungskonkurrenz auszustechen und einen zählbaren Fortpflanzungserfolg zu erzielen, ist in diesem Kapitel im Einzelnen dargestellt.

9.2 Strategien und Taktiken

Für jedes der vier großen Probleme, die jedes Individuum erfolgreich bewältigen muss (► Abschn. 3.3), gibt es oft mehrere erfolgreiche Lösungen. Daher setzen Individuen aufgrund unterschiedlicher Genotypen, Körpergröße, Erfahrung oder anderer Faktoren auch verschiedene diskrete Verhaltensmuster ein, um ihren Fortpflanzungserfolg zu verbessern. Diese Variation existiert auf zwei Ebenen: entweder verwenden manche Individuen immer eine Lösung/Verhaltensweise und andere Tiere immer eine andere, oder ein und dasselbe Individuum passt sein Verhalten flexibel an verschiedene Situationen an. Unterschiede zwischen Individuen aufgrund genetisch festgelegter Entscheidungsregeln werden als **Strategie** bezeichnet. Jedes Individuum verwendet dabei immer nur eins von mehreren in der Population beobachteten Verhaltensmustern (Dominey 1984). Eine **Taktik** bezeichnet dagegen eines dieser beobachtbaren Verhaltensmuster; also den Verhaltensphänotyp. Diese Begriffe werden (leider) manchmal synonym oder auch mit anderer Bedeutung verwendet; von daher ist es zunächst angebracht, die Begrifflichkeiten zu klären (Abb. 9.2).

Ganz allgemein bevorzugt Selektion Individuen, die eine Kombination von Merkmalen aufweisen, durch die deren genetischer Beitrag zur nächsten Generation maximiert wird (► Abschn. 3.1). In Abhängigkeit von Körpergröße und Bauplan (d. h. taxonomische Zugehörig-

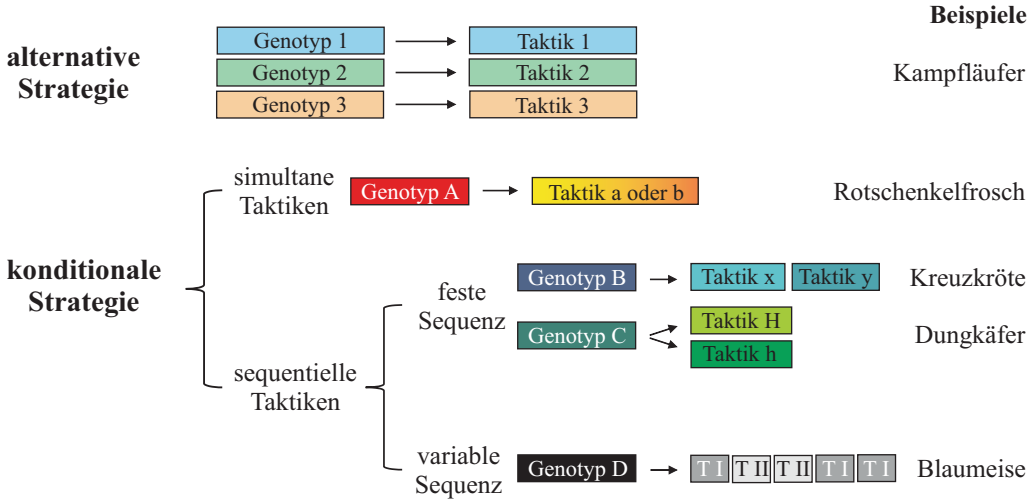


Abb. 9.2 Strategien und Taktiken. Alternative Strategien innerhalb einer Art sind durch unterschiedliche Genotypen charakterisiert, die diskrete Taktiken hervorbringen. Konditionale Strategien basieren auf einem Genotyp, der verschiedene Taktiken gleichzeitig in fester oder variabler Reihenfolge erzeugt. Beispiele sind im Text erläutert. (Nach Taborsky und Brockman 2010)

9

keit) entstehen so im Lauf der Evolution artspezifische **Life-History-Strategien**, die aufeinander abgestimmte physiologische, morphologische und verhaltensbiologische Merkmale betreffen (► Abschn. 3.2). Innerhalb von Arten mit getrenntgeschlechtlicher Fortpflanzung (► Abschn. 8.2) unterscheiden sich die Weibchen und Männchen zudem in ihren **geschlechtsspezifischen Fortpflanzungsstrategien,** da männliche und weibliche Fitness durch unterschiedliche Faktoren limitiert werden (► Abschn. 8.2). Alle diese Strategien haben eine genetische Grundlage; verschiedene Fortpflanzungsstrategien unterscheidet man daher aufgrund der relativen Bedeutung von Umweltfaktoren bei der Ausbildung der Phänotypen.

Wenn es aufgrund eines genetischen Polymorphismus zwei oder mehr diskrete Fortpflanzungsstrategien mit im Durchschnitt identischem Erfolg gibt, bezeichnet man diese als **alternative Strategien.** Obwohl es zu Strategien in anderen Funktionskreisen natürlich jeweils auch Alternativen gibt, wird der Begriff im Kontext der Fortpflanzung als feststehender Begriff verwendet. In diesem Fall werden die verschiedenen diskreten Phänotypen strikt genetisch kontrolliert. Im Kontext der Fortpflanzung sind alternative Strategien geschlechtsspezifisch, wobei solche unterschiedlichen Merkmalskomplexe, mit denen Individuen versuchen, ihren Fortpflanzungserfolg zu maximieren, hauptsächlich bei Männchen auftreten. Die Balance der relativen Häufigkeit der einzelnen Strategien wird durch frequenzabhängige Selektion herbeigeführt. Frequenzabhängige Selektion liegt immer dann vor, wenn die relative Fitness von alternativen Phänotypen von deren Häufigkeit in der Population abhängt.

Da es im Einzelfall nicht immer möglich oder einfach ist, die relative Bedeutung der genetischen Kontrolle für die Ausprägung einer beobachtbaren Taktik zu bestimmen und die Unterscheidung der Strukturen verschiedener Taktiken zum Teil sehr willkürlich ist, erscheint es eigentlich sinnvoll, nur feste und flexible Taktiken zu unterscheiden (Taborsky und Brockman 2010), aber die verschiedenen Begriffe

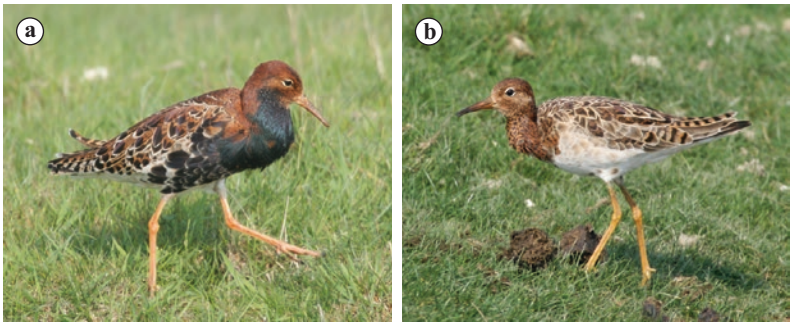


Abb. 9.3 Kampfläufer besitzen einen genetischen Polymorphismus mit zwei Männchenformen. **a** Verteidiger von Balzarenen und **b** Satellitenmännchen. (Quelle: Andreas Klein)

werden weiterhin in der Literatur benutzt und sollten Ihnen daher geläufig sein.

Alternative Strategien sind insgesamt recht selten. Das am besten untersuchte Beispiel stammt von Kampfläufern *(Philomachus pugnax),* bei denen es drei Typen von Männchen gibt, die alternative Strategien verfolgen. Das Paarungssystem von Kampfläufern wird als Lek (► Abschn. 13.3) bezeichnet. Es ist dadurch charakterisiert, dass Männchen an traditionellen Balzplätzen zusammenkommen, wo sie von Weibchen aufgesucht werden. Um die 90 % der männlichen Kampfläufer sind dunkel gefärbt (Abb. 9.3a) und verteidigen kleine (1–2 m^2) Territorien innerhalb eines Leks, wohingegen helle Männchen (Abb. 9.3b) sich als Satelliten in der Nähe der dunklen Männchen aufhalten und von diesen dominiert werden. Der dritte Männchentyp imitiert mit seinem Aussehen Weibchen und ist sehr selten (<1 %). Diese Unterschiede gehen auf unterschiedliche Allele an einem autosomalen Genort zurück; die beiden seltenen Morphe gehen auf eine Geninversion zurück (Lamichhaney et al. 2016). Helle Männchen werden von dunklen dominiert, fangen aber gelegentlich ein Weibchen ab, das eigentlich zum dunklen Territoriumshalter möchte. Die seltenen Weibchennachahmer bekommen vermutlich unbemerkt Zugang zu einem Lek, wo sie dann ebenfalls Kopulationen „erschleichen". Helle Männchen haben einen geringeren Fortpflanzungserfolg, leben aber möglicherweise länger, so dass der Erfolg der beiden Strategien im Durchschnitt ähnlich ist.

Bei einer Meerassel *(Paracerceis sculpta)* gibt es ebenfalls drei Männchenstrategien, die genetisch festgelegt sind. Große α-Männchen verteidigen Brutplätze innerhalb von Schwämmen, zu denen Weibchen sowie andere Männchentypen angezogen werden. α-Männchen verteidigen einzelne Schwammgänge mit Weibchen gegen andere Männchen und verlassen sich dabei vor allem auf ihren Größenvorteil, indem sie den Eingang versperren. 4 % der Männchen einer Population sind β-Männchen, die in ihrem Äußeren Weibchen nachahmen, sich so in die Schwämme schleichen und dort Paarungen ergattern. γ-Männchen, die 14 % aller Männchen ausmachen, sind sehr klein und wendig und können sich aufgrund ihrer geringen Größe an den α-Männchen vorbeischleichen und ebenfalls zu Paarungen kommen. Alle drei Männchentypen erzielen im Durchschnitt denselben Fortpflanzungserfolg (Shuster und Wade 1991).

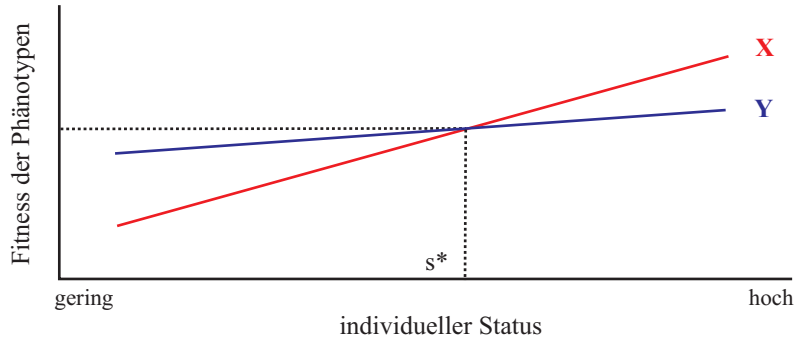
Sehr viel häufiger existieren **konditionale Strategien,** die dadurch definiert sind, dass ein und derselbe Genotyp unter verschiedenen Umwelteinflüssen unterschiedliche diskrete Phänotypen hervorbringt;

wenn die Phänotypen kontinuierlich variieren, spricht man von phänotypischer Plastizität. Diese diskreten Strategien werden als konditional bezeichnet, weil verschiedene Taktiken konditionsabhängig an den Tag gelegt werden. Im Kontext von Fortpflanzungsstrategien ist die Anwendung einer bestimmten Taktik vom Status oder der Erfahrung des Tieres abhängig. Individuen in schlechterer Verfassung oder mit weniger Erfahrung können mit Hilfe alternativer Taktiken das Beste aus ihrer derzeitigen schlechten Situation machen.

Alternative Fortpflanzungstaktiken weisen bei den unterschiedlichsten Arten eine erstaunliche Konvergenz auf: Am häufigsten sind jeweils Männchen, die miteinander kämpfen und Weibchen verteidigen (sie werden als dominante Männchen, Bourgeois oder ***guards*** bezeichnet), wohingegen andere ***(sneaks)*** sich in die Nähe von *guards* schleichen und versuchen, unter Umgehung der direkten Konkurrenz zu Paarungen zu kommen. *Sneaks* verursachen für die dominanten Männchen nur Kosten, da sie deren Fortpflanzungserfolg schmälern. Subordinate Männchen, die dem Dominanten irgendeinen zusätzlichen Vorteil zukommen lassen, werden dagegen als Satelliten ***(satellites)*** bezeichnet. Sie halten sich oft in der Nähe der *guards* auf und vergrößern so unter anderem die Partnerwahloptionen der Weibchen.

Die Existenz unterschiedlicher Taktiken wird dadurch erklärt, dass Tiere mit einem gegebenen aktuellen Status mit der Taktik X eine höhere Fitness erzielen als mit der Taktik Y (◘ Abb. 9.4). Bei einer Statusänderung kann sich dies aber ändern. So rufen männliche Kreuzkröten *(Bufo calamita)* nicht, solange sie noch klein und jung sind, um Weibchen anzulocken. Stattdessen lauern sie als Satelliten in der Nähe von großen, rufenden Männchen auf sich annähernde Weibchen. So ergattern sie immerhin noch ungefähr 20 % der Paarungen (Arak 1983). Wenn sie älter und größer sind, ändern sie ihre Taktik.

Der Punkt, an dem zwischen zwei Taktiken gewechselt wird, ist manchmal auch der Schwellenwert für unterschiedliche Morphologien. Bei Orang-Utans *(Pongo ssp.)* verharren geschlechtsreife Männchen zum Beispiel zum Teil für Jahrzehnte in einem Phänotyp, der Weibchen ähnlich sieht und in dem es nur unter Anwendung von Gewalt zu Kopulationen kommt. Letztendlich werden diese Männchen in ihrer Entwicklung durch die Rufe dominanter Männchen gehemmt. Erst wenn das lokale dominante Männchen verschwindet, bilden sich bei einem



◘ **Abb. 9.4** Voraussetzung für die Existenz von konditionalen Strategien mit alternativen Taktiken. Individuen mit unterschiedlichen Taktiken (X und Y) haben in Abhängigkeit von ihrem aktuellen Status unterschiedliche Fitness zu erwarten. Es lohnt sich daher, bei einer Änderung des Status die Taktik zu wechseln. An diesem Punkt findet sich manchmal auch ein Schwellenwert (s*) für unterschiedliche Morphologien

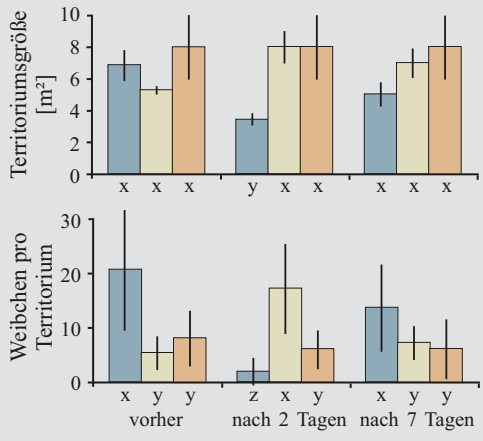
bis dahin unterdrückten Männchen die charakteristischen Gesichtswülste, ein großer Kehlsack und die zottelige Mähne aus (Maggioncalda et al. 2002; ◘ Abb. 9.5). Ein Experiment mit Galapagos-Meerechsen *(Amblyrhynchus cristatus)* hat beispielhaft gezeigt, dass Testosteron eine wichtige Rolle bei der proximaten Regulation eines männlichen Taktikwechsels spielt (► Box 9.1).

In manchen Fällen beinhalten alternative reproduktive Taktiken aber keine Veränderung im Laufe des Lebens eines

Box 9.1

Proximate Kontrolle alternativer Paarungstaktiken

- **Frage:** Welche Rolle spielt Testosteron bei der proximaten Kontrolle alternativer Paarungstaktiken männlicher Galapagos-Meerechsen?
- **Hintergrund:** Territoriale Meerechsen haben höhere Testosteron-Konzentrationen (T) als jüngere und kleinere Satelliten, welche wiederum mehr T besitzen als *sneaks,* die sich wie Weibchen verhalten.
- **Methode:** Dominanten Männchen wurde ein T-Blocker injiziert; Satelliten und *sneaks* bekamen T-Injektionen. Territoriumsgröße, Anzahl der Weibchen pro Territorium sowie Kopfnickhäufigkeiten wurden für experimentelle Männchen und deren Kontrollen (mit Scheininjektionen) über 7 Tage bestimmt.



- **Ergebnis:** Im Vergleich zu Nachbarn, denen eine Kontrollsubstanz *(gelb)* oder gar nichts *(orange)* injiziert wurde, verloren mit T-Blocker behandelte dominante Männchen *(blau)* innerhalb von 2 Tagen die Hälfte ihrer Territoriums und 95 % der Weibchen darauf.* Nach 7 Tagen wurden die Ausgangswerte wieder fast erreicht. Satellitenmännchen zeigten nach T-Injektion die umgekehrte Reaktion. *Sneaks,* die mit T behandelt wurden, verhielten sich danach wie Satelliten.
- **Schlussfolgerung:** Die Wahl einer Taktik bei männlichen Galapagos-Meerechsen ist proximat von Testosteron und der ontogenetischen Phase der Entwicklung abhängig.

(Wikelski et al. 2005: Quelle Galapagos-Meerechse: Fritz Trillmich)
*Mittelwerte mit unterschiedlichen Buchstaben (x, y, z) unterscheiden sich signifikant.

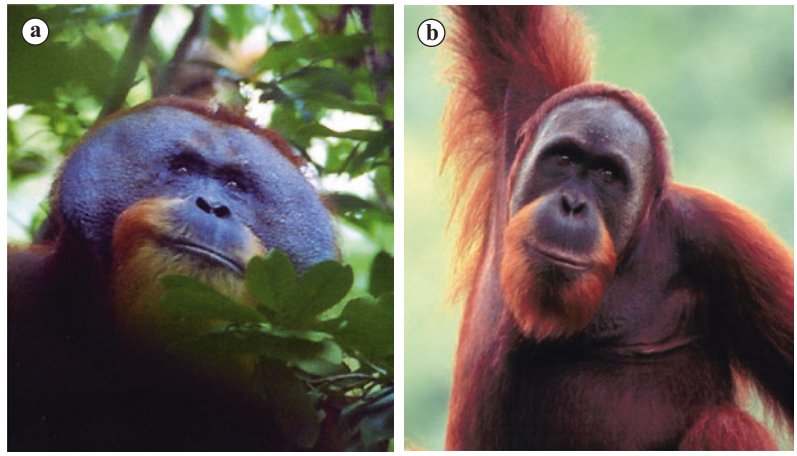


Abb. 9.5 Konditionale sequentielle Fortpflanzungstaktik männlicher Orang-Utans *(Pongo pygmaeus)*. **a** Dominante Männchen besitzen sekundäre sexuelle Merkmale wie Backenwülste und eine lange Mähne, deren Ausprägung bei **b** subordinaten Männchen durch die Präsenz eines Dominanten zunächst unterdrückt wird. (Quelle: Perry van Duijnhoven)

Individuums. Stattdessen spezialisieren sich Männchen früh im Leben auf bestimmte Rollen und behalten diese bei. Diese spezialisierten Rollen gehen oft mit morphologischen Spezialisierungen einher. So bilden große Dungkäfer *(Onthophagus ssp.)*, die unter guten Nahrungsbedingungen heranwachsen, ein Horn aus, mit dem sie Eingänge zu Höhlen verteidigen, in denen sich Weibchen befinden. Kleineren Männchen wachsen dagegen keine Hörner; sie investieren stattdessen in ihre Hodengröße und versuchen, Kopulationen zu erschleichen (Moczek und Emlen 2000). Diese alternativen Taktiken werden von den jeweiligen Männchen ein Leben lang unverändert gezeigt. In wieder anderen Fällen verwenden Individuen in Anhängigkeit von Umweltbedingungen flexibel die eine oder andere Taktik. So rufen Rotschenkelfrösche *(Crinia georgiana)* bei hohen Dichten weniger und zeigen häufiger eine Satelliten- oder Sneakertaktik (Byrne und Roberts 2004), ein Beispiel für eine konditionale Strategie mit simultanen Taktiken (Abb. 9.2). Diese Situation ist konzeptionell und praktisch schwer zu unterscheiden von einer Situation, wo Männchen sequentiell verschiedene Taktiken einsetzen. So könnte man bei Singvögeln, wie z. B. Blaumeisen, zwei konditionale Taktiken unterscheiden, die sequentiell eingesetzt werden: Entweder verpaaren sie sich mit ihrer sozialen Partnerin oder mit einem anderen Weibchen (Kempenaers und Schlicht 2010).

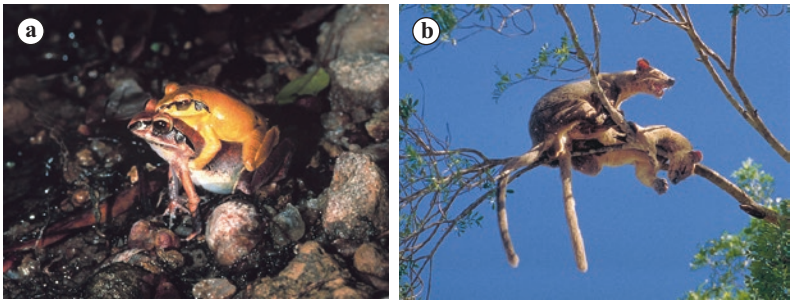
Welche Taktik ein Männchen verfolgt, hat auch Konsequenzen für deren Verhalten. Bei Cichliden *(Lamprologus callipterus)* haben Männchen, die experimentell Rivalen, welche dieselbe Taktik anwenden, gegenübergestellt wurden, sehr viel häufiger das jeweilige taktikspezifische Verhalten gezeigt, als wenn sie mit Männchen mit anderen Taktiken konfrontiert wurden. *Guards* attackierten andere *guards* beispielsweise häufiger und intensiver als Satelliten (von Kuerthy und Taborsky 2016).

9.3 Präkopulatorische Konkurrenz

Damit es zu einer Fertilisation kommen kann, müssen Spermien und Eier aufeinandertreffen. Die Art der Befruchtung legt dabei in groben Zügen fest, ob nur die Gameten oder auch ihre Träger zusammenkommen müssen. Falls dies notwendig ist, obliegt es in der Regel den Männchen, paarungsbereite Weibchen zu suchen. Wenn ein Männchen ein oder mehrere Weibchen gefunden hat, gilt es zwei weitere Hürden zu überwinden: Zum einen sollten sie Rivalen daran hindern, sich ebenfalls mit diesen Weibchen zu verpaaren, und zum anderen müssen sie Weibchen davon überzeugen, genau dies mit ihnen zu tun. In all diesen Schritten im Vorfeld einer Paarung spielen neben dem Verhalten auch damit integrierte physiologische und morphologische Anpassungen eine wichtige Rolle.

Ein Merkmal des Bauplans, nämlich ob die Befruchtung bei einer gegebenen Art extern oder intern erfolgt, hat in diesem Zusammenhang weitreichende Konsequenzen für Fortpflanzungsstrategien. **Externe Befruchtung,** die das Zusammentreffen der Geschlechter nämlich nicht notwendigerweise bedingt, findet sich bei vielen sessilen marinen Wirbellosen, die ihre Eier und Spermien an die Umwelt abgeben. Die große Zahl der Gameten, die Schwämme, Korallen, Muscheln oder Seeigel freisetzen, erhöht dabei die Wahrscheinlichkeit, dass ein Spermium auf ein Ei derselben Art trifft und sich die dabei entstehende Zygote zu einer planktonischen Larve entwickelt. Um diese Wahrscheinlichkeit weiter zu erhöhen, ist die Freisetzung der Gameten in manchen Fällen durch eine innere Uhr oder bestimmte Umweltfaktoren zwischen Individuen synchronisiert (► Abschn. 5.1). Außerdem erkennen sich Gameten derselben Art chemisch. Partnersuche ist für diese Tiere also kein Thema. Externe Befruchtung bedeutet aber nicht zwangsläufig, dass die Geschlechter nicht zur Paarung zusammenfinden müssen. Bei vielen Fischen und Amphibien kommt es nur zum gemeinsamen Ablaichen, wenn sich Männchen und Weibchen gefunden und ihr Verhalten aufeinander abgestimmt haben (◘ Abb. 9.6).

Bei allen Arten mit **interner Befruchtung** kommen Männchen und Weibchen dagegen zur Paarung zusammen. Wenn eine Art in permanenten Gruppen aus mehreren Männchen und Weibchen lebt, ist es für Männchen nicht notwendig, rezeptive Weibchen über größere Distanzen zu lokalisieren. Bei Arten ohne permanente Assoziation zwischen den Geschlechtern müssen Individuen aber zum Zweck



◘ **Abb. 9.6** Partnerfindung bei Arten mit externer und interner Befruchtung. **a** Solitär lebende Frösche (hier *Aglyptodactylus securifer*) und **b** Fossas *(Cryptoprocta ferox)* liefern Beispiele für Arten mit externer bzw. interner Befruchtung, bei denen sich die Geschlechter zur Paarung treffen müssen. (Quelle **a** und **b** Manfred Eberle)

der Fortpflanzung zusammenkommen. Das ist, wie bei manchen Walen, wo die Geschlechter Hunderte von Kilometern voneinander entfernt leben, oder wie bei manchen Tiefseeorganismen, die in geringen Dichten in absoluter Dunkelheit vorkommen, nicht immer einfach. Bei räuberischen Arten kann diese Annäherung auch gefährlich sein, wenn Paarungspartner und Beute nicht eindeutig identifizierbar sind. In den allermeisten Fällen sind es dabei die Männchen, die sich auf die Suche machen, da ihre Fortpflanzungsrate letztendlich durch die Zahl der gefundenen Weibchen limitiert wird.

(1) Partnersuche Bei der Partnersuche spielt neben dem Verhalten die artspezifische Sinnesphysiologie eine herausragende Rolle. Zum einen können solitäre Männchen ihre Wahrscheinlichkeit, auf Weibchen oder deren Signale zu treffen, durch eine Erhöhung ihrer Mobilität verbessern. Dazu suchen sie Gebiete ab, die ihre normalen Streifgebiete um ein Vielfaches in der Größe übertreffen (Kappeler 1997). Zum anderen bewertet intrasexuelle Selektion dabei auch die Fähigkeit von Männchen, Weibchen überhaupt oder schneller als Konkurrenten lokalisieren zu können. Das bekannteste Beispiel dafür stammt vom Seidenspinner *(Bombyx mori)*. Paarungsbereite Weibchen dieses Nachtfalters geben ein **Pheromon** ab (Bombykol), welches von Männchen mit spezifischen Rezeptoren auf ihren Antennen perzipiert wird (◘ Abb. 9.7, Teilbild a). Männchen fliegen in immer enger werdenden Schleifen gegen den Gradienten der Pheromonquelle, bis sie auf das dazugehörende Weibchen treffen. Neurophysiologische Experimente haben gezeigt, dass ein einziges Bombykol-Molekül ausreichend ist, ein Aktionspotential an den Rezeptoren des Männchens auszulösen.

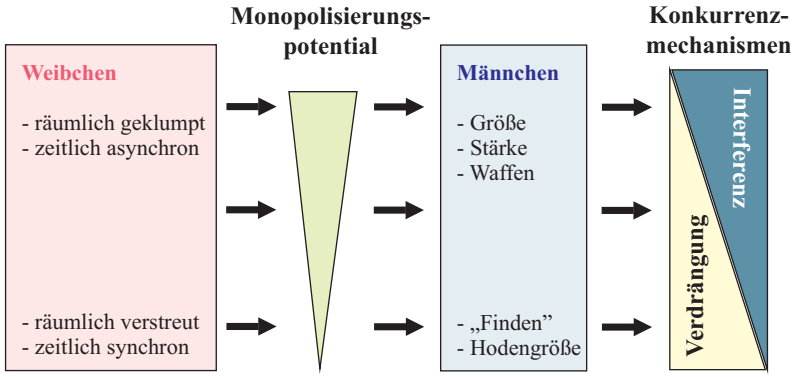
Es können aber auch alle anderen Sinnesmodalitäten bei der Lokalisation paarungsbereiter Weibchen eingesetzt werden. Bei Glühwürmchen *(Lampyridae)* kommen in diesem Zusammenhang visuelle Signale zum Einsatz, die durch Biolumineszenz erzeugt werden. Männliche Glühwürmchen erzeugen beim Umherfliegen artspezifische Lichtimpulse (◘ Abb. 9.7, Teilbild b). Die Weibchen befinden sich stationär in der Vegetation und antworten nach einer charakteristischen Verzögerung mit einem spezifischen Antwortsignal. Männchen, die weiter umherfliegen und weibliche Signale besser wahrnehmen können, haben daher vermutlich eine erhöhte Wahrscheinlichkeit, sich zu verpaaren. Wenn sie in der

◘ **Abb. 9.7** Partnerfindung mit unterschiedlichen Sinnesmodalitäten. **a** Männliche Seidenspinner *(Bombyx mori)* können mit ihren Antennen einzelne Moleküle des weiblichen Sexualpheromons detektieren; **b** Glühwürmchen benutzen Biolumineszenz, um ihre Partner zu finden. (Quelle **a** Walter Schön (► www.schmetterling-raupe.de), **b** © Fotoschlick/stock.adobe.com)

Nähe des Signals, das sie angelockt hat, gelandet sind, bekommen manche dieser Männchen aber entweder eine Paarungsgelegenheit oder sie werden gefressen! Es gibt nämlich auch Weibchen räuberischer Arten (*Photuris* spp.), die das Leuchtsignal anderer Arten täuschend ähnlich nachahmen und so liebeshungrige Männchen anlocken und anschließend „vernaschen" (Lloyd 1981). Bei wiederum anderen Arten reagieren Männchen dagegen besonders empfindlich auf akustische Signale, die von empfängnisbereiten Weibchen ausgesendet werden. Weibchen können in diesem Zusammenhang unspezifische Laute einsetzen oder aber solche, die spezifisch ihre Fortpflanzungsbereitschaft signalisieren. Männchen des chinesischen Kaskadenfroschs *(Odorrana tormota)* zeigen beispielsweise eine bemerkenswert genaue positive Hinwendung (Phonotaxis, ► Abschn. 5.2) zu Ultraschalllauten von Weibchen; ihr Fehler beträgt <1° (Shen et al. 2008).

(2) Partnerverteidigung Wenn ein Männchen ein oder mehrere paarungsbereite Weibchen gefunden hat, stellt sich die Frage, ob es diese gegen Rivalen verteidigen kann. Dieses **Monopolisierungspotential** variiert in Abhängigkeit von der Verteilung der Weibchen in Raum und Zeit (◘ Abb. 9.8). Wenn Weibchen weiträumig verteilt oder in ihrer Fortpflanzungsaktivität stark synchronisiert sind, ist dieses Potential sehr gering (Emlen und Oring 1977). In diesem Fall investieren Männchen wenig in präkopulatorische Verteidigung und/oder postkopulatorische Bewachung, sondern machen sich stattdessen nach einer erfolgreichen Paarung zügig auf die Suche nach dem nächsten Weibchen. Diese Form des Wettsuchens zwischen Männchen führt zu einer Form der Fortpflanzungskonkurrenz, die als **Verdrängungskonkurrenz** *(scramble competition)* bezeichnet wird. Neben sensorischen Fähigkeiten ist in dieser Situation die Fähigkeit, mehr Spermien als Rivalen zu produzieren, oft vorteilhaft, so dass sich bei solchen Arten relativ große Hoden finden (► Abschn. 9.4).

Am anderen Ende eines gedachten Kontinuums der Konkurrenzformen findet dagegen hauptsächlich **Interferenzkonkurrenz** statt. Dabei steht die Verteidigung von empfängnisbereiten Weibchen während und nach der Paarung gegenüber Rivalen im Mittelpunkt. Die Monopolisierung von Weibchen wird ermöglicht, wenn sie räumlich geklumpt vorkommen und/oder ihre



◘ **Abb. 9.8** Zusammenhänge zwischen der Verteilung rezeptiver Weibchen in Raum und Zeit, dem daraus resultierenden Monopolisierungspotential für Männchen sowie den daraus begründeten Anpassungen und Konkurrenzmechanismen

rezeptiven Phasen asynchron sind. Die Monopolisierung erfolgt dadurch, dass andere Männchen permanent von Weibchen oder deren Streifgebieten ferngehalten werden oder dadurch, dass einzelne Weibchen temporär verteidigt werden. Bei dieser Form der Konkurrenz sind andere Eigenschaften der Männchen für deren Erfolg ausschlaggebend: Größe, Stärke, Ausdauer und der Besitz von Waffen. So haben unter anderem Experimente mit Kaktuskäfern *(Narnia femorata)* gezeigt, dass Männchen, die ihre Waffen (in diesem Fall Hinterbeine) verloren, zwar genauso kämpften wie intakte Männchen; sie waren dabei aber fünfmal weniger erfolgreich als ihre Rivalen (Emberts et al. 2018). Diese Käfer sind in der Lage, bei Gefahr ihre großen Hinterbeine abzustoßen, um so einem Räuber zu entkommen (Autotomie). Solche unbewehrten Männchen investierten anschließend in das Wachstum größerer Hoden (Joseph et al. 2018).

(3) Größe und Waffen Nicht alle Männchen einer Art besitzen die maximale Körper- und Waffengröße, die bei der Konkurrenz mit Rivalen sicher vorteilhaft wäre, weil die Akkumulation von Körpermasse und das Wachstum von Waffen viel Energie und Zeit beanspruchen. So ist die Produktion mancher Waffen energetisch teuer, wenn sie, wie beispielsweise Hirschgeweihe, jährlich erneuert werden und wichtige Ressourcen (z. B. Kalzium) binden. Außerdem steigt mit zunehmendem Körpergewicht der absolute Energiebedarf; wenn Futter knapp wird, verhungern Männchen daher oft als Erste (Clutton-Brock et al. 1997). Diese indirekten Kosten der intrasexuellen Selektion treffen schon die heranwachsenden Männchen, die höhere Wachstumsraten und/oder -dauern haben als Weibchen. Juvenile Männchen haben daher generell eine höhere **Mortalitätswahrscheinlichkeit** als Weibchen. Außerdem ist auch noch keine aussichtsreiche Beteiligung dieser „Halbstarken" am Fortpflanzungswettbewerb möglich, so dass sie durch dieses Investment auch Fortpflanzungsgelegenheiten verpassen, obwohl sie schon geschlechtsreif sind.

Waffen können auch dadurch Kosten erzeugen, dass sie die Funktionalität anderer Organe in Mitleidenschaft ziehen. Bei Mistkäfern (*Onthophagus* spp.) gibt es Hunderte von Arten mit Hörnern an unterschiedlichen Stellen des Körpers (◘ Abb. 9.9), die je nach ihrer Lage die jeweils benachbarten Organe um durchschnittlich 25 % in deren Größe reduzieren. Wenn sich die Hörner also vorne am Kopf befinden, sind die Antennen kleiner, wenn sich die Hörner an der Basis des Kopfes befinden, sind die Augen reduziert und wenn sich die Hörner auf dem Thorax befinden, haben die betreffenden Tiere kleinere Flügel (Emlen 2001). Die lagespezifischen Kosten der Hornproduktion interagieren dabei mit der Ökologie der einzelnen Arten: Nachtaktive Arten haben beispielsweise seltener Hörner an der Basis des Kopfes und damit auch seltener verkleinerte Augen. Solche funktionalen Kosten können also darüber mitentscheiden, wo genau bestimmte Waffen angelegt werden, d. h., es gibt eine Interaktion zwischen Ökologie und Morphologie auch im Kontext sexuell selektierter Merkmale.

Eine grundlegende Annahme bei der Interpretation der Evolution der Angriffsmerkmale der Männchen besteht darin, dass diese Investitionskosten durch entsprechenden Fortpflanzungserfolg kompensiert werden. Dass heißt, es ist zu erwarten, dass größere, stärkere Männchen mit den größten und effektivsten Waffen auch den höchsten Fortpflanzungserfolg erzielen (► Box 9.2). Die körperliche Verfassung eines Männchens einer polygynen Säugetierart wird aber nicht nur vom Alter beeinflusst; ansonsten würden alle Männchen im Laufe ihres Lebens im

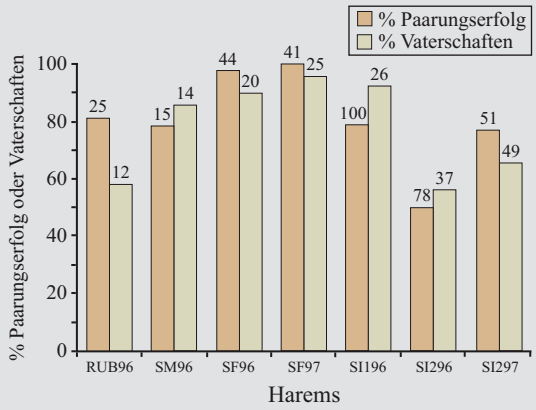
Abb. 9.9 Mistkäfer benutzen ihre Hörner, die bei verschiedenen Arten an unterschiedlichen Stellen des Kopfes angebracht sind, primär dazu, den Eingang von Höhlen, in denen sich Weibchen befinden, gegenüber Rivalen zu blockieren. (Quelle: Doug Emlen und O. Helmy)

Durchschnitt gleich viele Nachkommen hinterlassen. Männchen unterscheiden sich auch noch in anderen Merkmalen, die zur **Varianz im Lebensfortpflanzungserfolg** beitragen. So gibt es bei Rothirschen große interindividuelle Unterschiede in der Anzahl der Brunftzeiten, die Männchen mitmachen, in der durchschnittlichen Anzahl von Tagen, an denen sie einen Harem verteidigen, in der Anzahl an Weibchen, die dabei monopolisiert werden, sowie in ihrer Überlebenswahrscheinlichkeit. Die Varianz zwischen Individuen in all diesen Faktoren führt dazu, dass Rothirschbullen im Durchschnitt vier Nachkommen zeugen, die das erste Lebensjahr erreichen. Fast die Hälfte der Männchen zeugt aber in ihrem ganzen Leben kein einziges Jungtier, wohingegen andere bis zu 32 Nachkommen haben (Clutton-Brock et al. 1982). Die Ursachen dieser Varianz lassen sich letztendlich auf das Geburtsgewicht der Männchen sowie das Investment ihrer Mütter in den ersten Lebensmonaten zurückführen (Kruuk et al. 1999; ► Abschn. 11.2). Bei Soayschafen *(Ovis aries)* konnte zudem gezeigt werden, dass ein Trade-off zwischen natürlicher und sexueller Selektion für anhaltende interindividuelle Variation in der Horngröße sorgt. Ein Allel eines bestimmten Gens ist für größere Hörner und höheren Fortpflanzungserfolg verantwortlich, wohingegen ein anderes Allel mit kleinen Hörnern aber verbesserten Überlebenschancen assoziiert ist, so dass heterozygote Tiere unter dem Strich die höchste durchschnittliche Fitness erzielten (Johnston et al. 2013).

Box 9.2

Polygynie und Varianz im männlichen Fortpflanzungserfolg

- **Frage:** Erzielen männliche Südliche See-Elefanten *(Mirounga leonina)*, die Harems verteidigen und am häufigsten kopulieren, auch den größten Fortpflanzungserfolg?
- **Hintergrund:** See-Elefanten kommen nur einmal pro Jahr an Land, um sich zu paaren. Hunderte von erwachsenen Männchen und Weibchen konzentrieren sich dabei auf kleine, traditionelle Strandabschnitte. Männchen bilden in heftigen Kämpfen eine Rangordnung aus, die den Zugang zu Weibchen stark beeinflusst. Der Erfolg in diesen Kämpfen wird hauptsächlich von der Körpergröße bestimmt.
- **Methode:** Die räumliche Verteilung und das Paarungsverhalten von individuell markierten See-Elefanten wurden an einem Strandabschnitt der Falklandinseln über mehrere Jahre beobachtet. Die Vaterschaft der Jungtiere wurde mit genetischen Methoden bestimmt.



- **Ergebnis:** Nur 28 % der 149 Männchen haben sich mindestens einmal verpaart. 93 % der 790 Kopulationen wurden von Haremshaltern durchgeführt. Lediglich 28 % der Männchen zeugten mindestens ein Jungtier, wobei 90 % dieser Vaterschaften den dominanten Haremshaltern zufielen*.
- **Schlussfolgerung:** Die Intensität der sexuellen Selektion ist, wie vorhergesagt, für Männchen deutlich höher.

(Fabiani et al. 2004; Quelle Südlicher See-Elefant: Anna Fabiani)
*für 7 Harems dargestellt als Anteil der Kopulationen eines Männchens multipliziert mit der Zahl der Weibchen/Harem, der über alle Harems summiert wird *(orange)* sowie dem Anteil der Vaterschaften des dominanten Bullen *(gelb)*. Die Werte über den Balken geben die jeweilige Stichprobengröße an.

Eine Konsequenz dieser höheren Investition von Männchen in Körpergröße und artspezifische Waffen besteht in der Evolution von zum Teil markanten Geschlechtsunterschieden. Wenn die betreffenden Merkmale quantifiziert werden können, lässt sich das Maß an **Sexualdimorphismus** als relative Größe der Männchen ausdrücken. Bei manchen marinen Säugetieren sind Männchen ein Vielfaches größer und schwerer als Weibchen (Lindenfors et al. 2007), aber auch bei vielen Primaten, Paarhufern und Raubtieren sind Männchen deutlich größer als Weibchen. Im Fall der Waffen können diese ganz auf die Männchen beschränkt sein (◘ Abb. 9.10) oder sie sind bei den Männchen vergrößert (z. B. Eckzähne bei Primaten).

Obwohl bei vielen Wirbellosen, Fischen, Amphibien und Reptilien Männchen ebenfalls um den Zugang zu Weibchen konkurrieren, finden sich in diesen Gruppen kaum Beispiele für Arten, in denen Männchen wesentlich größer sind; ganz im Gegenteil: In vielen Arten sind die Weibchen größer als die Männchen **(umgekehrter Sexualdimorphismus).** Entweder liegt dabei ein Rollentausch vor, also Weibchen haben schnellere potentielle Fortpflanzungsraten als die Männchen und konkurrieren untereinander um diese (► Abschn. 8.3), oder bei diesen Arten ist die Fekundität positiv mit der Körpergröße korreliert, weil größere Weibchen mehr Eier produzieren können (► Abschn. 3.2).

(4) Ornamente Viele der spektakulärsten Merkmale im Tierreich sind sexuell selektierte Ornamente von Männchen. Dabei handelt es sich um Farben, Muster, Anhänge, vergrößerte Strukturen oder aufwändige Signale in anderen Modalitäten, die im Rahmen der Paarungskonkurrenz oder Partnerwahl eingesetzt werden (◘ Abb. 9.11). Da diese theoretisch sowohl von Rivalen als auch von potentiellen Paarungspartnerinnen empfangen werden, lässt sich eine exklusive Funktion im Kontext der Paarungskonkurrenz nicht leicht nachweisen. Nach einer Hypothese stellen aufwändige Ornamente Indikatoren der Qualität und Kondition des Senders

◘ **Abb. 9.10** Wenn Kämpfe zwischen Hirschbullen um Zugang zu einem Harem eskalieren, entscheiden am Ende Größe und Stärke sowie ihre Geweihe über den Ausgang. (© Co_Sch/Pixabay)

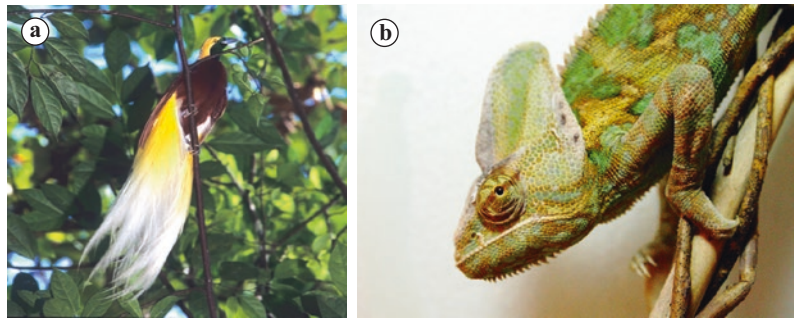


Abb. 9.11 **a** Paradiesvögel (hier *Paradisea minor jobiensis*) liefern einige der spektakulärsten Beispiele für auffällige und aufwändige Ornamente. Sie sind vorwiegend an Weibchen gerichtet. **b** Die Färbungen des Jemenchamäleons dienen vornehmlich der Konkurrenz zwischen Männchen. (Quelle **a** Roland Hilgartner, **b** © DomenicBlair/Pixabay)

dar. Diese Information ist sowohl für potentielle Paarungspartnerinnen als auch für Rivalen, die ihre Chancen bei einer direkten Konfrontation abschätzen, von Bedeutung. In manchen Fällen sind die primären Addressaten aber bekannt. So sind die multimodalen Darbietungen männlicher Paradiesvögel und anderer Arten an Weibchen gerichtet (Mitoyen et al. 2019), wohingegen bei Jemenchamäleons *(Chamaeleo calyptratus)*, die ihr Aussehen bekanntlich dynamisch ändern können, die Färbungsintensität des Kopfes und die Geschwindigkeit des Farbenwechsels an der Körperseite erlaubt, den Ausgang eines Kampfes zwischen zwei Männchen vorherzusagen (Ligon und McGraw 2013; Abb. 9.11b).

Die von Zahavi (1975) postulierte **Handicap-Hypothese** liefert eine Erklärung für sexuell selektierte Merkmale, die durch ihre Größe oder Auffälligkeit die Überlebenschancen des Trägers reduzieren. Demnach können sich nur Individuen mit entsprechender körperlicher Verfassung aufwändige Ornamente leisten. Dabei ist zu unterscheiden zwischen Merkmalen, die ehrlich oder zuverlässig sind, weil sie nicht gefälscht werden können, sowie Behinderungen (Handicaps), die ehrlich sind, weil ihre Herstellung teuer und aufwändig ist (Maynard Smith und Harper 2003). Männchen signalisieren demnach Weibchen mit aufwändigen Ornamenten, dass sie trotz dieses Handicaps problemlos überlebt haben und daher „gute Gene" haben (► Abschn. 10.5). Zudem liefern dieselben Signale aber auch Rivalen Informationen über die körperliche Verfassung eines möglichen Gegners. Da Eskalationen zu direkten körperlichen Auseinandersetzungen immer mit einem Verletzungsrisiko behaftet sind, können Ornamente dazu beitragen, Auseinandersetzungen zwischen Männchen mit ungleicher Kampfkraft zum Vorteil aller Beteiligten zu vermeiden. In manchen Fällen versuchen Männchen, durch Aufplustern, Haareaufstellen oder vergleichbare Mechanismen in solchen Situationen einen Rivalen zusätzlich zu beeindrucken (Abb. 9.12). Scheinangriffe und anderes Imponierverhalten sind bei solchen Konfrontationen ebenfalls häufig zu beobachten.

Die **Ehrlichkeit von Ornamenten** basiert in vielen Fällen auf der Beteiligung von Karotinoiden. Diese Pigmente sind für die gelb-orange-rote Färbung zahlreicher Ornamente verantwortlich und besitzen eine physiologische Funktion in der Immunabwehr. Experimente mit Amseln *(Turdus merula)* haben gezeigt, dass bei

Abb. 9.12 Bei Kämpfen zwischen Straußen kommt es, wie bei vielen anderen Arten, zu Imponierverhalten, das den Gegner einschüchtern soll. (© Barbara Fraatz/Pixabay)

Parasitenbefall eine konditionsabhängige Allokation von Karotinoiden erfolgt. Nur Männchen, denen Karotinoide zugefüttert wurde, konnten ihre leuchtende Schnabelfarbe behalten und eine experimentelle Parasiteninfektion erfolgreich unterdrücken (Baeta et al. 2008). Bei Mandrills *(Mandrillus sphinx)* besitzen dominante Männchen bunt gefärbte Gesichter und Hinterteile, die bei einem späteren Statusverlust verblassen (Abb. 9.13; Setchell 2005). Eine Metaanalyse entsprechender Studien an 26 Wirbeltierarten ergab aber keine Hinweise auf einen Zusammenhang zwischen akutem Stresslevel und der Ausprägung von sexuell selektierten Merkmalen (Moore et al. 2016). Die variable zeitliche Dynamik dieser Zusammenhänge sowie die zugrunde liegenden physiologischen Mechanismen sind also noch nicht komplett verstanden.

Männchen vieler Insekten, Amphibien, Vögel und Säuger produzieren repetitive Rufe oder Laute, die als akustische Ornamente interpretiert werden. Diese Vokalisationen können entweder deswegen ehrliche Information über die Größe oder die physische Kondition eines Männchens enthalten, weil deren Produktion mit energetischen Kosten verbunden ist oder

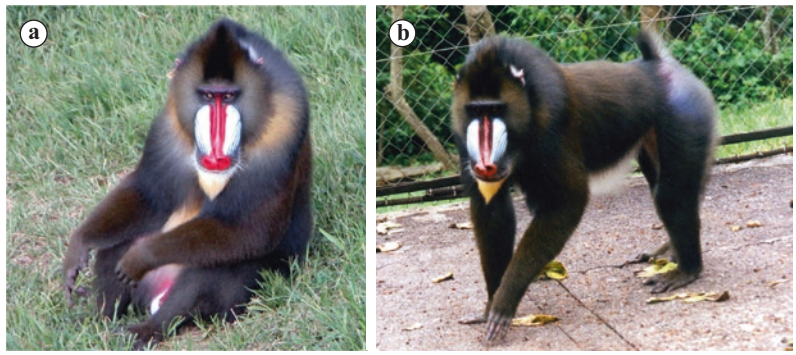


Abb. 9.13 Mandrills haben konditionsabhängige visuelle Ornamente. Dasselbe Männchen **a** als Alphatier und **b** nach seiner Verdrängung auf einen niedereren Rang. (Quelle: Joanna Setchell)

weil physikalische Merkmale des Lautes durch nicht fälschbare Eigenschaften des Senders bestimmt werden (Maynard Smith 1994). So ist die Grundfrequenz des Lautes negativ mit der Körpergröße korreliert; größere Männchen produzieren tiefere Rufe (Davies und Halliday 1978). Da die Körpergröße bei direkten Auseinandersetzungen zwischen Männchen entscheidend ist, enthält die Grundfrequenz des Rufes ehrliche Information über die Kampfkraft. Aufgrund der größenabhängigen modulierenden Wirkung des vokalen Trakts auf akustische Merkmale eines Rufs gibt es bei Rothirschen *(Cervus elaphus)* einen engen positiven Zusammenhang zwischen Alter, Körpermasse und der Formantendispersion, einer akustischen Variablen des Röhrens (Reby und McComb 2003). Da das Röhren aber mit erheblichen energetischen Produktionskosten verbunden ist, steckt auch in der Rate, mit der ein Männchen ruft, Information über dessen Ausdauer und Qualität (s. auch ◘ Abb. 9.14). Die Rufrate von Rothirschbullen ist daher positiv mit deren Kampffähigkeit und Paarungserfolg korreliert (Clutton-Brock und Albon 1979).

(5) Konkurrenz und Dominanz Tiere, die regelmäßig mit denselben Artgenossen um Ressourcen konkurrieren, können untereinander Dominanzbeziehungen ausbilden. **Dominanz** ist ein Mechanismus zum Management individueller Asymmetrien, mit dem riskante Kämpfe vermieden werden können. Dominanz ist dabei keine absolute intrinsische Eigenschaft eines Individuums, sondern sie beschreibt einen Aspekt der sozialen Beziehung zwischen zwei Individuen (Dyade), die dadurch gekennzeichnet ist, dass nur eines der beiden Tiere submissives Verhalten an den Tag legt. Außer im Fall von Individuen, die entweder alle anderen dominieren oder von allen anderen dominiert werden, ist es daher streng genommen irreführend, von dominanten oder subordinaten Tieren zu sprechen; alle anderen Tiere dominieren nämlich manche andere und werden von manchen anderen dominiert. Dominanzbeziehungen spielen nicht nur bei der Fortpflanzungskonkurrenz zwischen Männchen eine Rolle, sondern sie vermitteln auch Konkurrenz um andere Ressourcen (► Abschn. 6.3). Im Unterschied zu Weibchen konkurrieren Männchen um eine nichtteilbare Ressource: befruchtungsfähige Eier. Daher ist ihre Konkurrenz vielfältiger und intensiver als die unter Weibchen.

Auf der Verhaltensebene werden **Dominanzbeziehungen** durch den Austausch von agonistischen Interaktionen etabliert. Diese Interaktionen beinhalten den Austausch von artspezifischen

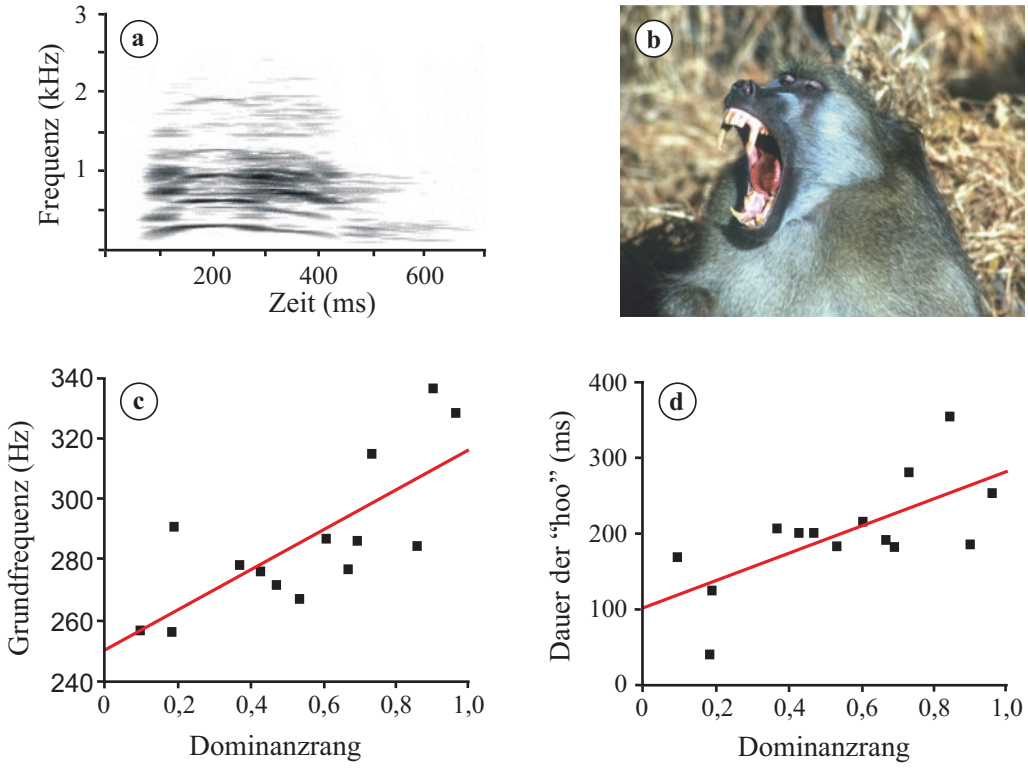


Abb. 9.14 Konditionsabhängige Variabilität eines akustischen Ornaments, **a** des Wa-hoo-Rufs **b** bei Pavianen. Sowohl **c** die Grundfrequenz der Rufe als auch **d** die Dauer des Hoo-Teiles variieren zwischen und innerhalb von Individuen in Abhängigkeit von deren Dominanzrang. (Nach Fischer et al. 2004; Quelle: Julia Fischer)

aggressiven (z. B. „drohen", „beißen", „jagen") und submissiven (z. B. „ducken", „fliehen") Verhaltensweisen. Eine eindeutige Dominanzbeziehung existiert immer dann, wenn ein Individuum in Interaktionen mit einem anderen immer nur submissive Verhaltensweisen an den Tag legt. Letztendlich spielen körperliche Merkmale die entscheidende Rolle bei der Bestimmung der individuellen Kampfkraft, so dass der Dominanzrang eines Tieres in einer Hierarchie positiv mit deren Größe, Stärke oder Waffenausprägung korreliert ist. Allerdings kann bei bekannten Asymmetrien in der Kampfkraft allein die Anwesenheit oder das Drohen eines übermächtigen Gegners Submission auslösen. Die Existenz von Dominanzbeziehungen ist also nicht mit immerwährender Aggression gleichzusetzen; ganz im Gegenteil – durch die Kenntnis und Anerkennung der Überlegenheit eines Dominanten werden riskante Kämpfe vermieden.

Wenn Männchen regelmäßig interagieren und untereinander Dominanzbeziehungen ausbilden, ist zu erwarten, dass sich die Rangunterschiede in unterschiedlichem Paarungserfolg niederschlagen. In diesem Zusammenhang existieren zwei Modelle zur Beschreibung des Zusammenhangs zwischen Rang und Paarungserfolg (Abb. 9.15). Das **korrelative Modell** postuliert einen generellen statistischen Zusammenhang zwischen den beiden Variablen,

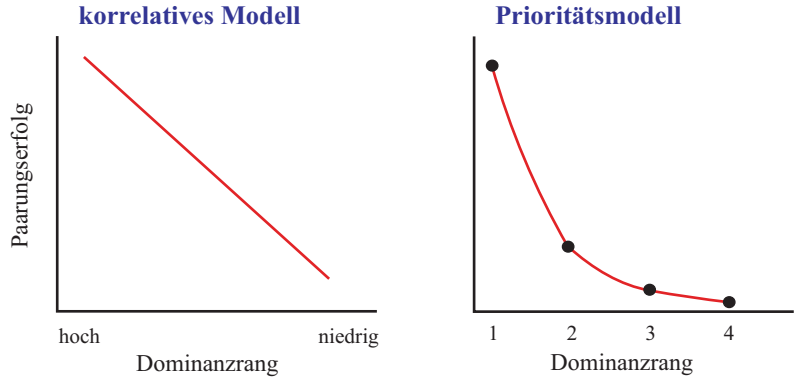


Abb. 9.15 Schematische Darstellung der beiden Modelle, die den Zusammenhang zwischen Dominanz und Paarungserfolg beschreiben

ohne einen besonderen Mechanismus zu benennen, der diesen Zusammenhang herstellt. Das **Priority-of-Access-Modell** beschreibt dagegen einen spezifischeren Zusammenhang und Mechanismus. Demnach funktioniert die Rangordnung als eine Art Warteschlange, in welcher der Höchstrangige Priorität beim Zugang zu empfängnisbereiten Weibchen hat. Wenn die Zahl der gleichzeitig rezeptiven Weibchen aber so groß wird, dass nicht mehr alle vom Alphamännchen monopolisiert werden können, bekommt der Zweithöchste ebenfalls Paarungsgelegenheiten, dann der Drittrangige usw.

Zur Überprüfung dieser Modelle sind detaillierte Verhaltensdaten von Gruppen mit mehreren Männchen notwendig. Mehrere entsprechende Untersuchungen wurden an gruppenlebenden Primaten durchgeführt (Kutsukake und Nunn 2006). Die gefundenen Beziehungen zwischen Dominanzrang und Paarungserfolg waren dabei uneinheitlich. In der Mehrzahl der Fälle war die Beziehung positiv, aber in anderen Fällen gab es gar keine oder sogar eine negative Beziehung. Bei genauerer Betrachtung stellte sich heraus, dass das Priority-of-Access-Modell nicht unzutreffend ist, sondern dass es unter bestimmten Bedingungen für manche Männchen möglich ist, „sich vorzudrängeln“, vermutlich weil es in größeren Gruppen mehr Möglichkeiten für zwei rangniedere Männchen gibt, durch eine Koalitionsbildung ein höherrangiges Männchen von östrischen Weibchen zu vertreiben. Zum anderen ist der Rang eines Männchens stark von seinem Alter abhängig, womit wiederum seine Kampfkraft korreliert ist. Da in größeren Gruppen aus demographischen Gründen mehr Männchen mit ähnlichem Alter zu erwarten sind, sind die durchschnittlichen physischen Unterschiede zwischen ihnen geringer, so dass auch rangniedere Männchen häufiger als erwartet zur Paarung kommen. Die Effekte der Dominanz auf den Paarungserfolg sind in diesem Fall also dichte- und altersabhängig.

Wie sehr der Fortpflanzungserfolg zugunsten des oder der ranghöchsten Männchen verschoben ist, kann durch die reproduktive Ungleichverteilung ***(reproductive skew)*** ausgedrückt werden, welche die Schiefe der dazu gehörenden Häufigkeitsverteilung beschreibt (Vehrencamp 1983). Bei maximalem *reproductive skew* wird die Fortpflanzung vom Alphatier monopolisiert. In diesem Fall wird die gesamte Varianz im Fortpflanzungserfolg durch Dominanzunterschiede erklärt

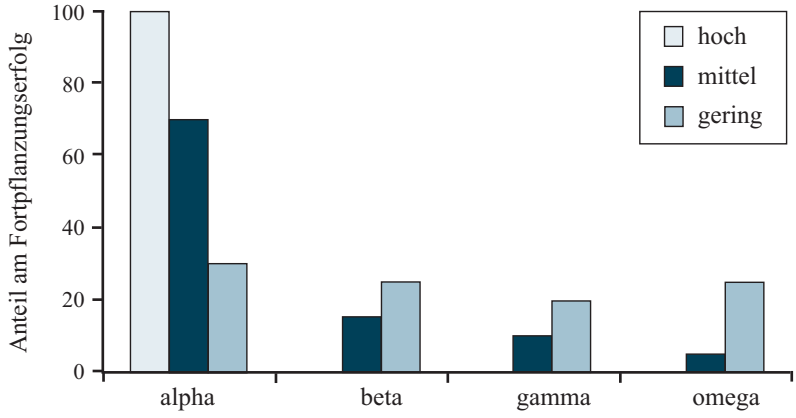


Abb. 9.16 Schematische Darstellung unterschiedlicher Intensitäten von *reproductive skew.* Die theoretische Verteilung von Vaterschaften zwischen vier Männchen bei hohem, mittlerem und geringem *reproductive skew*

(Abb. 9.16). Wenn dagegen alle Männchen im Durchschnitt ± gleich erfolgreich sind, ist der *reproductive skew* am geringsten, und der Dominanzstatus hat keinen Einfluss auf den Fortpflanzungserfolg.

Wenn es zu einer kompletten Monopolisierung der Fortpflanzung durch das ranghöchste Männchen kommt, kann dies in manchen Fällen durch physiologische Unterdrückung der Fortpflanzungsfunktion der Subordinierten zustande kommen. Die Präsenz des Dominanten ist dabei ausreichend, bei anderen Männchen Änderungen des Verhaltens und der Fortpflanzungsphysiologie auszulösen, die deren Paarungserfolg beeinträchtigen. So leben beim Alpenmurmeltier *(Marmota marmota)* neben einem dominanten reproduktiven Männchen, welches die Fortpflanzung weitestgehend monopolisiert, auch noch mehrere andere Männchen in einer Gruppe. Bei diesen Männchen handelt es sich entweder um ältere Söhne des Alphamännchens oder um Immigranten. Alle drei Klassen von Männchen unterscheiden sich nicht in der Körpermasse oder Hodengröße (Arnold und Dittami 1997). Immigranten haben aber geringere Androgen- und höhere Kortikosteroidtiter sowie mehr Verletzungen als die anderen Männchen; vermutlich als Folge von Aggression durch das Alphamännchen. Diese Männchen haben infolgedessen einen geringeren Gewichtszuwachs im kommenden Sommer und eine reduzierte Überlebenswahrscheinlichkeit im darauf folgenden Winterschlaf. Da die eigenen gleichaltrigen Söhne diese Effekte nicht aufweisen, handelt es sich um eine gezielte Unterdrückung der Immigranten durch die Dominanten. Die proximaten Mechanismen der Unterdrückung sind noch wenig untersucht; neben dem Geruch wirken bei manchen Arten (z. B. Orang-Utans, Abb. 9.5) auch laute Rufe als Auslöser.

9.4 Postkopulatorische Konkurrenz

Wenn es zu einer Kopulation kommt, lässt sich im eigentlichen **Kopulationsverhalten** große Variabilität zwischen Arten beobachten. Während manche Arten nur für wenige Sekunden kopulieren, bleiben die Partner bei anderen Arten viel länger verbunden als zur Befruchtung notwendig ist. Eine richtiggehende mechanische Verschränkung der Genitalien gibt es z. B.

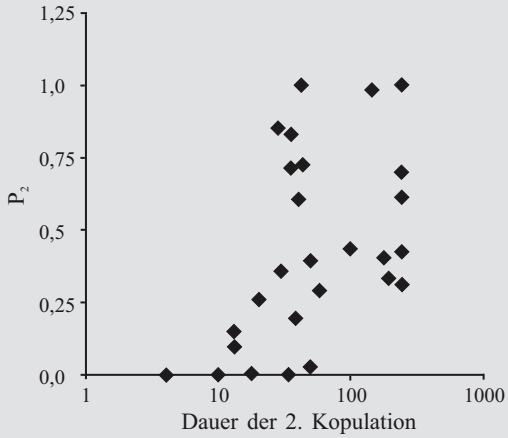
Abb. 9.17 Das Tandem von Libellen ist eine Form des *mate guarding,* bei der das Männchen bis zur Eiablage Körperkontakt mit dem Weibchen hält. (© Adina Voicu/Pixabay)

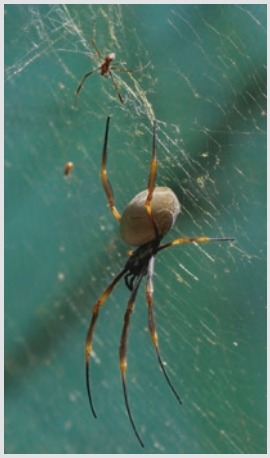
bei Hundeartigen und Nagern. Eine ähnliche Strategie verfolgen Männchen von Libellen und Dungfliegen, die postkopulatorischen Körperkontakt mit den Weibchen halten oder zumindest solange in ihrer Nähe bleiben, bis sie einen Großteil der Eier gelegt haben (Abb. 9.17). Auch innerhalb von Arten gibt es Variation in der Kopulationsdauer (► Box 9.3). Da der Anteil der befruchteten Eier nicht linear mit der Kopulationsdauer zunimmt, sollte es eine optimale Kopulationsdauer geben, nach der sich Männchen auf die Suche nach weiteren Weibchen machen. Bei Dungfliegen *(Scathophaga stercoraria)* beträgt die berechnete optimale Kopulationsdauer 41 min und liegt damit recht nahe an der beobachteten durchschnittlichen Kopulationsdauer von 36 min (Parker 2001; ► Abschn. 2.2).

Box 9.3

Kopulationsdauer bei Seidenspinnen: … bis dass der Tod sie scheidet

- **Frage:** Erhöhen längere Kopulationen den Fortpflanzungserfolg bei Seidenspinnen?
- **Hintergrund:** Weibliche Seidenspinnen *(Nephila plumipes),* die sich mehrfach verpaaren, fressen Männchen im Verlauf der Paarung häufig. Dieser Kannibalismus kann aus männlicher Sicht nur vorteilhaft sein, wenn die betroffenen Männchen hohen Fertilisationserfolg haben. Der männliche Fertilisationserfolg sollte daher positiv mit der Kopulationsdauer zusammenhängen.
- **Methode:** Weibliche Spinnen wurden experimentell nacheinander mit zwei Männchen verpaart, und die Vaterschaft beider Männchen wurde unter den Nachkommen bestimmt.





- **Ergebnis:** Kopulationen mit Kannibalismus dauerten im Durchschnitt länger als solche ohne. Nur Männchen, die als zweite kopulierten, hatten mit zunehmender Kopulationsdauer einen größeren Befruchtungserfolg (P_2).
- **Schlussfolgerung:** Männchen, die auf ein bereits verpaartes Weibchen treffen, können durch eine längere Kopulation ihren Fortpflanzungserfolg erhöhen. In diesem Sinne könnte Kannibalismus für die betroffenen Männchen vorteilhaft sein.

(Schneider und Elgar 2001; Quelle Seidenspinne: Stefan Nessler)

Außerdem kommt es bei manchen Arten nur zu einer oder wenigen Kopulationen, um die Eier eines Geleges oder Wurfes zu befruchten, wohingegen andere Arten zum selben Zweck hunderte von Kopulationen absolvieren. Schimpansenweibchen *(Pan troglodytes)* kopulieren zum Beispiel ca. 6000-mal im Leben – um durchschnittlich vier Junge zu produzieren (Wrangham 1993)! Aus weiblicher Sicht können solche Vielfachverpaarungen (Polyandrie) aus verschiedenen adaptiven Gründen erfolgen (► Abschn. 10.6). Proximat hängt die Zahl der Kopulationen sicher davon ab, wie viele Spermien pro Ejakulat übertragen werden und ob bzw. wie lange Spermien gelagert werden können (in Relation zur Reifungsdauer der Eier).

Spermienkonkurrenz Wenn die Bemühungen von Männchen, Weibchen für sich zu monopolisieren, fehlschlagen, kommt es aus Sicht der Weibchen zu Mehrfachverpaarungen mit zwei oder mehr Partnern. Diese Mehrfachverpaarungen führen zwangsläufig zu Spermienkonkurrenz; also Konkurrenz zwischen Spermien von verschiedenen Männchen um die Befruchtung der Eier eines Weibchens. Spermienkonkurrenz ist im Tierreich weit verbreitet und hat bei den betroffenen Männchen zu einer Reihe von anatomischen, physiologischen und verhaltensbiologischen Anpassungen geführt. Spermienkonkurrenz liefert auch die Grundlage für eine Form der weiblichen „Partnerwahl“: der kryptischen Auswahl

bestimmter Spermien (► Abschn. 10.3). Die Existenz von Spermienkonkurrenz zeigt auch, dass die Fortpflanzungskonkurrenz der Männchen nicht mit einer erfolgreichen Paarung endet; es handelt sich also um einen wichtigen Mechanismus postkopulatorischer Konkurrenz.

Die Untersuchung der Mechanismen der Spermienkonkurrenz ist eng mit der Entwicklung geeigneter Methoden verknüpft. Eine wichtige Methode, die dabei Anwendung findet, besteht darin, Spermien von individuellen Männchen zu markieren: entweder mit bestimmten Farbstoffen oder radioaktiven Isotopen, so dass sie zu unterschiedlichen Zeitpunkten nach der Kopulation im weiblichen Genitaltrakt einzelnen Männchen zugeordnet werden können. Außerdem erlauben genetische Vaterschaftstests nach kontrollierten Verpaarungsexperimenten Rückschlüsse auf die Mechanismen der Spermienkonkurrenz. In einem solchen Standardexperiment wird ein Weibchen nacheinander mit zwei Männchen verpaart. Die resultierenden **P-Werte** (von *paternity*) geben Hinweise auf das Geschehen im Genitaltrakt des Weibchens. Der P_2-Wert bezeichnet dabei den Anteil der Nachkommen, die vom jeweils zweiten Männchen gezeugt wurden.

Trotz vieler gemeinsamer Grundprinzipien hängen die spezifischen **Mechanismen der Spermienkonkurrenz** bei Wirbellosen und Wirbeltieren stark vom jeweiligen Bauplan der Genitalien sowie von der Spermienphysiologie ab. Bei vielen Insekten bewahren Weibchen zum Beispiel empfangene Spermien für einige Zeit in speziellen Aufbewahrungsorganen auf (manche Ameisenköniginnen für mehr als 20 Jahre!), von wo sie zur sequentiellen späteren Befruchtung der Eier herangezogen werden (Orr und Brennan 2015). Wenn sich solche Weibchen mit mehreren Männchen verpaaren, kommt es aufgrund der meist röhrenförmigen, blind endenden Struktur dieser Aufbewahrungsorgane dazu, dass die Spermien des jeweils letzten Männchens die vorher deponierten Spermien zum Ende des Organs schieben. Da die benötigten Spermien in umgekehrter Reihenfolge ihrer Deposition rekrutiert werden, kommt es aufgrund der resultierenden **Stratifikation** der Ejakulate dazu, dass die Spermien des letzten Männchens als erste zur Befruchtung herangezogen werden; es gilt also: *„last in – first out"*. Bei südlichen Knödelkalmaren *(Euprymna tasmanica)* werden so beispielsweise bis zu 75 % der Eier vom zweiten Männchen Befruchtet (Squires et al. 2015). Dieser Mechanismus kann über einen hohen P_2-Wert nachgewiesen werden. Stratifikation ist ein passiver Mechanismus der Spermienkonkurrenz, den Männchen theoretisch nur dadurch zu ihren Gunsten beeinflussen können, dass sie als Letzte kopulieren. Wenn Paarung und Befruchtung lange genug auseinanderliegen, geht allerdings ein größerer Teil der Spermien des zweiten Männchens verloren (Lewis et al. 2005), so dass es in diesen Fällen vorteilhaft ist, als Erster zu kopulieren (◘ Abb. 9.18).

Bei einem anderen Mechanismus der Spermienkonkurrenz übernehmen Männchen dagegen einen aktiven Part: Sie entfernen die Spermien von Männchen, die vor ihnen mit einem Weibchen kopuliert haben; entweder mit den eigenen Spermien oder mit ihren Genitalien (Manier et al. 2010). Dadurch erreicht der P_2 einen Wert von praktisch 1, zumindest für die Eier, die direkt danach befruchtet und gelegt werden. Im Unterschied zum hydraulischen Entfernen erfordert das mechanische **Entfernen** der Spermien von Rivalen einen entsprechend geformten Penis. Bei Libellen, bei denen dieser Mechanismus entdeckt wurde, ist die Spitze des Penis in der Tat löffelartig erweitert (Waage 1979). Bei anderen Arten bleiben die Spermien der Vorgänger passiv am Penis hängen, wie z. B. bei den Männchen einer asiatischen Heuschrecke,

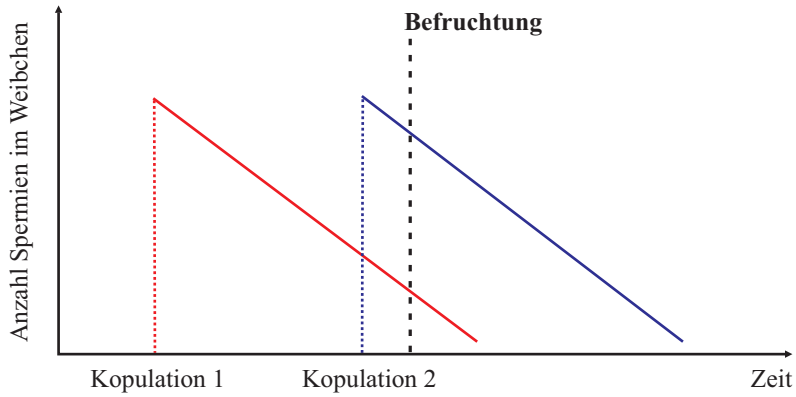


Abb. 9.18 Schematische Darstellung von passivem Spermienverlust. Der Zeitpunkt einer Kopulation in Relation zur Befruchtung sowie der Abstand zwischen den Kopulationen verschiedener Männchen bestimmen deren Befruchtungswahrscheinlichkeit

denen die Spermien des Vorgängers nach der Kopulation als Nahrung dienen (Ono et al. 1989). Das **Verdrängen von Spermien** ist aber nicht unbedingt hundertprozentig effektiv, so dass sich die Spermien mit der Zeit vermischen und der P_2-Wert sich nach mehreren Tagen einem Wert von 0,5 nähert. Wenn die Spermien eines Vorgängers durch große Mengen eigenen Spermas verdrängt werden, ist in manchen Fällen die aktive Mithilfe des Weibchens nötig. Entweder trägt das Ansaugen bzw. Abgeben von Spermien durch feine Kanäle im spermienspeichernden Organ mit dazu bei, dass das Sperma des vorletzten Männchens zugunsten des letzten Männchens wieder freigesetzt wird, oder das Männchen massiert die Genitalien des Weibchens nach der Kopulation, bis es Spermien des Vorgängers abgibt. P_2-Werte ohne solche Massagen sind sehr viel geringer als mit Massage. Ein solcher Mechanismus findet sich bei Heckenbraunellen (*Prunella modularis:* Davies 1983; Abb. 9.19).

Bei Arten, die Spermien nicht speichern können, gilt häufig das **Lotterieprinzip:** Wenn die Lose billig sind und der Preis wertvoll ist, ist die Wahrscheinlichkeit, den Hauptgewinn zu ziehen, umso

Abb. 9.19 Durch eine präkopulatorische Massage der weiblichen Kloake veranlasst ein Heckenbraunellen-Männchen die Abgabe des Ejakulats des Vorgängers. (© Arend Vermazeren, „pre-mating rituals Dunnocks", Wikimedia Commons, CC BY-SA 2.0, ► http://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0/; Ausschnitt freigestellt)

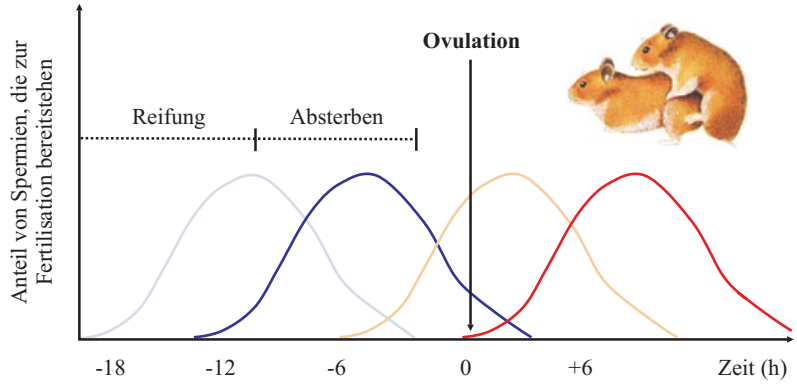
größer, je mehr Lose man hat. Männchen werden also darauf selektiert, möglichst viele Ejakulate mit möglichst vielen Spermien zu produzieren, da die Befruchtungswahrscheinlichkeit proportional zur abgegebenen Spermienmenge zunimmt (*raffle principle;* Parker 1990). Männchen in Arten mit externer Fertilisation können einzig durch eine

solche Erhöhung der Spermienmenge ihre Befruchtungswahrscheinlichkeit vergrößern. Sessile Invertebraten wie Muscheln oder Seeigel produzieren daher riesige Mengen an Spermien, die ins Wasser abgegeben werden.

Bei Vögeln und Säugetieren spielt die Zeit, je nach funktionalen Zwängen der Fortpflanzungsphysiologie, eine wichtige Determinante der Mechanismen der Spermienkonkurrenz. Die Spermien landen bei Vögeln zunächst in zahlreichen kleinen Speichertubuli an der Basis des Oviduks und werden dort für bis zu zwei Wochen gespeichert, bevor sie freigesetzt werden und zum Infundibulum am anderen Ende des Oviduks wandern, wo sie auf die nächste Ovulation warten. Bei Vögeln werden also nicht alle Eier eines Geleges gleichzeitig produziert und befruchtet, sondern einzeln, je nach Gelegegröße über Tage oder sogar Wochen. Stratifikation oder Verdrängung sind hier also wichtige Mechanismen.

Säugetiere haben keine speziellen Strukturen zur Spermienspeicherung und besitzen, mit Ausnahme von manchen Fledermäusen, nur sehr kurzlebige (1–5 Tage) Spermien. Bei ihnen entscheidet daher das Timing in Relation zur Art der Ovulation darüber, welches Männchen erfolgreich ist. Bei Arten mit **induzierter Ovulation,** wie z. B. Katzen, deponiert das erste Männchen, welches die Ovulation auslöst, seine Spermien zeitlich am nächsten zur Ovulation und hat daher meist die Nase vorn, falls es noch zu weiteren Kopulationen kommt. Bei Arten mit **spontaner Ovulation** entscheidet ebenfalls der Ejakulationszeitpunkt in Relation zur Ovulation über den Fertilisationserfolg; hier ist es aber in den wenigsten Fällen das erste Männchen, das zur rechten Zeit kopuliert. Neben dem Zeitpunkt und der Dauer der Ovulation ist aber auch die Zeit wichtig, welche die Spermien zur Reifung (Kapazitierung) benötigen. Dies belegt ein Paarungsexperiment mit Hamstern *(Mesocricetus auratus),* wonach die Paarungsreihenfolge, der Abstand zwischen den beiden Kopulationen sowie der Paarungszeitpunkt relativ zur Kopulation darüber entscheiden, ob es einen Vorteil für das erste oder zweite Männchen gab (◘ Abb. 9.20; Huck et al. 1989).

Bei intensiver Spermienkonkurrenz ist es naheliegend, dass Männchen auch eine Reihe von defensiven Gegenstrategien entwickelt haben, um ihre



◘ **Abb. 9.20** Spermienkonkurrenz bei Hamstern. Bei Verpaarungen im Abstand von sechs Stunden entscheiden die Reifungszyklen der Spermien in den einzelnen Ejakulaten sowie der Zeitpunkt deren Deposition in Relation zur Ovulation über die Befruchtungswahrscheinlichkeit einzelner Männchen. In diesem Beispiel stammen die meisten befruchtungsfähigen Spermien vom *„gelben"* Männchen

„Investition“ zu schützen und/oder um sich einen Konkurrenzvorteil zu verschaffen. Männchen können ihre Erfolgschancen bei der Spermienkonkurrenz mit drei Aspekten ihres Verhaltens beeinflussen: Sie können besondere Verhaltensweisen bei der Kopulation einsetzen, sie können mehr als einmal kopulieren (s. oben) und sie können die betreffenden Weibchen bewachen. Die **Bewachung von Weibchen** *(mate guarding)* kann schon vor Beginn der fertilen Phase einsetzen oder sie folgt auf die Kopulation. Bewachung hat zum Ziel, Kontakte eines Weibchens mit anderen Männchen zu unterbinden und damit das Risiko von Spermienkonkurrenz zu reduzieren. Permanente Bewachung eliminiert das Risiko von Spermienkonkurrenz und führt zur effektiven Monopolisierung. Ob und wie lange ein Männchen ein bestimmtes Weibchen bewacht, wird von einem Trade-off bestimmt: Das Bewachen stellt für Männchen ein Dilemma dar, da ihnen die Zeit, die sie in die Bewachung eines Weibchens investieren, bei der Suche nach weiteren Weibchen fehlt. Da das Bewachen zudem mit energetischen Kosten verbunden ist, reagieren Männchen flexibel auf Variabilität in zusätzlichen Fortpflanzungsmöglichkeiten sowie auf das Risiko, einen Teil der Vaterschaft zu verlieren (Komdeur 2001).

Anatomische Anpassung an Spermienkonkurrenz existieren in der Struktur von Hoden, Penis und Spermien. Da Spermienproduktivität positiv mit der Hodengröße korreliert ist, kann die Hodengröße über den Ausgang der Spermienkonkurrenz mitentscheiden. **Innerartliche Variabilität in der Hodengröße** wurde bislang kaum in Relation zum Fortpflanzungsverhalten und -erfolg untersucht, da davon auszugehen ist, dass alle Männchen einer Art identischen Selektionsdrücken unterliegen. Bei Wildschafen *(Ovis aries)* hat Variabilität im Hodenvolumen zwischen Männchen aber tatsächlich einen unabhängigen Effekt auf den Paarungserfolg. Männchen mit größeren Hoden haben mehr Kopulationen und zeugen mehr Junge als Männchen mit kleineren Hoden, und dieser Effekt nimmt mit zunehmender Zahl gleichzeitig östrischer Weibchen zu (Preston et al. 2003). Das heißt, wenn das Monopolisierungspotential geringer wird, nimmt die Spermienkonkurrenz an Intensität zu, und größere Hoden machen den entscheidenden Unterschied.

Eine weitere vorhergesagte Folge von Spermienkonkurrenz besteht darin, dass es **zwischenartliche Variation in der relativen Hodengröße** gibt. Tatsächlich produzieren Männchen bei Arten mit relativ größeren Hoden größere Ejakulate, die mehr Spermien pro Ejakulat enthalten, und sie produzieren außerdem mehr Ejakulate (Møller 1989).

Solche Artunterschiede in der Hodengröße wurden als Erstes bei Menschenaffen in Beziehung zur Spermienkonkurrenz gesetzt (Short 1981). Gorillas *(Gorilla gorilla)* und Orang-Utans (*Pongo* spp.), die normalerweise Zugang zu mehreren Weibchen gegen Rivalen verteidigen, haben kaum Spermienkonkurrenz zu befürchten und demgemäß für ihre Körpergröße winzige Hoden. Schimpansen *(Pan troglodytes)* und Bonobos *(P. paniscus)*, bei denen sich Weibchen hunderte von Malen mit praktisch allen Männchen ihrer Gruppe verpaaren, haben dagegen relativ große Hoden (◘ Abb. 9.21).

Da die Übertragung von Spermien mechanisch recht einfach ist, muss zwischenartliche Variabilität in der **Genitalmorphologie** auf andere Faktoren zurückzuführen sein. Nach der „Schlüssel-und-Schloss-Hypothese“ sind komplizierte Genitalien als präkopulatorische Isolationsmechanismen entstanden, wobei die männlichen Genitalien einen „Schlüssel“ repräsentieren, der nur in das „Schloss“ der richtigen Art passt (Eberhard 1985). Es gibt auch Hinweise darauf,

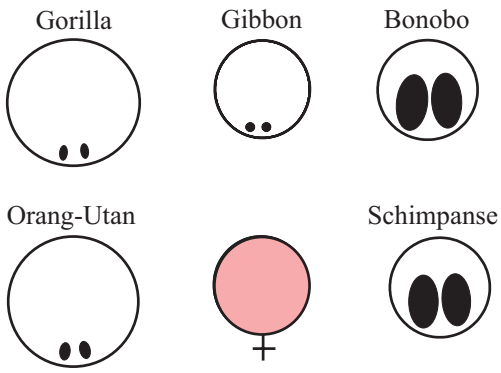


Abb. 9.21 Die relative Hoden- (und Körper-) Größe bei Menschenaffen. In Relation zu einem standardisierten Weibchen sind für die verschiedenen Arten die relative Körpergröße der Männchen (Größe der Kreise) sowie deren relative Hodengröße dargestellt. (Nach Short 1981)

dass innerartliche Variabilität den Fortpflanzungserfolg ihrer Träger beeinflusst. Am Penis von Dungkäfern *(Onthophagus taurus)* befinden sich zum Beispiel fünf bizarr geformte Sklerite (Abb. 9.22a), deren Größen- und Formunterschiede mit der Fähigkeit verbunden sind, entweder den P_1- oder P_2-Wert in Paarungen zu erhöhen, je nachdem ob der Träger als Erster oder Zweiter kopuliert. Manche dieser Sklerite am Penis der Dungkäfer haben also eher offensive Funktionen; andere eine eher defensive (House und Simmons 2003). Bei manchen Säugetieren ist der Penis ebenfalls mit Stacheln oder anderen Anhängen versehen (Abb. 9.22b), für deren Funktion es bislang keine eindeutigen Hinweise gibt.

Schließlich sind bei Arten mit Spermienkonkurrenz die Spermien selbst wichtiger Angriffspunkt der Selektion. Die zwischenartliche **Variabilität in der Spermienmorphologie** ist enorm. Die Form und Gesamtgröße von Spermien variiert genauso zwischen Arten wie die relative Größe von Kopf und Schwanz oder deren Beweglichkeit (Parker und Pizzari 2010). Viele Befunde sprechen dafür, dass Anpassungen an Spermienkonkurrenz für viele dieser Unterschiede verantwortlich sind. So sind Beweglichkeit und Geschwindigkeit der Spermien bei Arten mit Spermienkonkurrenz erhöht. Schließlich gilt es einen Trade-off zwischen der Größe und Anzahl von Spermien zu lösen, der offenbar vom Mechanismus der Spermienkonkurrenz beeinflusst wird. So erhöhen Singvögel, bei denen das Lotterieprinzip wirkt, unter erhöhter Spermienkonkurrenz die Zahl der Spermien, wohingegen Fruchtfliegen, bei denen Verdrängung den wichtigsten Mechanismus darstellt, die Größe der Spermien (Immler et al. 2011). Bei Säugetieren ist die Körpergröße negativ mit der Spermienlänge und positiv mit der

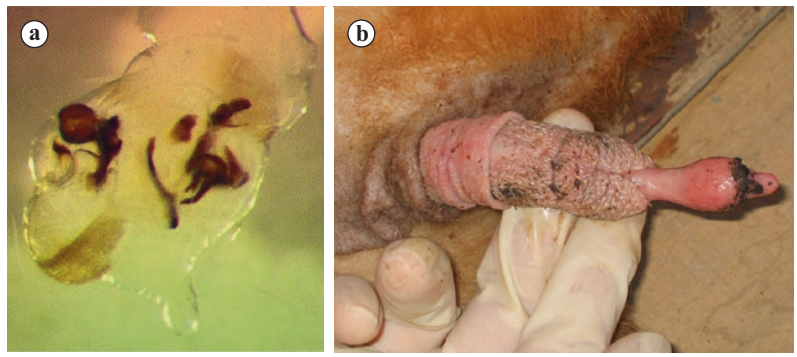


Abb. 9.22 **a** Am Endophallus von Dungkäfern befinden sich mehrere Sklerite, die den Fertilisationserfolg beeinflussen. **b** Der bizarr geformte Penis der Fossa (*Cryptoprocta ferox;* s. auch Abb. 9.6b) ist ebenfalls mit zahlreichen Stacheln versehen. (Quelle **a** L.W. Simmons, **b** Peter Kappeler)

Spermienanzahl korreliert (Lüpold und Fitzpatrick 2015). Neben dem Paarungssystem können sich auch soziale Faktoren auf Spermienmorphologie und -menge auswirken. So haben die Spermien von subordinaten Hähnen *(Gallus gallus)* zum Beispiel eine höhere Beweglichkeit als die von dominanten (Froman et al. 2002), vielleicht um den Nachteil beim Zugang zu Hühnern zu kompensieren, und Cichliden-Männchen mit unterschiedlichen Fortpflanzungstaktiven unterscheiden sich auch in funktionalen Aspekten ihrer Spermien (Taborsky et al. 2018). Schließlich ist auch die Samenflüssigkeit in diese Konkurrenz einbezogen: Bei polyandrischen Bienen und Ameisen hat die Samenflüssigkeit einen stärkeren positiven Effekt auf die Überlebensfähigkeit der eigenen Spermien als bei Arten, bei denen sich die Königin nur mit einer Drohne verpaart (den Boer et al. 2010).

9.5 Postkonzeptionelle Konkurrenz

Selbst nachdem entschieden ist, welche Spermien zur Befruchtung gelangen, ist der Fortpflanzungswettbewerb der Männchen noch nicht unbedingt beendet. Zwischen Fertilisation und Geburt kann es unter bestimmten Bedingungen dazu kommen, dass durch induzierte Resorption oder Abortion eines Embryos der Fortpflanzungserfolg eines Männchens zunichte gemacht wird. Nach der Geburt sind Jungtiere mancher Taxa außerdem dem Risiko der Kindstötung (Infantizid) durch ein Männchen, das nicht der Vater ist, ausgesetzt.

Während der Trächtigkeit kann die Anwesenheit eines fremden Männchens und das gleichzeitige Verschwinden des bisherigen Partners bei manchen Säugetieren die Implantation der Eier behindern oder sogar Resorption oder Abortion der Embryonen bewirken (Schwagmeyer 1979). Die betroffenen Weibchen werden innerhalb weniger Tage wieder östrisch, und alle dann gezeugten Jungen stammen häufig vom neuen Männchen. Dieser nach seinem Entdecker benannte **Bruce-Effekt** wurde bei mehreren Nagetierarten nachgewiesen. Er könnte entstanden sein, weil Weibchen, welche ihren Partner verloren haben und die Hilfe des Männchens bei der Aufzucht der Jungen benötigen, auf diese Weise das neue Männchen zum Erbringen einer väterlichen Investition veranlassen können. Bei nichtmonogamen Arten könnten die Weibchen dadurch Energie und Kosten sparen, wenn fremde Männchen infantizidial sind und so ihre Verluste minimieren. Bei Blutbrustpavianen *(Theropithecus gelada)* beenden 80 % der Weibchen eine Trächtigkeit, nachdem das dominante Männchen, das mit hoher Wahrscheinlichkeit für alle Vaterschaften verantwortlich ist, ersetzt wird (Roberts et al. 2012). Neue dominante Männchen dieser Paviane töten tatsächlich häufig abhängige Jungtiere, die von ihren Vorgängern gezeugt wurden.

Bei manchen Vögeln, Nagetieren, Karnivoren und Primaten wurde nämlich beobachtet, dass neugeborene oder noch abhängige Junge von Männchen derselben Art getötet werden (◘ Abb. 9.23).

◘ **Abb. 9.23** Ein männlicher Bärenpavian *(Papio ursinus)* hat ein Jungtier getötet. Manchmal kommt es in diesem Kontext sekundär auch zu Kannibalismus. (Quelle: Ryne Palombit)

Dieser **Infantizid** hat Generationen von Verhaltensforschern Kopfzerbrechen bereitet. In der klassischen Ethologie standen die proximaten Mechanismen im Mittelpunkt einer Erklärung, die davon ausging, dass Tiere eine natürliche Tötungshemmung gegenüber Artgenossen besitzen und dass Infantizid daher ein **pathologisches Verhalten** darstellt, welches durch Stress ausgelöst wird; zum Beispiel wenn Populationen in außergewöhnlich hoher Dichte leben. Beobachtungen an Hanuman-Languren *(Semnopithecus entellus)* lieferten zunächst Unterstützung für diese Hypothese, da sie in Indien als heilig angesehen und von den Menschen gefüttert werden, was dazu führt, dass sie in der Nähe von menschlichen Besiedlungen in hohen Dichten leben. Unter diesen Gruppen gibt es viel Aggression um das von Menschen bereitgestellte Futter, und natürlich sind auch die Beobachtungsbedingungen für seltene und kurze Ereignisse wie Infantizid besser im Vergleich zu abgelegenen, nicht habituierten Gruppen. Beobachtungen von Infantizid in nicht gefütterten Gruppen und in Gegenden mit geringen Populationsdichten haben diese Erklärung aber zunichte gemacht.

Heute gibt es drei akzeptierte ultimate Erklärungen für Infantizid. Erstens können die Opfer als Nahrungsressource dienen. Vor allem bei räuberischen Insekten, Spinnen, Amphibien und Fischen, bei denen es erhebliche Größenunterschiede zwischen Eltern und Jungen sowie wenig elterliche Brutpflege gibt, kommt es vor, dass Jungtiere getötet und gefressen werden (z. B. Schneider und Lubin 1996). Bei diesem **Kannibalismus** steht aber der Nahrungsaspekt im Vordergrund, und häufig treten beide Geschlechter als Täter in Erscheinung, so dass Infantizid in diesen Fällen nicht als Form der Fortpflanzungskonkurrenz erklärt werden kann. Zweitens wird Infantizid bei manchen Arten von Weibchen begangen, die sich dadurch bei der **Konkurrenz um Ressourcen oder Helfer** bei der Jungenaufzucht einen Vorteil verschaffen können (► Abschn. 11.4). Drittens kann Infantizid, wenn bestimmte Bedingungen erfüllt sind, als **sexuell selektierte Fortpflanzungsstrategie** von Männchen interpretiert werden, die dadurch ihren relativen Fortpflanzungserfolg erhöhen bzw. den von Rivalen verringern.

Die Logik der sexuellen Selektionshypothese basiert darauf, dass durch das Töten der abhängigen Jungen eines potentiellen Paarungspartners das betroffene Weibchen schneller wieder fortpflanzungsbereit wird und der Täter dann gute eigene Paarungschancen besitzt. In fast allen dokumentierten Fällen ist das Auftreten von Infantizid durch Männchen an eine Statusänderung gebunden; entweder werden bisherige Dominante vertrieben, neue Männchen wandern ein, oder die Dominanzhierarchie der Männchen ändert sich. In diesem Fall ist Infantizid nur dann zu erwarten, wenn

1. die Opfer von mütterlicher Fürsorge abhängig sind und deren Fürsorge ihre Fähigkeit hemmt, in neuen Nachwuchs zu investieren,
2. die betroffenen Weibchen schneller wieder fortpflanzungsbereit werden und
3. die Täter sich mit den betroffenen Müttern verpaaren. Damit sich ein solches Verhalten evolutionär etablieren und durchsetzen kann, muss zudem gewährleistet sein, dass
4. die Männchen keinen eigenen Nachwuchs töten.

Diese Annahmen und Vorhersagen sind inzwischen untersucht worden und liefern überzeugende Beweise für die sexuelle Selektionstheorie (van Schaik 2000a). Bei Hanuman-Languren *(Semnopithecus entellus)* konnte beispielsweise gezeigt werden, dass Männchen tatsächlich nur fremden Nachwuchs töten (Borries et al. 1999a). In 94 % der gut dokumentierten Infantizidfälle bei allen Primaten fanden ebenfalls vorher keine Kopulationen zwischen Müttern und Tätern statt (van Schaik 2000a). Außerdem wurden

ausschließlich abhängige Junge getötet, d. h., bei Hanuman-Languren waren alle Opfer weniger als sechs Monate alt. Der Verlust der Jungtiere führte zu einem raschen Ende der durch das Stillen bedingten Sterilität **(Laktationsamenorrhoe),** so dass die betroffenen Weibchen rasch wieder empfängnisbereit waren, zum Teil schon nach zwei Tagen. Bei Arten und Populationen mit saisonaler Fortpflanzung können die Weibchen nicht sofort wieder rezeptiv werden; bei ihnen verkürzte sich der Zwischengeburtenabstand allerdings um ca. 25 %, so dass die betroffenen Männchen über diesen längeren Zeitraum mehr Fortpflanzungsgelegenheiten hatten (Borries 1997). Schließlich verpaaren sich in den meisten Fällen die Täter beim nächsten Fortpflanzungszyklus mit den wieder rezeptiv gewordenen Weibchen. **Vaterschaftstests** in einer Hanuman-Languren-Population zeigten, dass die Täter eine Vaterschaftswahrscheinlichkeit von 71 % hatten (Borries et al. 1999b).

Weibchen versuchen natürlich, ihre Jungen zu verteidigen. Manchmal bilden sich daher Koalitionen von Weibchen, die dies gemeinsam tun. Allerdings sind sie mit direkter Verteidigung nur wenig effektiv, vermutlich, weil die Männchen zumeist größer und stärker sind (van Schaik 2000b). Weibchen mit gefährdeten Jungen vermeiden neue Männchen aus diesem Grund, soweit dies möglich ist. Ein sehr effektiver Weg, das Infantizidrisiko zu verringern, besteht darin, die **Vaterschaft** zu **verschleiern.** Durch Paarungen mit möglichst vielen Männchen bekommen diese eine Vaterschaftswahrscheinlichkeit von >0 und gehen damit das Risiko ein, ihren eigenen Nachwuchs umzubringen. Männliche Mäuse, die mit einem Weibchen verpaart wurden, begehen an deren Jungen anschließend keinen Infantizid, auch wenn sie selbst nicht Vater der Jungen sind, wohingegen bei Rötelmäusen *(Myodes glareolus)* eine einmalige Kopulation im Labor nicht ausreicht, um Infantizid zu verhindern (Vihervaara et al. 2010).

Schließlich können sich Weibchen auch einen männlichen **Beschützer** zulegen (◘ Abb. 9.24). Wenn dieser eine hohe

◘ **Abb. 9.24** Bei manchen Pavianen (hier *Papio anubis*) existieren Freundschaften zwischen Männchen und Weibchen, die durch viel Nähe und *grooming* sowie wenig Aggression charakterisiert sind. Sie halten auch an, wenn die Weibchen anöstrisch oder laktierend sind. Freunde schützen Weibchen vor Belästigung und Infantizid. (© Frank Stober/imageBROKER/picture alliance)

Vaterschaftssicherheit hat, sollte er die Jungen gegen fremde Männchen direkt oder dadurch, dass er Immigrationen verhindert, indirekt verteidigen. So reagieren bei Anubispavianen *(Papio anubis)* diese „Freunde" stärker auf die Hilferufe der jeweiligen Weibchen als andere Männchen (Lemasson et al. 2008). Dies mag erklären, warum bei praktisch allen potentiell Infantizid-gefährdeten Primatenarten permanent bisexuelle Gruppen auftreten (van Schaik und Kappeler 1997); ein Zusammenhang, der sich auch bei anderen Säugetieren findet. Dass sexuell selektierter Infantizid trotz dieser zahlreichen Gegenmaßnahmen auftritt, weit verbreitet ist und in manchen Arten die wichtigste Ursache der Jungensterblichkeit darstellt, zeigt, dass es sich um einen wichtigen Selektionsfaktor mit weitreichenden Konsequenzen handelt.

9.6 Partnerwahl durch Männchen

In den Theorien der klassischen Geschlechterrollen spielt die Partnerwahl durch Männchen keine Rolle. In den meisten Arten sind Paarungen für Männchen mit geringen Kosten verbunden und sie versuchen, die Zahl der Paarungsgelegenheiten zu maximieren. Wenn es allerdings Unterschiede in der Qualität der Weibchen gibt und Männchen sich entscheiden können, sollten sie zwischen Weibchen diskriminieren. Solches Wahlverhalten von Männchen ist in mindestens drei Situationen zu erwarten (Edward und Chapman 2011): erstens bei Arten mit umgekehrten Geschlechterrollen, also solchen, bei denen die Männchen langsamere potentielle Fortpflanzungsraten besitzen, sich allein um die Jungenaufzucht kümmern und Weibchen um Männchen konkurrieren. Zweitens sollten Männchen auch bei Arten, in denen die Weibchen sich deutlich in ihrer Fekundität unterscheiden, zwischen Weibchen diskriminieren, weil größere Weibchen mehr Nachwuchs produzieren können. So haben männliche Schnappgrundeln *(Gobiusculus flavescens)* eine starke Präferenz für Weibchen mit gelbem Bauch. Dieses weibliche Ornament ist daher vermutlich durch männliche Partnerwahl entstanden (Amundsen und Forsgren 2001), womöglich weil es Informationen über die Anzahl der Eier im Bauch der Weibchen enthält oder verstärkt.

Drittens ist Partnerwahl durch Männchen zwar unabhängig vom Paarungssystem zu erwarten, aber Männchen in monogamen Arten sollten ihre Partnerinnen besonders sorgfältig auswählen, da die genetische Kompatibilität und die Zusammenarbeit der Eltern bei der Jungenaufzucht die Fitness beider Partner beeinflusst. Bei einer monogamen Mäuseart *(Peromyscus polionotus)* hatten Männchen mit von ihnen präferierten Weibchen tatsächlich mehr Nachwuchs als Männchen, die mit nicht präferierten Weibchen verpaart wurden (Ryan und Altmann 2001). Männchen in polygynen Arten ohne väterliche Investition in die Jungen können ihren Fortpflanzungserfolg ebenfalls erhöhen, indem sie Weibchen mit vorteilhafter genetischer Kompatibilität (► Abschn. 10.5) wählen. In einem Verpaarungsexperiment mit Hausmäusen *(Mus musculus)* ging aus Paarungen mit in vorangegangenen Verhaltenstests präferierten Weibchen signifikant häufiger Nachwuchs hervor, und ein größerer Anteil der produzierten Jungen überlebte bis zur Entwöhnung. Außerdem dominierten adulte Söhne von Männchen, die mit präferierten Weibchen verpaart wurden, später Männchen, die aus anderen Paarungen hervor gingen (Gowaty et al. 2003). Die Partnerpräferenzen dieser Männchen beeinflussten also unter kontrollierter Ausschaltung von Konkurrenz zwischen Männchen und Partnerwahl durch die Weibchen die männliche Fitness. Außerdem passen männliche Hausmäuse ihren Eifer, sich zu verpaaren, an das jeweilige Risiko der Spermienkonkurrenz an und kopulieren seltener, wenn der zu erwartende Fortpflanzungsgewinn

gering ist (Ramm und Stockley 2014). Partnerwahl durch Männchen ist also auch bei polygynen Arten vermutlich weiter verbreitet als bislang angenommen.

9.7 Zusammenfassung

Fortpflanzungskonkurrenz zwischen Männchen entscheidet in der großen Mehrzahl der Tierarten in wichtiger Weise über den relativen Fortpflanzungserfolg einzelner Männchen mit. Der Erfolg der Männchen wird dabei von intrasexueller Selektion bewertet. Fortpflanzungskonkurrenz kann vor oder nach der Paarung stattfinden und durch direkten Kontakt zwischen Rivalen oder durch indirekte Mechanismen erfolgen. Das Verhalten der Männchen spielt bei den meisten Mechanismen der Fortpflanzungskonkurrenz eine herausragende Rolle, aber in vielen Fällen sind Merkmale der Morphologie und Physiologie ebenfalls an die Art der Konkurrenz angepasst. Aufgrund von individuellen Unterschieden in der Konkurrenzfähigkeit kommt es in den meisten Fällen zu einer Varianz im männlichen Fortpflanzungserfolg, die größer ist als die unter den Weibchen. Diese Varianz ist darauf zurückzuführen, dass sich Männchen in ihrem Erfolg bei der prä- und postkopulatorischen Konkurrenz unterscheiden, wobei präkopulatorischer Erfolg stark konditionsabhängig ist. Ornamente und Dominanz tragen zur Reduktion der Kosten präkopulatorischer Konkurrenz bei. Postkopulatorische Konkurrenz findet vor allem zwischen den Spermien rivalisierender Männchen statt. Wenn sich Männchen zu sehr in ihrer Konkurrenzfähigkeit unterscheiden, kann es zu Selektion für alternative Paarungstaktiken kommen. Intrasexuelle Selektion ist so ubiquitär und stark, dass sie Anpassungen in zahlreichen außergewöhnlichen Merkmalen und Verhaltensaspekten der Männchen erklärt, die durch natürliche Selektion nicht zu erklären sind.

Literatur

Amundsen T, Forsgren E (2001) Male mate choice selects for female coloration in a fish. Proc Natl Acad Sci USA 98:13155–13160

Arak A (1983) Sexual selection by male-male competition in natterjack toad choruses. Nature 306:261–262

Arnold W, Dittami J (1997) Reproductive suppression in male alpine marmots. Anim Behav 53:53–66

Baeta R, Faivre B, Motreuil S, Gaillard M, Moreau J (2008) Carotenoid trade-off between parasitic resistance and sexual display: an experimental study in the blackbird *(Turdus merula)*. Proc R Soc Lond B 275:427–434

Borries C (1997) Infanticide in seasonally breeding multimale groups of Hanuman langurs *(Presbytis entellus)* in Ramnagar (South Nepal). Behav Ecol Sociobiol 41:139–150

Borries C, Launhardt K, Epplen C, Epplen JT, Winkler P (1999a) DNA analyses support the hypothesis that infanticide is adaptive in langur monkeys. Proc R Soc Lond B 266:901–904

Borries C, Launhardt K, Epplen C, Epplen JT, Winkler P (1999b) Males as infant protectors in Hanuman langurs *(Presbytis entellus)* living in multimale groups – defence pattern, paternity and sexual behaviour. Behav Ecol Sociobiol 46:350–356

Byrne PG, Roberts JD (2004) Intrasexual selection and group spawning in quacking frogs *(Crinia georgiana)*. Behav Ecol 15:872–882

Clutton-Brock TH, Albon SD (1979) Roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. Behaviour 69:145–170

Clutton-Brock TH, Guinness FE, Albon SD (1982) Red deer: behavior and ecology of two sexes. Univ of Chicago Press, Chicago

Clutton-Brock TH, Rose KE, Guiness FE (1997) Density-related changes in sexual selection in red deer. Proc R Soc Lond B 264:1509–1516

Darwin C (1871) The descent of man and selection in relation to sex. Murray, London

Davies NB (1983) Polyandry, cloaca-pecking and sperm competition in dunnocks. Nature 302:334–336

Davies NB, Halliday TR (1978) Deep croaks and fighting assessment in toads *Bufo bufo*. Nature 274:683–685

den Boer SPA, Baer B, Boomsma JJ (2010) Seminal fluid mediates ejaculate competition in social insects. Science 327:1506–1509

Dominey WJ (1984) Alternative mating tactics and evolutionarily stable strategies. Integr Comp Biol 24:385–396

Eberhard WG (1985) Sexual selection and animal genitalia. Harvard Univ Press, Cambridge

Edward DA, Chapman T (2011) The evolution and significance of male mate choice. Trends Ecol Evol 26:647–654

Emberts Z, St. Mary CM, Herrington TJ, Miller CW (2018) Males missing their sexually selected weapon have decreased fighting ability and mating success in a competitive environment. Behav Ecol Sociobiol 72:81

Emlen DJ (2001) Costs and the diversification of exaggerated animal structures. Science 291:1534–1536

Emlen ST, Oring LW (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. Science 197:215–223

Fabiani A, Galimberti F, Sanvito S, Hoelzel AR (2004) Extreme polygyny among southern elephant seals on Sea Lion Island, Falkland Islands. Behav Ecol 15:961–969

Fischer J, Kitchen DM, Seyfarth RM, Cheney DL (2004) Baboon loud calls advertise male quality: acoustic features and their relation to rank, age, and exhaustion. Behav Ecol Sociobiol 56:140–148

Froman DP, Pizzari T, Feltmann AJ, Castillo-Juarez H, Birkhead TR (2002) Sperm mobility: mechanisms of fertilizing efficiency, genetic variation and phenotypic relationship with male status in the domestic fowl, *Gallus gallus domesticus*. Proc R Soc Lond B 269:607–612

Ghiselin MT (1974) The economy of nature and the evolution of sex. Univ of California Press, Berkely

Gowaty PA, Drickamer LC, Schmid-Holmes S (2003) Male house mice produce fewer offspring with lower viability and poorer performance when mated with females they do not prefer. Anim Behav 65:95–103

House CM, Simmons LW (2003) Genital morphology and fertilization success in the dung beetle *Onthophagus taurus:* an example of sexually selected male genitalia. Proc R Soc Lond B 270:447–455

Huck UW, Tonias BA, Lisk RD (1989) The effectiveness of competitive male inseminations in golden hamsters, *Mesocricetus auratus,* depends on an interaction of mating order, time delay between males, and the time of mating relative to ovulation. Anim Behav 37:674–680

Immler S, Pitnick S, Parker GA, Durrant KL, Lüpold S, Calhim S, Birkhead TR (2011) Resolving variation in the reproductive tradeoff between sperm size and number. Proc Natl Acad Sci USA 108:5325–5330

Johnston SE, Gratten J, Berenos C, Pilkington JG, Clutton-Brock TH, Pemberton JM, Slate J (2013) Life history trade-offs at a single locus maintain sexually selected genetic variation. Nature 502:93–95

Joseph PN, Emberts Z, Sasson DA, Miller CW (2018) Males that drop a sexually selected weapon grow larger testes. Evolution 72:113–122

Kappeler PM (1997) Intrasexual selection in *Mirza coquereli:* evidence for scramble competition polygyny in a solitary primate. Behav Ecol Sociobiol 41:115–127

Kempenaers B, Schlicht E (2010) Extra-pair behaviour. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 359–411

Komdeur J (2001) Mate guarding in the Seychelles warbler is energetically costly and adjusted to paternity risk. Proc R Soc Lond B 268:2103–2111

Kruuk LEB, Clutton-Brock TH, Rose KE, Guiness FE (1999) Early determinants of lifetime reproductive success differ between the sexes in red deer. Proc R Soc Lond B 266:1655–1661

Kutsukake N, Nunn CL (2006) Comparative tests of reproductive skew in male primates: the roles of demographic factors and incomplete control. Behav Ecol Sociobiol 60:695–706

Lemasson A, Palombit RA, Jubin R (2008) Friendships between males and lactating females in a free-ranging group of olive baboons *(Papio hamadryas anubis):* evidence from playback experiments. Behav Ecol Sociobiol 62:1027–1035

Lamichhaney S et al (2016) Structural genomic changes underlie alternative reproductive strategies in the ruff *(Philomachus pugnax)*. Nat Genet 48:84–88

Lewis SM, Kobel A, Fedina T, Beeman RW (2005) Sperm stratification and paternity success in red flour beetles. Physiol Entomol 30:303–307

Ligon RA, McGraw KJ (2013) Chameleons communicate with complex colour changes during contests: different body regions convey different information. Biol Lett 9:20130892

Lindenfors P, Gittleman JL, Jones KE (2007) Sexual size dimorphism in mammals. In: Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU, Szekely T (Hrsg) Sex, size, and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism. Oxford Univ Press, Oxford, S 16–26

Lloyd JE (1981) Mimicry in the sexual signals of fireflies. Sci Am 245:138–145

Lüpold S, Fitzpatrick JL (2015) Sperm number trumps sperm size in mammalian ejaculate evolution. Proc R Soc Lond B 282:20152122

Maggioncalda AN, Czekala NM, Sapolsky RM (2002) Male orangutan subadulthood: a new twist on the relationship between chronic stress and developmental arrest. Am J Phys Anthropol 118:25–32

Manier MK, Belote JM, Berben KS, Novikov D, Stuart WT, Pitnick S (2010) Resolving mechanisms of competitive fertilization success in *Drosophila melanogaster*. Science 328:354–357

Maynard Smith J (1994) Must reliable signals always be costly? Anim Behav 47:1115–1120

Maynard Smith J, Harper DGC (2003) Animal signals. Oxford Univ Press, Oxford

Mitoyen C, Quigley C, Fusani L (2019) Evolution and function of multimodal courtship displays. Ethology 125:503–515

Moczek AP, Emlen DJ (2000) Male horn dimorphism in the scarab beetle, *Onthophagus taurus:* do alternative reproductive tactics favour alternative phenotypes? Anim Behav 59:459–466

Møller AP (1989) Ejaculate quality, testes size and sperm production in mammals. Funct Ecol 3:91–96

Moore FR, Shuker DM, Dougherty L (2016) Stress and sexual signaling: a systematic review and meta-analysis. Behav Ecol 27:363–371

Ono T, Siva-Jothy MT, Kato A (1989) Removal and subsequent ingestion of rivals' semen during copulation in a tree cricket. Physiol Entomol 14:195–202

Orr TJ, Brennan PLR (2015) Sperm storage: distinguishing selective processes and evaluating criteria. Trends Ecol Evol 30:261–272

Parker GA (1990) Sperm competition games: raffles and roles. Proc R Soc Lond B 242:120–126

Parker GA (2001) Golden flies, sunlit meadows: a tribute to the yellow dungfly. In: Dugatkin LA (Hrsg) Model systems in behavioral ecology: integrating conceptual, theoretical, and empirical approaches. Princeton Univ Press, Princeton, S 3–26

Parker GA, Pizzari T (2010) Sperm competition and ejaculate economics. Biol Rev 85:897–934

Preston BT, Stevenson IR, Pemberton JM, Coltman DW, Wilson K (2003) Overt and covert competition in a promiscuous mammal: the importance of weaponry and testes size to male reproductive success. Proc R Soc Lond B 270:633–640

Ramm SA, Stockley P (2014) Sequential male mate choice under sperm competition risk. Behav Ecol 25:660–667

Reby D, McComb K (2003) Anatomical constraints generate honesty: acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags. Anim Behav 65:519–530

Roberts EK, Lu A, Bergman TJ, Beehner JC (2012) A Bruce effect in wild geladas. Science 335:1222–1225

Ryan KK, Altmann J (2001) Selection for male choice based primarily on mate compatibility in the oldfield mouse, *Peromyscus polionotus rhoadsi*. Behav Ecol Sociobiol 50:436–440

Schneider JM, Elgar MA (2001) Sexual cannibalism and sperm competition in the golden orb-web spider *Nephila plumipes* (Araneoidea): female and male perspectives. Behav Ecol 12:547–552

Schneider JM, Lubin Y (1996) Infanticidal male eresid spiders. Nature 381:655–656

Schwagmeyer PL (1979) The Bruce effect: an evaluation of male/female advantages. Am Nat 114:932–938

Setchell JM (2005) Do female mandrills prefer brightly colored males? Int J Primatol 26:715–735

Shen J-X, Feng AS, Xu Z-M, Yu Z-L, Arch VS, Yu X-J, Narins PM (2008) Ultrasonic frogs show hyperacute phonotaxis to female courtship calls. Nature 453:914–916

Short RV (1981) Sexual selection in man and the great apes. In: Graham CE (Hrsg) Reproductive biology of the great apes: comparative and biomedical perspectives. Academic Press, London, S 319–341

Shuster SM, Wade MJ (1991) Equal mating success among male reproductive strategies in a marine isopod. Nature 350:608–610

Squires ZE, Wong BBM, Norman MD, Stuart-Fox D (2015) Last male sperm precedence in a polygamous squid. Biol J Linn Soc 116:277–287

Taborsky M, Brockmann HJ (2010) Alternative reproductive tactics and life history phenotypes. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 537–586

Taborsky M, Schütz D, Goffinet O, van Doorn GS (2018) Alternative male morphs solve sperm performance/longevity trade-off in opposite directions. Sci Adv 4:eaap8563

van Schaik CP (2000a) Infanticide by male primates: the sexual selection hypothesis revisited. In: van Schaik CP, Janson CH (Hrsg) Infanticide by males and its implications. Cambridge Univ Press, Cambridge, S 27–60

van Schaik CP (2000b) Social counterstrategies against male infanticide in primates and other

mammals. In: Kappeler PM (Hrsg) Primate males: causes and consequences of variation in group composition. Cambridge Univ Press, Cambridge, S 34–52

van Schaik CP, Kappeler PM (1997) Infanticide risk and the evolution of male-female association in primates. Proc R Soc Lond B 264:1687–1694

von Kuerthy C, Taborsky M (2016) Contest versus scramble competition among males pursuing fixed or plastic alternative reproductive tactics. Anim Behav 113:203–212

Vehrencamp SL (1983) A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. Anim Behav 31:667–682

Vihervaara H, Sundell J, Ylönen H (2010) Is mating alone enough to inhibit infanticide in male bank voles? Ethology 116:888–894

Waage JK (1979) Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. Science 203:916–918

Wikelski M, Steiger SS, Gall B, Nelson KN (2005) Sex, drugs, and mating role: testosterone-induced phenotype-switching in Galapagos marine iguanas. Behav Ecol 16:260–268

Wrangham RW (1993) The evolution of sexuality in chimpanzees and bonobos. Hum Nat 4:47–79

Zahavi A (1975) Mate selection – a selection for handicap. J Theoret Biol 53:205–214

Intersexuelle Selektion: wie Weibchen wählen

Schwäne verpaaren sich fürs Leben – der richtige Partner will also wohl gewählt sein. (© JuliaMimages/Pixabay)

© Springer-Verlag GmbH Deutschland, ein Teil von Springer Nature 2020
P. M. Kappeler, *Verhaltensbiologie,* https://doi.org/10.1007/978-3-662-60546-2_10

Inhaltsverzeichnis

10.1 Arterkennung – 226

10.2 Inzestvermeidung – 231

10.3 Mechanismen der Partnerwahl – 236

10.4 Direkte Vorteile der Partnerwahl – 243

10.5 Indirekte Vorteile der Partnerwahl – 246

10.5.1 Sexy Söhne durch den Fisher-Prozess – 247

10.5.2 Besserer Nachwuchs durch gute Gene – 251

10.5.3 Genetische Kompatibilität – 257

10.6 Polyandrie – 259

10.7 Konkurrenz zwischen Weibchen – 263

10.8 Zusammenfassung – 268

Literatur – 269

Im Unterschied zu Männchen können Weibchen ihren Fortpflanzungserfolg nicht durch zusätzliche Verpaarungen erhöhen. Stattdessen können sie die Qualität und Überlebenschancen ihrer Nachkommen durch mütterliche Fürsorge und die Wahl eines entsprechenden Partners verbessern. Bei der Partnerwahl sollten Mitglieder nahverwandter Arten und Verwandte gemieden werden. Durch eine entsprechende Wahl können Weibchen direkte Vorteile für sich oder indirekte für ihre Jungen beziehen, wobei die Wahl durch unterschiedlichste Mechanismen vermittelt werden kann. Es kann auch adaptive Gründe geben, warum sich Weibchen scheinbar wahllos mit mehreren Männchen verpaaren, und Fortpflanzungskonkurrenz zwischen Weibchen scheint weiter verbreitet zu sein als dies klassische Geschlechterrollen beschreiben. Intersexuelle Selektion ist daher eine treibende evolutionäre Kraft bei der Artbildung, der Ausbildung von Ornamenten sowie von Geschlechtsunterschieden in ganz unterschiedlichen Merkmalen.

10.1 Arterkennung

Die erste wichtige Entscheidung, die fortpflanzungsbereite Weibchen treffen müssen, betrifft die Identifikation eines Männchens der eigenen Art. Obwohl Arten durch das biologische Artkonzept aufgrund reproduktiver Isolation als geschlossene Fortpflanzungsgemeinschaften definiert sind, kommt es zu Verpaarungen von Mitgliedern nahverwandter Arten (Baker und

Bradley 2006). Wenn präzygotische Isolationsmechanismen, zu denen die weibliche Partnerwahl gehört, versagen und **heterospezifische Verpaarungen** stattfinden, führen diese oft zu Störungen der frühen Embryonalentwicklung und zum Absterben der sich entwickelnden Embryonen. Manchmal kann es aber auch zu Hybridisierungen kommen, wobei die resultierenden Bastarde zwar erhöhte Vitalität, aber verminderte Fertilität aufweisen. In den allermeisten Fällen ist von diesen Nachteilen das heterogame Geschlecht betroffen **(Haldanes Regel).** Diese postzygotischen Isolationsmechanismen erzeugen ebenfalls Fitnesskosten, die vor allem Weibchen betreffen; sie verlieren ihre Investition in die Eizellen und Embryonalentwicklung und damit wertvolle Zeit und Gelegenheit, sich erfolgreich fortzupflanzen. Es ist also zu erwarten, dass Weibchen Mechanismen entwickelt haben, Männchen zu erkennen, mit denen sie überlebensfähige und fertile Nachkommen zeugen können. Intersexuelle Selektion ist daher auch ein wichtiger Mechanismus, der zur Artentstehung in sich divergierenden Populationen beitragen kann (Mendelson und Shaw 2012).

Eine Differenzierung einer Art in zwei Tochterarten kann durch intersexuelle Selektion erfolgen, wenn eine gleichzeitige Änderung von Partnerpräferenzen der Weibchen und sekundären Geschlechtsmerkmalen der Männchen innerhalb einer Population zu präzygotischer Isolation führt. Präzygotische Isolation in Form von Partnerdiskriminierung ist die wichtigste Ursache von reproduktiver Isolation zwischen allopatrischen oder sekundär sympatrischen Populationen. Da sexuelle Selektion in diesem Fall direkt auf Merkmale wirkt, die an der Partnererkennung beteiligt sind, kann es dadurch schnell und unabhängig von Umweltbedingungen zu einer Divergenz zwischen Populationen kommen. So können vor allem Unterschiede zwischen allopatrischen Populationen verstärkt werden, aber auch sympatrische Speziation kann sich dieses Mechanismus bedienen.

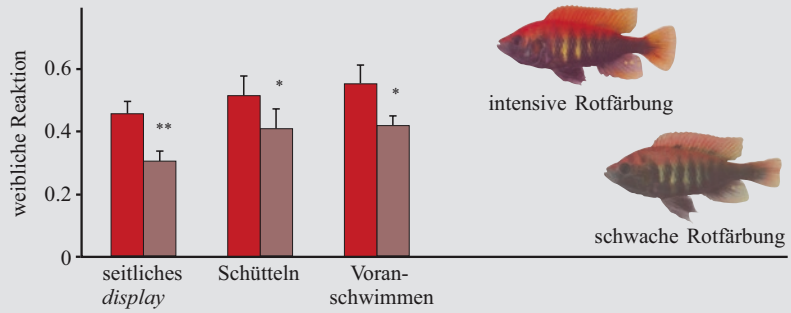
Cichliden in den afrikanischen Seen stellen für die Untersuchung von Speziationsmechanismen eine besonders geeignete Gruppe dar, weil dort in den letzten Jahrtausenden Hunderte von Arten entstanden sind, die sich zum Teil ökologisch und morphologisch stark ähneln. In der Gattung *Pundamilia* gibt es zum Beispiel zwei Schwesterarten *(P. pundamilia* und *P. nyererei),* deren Weibchen nur sehr schwer unterscheidbar sind, da sie ähnlich groß und kryptisch gefärbt sind. Die männlichen *P. pundamilia* sind dagegen bläulich gefärbt, wohingegen die *P.-nyererei*-Männchen ein auffälliges rot-gelbes Muster besitzen. Maan et al. (2004) zeigten, dass *P.-nyererei*-Weibchen letztendlich für die rote Farbe ihrer Männchen, und damit für die Differenzierung dieser beiden Arten, verantwortlich sind (► Box 10.1). Dieser *sensory drive* als Grundlage sympatrischer Populationsdifferenzierung hat außerdem zu ökologischer und genetischer Trennung, und damit zur Artbildung, geführt (Seehausen et al. 2008).

Wenn zwei allopatrische Populationen nach längerer Trennung wieder aufeinander

Box 10.1

Weibchenwahl und Artbildung

- **Frage:** Haben weibliche Präferenzen zur Artbildung bei Cichliden beigetragen?
- **Hintergrund:** Die Weibchen zweier Arten (*Pundamilia pundamilia* und *P. nyererei*) sind zum Verwechseln ähnlich, wohingegen die Männchen sich deutlich unterscheiden (*P. pundamilia:* blau; *P. nyererei:* rot). Da die ursprüngliche Farbe von *Pundamilia*-Männchen blau ist, stellt sich die Frage, ob *P. nyererei* dadurch entstanden ist, dass deren Weibchen rote Männchen präferieren.
- **Methode:** In Wahlversuchen wurden einzelnen *P.-nyererei*-Weibchen zwei unterschiedlich rot gefärbte Männchen in separaten Aquarien präsentiert. Die Annäherungsreaktion der Weibchen auf verschiedene Komponenten des männlichen Balzverhaltens wurde quantifiziert.



- **Ergebnis:** Weibchen zeigten eine signifikante Präferenz* für das jeweils intensiver rot gefärbte von zwei Männchen, die sich weder in ihrer Größe noch in der Intensität des Balzverhaltens unterschieden.
- **Schlussfolgerung:** Weibliche *P. nyererei* haben eine starke Präferenz für rote Männchen. Diese vermutlich zufällig neu entstandene Präferenz hat zu einer raschen Trennung in zwei Arten geführt.

(Maan et al. 2004; Quelle *Pundamilia:* Martine Maan)

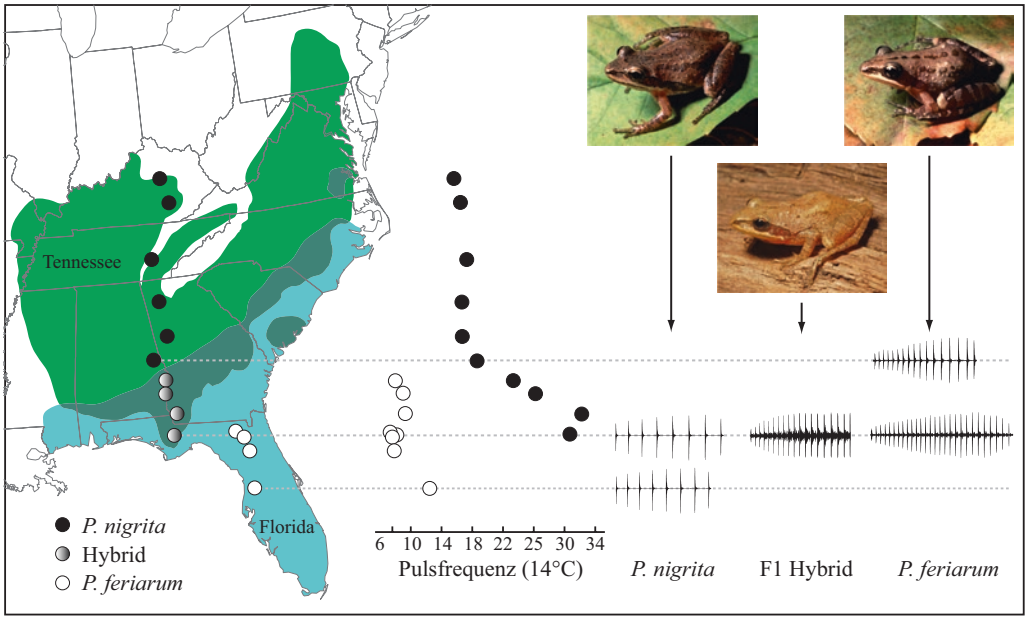
*gemessen als Zuschwimmen auf Männchen, die ein „seitliches *display*", „Schütteln" oder „Voranschwimmen" zeigen.

treffen, bevor die Artbildung abgeschlossen ist, kann **Verstärkung** *(reinforcement)* dazu dienen, reproduktive Isolation herzustellen und den Artbildungsprozess abzuschließen. Verstärkung kann dadurch entstehen, dass Tendenzen zu assortativen Paarungen existieren; Weibchen bevorzugen also ähnliche Phänotypen für die Fortpflanzung. Untersuchungen an zwei Arten von Dungfliegen (*Sepsis* spp.) bestätigten die Bedeutung der weiblichen Partnerwahl bei diesem Prozess. So dauerte es in Experimenten länger bis zur Paarung, wenn die beiden Partner zu unterschiedlichen Arten gehörten. Die Männchen unterschieden sich dabei nicht darin, wie häufig sie Paarungen initiierten, wohingegen Weibchen sich länger „schüttelten", bevor sie in heterospezifische Paarungen einwilligten. Diese Geschlechtsunterschiede waren bei Paarungen zwischen Mitgliedern von sympatrischen Populationen viel stärker ausgeprägt als bei homospezifischen Paarungen (Giesen et al. 2017). Wenn die Männchen zweier Arten

sich äußerlich sehr ähnlich sind, kann weibliche Partnerwahl also zu sehr elaboriertem Balzverhalten führen; vermutlich damit Weibchen ein Maximum an Information sorgfältig auswerten können, um ein artfremdes Männchen zu vermeiden.

Wenn es zur **Hybridisierung** zwischen verschiedenen Arten kommt, verstärken deren Fitnesskosten Selektionskräfte, welche die Differenzierung der betroffenen Populationen vorantreiben; es kommt zur **reproduktiven Merkmalsverschiebung** (Higgie et al. 2000). Diese ist dadurch definiert, dass nahverwandte sympatrische Arten sich stärker in den Mechanismen der Partnererkennung unterscheiden als allopatrische Populationen, wobei natürliche und sexuelle Selektion bei der Ausprägung von Partnererkennungsmechanismen zusammenwirken. So unterscheiden sich bei nordamerikanischen Chorfröschen (*Pseudacris* spp.) die Rufe der Männchen im Überlappungsgebiet ihrer jeweiligen Verbreitungsgebiete in strukturellen Merkmalen viel stärker voneinander als in Gebieten, in denen jeweils nur eine Art vorkommt (Lemmon 2009). Hybriden der beiden Arten weisen eine Fitnessreduktion von 44 % auf, wobei die intersexuelle Selektion gegen Hybridmännchen viermal stärker ist als die durch natürliche Selektion bewerteten Einbußen in männlicher Fertilität (Lemmon und Lemmon 2010). Die reproduktive Merkmalsverschiebung wird also durch Verstärkung gesteigert; die Weibchen haben Merkmalspräferenzen, durch welche die Wahrscheinlichkeit von heterospezifischen Paarungen stark reduziert wird (◘ Abb. 10.1).

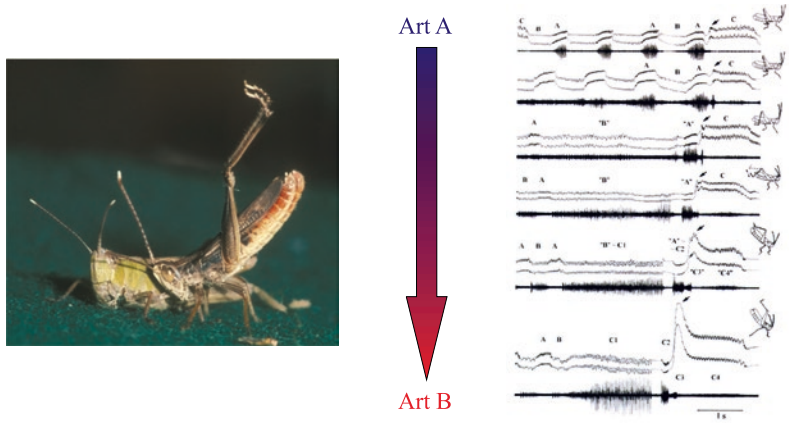
Auch bei Grillen und Heuschrecken spielen die „Gesänge“, die Männchen



◘ **Abb. 10.1** Zwei Arten von Chorusfröschen überlappen sich in ihrem Verbreitungsgebiet. In diesem Bereich haben die Männchen der nördlichen Art eine mehr als dreimal höhere Rufrate als in ihrem restlichen Verbreitungsgebiet und ihre Rufstruktur unterscheidet sich deutlicher von der ihrer sympatrischen Schwesterart als die Rufe der beiden allopatrischen Populationen. (Nach Lemmon und Lemmon 2010; Quelle Chorusfrösche: Emily Claire Lemmon)

durch Stridulation mit ihren Hinterbeinen und Flügeln erzeugen, die wichtigste Rolle bei der reproduktiven Isolation sympatrischer Arten. Bei der Feldheuschrecke *(Chorthippus albomarginatus)* werden Weibchen zum Beispiel von mehreren „singenden" Männchen umringt, die teilweise stundenlang ihre Balzlaute produzieren. In dieser Situation können Weibchen nicht nur die Artzugehörigkeit eines Männchens, sondern auch Korrelate ihrer Qualität direkt vergleichen. Die akustische Struktur der Laute verschiedener Arten sowie die Körperhaltungen der Männchen bei der Lautproduktion sind komplex und artspezifisch (◘ Abb. 10.2). Bei der Grillengattung *Laupala* auf Hawaii, welche die höchste bekannte Speziationsrate bei Arthropoden aufweist, können manche Arten nur anhand ihrer Gesängen unterschieden werden (Mendelson und Shaw 2012), und zwei Arten von Waldlaubsängern (*Vermivora* spp.), die schon lange hybridisieren, unterscheiden sich nur in sechs kleinen Genregionen, die für die Ausprägung der unterschiedlichen Gefiederfärbungen verantwortlich sind (Toews et al. 2016).

Falls präzygotische Isolationsmechanismen versagen sollten, kann eine Fertilisation im letzten Moment noch dadurch verhindert werden, dass die mechanische Passgenauigkeit der Genitalien nicht gegeben ist. Besonders bei Arthropoden sind männliche Geschlechtsorgane in komplexer Weise geformt, so dass diese häufig für Taxonomen – und vermutlich auch für die jeweiligen Weibchen – das verlässlichste Merkmal zur Artidentifikation darstellen (◘ Abb. 10.3). Nach der **Schlüssel-und-Schloss-Hypothese** fungieren komplexe Genitalien als Mechanismus zur Hybridisationsvermeidung, da es entweder zu keiner genauen Passung, und damit zu keiner Spermienübergabe, kommt, oder die resultierenden Hybridenmännchen besitzen schlechter passende Genitalien und haben daher reduzierten Fortpflanzungserfolg (Langerhans et al. 2016). Nach einer nicht exklusiven alternativen Hypothese wirkt Selektion auf männliche Genitalien unter Bewertung ihres Fortpflanzungserfolges,



◘ **Abb. 10.2** Arterkennung und Hybridisierung entlang einer Hybridzone. Bei Heuschrecken der Gattung *Chorthippus* kommt es zu Hybridisierungen zweier Arten (A und B), deren Männchen sich in ihren Werbegesängen und den bei der Produktion eingenommenen Körperhaltungen unterscheiden. (Vedenina und von Helversen 2003; Quelle Heuschrecke: Andreas Stumpner)

Abb. 10.3 Männliche Genitalien sind bei zahlreichen Insekten mit komplexen Anhängen und Auswüchsen versehen (hier beim Vierfleckigen Bohnenkäfer: *Callosobruchus maculatus*). Zwei evolutionäre Hypothesen erklären diese Formenvielfalt; eine davon postuliert eine Funktion in der Arterkennung. (Quelle: Andrew Syred)

das heißt *nach* der Insemination. Demnach stimulieren entsprechend verzierte Penisse den weiblichen Genitaltrakt und beeinflussen so die kryptische Weibchenwahl (► Abschn. 10.3), also Prozesse im weiblichen Genitaltrakt, die darüber entscheiden, welche Spermien nach multiplen Verpaarungen für die Befruchtung ausgewählt werden. In der Tat ist die Genitalform bei denjenigen Insektenarten sehr viel variabler, in denen sich Weibchen mehrfach verpaaren (Arnqvist 1998).

10.2 Inzestvermeidung

Weibchen sollten auch darauf bedacht sein, neben artfremden Männchen gegen eine zweite Gruppe von Männchen bei der Paarung zu diskriminieren: nahe Verwandte. Paarungen zwischen Verwandten sollten vermieden werden, weil es aufgrund der Anhäufung homozygoter Allele zu **Inzuchtdepression** in Form einer Reduktion von Geburtsgewicht, Überlebens- und Fortpflanzungsraten sowie der Resistenz gegenüber Krankheiten oder ökologischen Stressoren kommt, deren Kosten ebenfalls großteils von den Weibchen getragen werden. Allein die Hemmung, sich mit verwandten Männchen fortzupflanzen, kann mit Kosten verbunden sein. Wenn man nämlich weibliche Striemengrasmäuse *(Rhabdomys pumilio)* im Experiment mit ihren Vätern aufwachsen lässt, zeigen sie im Vergleich zu Kontrollen, die mit fremden Männchen aufwachsen, verzögerte sexuelle Reifung und reduzierten Fortpflanzungserfolg (Pillay 2002). Weibchen sollten also Mechanismen entwickelt haben, anhand derer sie Männchen mit großer genetischer Ähnlichkeit erkennen und ablehnen, um das Risiko von inzestuösen Paarungen zu verringern. Paarungen mit verwandten Männchen sind daher in der Tat häufig viel seltener als aufgrund von Zufallspaarungen zu erwarten wäre; so wurde bei Rotschnabelmöwen *(Larus novaehollandiae)* bei über 12.000 Paarungen nicht eine einzige zwischen Verwandten beobachtet (Alho et al. 2012).

Die einfachste Möglichkeit, das Inzuchtrisiko zu vermindern, besteht darin, aus dem Geburtsgebiet abzuwandern. Dabei ist es ausreichend, wenn die Mitglieder eines Geschlechts abwandern (► Abschn. 13.2). Populationsgenetische Untersuchungen (z. B. an Birkhühnern, *Tetrao tetrix:* Lebigre et al. 2010) haben gezeigt, dass allein dadurch das Inzuchtrisiko effektiv reduziert wird. Bei limitierten Abwanderungsmöglichkeiten kann Inzestvermeidung das Fortpflanzungsverhalten von Weibchen trotzdem nachhaltig beeinflussen. Bei Cunningham-Kusus *(Trichosurus cunninghami),* einem kleinen nachtaktiven Beuteltier, bleiben Verwandte zwar in der Nähe ihres Geburtsgebiets, aber es kommt aufgrund der Weibchenwahl trotzdem nicht zur Inzucht (Blyton et al. 2016). Bei Vögeln mit kooperativer Brutfürsorge (► Abschn. 11.4) bleiben geschlechtsreife Nachkommen bei ihren Eltern und unterstützen diese bei der Aufzucht der nächsten Brut. Wenn in solchen Gruppen das züchtende Männchen stirbt, findet sich das Weibchen plötzlich im Territorium ihres ältesten Sohnes wieder. In dieser Situation wandern die meisten Weibchen ab und vermeiden so Paarungen mit ihrem Sohn (Cockburn et al. 2003).

Ein ähnliches Problem stellt sich für Weibchen, deren Auswahl an nicht-verwandten Partnern eingeschränkt ist. Bei mehreren Arten von arktischen Strandläufern (*Calidris mauri*, *Actitis hypoleuca* und *Charadrius alexandrinus*; ◘ Abb. 10.4) kommt es aus nicht genau bekannten Gründen regelmäßig zu solchen Verpaarungen zwischen Verwandten. Beide Geschlechter beteiligen sich hier am Bebrüten der Eier, wobei Männchen aber deutlich mehr investieren. Fremde Junge in einem Nest können also auf Verpaarungen des Weibchens mit einem zweiten Männchen zurückzuführen sein oder aus Eiern stammen, die fremde Weibchen in das gemeinsame Nest gelegt haben und die dann vom Männchen ausgebrütet

◘ **Abb. 10.4** Bei Bergstrandläufern *(Calidris mauri)* kommt es regelmäßig zu Verpaarungen zwischen verwandten Tieren, obwohl sie genetische Ähnlichkeit bestimmen können. (Quelle: Alan D. Wilson, ► www.naturespicsonline.com)

wurden. Ein Vergleich der Häufigkeit von Jungen, die nicht von den beiden Paarpartnern stammen, mit der genetischen Ähnlichkeit zwischen Männchen und Weibchen ergab, dass der Anteil fremder Jungen mit zunehmender genetischer Ähnlichkeit zwischen den sozialen Eltern zunahm (Blomqvist et al. 2002). Das „Fremdgehen" kann in diesem Fall als Anpassung zur Vermeidung der genetischen Nachteile von Verpaarungen mit Verwandten interpretiert werden. Diese Vögel können also offenbar ihre genetische Ähnlichkeit mit Artgenossen bestimmen, verpaaren sich aber trotzdem manchmal mit Verwandten.

Da der Fortpflanzungserfolg in manchen Arten stark zugunsten von dominanten Männchen verschoben ist (► Abschn. 9.3), kann es dazu kommen, dass die Jungen verschiedener Weibchen derselben Alterskohorte denselben Vater haben. In diesem Fall sollten also Verpaarungen zwischen Individuen, die über die väterliche Linie miteinander verwandt sind, vermieden werden. Bei Savannenpavianen *(Papio cynocephalus)* wurde entsprechend dieser Erwartung beobachtet, dass sexuelle Interaktionen zwischen Geschwistern mit demselben Vater seltener auftraten als

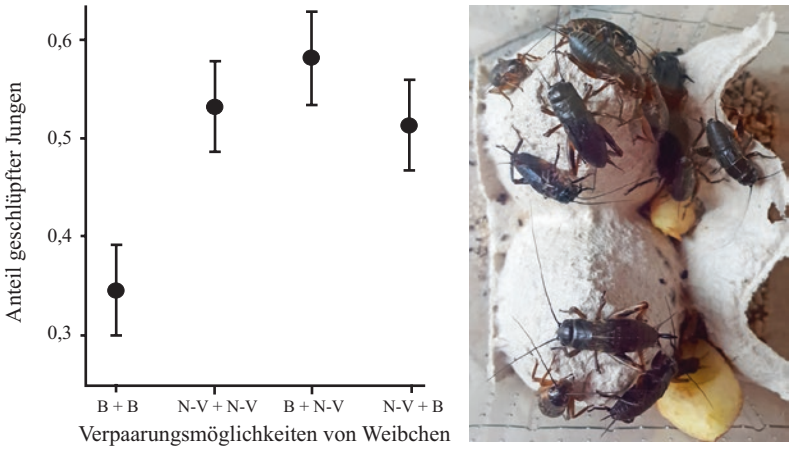


Abb. 10.5 Polyandrie als möglicher Mechanismus der Inzestvermeidung. Wenn weibliche Grillen mit zwei Männchen verpaart werden, schlüpfen aus Eiern, die in Verpaarungen mit zwei Brüdern (B + B) befruchtet wurden, deutlich weniger Nachkommen, als wenn sie sich mit Brüdern (B) oder Nichtverwandten (N-V) in anderen Kombinationen verpaaren. (Nach Tregenza und Wedell 2002; Quelle Grillen: Ulrike Walbaum)

zwischen nicht miteinander verwandten Tieren (Alberts 1999). Zu diesem Problem kommt es also, wenn Geschlechtsreife und Abwanderung nicht strikt gekoppelt sind und sich zwischen den Geschlechtern unterscheiden. Bei polygynen Säugetieren, bei denen Männchen länger in einer Fortpflanzungsposition sind als die Weibchen zum Erreichen der Geschlechtsreife benötigen, wandern die Weibchen ausnahmsweise aus ihrer Geburtsgruppe ab (Clutton-Brock 1989), offensichtlich um Paarungen mit ihren Vätern zu vermeiden.

Neben präkopulatorischen Mechanismen der Inzestvermeidung scheint es Weibchen auch möglich zu sein, nach multiplen Verpaarungen selektiv gegen die Spermien von verwandten Männchen zu diskriminieren (Abb. 10.5). In einem Experiment wurden weibliche Mittelmeerfeldgrillen *(Gryllus bimaculatus)* entweder mit zwei Brüdern, zwei nichtverwandten oder je einem verwandten und einem nichtverwandten Männchen verpaart, und danach wurde die Anzahl der später geschlüpften Jungen gezählt (Tregenza und Wedell 2002). Nach Verpaarungen mit zwei Brüdern schlüpften aus den resultierenden befruchteten Eiern deutlich weniger Nachkommen als in den anderen Kombinationen. Da sich der Fortpflanzungserfolg nach Paarungen mit einem Verwandten und einem Nichtverwandten (unabhängig von deren Paarungsreihenfolge) nicht vom Schlüpferfolg nach Paarungen mit zwei fremden Männchen unterschied, müssen die Weibchen die Spermien der fremden Männchen selektiv bevorzugt haben. Falls dieser kryptische postkopulatorische Mechanismus weit verbreitet ist, kann man polyandrische Verpaarungen von Weibchen ebenfalls als einen Mechanismus zur Inzuchtvermeidung interpretieren.

In den Fällen, in denen Weibchen versuchen, Paarungen mit verwandten Männchen zu vermeiden, benötigen sie proximate Mechanismen der Verwandtenerkennung. Dafür sind drei Komponenten notwendig:

1. Existenz eines phänotypischen Signals, das genetische Ähnlichkeit kodiert,
2. Wahrnehmung und
3. Abgleich dieses Signals mit einer internen *template*, d. h. einer zumeist erlernten internen Repräsentation eines Erwartungswerts, der anhand von

Interaktionen mit externen Referenten gebildet wird (Penn und Frommen 2010). In manchen Arten wird eine solche *template* auch unter dem Einfluss eigener Merkmale gebildet; die Vorstellung, wie Verwandte riechen, wird zum Beispiel durch den eigenen Geruch geformt.

Die Diskriminierung zwischen Artgenossen mit unterschiedlichem Verwandtschaftsgrad spielt auch bei vielen Aspekten des Sozialverhaltens eine wichtige Rolle. Viele Untersuchungen der Mechanismen der Verwandtenerkennung wurden daher vor dem Hintergrund anderer Fragestellungen und nicht im Kontext der Partnerwahl durchgeführt.

Bislang gibt es Hinweise auf die Existenz von vier Mechanismen der Verwandtenerkennung. Die einfachste Form der Kategorisierung von Artgenossen in Verwandte und Nichtverwandte besteht darin, aus **räumlicher Information** auf die Zugehörigkeit zur Klasse der Verwandten zu schließen. Das ist dann möglich, wenn sich Verwandte in sehr heterogenen Lebensräumen mit sehr hohen Wahrscheinlichkeiten nur an bestimmten Stellen befinden. Manche Vögel betrachten und behandeln zum Beispiel alle Jungtiere in ihrem Nest als Nachkommen, ignorieren aber eigene Junge, die sich nur wenig außerhalb des Nests befinden. Dieser Mechanismus wird von Brutparasiten (z. B. Kuckuck, *Cuculus canorus*) ausgenutzt, da die adulten Wirtsvögel auch diese fremden Eier ausbrüten und die daraus schlüpfenden Jungen wie ihre eigenen füttern. Aus dem Bereich der Partnerdiskriminierung ist bislang aber kein Beispiel bekannt, das auf diesem Mechanismus beruht.

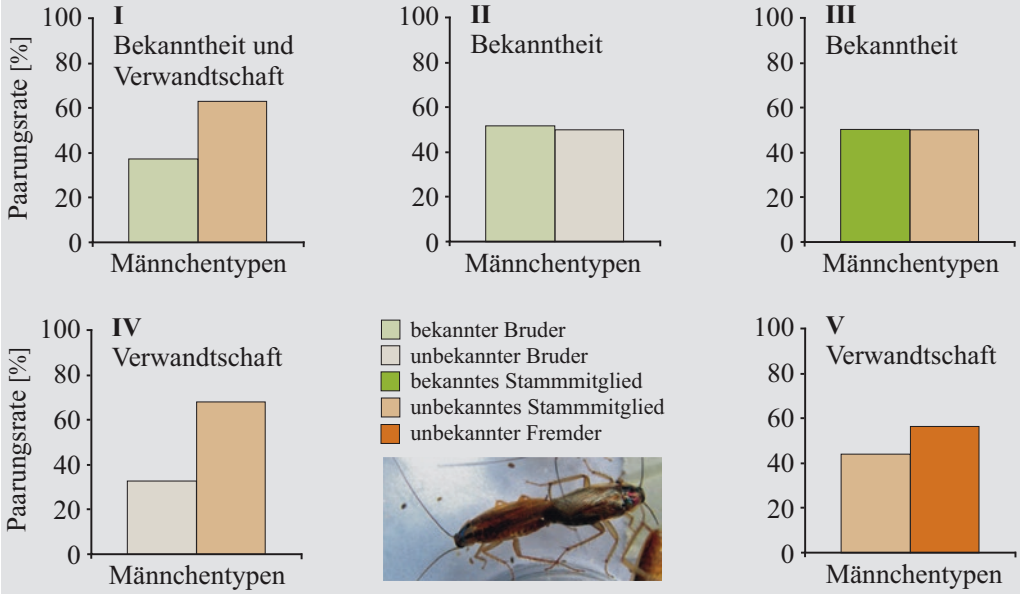
Eine zweite Form der Verwandtenerkennung beruht auf einem **Phänotypabgleich.** Man stellt sich dabei vor, dass Individuen ein internes *template* von Verwandtschaft mit dem beobachteten Phänotyp abgleichen. Dieser Mechanismus wird postuliert, wenn Tiere ohne vorherigen Kontakt Verwandte erkennen oder zwischen bekannten, aber unterschiedlich nah verwandten Individuen unterscheiden (► Box 10.2). Die eigentliche Erkennung kann aufgrund unterschiedlichster Signale erfolgen. Viele Wirbellose tragen koloniespezifische Geruchsstoffe an der Körperoberfläche, die durch direkten Körperkontakt weitergegeben werden und in diesem Zusammenhang eine Bedeutung haben (Linsenmair 1987). Bei Goldhamstern *(Mesocricetus auratus)* erfolgt die Verwandtenerkennung ebenfalls über olfaktorische Signale, die mit dem Eigengeruch verglichen werden (Mateo und Johnston 2000). Bei Primaten gibt es Hinweise dafür, dass visuelle Merkmale des Gesichts oder strukturelle Merkmale akustischer Signale zwischen Verwandten ähnlicher sind als zwischen Nichtverwandten (Rendall 2004).

Box 10.2

Verwandtenerkennung und Inzestvermeidung

- **Frage:** Vermeiden weibliche Schaben *(Blattella germanica)* verwandte Männchen und wodurch werden sie erkannt?
- **Hintergrund:** Schaben leben in Aggregationen mit überlappenden Generationen. Abwanderung findet nicht statt. Weibchen produzieren Ootheken, aus denen Kohorten von ca. 40 Jungen heranwachsen. Es gibt daher ein großes Potential für Inzucht. Weibchen paaren sich nur einmal.
- **Methode:** Durch Zuchtexperimente wurden fünf Kategorien von Adulten erzeugt, die sich in ihrem Bekanntheits- und Verwandtschafts-

grad (Geschwister ($r = 0{,}5$), eigener ($0 \leq r < 0{,}5$) oder fremder ($r = 0$) Stamm) unterschieden. Weibchen wurde die Wahl gegeben, sich mit zwei Männchen aus unterschiedlichen Klassen zu paaren. Gemessen wurde der Anteil der gewählten Männchen aus beiden Kategorien.



- **Ergebnis:** Weibchen präferierten fremde Stammmitglieder über bekannte Geschwister (I). Sowohl zwischen Geschwistern als auch Fremden diskriminierten Weibchen nicht gegen bekannte Männchen (II, III). Unbekannte Stammmitglieder wurden gegenüber fremden Geschwistern (IV), aber nicht gegenüber fremden Nichtverwandten (V) bevorzugt. Körpergröße hatte keinen Einfluss auf männlichen Paarungserfolg.
- **Schlussfolgerung:** Weibliche Schaben erkennen und diskriminieren gegen nah verwandte Männchen. Die Erkennung basiert nicht auf Bekanntheit, sondern auf einen Phänotypabgleich genetischer Information. (Lihoreau et al. 2007; Quelle Schaben: M. Lihoreau)

Ein dritter Mechanismus der Verwandtenerkennung besteht in der **direkten Erkennung** des Verwandtschaftsgrades anhand eines möglichst zuverlässigen Korrelates. Da genetische Ähnlichkeit selbst nicht direkt detektiert werden kann, sollte es sich dabei um ein möglichst unmittelbares Genprodukt handeln. Die Gene des Haupthistokompatibilitätskomplexes (*major histocompatibility complex,* MHC) sind prinzipiell dafür geeignet. Sie produzieren unterschiedliche Moleküle, die Fremd- und Eigenpeptide in der Zelle greifen und an der Oberfläche den T-Lymphozyten zur Unterscheidung präsentieren. Je mehr MHC-Allele ein Individuum hat, umso größer ist sein Spektrum von MHC-Molekülen und umso größer ist dadurch das Spektrum von Parasitenpeptiden, das den

T-Lymphozyten präsentiert werden kann. Diese präsentierten Peptide sind sozusagen eine Blaupause der MHC-Moleküle und signalisieren Informationen über den MHC-Genotyp dieses Individuums an Sozialpartner, z. B. Partner wählende Weibchen. MHC-abhängige Geruchsinformation kann von Nagern benutzt werden, um genetische Ähnlichkeit festzustellen (Leinders-Zufall et al. 2004).

Ein alternativer Mechanismus zur Erkennung von Verwandten wurde bei Hausmäusen entdeckt, bei denen Weibchen häufig mit nahen Verwandten ihre Nachkommen gemeinsam aufziehen (► Abschn. 11.4). In Experimenten konnten Mäuse nämlich auch unbekannte Schwestern mit identischem Genotyp für Gene des *Major Urinary Peptide* (MUP) Bereichs erkennen und mit ihnen ein gemeinsames Nest bilden. Die Gene des MUP Bereichs werden unabhängig von den MHC Genen vererbt und ihre Proteine finden sich in hoher Konzentration im Urin (Green et al. 2015). Bislang gibt es aber wenig empirische Hinweise für einen spezifischer Einsatz von Information sowohl im MHC als auch in MUP zur Inzestvermeidung (Ferkin 2018).

Da Verwandtenerkennung per se nicht möglich ist, sondern bestenfalls die Ähnlichkeit von Allelen an mehreren Genloci über deren Produkte festgestellt werden kann, verlassen sich Individuen vieler Arten auf einen einfacheren Mechanismus, der unter natürlichen Bedingungen recht zuverlässig arbeitet: **Bekanntheit.** Dabei werden Individuen, mit denen man aufgewachsen ist oder die man im Lauf der frühen Individualentwicklung als Verwandte kennengelernt hat, von Fremden unterschieden. Diese Bekanntheit wird oft während einer sensiblen Phase, die vor Erreichen der Geschlechtsreife abgeschlossen ist, in einem prägungsähnlichen Vorgang erworben und festgelegt. Welche Signale proximat daran beteiligt oder von besonderer Bedeutung sind, ist allerdings nicht klar. Dieser Mechanismus lässt sich experimentell elegant mit Umsetzungsversuchen demonstrieren. Jungtiere, die mit Fremden aufgezogen werden, präferieren diese später als Sozialpartner und vermeiden sie als Paarungspartner gegenüber getrennt von ihnen aufgewachsenen Geschwistern. Dieser Mechanismus verhindert auch Paarungen zwischen Eltern und ihren Jungen. Bei Striemengrasmäusen zeigen Töchter, die mit dem biologischen Vater oder mit experimentellen Stiefvätern aufwachsen, dieselben Verzögerungen und Reduktionen des Fortpflanzungsverhaltens (Pillay 2002). Junge Weibchen, die man kurz nach der Geburt zwischen Zuchtpaaren austauschte, wurden, nachdem sie entwöhnt waren, entweder mit ihrem biologischen Vater oder dem Männchen, mit dem sie aufgewachsen sind, zusammengesetzt. Von jeweils 15 Weibchen pflanzten sich 9 mit dem biologischen, aber für sie fremden Vater fort, wohingegen dies nur ein Weibchen mit dem Stiefvater tat. Die Erkennung und Diskriminierung von Verwandten als potentiellen Paarungspartnern basiert hier also eindeutig nicht auf einem Phänotypabgleich, sondern auf dem Bekanntheitsgrad. Bei Schaben wurde dagegen gezeigt, dass Bekanntheit bei der Verwandtendiskriminierung keine Rolle spielt (► Box 10.2).

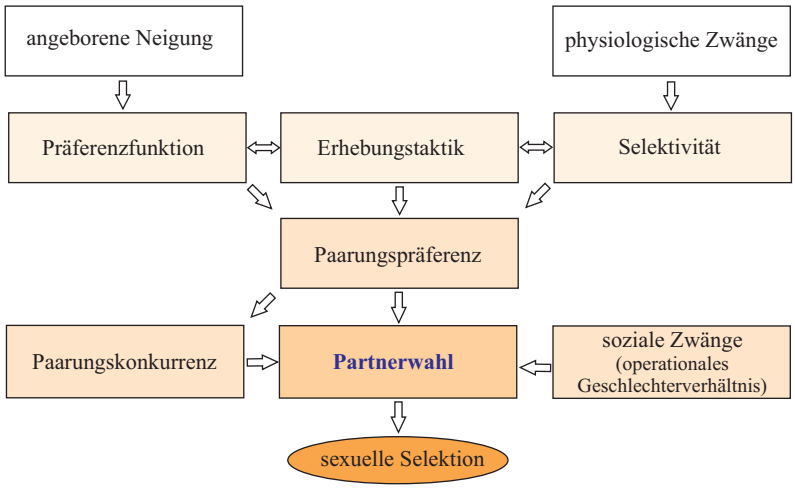
10.3 Mechanismen der Partnerwahl

Partnerwahl findet immer dann statt, wenn die Effekte von Merkmalen, die in einem Geschlecht ausgebildet sind, zu nichtzufälligen Paarungen mit Mitgliedern des anderen Geschlechts führen. Die Frage, wie Weibchen ihre Paarungspartner auswählen, ist zu unterscheiden von der Frage, nach welchen Kriterien sie ihre Wahl treffen. Auf diese Frage

gibt es keine einheitliche Antwort, da die weibliche Partnerwahl unter sehr unterschiedlichen Bedingungen stattfindet. So können Weibchen in vielen Fällen zwischen werbenden Männchen wählen, da Männchen generell mehr in die Suche von potentiellen Partnerinnen investieren. Bei Arten mit Lek-Paarungssystem kommen dagegen die Weibchen zu Balzarenen, wo sie mehrere potentielle Partner gleichzeitig direkt miteinander vergleichen und sich mit ausgewählten Männchen verpaaren können. Bei anderen Arten verteidigen Männchen individuelle Territorien und werden dort von paarungsbereiten Weibchen aufgesucht. Wieder andere Arten leben in permanent bisexuellen Gruppen, d. h., potentielle Paarungspartner leben ganzjährig zusammen und die Weibchen kennen die zur Auswahl stehenden Männchen genau. Mit welchen Taktiken suchen, vergleichen und entscheiden sich Weibchen in diesen verschiedenen Situationen? Dabei wirken mehrere unabhängige Faktoren zusammen (Neelon et al. 2019), wobei Präferenzfunktionen, Erhebungstaktiken und Selektivität die Anzahl potentieller Partner eingrenzen und die Paarungspräferenz sich auf die Ausprägung bestimmter männlicher Merkmale bezieht. Die eigentliche Partnerwahl wird schließlich auch noch von sozialen Faktoren beeinflusst (◘ Abb. 10.6).

(1) Präferenzfunktionen Eine Präferenzfunktion, mit deren Hilfe potentielle Partner in eine Rangfolge gebracht werden, beschreibt den Zusammenhang zwischen der Stärke eines männlichen Merkmals und der dazu gehörenden weiblichen Reaktion. So können Weibchen in Abhängigkeit der phänotypischen Variation zwischen Männchen ihre Präferenzen an einem Schwellenwert ausrichten, Männchen kategorisieren, linear an die Variation des männlichen Merkmals anpassen oder durchschnittliche männliche Phänotypen bevorzugen oder verschmähen (◘ Abb. 10.7).

In diesem Kontext spielen also vor allem sensorische Prozesse und angeborene Erwartungsmuster eine Rolle. Es gibt sowohl angeborene Präferenzen für Merkmale, die Mitglieder der eigenen Art identifizieren, als auch weibliche Präferenzen für



◘ **Abb. 10.6** Determinanten von Paarungspräferenzen. Paarungspräferenzen werden von einer Präferenzfunktion, einer bestimmten Erhebungstaktik und der Selektivität der Weibchen beeinflusst. Diese Komponenten sind mit anderen Aspekten der sexuellen Selektion vernetzt und bestimmen letztendlich die Partnerwahl

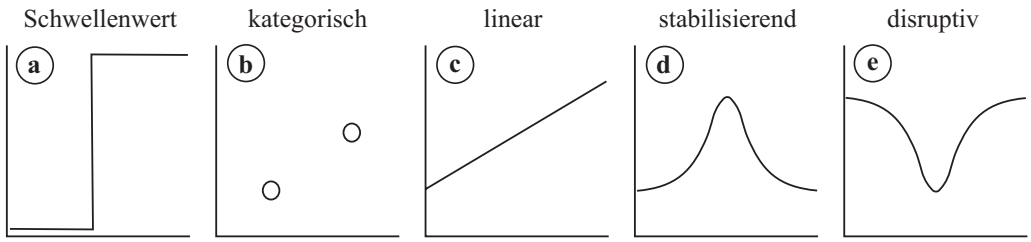


Abb. 10.7 Weibliche Präferenzfunktion können in Bezug auf die männliche phänotypische Variabilität (x-Achse) unterschiedliche Formen annehmen. (Nach Edward 2015)

bestimmte Merkmalsausprägungen von Männchen derselben Art. Da es sich bei den betreffenden Merkmalen häufig um Ornamente handelt, werden deren Charakteristika von den Weibchen bewertet. In diesem Zusammenhang kann eine existierende **verzerrte Wahrnehmung** *(perceptual bias)* die Entscheidung der Weibchen beeinflussen bzw. von den Männchen ausgenutzt werden (Ryan und Cummings 2013). Wenn ein Weibchen beispielsweise in einem bestimmten Wellenlängenbereich besonders gut sieht oder in einem bestimmten Frequenzbereich besonders gut hört, haben Männchen, die diese sensorischen Empfindlichkeiten mit ihren Ornamenten bedienen, eine erhöhte Wahrscheinlichkeit, von den Weibchen präferiert zu werden. So kann es rasch zu einer evolutionären Koppelung von Präferenz und Merkmal kommen, so dass Männchen mit intensiven oder sogar übertriebenen Ornamenten allein aufgrund des höheren Signalwerts präferiert werden; sie betreiben eine **sensorische Ausbeutung** der Weibchen. Nicht selten senden Männchen und bewerten Weibchen in diesem Kontext Informationen aus mehreren Modalitäten gleichzeitig (Simmons et al. 2013).

Mehrere vergleichende Untersuchungen haben gezeigt, dass die Präferenz vor dem korrespondierenden Merkmal entstanden sein muss; also eine **Präexistenz von Präferenzen.** So haben Weibchen der Froschgattung *Physalaemus* eine Präferenz für einen zweisilbigen Werberuf nah verwandter Männchen, auch wenn die eigenen Männchen einsilbig sind (Ryan und Rand 1993). Bei Schwertträgern (*Xiphophorus* spp.) haben Weibchen eine Präferenz für ein Schwert an der Analflosse, auch wenn die Männchen der eigenen Art ein solches nicht besitzen (Basolo 1990). Wenn weiblichen Schwertträgern ein attraktives Männchen präsentiert wird, werden in den Neuronen eines Gehirnbereichs bestimmte Gene aktiviert und in der Präsenz eines unattraktiven Männchens abgeschaltet (Cummings et al. 2008). Bei afrikanischen Witwenvögeln (*Euplectes* ssp.) haben nicht nur Weibchen langschwänziger Arten eine Präferenz für Männchen mit besonders langen (oder experimentell verlängerten) Schwanzfedern (Abb. 10.8), sondern auch Weibchen von kurzschwänzigen Arten haben eine Präferenz für artuntypisch lange Schwänze (Pryke und Andersson 2002).

Neben angeborenen Präferenzen gibt es auch solche, die während einer sensiblen Phase durch **sexuelle Prägung** nachhaltig beeinflusst werden. Als Prägung bezeichnet man Lernprozesse, die einmalig während einer vorprogrammierten sensiblen Phase im Lauf der Individualentwicklung stattfinden und die häufig irreversibel sind (Immelmann 1972). Bei sexueller Prägung findet die Fixierung der Präferenz in zwei Phasen statt. Während einer frühen Erwerbsphase wird die Präferenz für artcharakteristische

Abb. 10.8 Die langen Schwanzfedern des Afrikanischen Witwenvogels *(Euplectes progne)* sind vermutlich durch entsprechende weibliche Präferenzen selektiert worden. (© Richard Du Toit/Minden Pictures/picture alliance)

Merkmale (z. B. der Gesang des Vaters) erworben, in einer späteren Phase konsolidiert und mit dem Sexualverhalten verbunden. Die Effekte der sexuellen Prägung lassen sich mit Umsetzungsversuchen eindrucksvoll zeigen. Wenn man beispielsweise Eier von Kohlmeisen von Blaumeisen ausbrüten und aufziehen lässt, haben die betroffenen Individuen größere Schwierigkeiten, sich erfolgreich mit einem Mitglied der eigenen Art zu paaren und fortzupflanzen als von Kohlmeisen aufgezogene Kohlmeisen (Slagsvold et al. 2002). Beim umgekehrten Versuch mit Blaumeisen kommt es sogar zu erfolgreichen Paarungen zwischen den beiden Arten; die Prägungseffekte dominieren also andere Mechanismen der Arterkennung. Partnerpräferenzen auf Artebene können also sowohl durch angeborene als auch durch erworbene Faktoren stark kanalisiert sein.

(2) Erhebungstaktiken Da es individuelle Variabilität zwischen Männchen gibt, sollte es für Weibchen nicht gleichgültig sein, mit wem sie sich verpaaren. Daher sollte Selektion diejenigen Weibchen belohnt haben, die ein möglichst hochwertiges Männchen mit möglichst geringen Kosten finden. Um unterschiedliche Erhebungstaktiken *(sampling tactics)* im Rahmen der Weibchenwahl zu verstehen, müssen daher vor allem die Partnerqualität und die Kosten der Partnersuche berücksichtigt werden (Gibson und Langen 1996).

In Bezug auf die **Qualität potentieller Paarungspartner** gibt es drei Möglichkeiten. Erstens kann es absolute Qualitätsunterschiede zwischen Männchen geben, so dass es ein bestes Männchen gibt, das alle Weibchen finden und wählen sollten. Zweitens kann es für jedes Weibchen ein für sie individuell bestes Männchen geben, so dass verschiedene Weibchen nach unterschiedlichen Partnern suchen. Schließlich ist es auch möglich, dass Weibchen nur bestimmte Minimalanforderungen haben, die mehrere Männchen ihrer Population erfüllen. Die konkreten Qualitätsmerkmale, die Weibchen verschiedener Arten bewerten, unterscheiden sich zwischen Arten; sie können Männchen nach direkten Vorteilen, nach genetischen Merkmalen oder nach ihrer Eignung als Helfer bei der Jungenaufzucht auswählen.

Studien an zahlreichen Arten haben gezeigt, dass die Wahl niemals einstimmig erfolgt, d. h. dass sich nicht alle Weibchen

Abb. 10.9 Erhebungstaktiken bei der Partnerwahl. Wie bei diesen madagassischen Fröschen *(Aglyptodactylus securifer)* gibt es kein absolut bestes Männchen, das alle wählen sollten. Stattdessen wählt jedes Weibchen das für sie aufgrund bestimmter Kriterien beste Männchen. (Quelle: Manfred Eberle)

nur mit einem bestimmten Männchen verpaaren (Abb. 10.9). Dies könnte potentiell damit erklärt werden, dass dominante Weibchen das beste Männchen für sich monopolisieren, dass

1. diese besten Männchen, falls es sie gibt, nicht genügend Zeit, Energie und Spermien besitzen, um alle Weibchen zu befruchten, dass
2. manche Männchen hohe Qualität vortäuschen oder dass
3. Weibchen sich aus adaptiven Gründen nicht auf ein Männchen beschränken, sondern sich mit mehreren Männchen verpaaren.

Da es außerdem für Weibchen unmöglich ist, alle Männchen einer Population zu treffen und zu bewerten, ihnen also die perfekte Information fehlt, gehen theoretische Modelle der aktiven Partnerwahl nicht davon aus, dass Weibchen auf der Suche nach dem absolut besten Männchen *(best male)* sind.

Stattdessen wird angenommen, dass Weibchen potentielle Partner sequentiell treffen, wobei diese zufällig in ihrer Qualität variieren, und dass Weibchen diese Qualitätsunterschiede korrekt feststellen können. Unter diesen Annahmen sind drei Taktiken möglich (Abb. 10.10). Zum einen können Weibchen eine bestimmte Anzahl von Männchen besuchen und anschließend den Besten *(best of N)* aus dieser Stichprobe auswählen. Andererseits könnten Weibchen auch mehrere Männchen besuchen, bis sie auf einen treffen, dessen Qualität einen bestimmten Schwellenwert überschreitet *(threshold rule)*. Da Weibchen in Wirklichkeit Männchen oft nicht zufällig treffen, scheint auch noch eine dritte Taktik verwirklicht zu sein, die auf sequentiell hierarchischen Eingrenzungen basiert. Demnach konzentrieren sich Weibchen aufgrund individueller Präferenzen oder aus der Ferne verfügbarer Information auf eine Untergruppe von Männchen, unter denen dann nach einem anderen Kriterium ausgewählt wird (Mays und Hill 2004).

Welche dieser Taktiken in einem konkreten Fall vorteilhafter ist, hängt vor allem von den **Suchkosten** ab. Neben den energetischen Kosten des Suchens tragen das Prädationsrisiko, die voranschreitende Zeit (ist für Arten, die sich aus ökologischen Gründen nur innerhalb eines kurzen Zeitfensters fortpflanzen können, bedeutsam), die Gefahr, von besuchten Männchen sexuell belästigt zu werden, sowie das Risiko, einen akzeptablen Partner an ein anderes Weibchen zu verlieren, zu diesen Kosten bei. Mit zunehmenden Kosten sollten Weibchen weniger wählerisch sein und dementsprechend weniger Männchen aufsuchen bzw. ihre Qualitätsschwelle absenken, was z. B. Stichlingsweibchen *(Gasterosteus aculeatus)* tun (Milinski und Bakker 1992). Die Entscheidung, die Suche an einem bestimmten Punkt abzubrechen, hängt auch von der Wahrscheinlichkeit ab, mit der unter Berücksichtigung zusätzlicher Kosten noch ein Männchen besserer Qualität gefunden werden kann. Wenn dieser Faktor in theoretischen Modellen einbezogen wird, erweist sich die Schwellenwerttaktik im

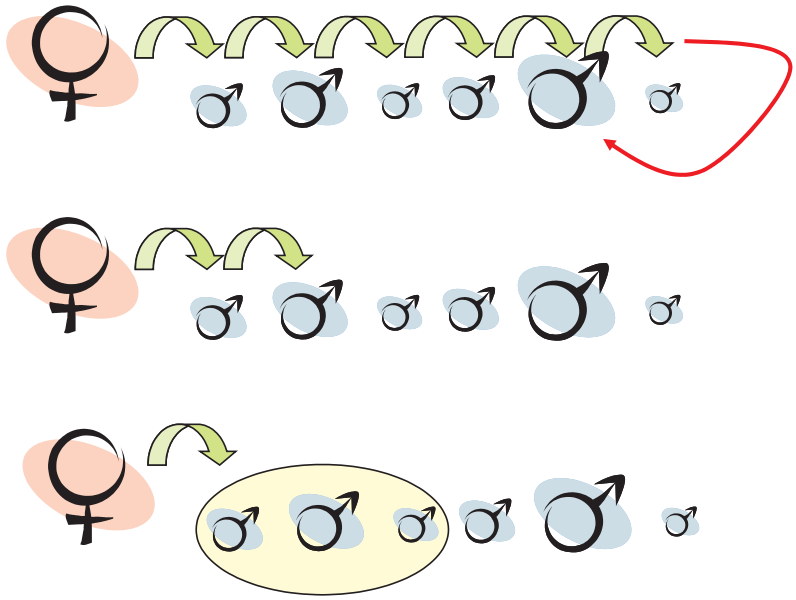


Abb. 10.10 Taktiken der Partnerwahl. Bei der Best-of-N-Taktik *(oben)* wird eine bestimmte Anzahl Männchen verglichen und anschließend das beste gewählt. Wenn es einen Schwellenwert für die Qualität der Männchen gibt *(Mitte)*, wird das erste Männchen gewählt, das diesen Schwellenwert erreicht. Bei der sequentiell hierarchischen Eingrenzung *(unten)* erfolgen stufenweise Vorauswahlen nach unterschiedlichen Kriterien, bis der Richtige gefunden ist. Qualitätsunterschiede zwischen Männchen sind durch unterschiedlich große Symbole dargestellt. (Nach Mays und Hill 2004)

Durchschnitt immer als effizienter als die Best-of-N-Taktik (Real 1990), da mit ihr weitere Kosten vermieden werden, wenn ein akzeptables Männchen relativ schnell gefunden wird.

Wenn die Suchkosten gering sind, sollten Weibchen dagegen mehrere Männchen besuchen und sich anschließend für das Beste aus dieser Stichprobe entscheiden. Als man weiblichen Laubfröschen *(Hyla gratinosa)* aus 8 im Halbkreis aufgestellten Lautsprechern gleichzeitig männliche Rufe vorspielte, wobei jeweils nur einer davon von den Weibchen bevorzugte Charakteristika hatte, näherten sie sich diesem einen Lautsprecher nur, wenn er nicht allzu weit entfernt war. Wenn alle Laute aus derselben Entfernung abgespielt werden, besuchten alle Weibchen mindestens vier Lautsprecher; manchmal sogar alle acht (Murphy 2012).

Suchkosten und andere Aspekte der Partnerwahl, die Zeit, Energie oder Risiken beanspruchen, können auch dadurch reduziert werden, dass manche Individuen keine eigene, unabhängige Entscheidung treffen, sondern die Wahl anderer Weibchen nachahmen. Dugatkin (1992) hat dieses *mate copying* als Erster nachgewiesen, indem er einem Guppyweibchen *(Poecilia reticulata)* zwei Männchen präsentierte, von denen eines mit dem Modell eines Weibchens assoziiert war. Wenn das Modell entfernt wurde und das Weibchen sich frei bewegen konnte, zeigte es eine deutliche Präferenz für das Männchen, welches vorher mit dem Modell assoziiert war. Wenn man Weibchen zunächst eine spontane Präferenz für ein Männchen ausdrücken lässt, kann man in einem zweiten Durchgang mit diesem Paradigma die Präferenz der Weibchen sogar umkehren (Dugatkin und Godin

1992). Diese Nachahmungseffekte lassen sich auch in Bezug auf die Ablehnung von bestimmten Männchen nachweisen (Witte und Ueding 2003); Weibchen achten also nicht nur darauf, wer von anderen gewählt wird, sondern auch, wer abgelehnt wird.

Bei langlebigen Arten könnten Suchtaktiken und Wahlentscheidungen schließlich auch durch **Erfahrungen** aus vorangegangenen Entscheidungen beeinflusst werden. Weibchen, die sich zum ersten Mal verpaaren, und solche, die im letzten Brutzyklus ein Männchen hoher oder geringer Qualität hatten, sollten daher unterschiedlich lange suchen. Dass Weibchen ihre Suchtaktik erfahrungsabhängig anpassen, wurde an Seidenlaubvögeln *(Ptilonorhynchus violaceus)* nachgewiesen. Deren Weibchen besuchen nacheinander mehrere Männchen, die Jahr für Jahr an derselben Laube auf Damenbesuch warten. Mit Daten aus simultanen Videoaufzeichnungen an mehr als 30 Lauben konnten Uy et al. (2000) zeigen, dass Weibchen, die im Vorjahr besonders attraktive Männchen gewählt hatten, sich im folgenden Jahr wieder mit diesen verpaarten und seltener andere Männchen besuchten als Weibchen, die im Vorjahr ein weniger attraktives Männchen gewählt hatten. Letztere wählten dieses Männchen in der Regel nicht wieder und suchten länger. Attraktive Männchen wurden dabei über ihren unabhängigen Paarungserfolg mit anderen Weibchen definiert.

(3) Selektivität Beim Vergleich des Paarungsverhaltens zwischen Arten wird ersichtlich, dass sowohl große Variabilität in der Selektivität der Weibchen als auch in deren Rolle im Paarungsgeschehen existiert. Weibchen der Galapagos-Meerechse *(Amblyrhynchus cristatus)* verpaaren sich zum Beispiel pro Saison nur einmal mit einem Männchen (Trillmich 1983), manche Zikaden (*Magicicada* spp.) nur einmal im Leben (Cooley und Marshall 2004). Viele Singvogelweibchen wählen dagegen einen festen Partner, verpaaren sich aber gelegentlich zusätzlich mit einem oder mehreren weiteren Männchen; es kommt zu ***extra-pair copulations*** (EPCs; Kempenaers und Schlicht 2010). Weibliche Schimpansen *(Pan troglodytes)* oder Löwinnen *(Panthera leo)* kopulieren dagegen hundertfach pro Konzeption mit praktisch allen Männchen ihrer Gruppe. Weibliche Graue Mausmakis *(Microcebus murinus)* kopulieren in einem Zeitfenster von wenigen Stunden pro Jahr mit jedem Männchen, das Interesse zeigt, wehren sich aber aggressiv gegen jeglichen Annäherungsversuch davor oder danach (Eberle und Kappeler 2004). Adaptive Ursachen für diese Variabilität beleuchte ich in ▶ Abschn. 10.6.

Weibliche Selektivität *(choosiness)* variiert aber auch zwischen Weibchen derselben Art oder innerhalb von Weibchen im Laufe der Zeit. Diese Variabilität kann mit Unterschieden oder Veränderungen der individuellen Kondition – also letztendlich physiologischen Faktoren – in Verbindung gebracht werden. So zeigen mit einem Parasiten infizierte Grillen *(Gryllus lineaticeps)* im Vergleich zu Weibchen in besserem Zustand keine Präferenz für Männchen mit höheren Gesangsraten (Beckers und Wagner 2013). Auch weibliche Zebrafinken, deren körperliche Verfassung durch das Stutzen ihrer Flugfedern verschlechtert wurden, gesellten sich anschließend viel seltener zu attraktiven Männchen (Burley und Foster 2006). Ganz ähnlich verhielten sich weibliche Wolfspinnen (*Schizocosa* spp.), die in einem Experiment unter guten oder schlechten Nahrungsbedingungen aufgezogen wurden. Nur die Weibchen in guter Verfassung zeigten als Adulte eine Präferenz für Männchen, die ebenfalls unter guten Bedingungen heranwuchsen; Weibchen in schlechter Verfassung waren dagegen nicht wählerisch und verpaarten sich auch mit Männchen in schlechter Verfassung (Hebets et al. 2008). Diese Studien zeigen also, dass Weibchen ihre

Selektivität dynamisch an ihre Einschätzung ihrer Attraktivität anpassen.

Unterschiede in der Selektivität werden teilweise vom Verhalten der Weibchen vermittelt. Wenn Männchen die Initiative ergreifen, paarungsbereite Weibchen aufsuchen und zu Kopulationen auffordern, haben Weibchen die Möglichkeit, auf diese Aufforderungen einzugehen oder sie abzulehnen. Da Kopulationen physische Kooperation durch die Weibchen voraussetzen, können sie nicht zu Paarungen gezwungen werden. Durch Wegbewegen oder Hinsetzen können sie beispielsweise die Aufforderungen bestimmter Männchen ins Leere laufen lassen und damit eine vergleichsweise passive Wahl zum Ausdruck bringen. Demgegenüber können Weibchen sich aktiv auf die Suche nach Paarungspartnern machen und selbst auserwählte Männchen zu Paarungen auffordern. Eine solche aktive Wahl ist vor allen auf Leks und in Arten mit territorialen Männchen erkennbar.

10.4 Direkte Vorteile der Partnerwahl

Wenn Weibchen eine bestimmte Paarungspräferenz besitzen, stellt sich die Frage, nach welchen Kriterien sie zwischen potentiellen Partnern unterscheiden und letztendlich auswählen (◘ Abb. 10.6). Sie sollten dabei prinzipiell versuchen, ein Männchen möglichst hoher **Qualität** zu wählen. Die Qualität der Männchen kann anhand von zwei Kriterien beurteilt werden. Männchen können entweder nach genetischen Merkmalen unterschieden werden, die zu Nachwuchs höherer Qualität beitragen (► Abschn. 10.5), oder nach Merkmalen, die den Fortpflanzungserfolg der Weibchen selbst direkt beeinflussen, indem sie eine Reihe von möglichen Vorteilen vermitteln (s. Kasten). Die Voraussetzung für eine informierte Wahl besteht in beiden Fällen darin, dass es phänotypische Qualitätsindikatoren gibt, die den Weibchen zugänglich sind und möglichst ehrlich Auskunft über die Qualität eines Männchens geben.

Potentielle direkte Vorteile der Partnerwahl

- Erhöhte Fertilität
- Erhöhte Fekundität
- Guter Vater
- Erhöhte Territoriumsqualität
- Guter Wächter
- Guter Beschützer
- Reduzierte Pathogenübertragung

Durch entsprechende Partnerwahl können Weibchen potentiell mehrere Faktoren beeinflussen, die ihre Fitness unmittelbar betreffen. Am deutlichsten sind diese Effekte bei Merkmalen, die eng mit dem Fortpflanzungserfolg zusammenhängen, also Fertilität, Fekundität und väterliche Jungenfürsorge (Møller und Jennions 2001). Die **Fertilität** der Weibchen, also der Anteil der befruchteten Eier oder der geschlüpften Jungen, variiert in der Tat bei zahlreichen Insekten und Wirbeltieren in Abhängigkeit von interindividueller Variabilität in männlichen Merkmalen. So können Körpergröße, Farbe oder Gesangsrepertoire qualitätskorreliert oder -anzeigend sein, aber auch willkürliche Merkmale, wie die Präsenz oder Farbe von experimentell angebrachten Fußringen bei Vögeln, korrelieren mit unterschiedlichen Fertilitätsraten der Weibchen. Bei einem australischen Frosch *(Uperoleia laevigata)* befruchten beispielsweise Männchen, die genau 70 % des Gewichts des betreffenden Weibchens besitzen, sehr viel mehr Eier als Männchen, die nur 0,2 g mehr oder weniger wiegen (Robertson 1990). Vermutlich diskriminieren Weibchen sowohl gegen leichtere Männchen, weil diese nicht genügend Spermien haben, als auch gegen schwerere, weil sie die Weibchen während

der Paarung untertauchen und ertränken können.

Die **Fekundität** eines Weibchens, also die aktuelle Gelege- oder Wurfgröße, kann ebenfalls in Abhängigkeit von der Qualität der Männchen variieren. So bevorzugen weibliche Nachtfalter *(Lobesia botrana)* „jungfräuliche" Männchen, da sie von diesen größere Spermatophoren erhalten, was ihnen wiederum erlaubt, mehr Eier zu legen (Muller et al. 2016). Bei Taufliegen *(Drosophila melanogaster)* passen Weibchen ihre Fekundität und Eigröße an den Genotyp der Männchen an (Pischedda et al. 2011). Neben der Gelegegröße können Weibchen auch die Qualität der Eier beeinflussen. So werden von weiblichen Vögeln mit biparentaler Jungenfürsorge bei Paarungen mit attraktiven Männchen mehr Eier gelegt, bei Arten, bei denen sich die Weibchen alleine um den Nachwuchs kümmern, dafür größere Eier (Horváthová et al. 2012).

Effekte der Partnerwahl auf die Fekundität der Weibchen sind nicht nur von intrinsischen Merkmalen der Männchen abhängig. Bei manchen Insekten machen Männchen **Brautgeschenke** *(nuptial gift)*, die von den Weibchen zumeist während der Kopulation konsumiert werden (Gwynne 2008). Bei den Geschenken handelt es sich um Beutetiere, Drüsensekrete, Anhänge von Spermatophoren oder sogar Teile des männlichen Körpers, die aufgrund ihres Energiegehalts einen direkten oder indirekten Einfluss auf den Fortpflanzungserfolg der Weibchen haben (◘ Abb. 10.11). Die Qualität des Brautgeschenks ist in der Regel positiv mit der Fekundität verbunden, so dass Weibchen, die ein großes Geschenk erhalten haben, mehr Eier legen. Aufgrund dieses Vorteils sollten Weibchen also diejenigen Männchen bevorzugen, welche die besten Brautgeschenke anbieten.

Umgekehrt haben Männchen auch ein Interesse daran, ein möglichst hochwertiges Geschenk anzubieten, da, wie zum Beispiel

◘ **Abb. 10.11** Männliche Skorpionsfliegen *(Panorpa vulgaris)* überreichen ein Brautgeschenk in Form eines nahrhaften Drüsensekrets an paarungsbereite Weibchen. (Quelle: Andreas Vermeulen)

bei Skorpionsfliegen *(Panorpa vulgaris)*, die Kopulationsdauer positiv mit der Größe des Geschenks korreliert ist (Sauer et al. 1998). Mit zunehmender Kopulationsdauer werden auch mehr Spermien übertragen, so dass letztendlich der Fortpflanzungserfolg der Männchen mit größeren Brautgeschenken höher ist. Der evolutionäre Ursprung von Brautgeschenken ist vermutlich darin zu sehen, dass Männchen, die eine präexistierende Präferenz für solche Geschenke zufällig bedienten, mit einem selektiven Fortpflanzungserfolg belohnt wurden (Sakaluk 2000). Bei manchen Säugetieren (z. B. Ägyptischen Flughunden, *Rousettus aegyptiacus*) scheinen Männchen, die mit Weibchen Futter teilen, mit diesen Weibchen höheren Fortpflanzungserfolg zu haben (Harten et al. 2019).

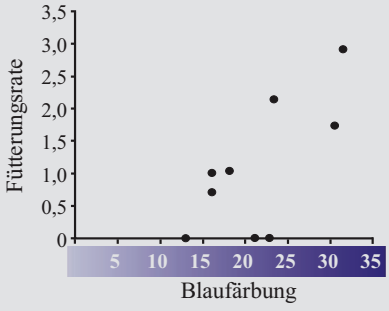
Männchen variieren auch darin, welchen Beitrag sie zur Jungenaufzucht leisten (► Abschn. 11.2). Dieser **väterliche Aufwand** *(paternal investment)* kann unterschiedliche Formen annehmen. Bei Stichlingen sind Unterschiede zwischen Männchen im Fürsorgeverhalten (sie befächeln Gelege mit sauerstoffreichem Wasser) mit der Größe der Pektoralflosse korreliert (Künzler und Bakker 2000), so dass Weibchen Männchen anhand der

Größe dieser Flosse diskriminieren können. Beim Azurbischof *(Guiraca caerulea)* korreliert die Färbung der Männchen positiv mit deren Fütterungsraten (► Box 10.3). Beim Schilfrohrsänger *(Acrocephalus schoenobaenus)* ist der Umfang des Gesangsrepertoires der Männchen positiv mit deren Fütterungsrate korreliert (Buchanan und Catchpole 2000); d. h., unterschiedliche Merkmale können bei verschiedenen Arten als Indikatoren desselben Qualitätsmerkmals dienen.

Box 10.3

Indikatoren der Vaterqualität

- **Frage:** Woran erkennen Weibchen des Azurbischofs *(Guiraca caerulea)* Unterschiede in der Vaterqualität zwischen Männchen?
- **Hintergrund:** Männchen unterscheiden sich in der Intensität ihrer blauen Gefiederfärbung. Intensiver gefärbte Männchen sind in besserer Verfassung, so dass die Färbung ein ehrlicher Qualitätsindikator sein könnte.
- **Methode:** 34 Männchen wurden gefangen, ihre Blaufärbung gemessen und anschließend wurde ihr Fütterungsverhalten beobachtet.



- **Ergebnis:** Die am intensivsten blau gefärbten Männchen waren größer, hatten die größten Territorien mit der meisten Nahrung und sie fütterten die Jungen des ersten Geleges häufiger als blassere Männchen.
- **Schlussfolgerung:** Die Gefiederfärbung stellt ein zuverlässiges Signa männlicher Qualität dar. Weibchen, die ihre Partnerwahl danach ausrichten, können direkt durch besseren Ressourcenzugang und höhere väterliche Investition profitieren.

(Keyser und Hill 2000; Quelle Azurbischof: Geoff Hill)

Andere Merkmale, die zwischen Männchen variieren und die unmittelbare Fitnesskonsequenzen für Weibchen haben, betreffen die Qualität ihrer Territorien, ihre Wachsamkeit und Beschützerqualitäten sowie ihre Pathogenbelastung. Die **Territoriumsqualität** beinhaltet insofern Potential für direkte Vorteile, als ein hochwertiges Territorium mehr Nahrung oder Schutz für das Weibchen und seine Jungen bereithält. Beim Bitterling *(Rhodeus sericeus)* verteidigen Männchen den Zugang zu einer oder mehreren Süßwassermuscheln, in denen sich die Embryonen dieser Fische für 3 bis 6 Wochen entwickeln. Weibchen deponieren dazu ihre

Eier in den Siphon der Muschel, von wo sie in die Kiemen wandern. Die Spermien der Männchen werden danach durch die Muschel angesaugt und befruchten die Eier. Die Überlebensrate der Embryonen hängt sowohl von der Art der Muschel als auch von der Zahl der bereits darin befindlichen Embryonen ab, so dass Weibchen die Muscheln vor der Eiablage genau inspizieren sollten. Weibchen vermeiden tatsächlich Muscheln, die bereits Embryonen von anderen Weibchen enthalten. Weibchen modifizieren also ihre direkten Fitnessgewinne aus der Wahl eines Männchens durch einen Vergleich der von ihnen verteidigten Ressource (Candolin und Reynolds 2001).

Weibchen und ihre Nachkommen können auch von höherer **Wachsamkeit** durch ein reduziertes Prädationsrisiko profitieren. Bei Hühnern *(Gallus gallus)* sind dominante Hähne unter anderem wachsamer als andere Hähne (Pizzari 2003), was die Präferenz der Hühner für dominante Hähne teilweise erklären könnte. Bei Flohkrebsen (*Hyalella* spp.) wird gar die Wahrscheinlichkeit, dass Weibchen während der Paarung Opfer von Libellenlarven oder räuberischen Fischen werden, von der Größe des gewählten Männchens beeinflusst (Cothran et al. 2012).

Männchen, die Weibchen durch postkopulatorisches *mate guarding* vor Belästigung durch andere Männchen schützen, liefern diesen ebenfalls direkte Vorteile. Bei Moskitofischen *(Gambusia holbrooki)* werden Weibchen häufig durch Kopulationsversuche belästigt und haben dadurch deutlich reduzierte Nahrungsaufnahmeraten. Wenn Weibchen sich allerdings einem großen Männchen nähern, vertreibt dieses alle anderen kleineren Männchen und erhöht so die Effizienz der Nahrungsaufnahme der Weibchen (Pilastro et al. 2003). Hier profitieren Weibchen also direkt davon, wenn sie möglichst große Männchen auswählen, da diese bessere **Beschützer** sind. Schließlich haben Weibchen auch ganz unmittelbare Vorteile davon, sich nicht mit Männchen mit hoher **Pathogenbelastung** zu verpaaren und damit das Risiko zu reduzieren, dass auf sie selbst oder ihre Jungen diese Parasiten (z. B. Geschlechtskrankheiten) übertragen. Im Falle von Ektoparasiten können diese auch potentiell auf die Jungen übertragen werden. In der Tat findet man in der Mehrzahl der untersuchten Arten eine negative Korrelation zwischen der Intensität des Parasitenbefalls der Männchen und ihrem Paarungserfolg (Able 1996).

10.5 Indirekte Vorteile der Partnerwahl

In vielen Fällen erhalten Weibchen nur die zur Befruchtung ihrer Eier notwendigen Spermien – und die darin enthaltenen Gene. In diesem Fall sollten Weibchen die Qualität ihrer Paarungspartner anhand deren genetischer Ausstattung bzw. der daraus resultierenden Phänotypen unterscheiden und auswählen. Vielen sekundären Geschlechtsmerkmalen von Männchen, insbesondere auffälligen Ornamenten, wird eine Funktion bei der Anzeige dieser Qualitätsunterschiede zugeschrieben. Dadurch, dass Weibchen Partner mit bestimmten Qualitätsmerkmalen bevorzugen, kommt es über evolutionäre Zeiträume zu einer genetischen Assoziation zwischen weiblichen Präferenzen, männlichen Merkmalen und der Fitness der Nachkommen bestimmter Elternkombinationen. Durch die Wahl eines entsprechenden Männchens können Weibchen so die Wachstumsrate, Fekundität, Überlebensrate oder sexuelle Attraktivität ihrer Nachkommen verbessern, was als **indirekter Vorteil** der Partnerwahl betrachtet wird.

Für Darwin (1871) bestand ein ungelöstes Problem der sexuellen Selektionstheorie darin, die Existenz von spektakulären männlichen Ornamenten zu

erklären. Insbesondere Merkmale, die ihre Träger auffälliger gegenüber Raubfeinden machen oder die ihre Überlebenschancen in anderer Weise kompromittieren, stellten ein Paradoxon dar, da sie nicht mit natürlicher Selektion erklärt werden können. Darwin kam zwar zu dem richtigen Schluss, dass diese Ornamente dazu dienen, die Partnerwahl der Weibchen positiv zu beeinflussen, aber er konnte keinen plausiblen Mechanismus für die Evolution dieser Ornamente vorschlagen, da er noch nichts über deren genetische Grundlage wissen konnte. Heute gibt es dafür drei verschiedene Erklärungen (Kasten).

Ursachen extravaganter Ornamente

- **Fisher-Prozess**
  - Ornament arbiträr
  - Fortpflanzungsvorteil durch hohe erhöhte Attraktivität
  - Ornament und Präferenz positiv gekoppelt
- **Gute-Gene-Modelle**
  - Ornament ist Qualitätsindikator
  - Qualität ist absolut
  - Gute Gene des Vaters erhöhen Fitness der Jungen
- **Kompatibilität**
  - Ergänzung der Gene von Vater und Mutter
  - Heterozygotenvorteil der Jungen

Aufgrund des Fisher-Prozesses können Ornamente entstehen und durch weibliche Partnerwahl verstärkt werden, weil es zu einer genetischen Korrelation zwischen Präferenz und einem arbiträren Merkmal kommt. Außerdem ist es möglich, dass Männchen mit bestimmten Ornamenten bevorzugt werden, weil diese Indikatoren hoher erblicher Qualität sind – ihre Träger also „gute Gene" besitzen. Schließlich können Weibchen die Qualität eines potentiellen Partners auch danach beurteilen, wie kompatibel dessen Genotyp mit der eigenen genetischen Ausstattung ist, so dass die Nachkommen über Heterozygotenvorteile profitieren.

10.5.1 Sexy Söhne durch den Fisher-Prozess

Eine erste Erklärung für einen Teil der Ornamente, die Darwin so viel Kopfzerbrechen bereiteten, lieferte Ronald Fisher (1930). Das nach ihm benannte **Koevolutionsmodell** geht davon aus, dass Weibchen, die attraktive Männchen bevorzugen, einen indirekten genetischen Vorteil aus dieser Wahl beziehen. Dieser Vorteil ist darauf begründet, dass die genetischen Grundlagen des attraktiven Ornaments des Vaters an dessen Söhne weiter gegeben werden. Damit entstehen Söhne, die attraktiver sind als andere Männchen *(sexy sons)* und damit für ihre Mütter mehr Enkel produzieren als die Söhne anderer Weibchen, die diese Präferenz nicht haben.

Nach dieser Überlegung haben sowohl die Präferenz der Weibchen für ein bestimmtes Merkmal der Männchen als auch das betreffende Ornament selbst eine genetische Grundlage (Bakker und Pomiankowski 1995). In diesem Fall kommt es zu einer unvermeidlichen **genetischen Kovarianz** zwischen der Präferenz und dem Ornament, die dazu führt, dass die weibliche Präferenz sich selbst verstärkt, was wiederum zu einer Vergrößerung des Ornaments führt. Mit diesem **freilaufenden Prozess** *(runaway)* kann man erklären, wie es zur Evolution von Ornamenten kommt, die größer sind als es aufgrund natürlicher Selektion zu erwarten wäre.

An einem hypothetischen Beispiel lässt sich dieser Prozess verdeutlichen (◘ Abb. 10.12). Nehmen wir an, in einer Population gibt es zwischen den Männchen Variation in einem beliebigen Merkmal, die eine genetische Grundlage hat. Bei Fischen könnten manche Männchen etwas auf-

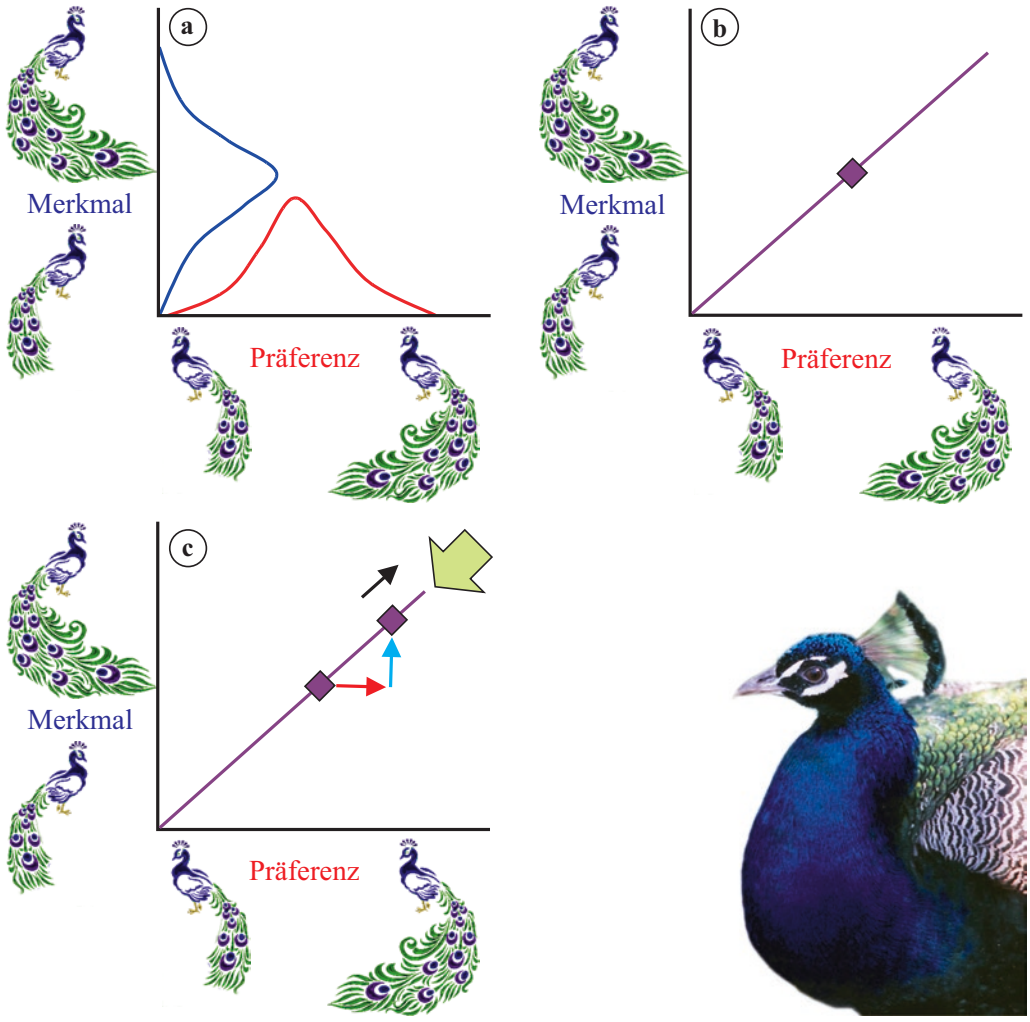


Abb. 10.12 Schematische Darstellung des Fisher-Prozesses. **a** Merkmal und korrespondierende Präferenz liegen jeweils normalverteilt vor. **b** Merkmal und Präferenz werden genetisch gekoppelt. **c** Eine Veränderung der durchschnittlichen Präferenz *(roter Pfeil)* führt zu einer Vergrößerung des Merkmals *(blauer Pfeil)*, wodurch ein freilaufender Prozess *(schwarzer Pfeil)* ausgelöst wird, der irgendwann durch natürliche Selektion (grüner Pfeil) gestoppt wird. (Grafik Pfau: © Rachealmarie/Pixabay, Schwanzlänge modifiziert; Quelle Foto Pfau: Ulrike Walbaum)

fälliger gefärbt sein als andere, oder bei Vögeln könnten sich Männchen in der Länge der Schwanzfedern unterscheiden. Zunächst muss erklärt werden, wie **weibliche Präferenz** mit einem solchen arbiträren Merkmal assoziiert wird. Dazu wird angenommen, dass Männchen mit einer bestimmten Ausprägung des Merkmals eine präexistierende sensorische Neigung der Weibchen ausnutzten. Männchen mit einer Rotfärbung könnte von Weibchen entweder besser detektiert werden, oder Weibchen besaßen schon eine Präferenz für alles Rote weil sie sich häufig von rotem Futter ernähren. Man kann sich also vorstellen, dass sowohl die Häufigkeit eines

Merkmals der Männchen als auch eine korrespondierende Präferenz der Weibchen für dieses Merkmal in einer Population entsprechend einer Normalverteilung existieren (◘ Abb. 10.12a). Wenn nun Weibchen ihre Paarungspartner in Bezug auf dieses Merkmal (z. B. Schwanzlänge) wählen, kommt es zu einer **Verbindung der genetischen Grundlagen** dieser beiden Merkmale: Die Nachkommen der Weibchen mit einer Präferenz für überdurchschnittlich lange Schwänze haben sowohl die Gene für die Präferenz als auch für die Schwanzlänge. Das Gen für die Präferenz wird allerdings nur in den Töchtern exprimiert und das Gen für Schwanzlänge nur in den Söhnen. So lange sich die Häufigkeitsverteilung von Männchen und Weibchen in der Population mit bestimmten Merkmalsausprägungen nicht ändert, findet keine Selektion auf diese Merkmale statt; Präferenz und Merkmal bleiben in ihren relativen Häufigkeiten erhalten (◘ Abb. 10.12b).

Wenn es aber zum Beispiel durch genetische Drift dazu kommt, dass die Zahl der Weibchen mit einer Präferenz für längere (oder kürzere) Schwänze zunimmt, kommt es zu einem freilaufenden, sich selbst verstärkenden Prozess, in dessen Verlauf die Präferenz und das Merkmal in Richtung eines Extremwertes laufen **(Run-away-Selektion).** Wenn es also mehr Weibchen gibt, die eine Präferenz für längere Schwänze haben, pflanzen sich Männchen mit überdurchschnittlich langen Schwänzen überproportional häufig fort. Weibchen selektieren also für längere Schwänze; der Populationsmittelwert erhöht sich. Da Männchen mit längeren Schwänzen aber auch Gene für extremere weibliche Präferenzen tragen, werden diese ebenfalls überproportional häufig weiter gegeben. In der nächsten Generation gibt es also noch mehr Weibchen, die eine Präferenz für längere Schwänze haben, und der Populationsmittelwert der Präferenz ist ein Stückchen weiter zu längeren Schwänzen hin verschoben (◘ Abb. 10.12c). Die Söhne dieser Weibchen haben jetzt wieder einen Vorteil, da sie überdurchschnittlich lange Schwänze haben und sich daraus für sie wieder ein Fortpflanzungsvorteil ergibt. Aufgrund dieser positiven Rückkoppelung wird die Schwanzlänge in einen Bereich selektiert, in dem die Nachteile in Bezug auf die Überlebenswahrscheinlichkeit, die sich aus diesem Merkmal ergeben, so groß werden, dass natürliche Selektion dem Attraktivitätsvorteil durch Weibchenwahl Einhalt gebietet.

Bei Guppys *(Poecilia reticulata)* basiert die Wahl der Weibchen auf der Farbe, Körper- und Schwanzgröße der Männchen. Paarungsexperimente haben gezeigt, dass die beobachtete negative Korrelation zwischen der Attraktivität der Männchen und der Überlebensrate ihrer Nachkommen damit zu erklären ist, dass die der Attraktivität zugrunde liegenden Merkmale von Weibchen bevorzugt werden, weil ihre Söhne dadurch attraktiver sind und nicht weil diese bessere Überlebenschancen hätten (Brooks 2000). Attraktive Männchen haben tatsächlich auch attraktive Söhne und ihre Attraktivität ist positiv mit dem Ausmaß der Ornamentierung korreliert. Allerdings ist die Attraktivität der Männchen negativ mit ihrer Überlebenswahrscheinlichkeit korreliert. Ebenso ist die Mortalitätswahrscheinlichkeit der Söhne, aber nicht die der Töchter, mit der Attraktivität der Väter korreliert. Daher ist das von Weibchen bevorzugte Merkmal der Männchen außer der erhöhten Attraktivität der Söhne an keinen erkennbaren Vorteil gekoppelt, und dieser Vorteil wird durch erhöhte Mortalität in Schach gehalten.

Auch bei Stielaugenfliegen *(Cyrtodiopsis dalmanni)* scheint ein auffälliges Merkmal durch run-away-Selektion entstanden zu sein. Bei diesen Fliegen sitzen die Augen auf langen Auswüchsen an der Kopfseite. Insbesondere bei Männchen ist die Spannweite zwischen den Augen übertrieben groß und stellt ein Ornament dar, für welches Weib-

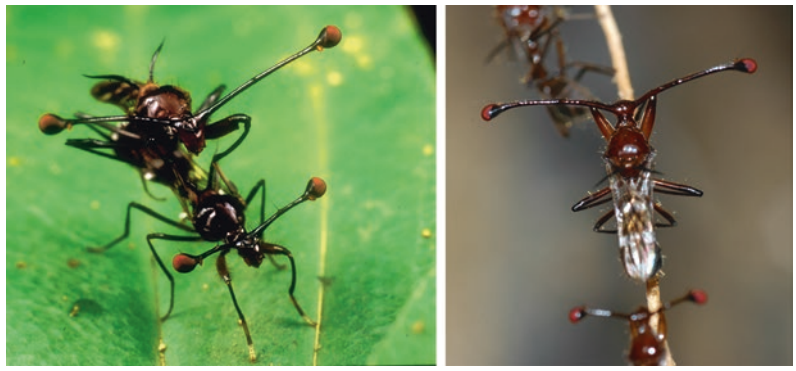


Abb. 10.13 Bei Stielaugenfliegen hat der Fisher-Prozess zur Evolution eines extravaganten Ornamentes in einem zufälligen Merkmal – hier Augenabstand – geführt. (Quelle: Gerald S. Wilkinson)

chen eine Präferenz besitzen (Abb. 10.13). In einem Experiment wurden Fliegen unter drei Nahrungsbedingungen aufgezogen. Dabei zeigte sich, dass die Augenspannweite von Männchen unter schlechten Nahrungsbedingungen im Durchschnitt deutlich reduziert ist (David et al. 2000). Allerdings hatten Männchen mit bestimmten Genotypen unter allen Umweltbedingungen ähnlich große Ornamente. Dieser Effekt war unabhängig von Unterschieden in der Körpergröße und auf Männchen sowie auf dieses sexuell selektierte Merkmal beschränkt. Der Augenabstand von Weibchen sowie andere Merkmale wie Thorax- oder Flügellänge waren davon nicht betroffen. Die Augenspannweite der Männchen ist also ein sexuell selektiertes Merkmal, das zwar konditionsabhängig variiert, aber an sich keinen erkennbaren Vorteil mit sich bringt.

In einem weiteren Experiment wurde gezeigt, dass die Präferenz der Weibchen genetisch an das Merkmal der Männchen gekoppelt ist. Wilkinson und Reillo (1994) haben dazu zwei Zuchtpopulationen hergestellt, in denen auf große bzw. kleine Augenspannweite selektiert wurde. Zu jeder Gruppe von Männchen wurden zufällig ausgewählte Weibchen gegeben. Nach 13 Generationen hatte sich die durchschnittliche Augenspannweite in den beiden Populationen vergrößert bzw. verkleinert. In Wahlexperimenten mit Weibchen der dreizehnten Generation zeigten diejenigen aus der Gruppe, in der die Männchen auf verringerte Spannweite selektiert wurden, eine Präferenz für reduzierte Augenspannweite. Weibchen aus der anderen Gruppe sowie aus einer Kontrollgruppe ohne Selektion präferierten Männchen mit größerer Augenspannweite. Wie durch den Fisher-Prozess vorhergesagt, änderte sich die Präferenz der Weibchen in die Richtung genetischer Änderungen bei den Männchen; Merkmal und Präferenz sind also genetisch aneinander gekoppelt.

Auch für die Annahme, dass der freilaufende Prozess der Merkmalsevolution bei Männchen irgendwann von natürlicher Selektion gestoppt wird, lieferten genetische Experimente mit *Drosophila serrata* unterstützende Hinweise auf die prinzipiell daran beteiligten Mechanismen. Deren Weibchen haben eine Präferenz für männliche kutikuläre Kohlenwasserstoffe, die als Pheromone wirken. Künstliche Selektion auf Gene, die diesen Pheromonen zugrunde liegen, verdreifachte deren Frequenz in wenigen Generationen, aber deren Häufigkeit ließ sich danach nicht weiter steigern. Eine Verringerung der Selektionsintensität führte zu einem Verlust der Hälfte der ursprünglichen Reaktion auf Selektion innerhalb von fünf Generationen (Hine et al. 2011). Die Reaktion auf Selektion

wurde also rasch durch antagonistische natürliche Selektion gestoppt.

10.5.2 Besserer Nachwuchs durch gute Gene

Im Unterschied zum Fisher-Prozess gehen „Gute-Gene-Modelle" davon aus, dass männliche Ornamente keine neutralen Merkmale ohne eigenen Überlebensvorteil sind, sondern **Indikatoren der genetischen Qualität** ihres Trägers. Durch die Wahl eines in diesem Sinne attraktiven Männchens erhält ein Weibchen also vorteilhafte Gene für ihren Nachwuchs. Weibchen können aber den Genotyp eines potentiellen Paarungspartners nicht direkt erkennen. Die **Handicap-Hypothese** (Zahavi 1975) löst dieses Problem, indem sie postuliert, dass die Produktion von aufwändigen Ornamenten mit hohen Kosten verbunden ist, so dass sich nur Männchen von hoher Qualität ein solches Merkmal leisten können. Ornamente sind demnach also ehrliche Signale variabler männlicher Qualität (Grafen 1990). Die plausibelste und am gründlichsten untersuchte Anwendung dieser allgemeinen Hypothese postuliert, dass Ornamente individuelle Resistenzfähigkeit gegen Parasiten reflektieren (Hamilton und Zuk 1982; ► Box 10.4). Männchen, die erfolgreich Parasiten abwehren, besitzen demnach auch Ornamente in gutem Zustand.

Box 10.4

Hamilton-Zuk-Hypothese

Bei einem Vergleich von nordamerikanischen Singvögeln fanden Hamilton und Zuk (1982) heraus, dass die Intensität der Gefiederfärbung zwischen Arten positiv mit dem Befall durch Blutparasiten korreliert. Parasiten befinden sich in einem ständigen evolutionären Wettrennen mit ihren Wirten. Da die Parasiten kürzere Generationsfolgen haben, können sie sich rasch an neue Resistenzmerkmale der Wirte anpassen. Die Wirte sind wiederum darauf angewiesen, mit Hilfe genetischer Veränderungen neue Resistenzen zu entwickeln, so dass dieser koevolutionäre Zyklus immer wieder andere Wirtsgenotypen vorteilhaft macht und so additive genetische Varianz für Parasitenresistenz erhält. Da Weibchen ein Interesse daran haben sollten, nichtparasitierte Männchen zu bevorzugen (um selbst nicht infiziert zu werden und um ihren Jungen die genetischen Grundlagen erfolgreicher Resistenz zukommen zu lassen), ist Parasitenresistenz ein wichtiges, generelles Qualitätsmerkmal. Da Parasiten, insbesondere Endoparasiten, kaum sichtbar sind, benötigen Weibchen ein anderes Merkmal, das die Widerstandsfähigkeit und den Gesundheitszustand der potentiellen Partner zuverlässig anzeigt – in vielen Fällen durch visuelle Ornamente.

Dort, wo gute Gene bei der Partnerwahl eine Rolle spielen, sollte es also Variabilität zwischen Männchen in deren Ornamenten geben,

1. diese Unterschiede sollten mit Qualitätsunterschieden korreliert sein und eine genetische Grundlage haben.
2. Weibchen sollten diese Unterschiede wahrnehmen und präferieren können, und schließlich sollten
3. Weibchen, die Männchen hoher Qualität wählen, auch Nachkommen mit höherer Fitness produzieren.

Ornamente und Qualität Die Qualität eines Männchens muss sich nach der Gute-Gene-Hypothese an der Ausprägung seiner Ornamente ablesen lassen. In den verschiedenen Tiergruppen werden ganz unterschiedliche Ornamente eingesetzt,

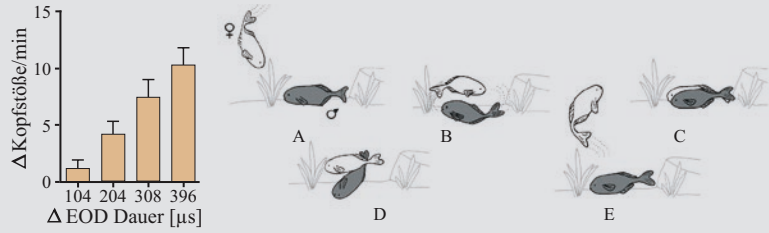
um verschiedene Dimensionen von Qualität anzuzeigen. Ein entscheidendes Problem in diesem Zusammenhang besteht darin, sicherzustellen, dass Ornamente ehrliche Signale sind, also die wirkliche Qualität eines Männchens widerspiegeln.

Die meisten Ornamente bestehen aus akustischen, visuellen oder olfaktorischen Signalen (aber s. auch ►Box 10.5), wobei manche Ornamente Signale in verschiedenen Modalitäten gleichzeitig aussenden, manche Männchen multiple Ornamente besitzen und Weibchen auch mehrere Ornamente bei der Partnerwahl bewerten (Candolin 2003). **Akustische Ornamente** können in der Intensität, Dauer, Häufigkeit oder in ihren strukturellen Merkmalen variieren. Zudem kann die Größe des Repertoires diskreter Signale sich zwischen Individuen unterscheiden. Vor allem bei der Rufrate und Intensität treten Kosten in Form von erhöhtem Energiebedarf für die Lautproduktion auf. Die Rufdauer führt zu Kosten in Form von Zeit, die nicht für andere Aktivitäten zur Verfügung steht, oder in Form eines erhöhten Mortalitätsrisikos durch angelockte Räuber und Parasiten. Außerdem können akustische Signale Information über die aktuelle Verfassung des Senders sowie über seine Entwicklungsgeschichte enthalten.

Box 10.5

Elektrische Ornamente

- **Frage**: Enthält das Entladungsmuster des elektrischen Organs Information über Männchen, die weibliche elektrische Fische unterscheiden können?
- **Hintergrund:** Manche Fische besitzen ein elektrisches Organ, das ein dreidimensionales elektrisches Dipolfeld erzeugt. Die Entladungsmuster (EOD) haben charakteristische Zeit-Amplituden-Verläufe und werden zur Orientierung und zur sozialen Kommunikation eingesetzt. Die Signaldauer der Männchen von *Marcusenius pongolensis* korreliert positiv mit der Größe.
- **Methode:** EODs unterschiedlicher Länge wurden Weibchen einzeln oder gepaart vorgespielt und die Verhaltensreaktionen (Annäherung, „Kopfstoßen“) wurden quantifiziert. Abb. A–E: Balz und Paarung.



- **Ergebnis:** Weibchen zeigten stärkere Verhaltensreaktionen (hier: Kopfstöße pro min) als Reaktion auf längere EODs, egal ob diese alleine oder in Kombination mit einem kürzeren EOD präsentiert wurden.
- **Schlussfolgerung:** Weibchen diskriminieren zwischen EODs von verschiedenen Männchen und bevorzugen solche von größeren Männchen. Auch ungewöhnliche artspezifische Signale können daher als qualitätsanzeigende Ornamente dienen.

(Machnik und Kramer 2008; Quelle: Bernd Kramer)

Abb. 10.14 Das Röhren der Rothirschbullen und die Gesangsrate von vielen Singvögeln (hier Rotkehlchen) sind für Weibchen attraktive akustische Ornamente. (Rothirsch: © veneratio/stock.adobe.com, Rotkehlchen: © Wouter_Marck/Getty Images/iStock)

So beeinflusst beispielsweise bei Feldgrillen *(Gryllus campestris)* die experimentelle Verbesserung des Nahrungsangebotes die Rufrate von Männchen, die damit über deren aktuelle Kondition Auskunft gibt (Scheuber et al. 2003). Die Grundfrequenz des Rufs ist außerdem negativ mit der Körpergröße korreliert und enthält damit Information über Körpergröße und die Verfassung während des Heranwachsens. In Wahlexperimenten bevorzugten Weibchen die Kombination dieser beiden Qualitätsindikatoren (niedere Frequenz und hohe Rufrate), wobei die Grundfrequenz das wichtigere Merkmal darstellt, wenn man Weibchen zwingt, zwischen beiden zu unterscheiden (Scheuber et al. 2004).

Der Gesang der Männchen spielt auch bei Singvögeln eine wichtige Rolle bei der Partnerwahl. Die Qualität der Männchen wird dabei offenbar vor allem über die Gesangsrate abgeschätzt (Gil und Gahr 2002; ◘ Abb. 10.14). Beim Dunkellaubsänger *(Phylloscopus fuscatus)* wurde außerdem gezeigt, dass auch die Amplitude des Gesangs von der Qualität der Männchen abhängt (Forstmeier et al. 2002). Männchen, die lauter singen, was physiologisch anstrengender ist, leben länger und haben größeren Erfolg bei Paarungen mit fremden Partnern (EPCs). Stare *(Sturnus vulgaris)*, die in der frühen Jugendphase regelmäßig experimentellem Nahrungsmangel ausgesetzt waren, sangen im darauf folgenden Frühjahr weniger und produzierten insgesamt weniger und kürzere Gesangsstrophen (Buchanan et al. 2003). Damit enthält die Qualität und Quantität von Vogelgesang auch Information über individuelle Stresserfahrungen während der Entwicklung, die von den Weibchen zur Qualitätsbestimmung herangezogen werden könnte.

Auch bei Säugetieren enthalten akustische Signale Informationen über die Qualitätsunterschiede zwischen Männchen. So unterscheiden sich bei Rothirschen Männchen während der Brunft in der Rate, mit der sie röhren. Die Fähigkeit, anhaltend mit großer Lautstärke und hoher Wiederholungsrate zu röhren, hängt mit Ausdauer und physiologischer Belastbarkeit zusammen und kann daher von Hirschkühen als Qualitätsanzeiger benutzt werden. In der Tat besitzen Weibchen eine Präferenz für Hirschbullen mit der höchsten Rufrate (McComb 1991; ◘ Abb. 10.14).

Bei **visuellen Ornamenten** kann die Information über die Qualität eines Männchens vor allem in der Farbe, Ornamentierung, Symmetrie, Körperbewegung oder Größe kodiert sein. Neben

den energetischen Kosten der Produktion erzeugen visuelle Ornamente vor allem dadurch Kosten, dass sie ihre Träger auffälliger gegenüber Räubern oder Parasiten machen oder dass sie optimale Fortbewegungsmuster kompromittieren. Visuelle Ornamente können ebenfalls aktuelle Kondition oder Entwicklungsbedingungen reflektieren. Die Intensität gelber und roter Farben ist beispielsweise von der Menge aufgenommener Karotinoide abhängig, welche ihrerseits den Erfolg bei der Nahrungsaufnahme reflektiert. Da manche Parasiten die Resorption von Karotinoiden im Darm erschweren, könnten solche Farben ein (Kondition-)offenbarendes Handicap darstellen (Milinski und Bakker 1990). Die Größe eines Ornaments, wie die Länge eines Schwanzes oder auch die Größe des gesamten Körpers, könnte dagegen als strategisches Handicap funktionieren, da Produktion und Erhalt energetische Kosten beanspruchen. Ornamente können also prinzipiell auf zwei Arten als Handicap wirken. Bei einem **strategischen Handicap** sind Kosten für die Aufrechterhaltung der Ehrlichkeit notwendig. Bei einem **offenbarenden** ***(revealing)*** **Handicap** sind die Kosten eines Signals oder Ornaments dagegen nicht für dessen Erhalt notwendig, vielmehr entstehen teure Signale, um die Wahrnehmung des bevorzugten Merkmals zu verbessern (Iwasa et al. 1991).

Ein guter Gesundheitszustand und die Abwesenheit von Parasiten zeigen sich im Zustand des Körpers, insbesondere der Färbung, von Fell und Gefieder, aber auch in der Färbung von nackten Hautstellen. Dieser Zusammenhang entsteht aufgrund des unvermeidlichen Trade-off bei der Energieallokation (► Abschn. 3.2); wenn limitierte Energie in die Aufrechterhaltung der Grundfunktionen (in diesem Fall: Krankheitsabwehr) investiert werden muss, steht sie für Reproduktion (in diesem Fall: qualitätsabhängige Ornamente) nicht zur Verfügung.

Dieser Zusammenhang zwischen Parasitenbelastung und Qualität eines visuellen Ornaments ist nicht nur zwischen Arten zu erwarten, sondern vor allem beim Vergleich der Männchen einer Art. Paarungs- und Präferenzexperimente mit Stichlingen (*Gasterosteus aculeatus*, ◘ Abb. 10.15) haben gezeigt, dass sowohl die Intensität der Rotfärbung der Männchen, die bei der Partnerwahl eine Rolle spielt, als auch die Präferenz der Weibchen für Männchen mit unterschiedlich intensiver Rotfärbung, additive genetische Varianz aufweisen. Die Intensität der Rotfärbung der Söhne ist dabei positiv mit der Stärke der Präferenz der Töchter für rote Männchen korreliert (Bakker 1993), was zeigt, dass Merkmal und Präferenz korreliert sind. Bei Stichlingen korreliert die Intensität der Rotfärbung der Männchen positiv mit deren körperlicher Verfassung; sie wird daher auch durch Parasitenbefall verringert. Dass Weibchen eine Präferenz für Männchen unter Berücksichtigung der Rotfärbung ausüben, wurde dadurch demonstriert, dass bei Wahlversuchen unter grünem Licht, wo diese Information nicht mehr verfügbar ist, intensiv rot gefärbte Männchen nicht mehr bevorzugt werden (Milinski und Bakker 1990).

◘ **Abb. 10.15** Rotfärbung bei männlichen Stichlingen *(Gasterosteus aculeatus)*. Dieses visuelle Ornament berücksichtigen Weibchen bei der Partnerwahl. (Quelle: © Manfred Milinski)

Abb. 10.16 Fluktuierende Asymmetrie der Schwanzfedern ist bei männlichen Rauchschwalben negativ mit deren Fortpflanzungserfolg korreliert. (© Manfred Stöber/stock.adobe.com)

Auch die Asymmetrie von bilateral symmetrischen Merkmalen beinhaltet visuell vermittelte Information über die Fähigkeit eines Genotyps, nachteilige Genetik- und Umwelteinflüsse, die sich störend auf das gleichmäßige Wachstum bilateral symmetrischer Merkmale auswirken, zu kompensieren. Insofern reflektiert die resultierende **fluktuierende Asymmetrie** (FA, zufällige Abweichungen von der vertikalen Körperachse nach links oder rechts) ebenfalls die genetische Qualität eines Individuums (Thornhill und Møller 1998). Weibchen sollten also möglichst symmetrische Männchen bevorzugen. Das Ausmaß der durchschnittlichen FA ist bei sekundären Geschlechtsmerkmalen größer als bei anderen Merkmalen, und in zumindest einem Fall wurde gezeigt, dass Männchen ihr Verhalten an ihr Maß an FA anpassen: Männliche Guppys mit asymmetrischer Farbverteilung präsentierten Weibchen beim Balzen häufiger die Körperseite mit mehr Farbe (Gross et al. 2007).

Dass Weibchen eine generelle Präferenz für symmetrische Merkmale besitzen, zeigte ein Experiment mit Zebrafinken *(Taeniopygia guttata)*, bei dem sie die Wahl zwischen Männchen hatten, die entweder an einem oder an beiden Beinen beringt waren (Swaddle und Cuthill 1994). Zebrafinkenweibchen zeigten eine klare Präferenz für Männchen mit dem symmetrischen arbiträren Ornament. Die Bedeutung von FA bei der Partnerwahl wurde auch in einer Reihe natürlicher Merkmale, wie der Symmetrie der Schwanzfedern bei Vögeln, nachgewiesen. Männliche Rauchschwalben (*Hirundo rustica*, ◘ Abb. 10.16), bei denen die Länge und/oder die Symmetrie des Schwanzes experimentell verändert wurden, hatten unterschiedlichen Fortpflanzungserfolg. Diejenigen mit den längsten und symmetrischsten Schwanzfedern verpaarten sich als Erste (wurden also zuerst gewählt) und hatten mehr Nachkommen als andere Männchen (Møller 1992).

Bei **olfaktorischen Ornamenten** können die Konzentration eines Duftstoffs, die Häufigkeit, mit der er abgegeben wird, sowie die Anzahl und das Mischungsverhältnis verschiedener Duftkomponenten Qualitätsinformation enthalten. Wenn es sich um Stoffwechselabbauprodukte handelt, kann auch die Charakteristik eines Duftstoffes ein bestimmtes Qualitätsmerkmal kodieren. Da alle diese Aspekte olfaktorischer Signale von Stoffwechselprozessen und Hormonen gesteuert sind, ist die Produktion eines bestimmten Signals schwerlich zu fälschen, da es für ein krankes Individuum physiologisch nicht möglich ist, den Geruch eines gesunden Individuums vorzutäuschen (Penn und Potts 1998a). Da chemische Signale auch Informationen über die genetische Kompatibilität eines Individuums an Loci, welche die Immunerkennung von Parasiten kontrollieren, anzeigen, können diese Duftstoffe auch als olfaktorische Ornamente interpretiert werden, die ehrlich über den Gesundheitsstatus Auskunft geben.

Wie kann der Geruch eines Männchens etwas über seinen Infektionsstatus

Abb. 10.17 Die Duftstoffe der Analdrüsen männlicher Kattas *(links)* enthalten Informationen über die genetische Variabilität ihrer Träger. (Quelle: Ai Kuribayashi)

aussagen? Erstens kann eine Infektion die Zusammensetzung der Bakterienfauna, die letztendlich für den individuellen Duft verantwortlich ist, verändern. Zweitens kann die durch eine Infektion ausgelöste Immunreaktion den Individualgeruch verändern, da während einer Infektion die Expression von MHC-Genen erhöht wird. Außerdem kann durch die Aktivierung des Immunsystems die Ausscheidung von Hormonmetaboliten beeinflusst werden; kranke Tiere scheiden beispielsweise mehr Kortikosteron und weniger Androgene aus (Penn 2002). Damit liefern chemische Signale eine Möglichkeit, Informationen über einen funktional wichtigen Teil des Genoms zu bekommen. Bei Kattas (*Lemur catta*; Abb. 10.17) korrelieren beispielsweise die Profile der Drüsenduftstoffe der Männchen während der Paarungszeit mit deren Grad an Heterozygotie, welche wiederum einen Prädiktor für Gesundheit und Langlebigkeit darstellt (Charpentier et al. 2008).

Für Weibchen sollte es auch vorteilhaft sein, ihre Partnerwahl an der Variabilität der männlichen **MHC-Gene** auszurichten. Erstens können sie direkte Vorteile daraus beziehen, wenn sie infizierte Männchen auf diese Weise erkennen und vermeiden können, so dass bei der Paarung keine Übertragung stattfindet (Kavaliers et al. 2003). Zweitens können Weibchen die Resistenz ihrer Nachkommen gegenüber Parasiten verbessern, wenn sie diese durch die Wahl eines bestimmten Männchens an entscheidenden MHC-Loci mit einem Heterozygotenvorteil versehen können. Drittens können Informationen von MHC-Loci auch benutzt werden, um Verwandte zu erkennen und so Inzucht zu vermeiden (Penn und Potts 1999).

Yamazaki et al. (1976) bemerkten als Erste, dass die Weibchen mancher Mäusestämme Männchen mit bestimmten MHC-Allelen vermieden. Die im Urin der Männchen enthaltene Information über den MHC-Genotyp eines potentiellen Paarungspartners werden dabei mit einem *template* verglichen, das durch einen prägungsähnlichen Vorgang während der frühen Jugendphase unter dem Einfluss des Geruchs von Eltern und Geschwistern angelegt wird. Wenn man nämlich die Jungen zwischen Mäusefamilien mit unterschiedlichen

MHC-Allelen austauscht, haben die Weibchen als Erwachsene eine Aversion gegenüber Männchen mit dem Genotyp ihrer Stiefelternfamilie (Penn und Potts 1998b). Wenn männliche Hausmäuse experimentell mit Bakterien infiziert werden, reduziert dies ihre Markieraktivität sowie die Attraktivität ihres Urins für Weibchen (Zala et al. 2004) – ein Hinweis auf die olfaktorische Vermittlung von MHC-korrelierter Information über die Männchen.

Unabhängig vom verwendeten Ornament besteht die entscheidende Frage darin, ob Weibchen, die Männchen hoher Qualität erkennen und wählen, auch Nachkommen mit höherer Fitness haben, d. h., erfahren sie tatsächlich indirekte Vorteile aus ihrer Partnerwahl? Der Nachweis eines solchen Effekts ist nicht einfach, da hierbei mütterliche Effekte kontrolliert werden müssen. Wenn es Unterschiede in weiblicher Fertilität oder Fekundität gibt, könnten diese väterliche Effekte übertünchen. Außerdem kann auch elterliche Fürsorge zu Unterschieden in der Überlebensrate der Jungen führen, die nichts mit dem genetischen Beitrag der Väter zu tun hat.

Mehrere Studien haben diese potentiellen Störvariablen aber mit Hilfe eines eleganten experimentellen Designs kontrolliert und so tatsächlich einen Effekt guter Gene nachgewiesen. Beim Grauen Laubfrosch *(Hyla versicolor)* haben Weibchen eine Präferenz für Männchen mit langen Lockrufen. Indem Weibchen mit je einem Männchen mit langen bzw. kurzen Rufen verpaart wurden, konnten mütterliche Halbgeschwister hergestellt werden, die unter identischen Bedingungen (ohne elterliche Fürsorge) aufwuchsen. Die Kaulquappen mit Vätern mit langen Rufen unterschieden sich in mehreren fitnessrelevanten Wachstumsvariablen (Wachstumsgeschwindigkeit, Größe bei der Metamorphose etc.) von den anderen Individuen (Welch et al. 1998). In diesem Fall ist die Rufdauer also ein verlässlicher Indikator erblicher genetischer Qualität.

Bei einem Experiment mit Hausmäusen wurden Weibchen mit einem selbstgewählten oder mit einem zufällig ausgewählten Männchen verpaart. Nach der Geburt wurden ihre Nachkommen mit einem pathogenen Bakterium infiziert. Von den jungen Mäusen, die aus Verpaarungen mit präferierten Partnern stammen, überlebten nach 3 Wochen doppelt so viele wie aus der anderen Kategorie (Raveh et al. 2014). Mäuseweibchen verbessern durch ihre Partnerwahl also die Krankheitsresistenz ihres Nachwuchses.

10.5.3 Genetische Kompatibilität

Neben der Partnerwahl nach absoluten genetischen Merkmalen ist aber auch denkbar, dass Weibchen ihre Partner danach auswählen, ob ihre Gene **adaptive Kombinationen mit den eigenen Genen** ermöglichen und so beispielsweise ihren Jungen einen Heterozygotenvorteil zukommen lassen (Mays und Hill 2004). Die Fitness der Nachkommen kann nämlich auch dadurch beeinflusst werden, dass bestimmte Kombinationen von Allelen vorteilhaft sind. Durch eine bestimmte Kombination von mütterlichen und väterlichen Genen kann nämlich entweder an bestimmten Loci durch Dominanz ein rezessives, nachteiliges Allel unterdrückt werden oder ein genereller Heterozygotenvorteil **(Heterosiseffekt)** hervorgerufen werden. In den beiden letzten Fällen hängt die Fitness der Nachkommen also nicht nur vom haploiden väterlichen Beitrag, sondern vom kombinierten diploiden Beitrag beider Eltern ab.

Für die Partnerwahl nach genetischer Komplementarität stellen sich für Weibchen zwei gewichtige Probleme. Erstens wird die Wahl in den wenigsten Fällen auf einen einzigen Locus beschränkt sein. Gerade im Bereich der MHC-Gene, wo es Hinweise darauf gibt, dass mit inter-individueller Diversität an den

MHC-Loci ein Heterozygotenvorteil verbunden ist, gibt es eine riesige Anzahl von Allelen, die berücksichtigt werden müssen. Trotzdem gibt es Studien, die zeigen, dass Fertilisationen nicht unabhängig von MHC-Allelen erfolgen, z. B. bei solitären grauen Mausmakis (*Microcebus murinus,* Huchard et al. 2013). Zweitens gibt es außer Geruchssignalen keine offensichtlichen phänotypischen Indikatoren genetischer Unähnlichkeit, an denen sich die Wahl der Weibchen orientieren könnte. Trotzdem gibt es zunehmend Hinweise dafür, dass Weibchen in verschiedenen Arten genetisch unterschiedliche Männchen bevorzugen.

Bei paarlebenden Singvögeln und anderen Arten mit einer Diskrepanz zwischen sozialem und genetischem Paarungssystem bieten etwa ***extra-pair copulations*** **(EPCs)** eine elegante Möglichkeit, den Einfluss des väterlichen Genotyps auf die mütterliche Partnerwahl und Jungenfitness zu untersuchen, da die Jungen in einem Nest sowohl dieselbe Umgebung als auch den haploiden Satz an mütterlichen Genen teilen. Durch Paarungen mit Männchen außerhalb des sozialen Paarverbundes können Weibchen nämlich indirekte genetische Vorteile erfahren, die auch auf genetischer Kompatibilität beruhen können (Kempenaers und Schlicht 2010).

Erstens können sie durch entsprechende Wahl von EPC-Partnern den Grad an Heterozygotie ihrer Nachkommen beeinflussen. Bei Blaumeisen wählen Weibchen sowohl ihre Männchen, die nicht in der unmittelbaren Nachbarschaft leben, als auch ihre Nachbarn für EPCs aus (Foerster et al. 2003). Aus Paarungen mit Nichtnachbarn entstehen Junge, die einen höheren Heterozygotiegrad haben als Junge, die mit dem sozialen Partner gezeugt werden. Seitensprünge mit Nachbarn erhöhten den Heterozygotiegrad im Durchschnitt ebenfalls nicht. Man kann diese Daten so interpretieren, dass weibliche Blaumeisen ihre unterschiedlichen Partner nach verschiedenen Kriterien auswählen. Beim primären, sozialen Partner könnten sowohl direkte als auch indirekte Vorteilsmerkmale ausschlaggebend sein. Bei EPC-Partnern werden Nachbarn nach bestimmten guten Genen gewählt (Kempenaers und Schlicht 2010), wohingegen Nichtnachbarn in Bezug auf ihre genetische Komplementarität gewählt werden.

Zweitens können Weibchen durch entsprechende Wahl von EPC-Partnern ihren Jungen bestimmte gute Gene zukommen lassen, wobei die Qualität dieser Gene in Relation zum mütterlichen Genotyp bewertet werden. Durch einen Vergleich zwischen Jungen, die von einem sozialen Paar gezeugt werden (*within-pair young,* WPY), solchen, die von anderen Männchen gezeugt werden (*extra-pair young,* EPY), sowie den Jungen der EPC-Männchen mit deren sozialen Partnerinnen kann diese Hypothese getestet werden. Bei Blaukehlchen *(Luscinia svecica)* haben Junge, die durch EPCs entstehen, eine höhere Immunkompetenz als mit dem sozialen Partner gezeugte Junge (Johnsen et al. 2000). Diese EPY haben aber auch eine höhere Immunkompetenz als ihre väterlichen Halbgeschwister, was darauf hindeutet, dass der mütterliche Genotyp einen zusätzlichen Effekt auf die Fitness der Jungen hat. Diese Weibchen bekommen durch EPCs also keine guten Gene an sich, sondern kompatible Gene. Solche indirekten Vorteile der Partnerwahl in Bezug auf genetische Komplementarität scheinen bei Vögeln aber eher die Ausnahme zu sein (Mays et al. 2008).

Schließlich ist es auch möglich, dass sich die Kompatibilität der Partnerwahl nicht auf genetische Merkmale, sondern auf Aspekte des Verhaltens bezieht. Zuchtexperimente mit Zebrafinken haben gezeigt, dass Paare, die sich selbständig – also durch Partnerwahl – gebildet haben, deutlich erhöhten Fortpflanzungserfolg hatten als durch Experimentatoren zusammengesetzte Paare. Durch Umsetzungsversuchen von

Eiern konnte die Ursache dieser Variabilität genauer bestimmt werden: Die Mortalität der Embryonen hing hauptsächlich vom Genotyp der Eltern ab, wohingegen die Mortalität der Nestlinge von der Identität der Stiefeltern abhing. Da sich die Mortalität der Embryonen nicht zwischen selbstgewählten und zusammengestellten Paaren unterschied, scheinen die Synergien aus der relativen Effizienz und Verträglichkeit der Eltern hier wichtige Fitnessdeterminanten zu sein (Ihle et al. 2015). Experimente mit monogamen Cichliden haben zudem gezeigt, dass von den Forschern zusammengesetzte Paare, deren Verhaltenstypen nicht zusammenpassen, nachträglich ihre Verhaltenskompatibilität verbesserten (Laubu et al. 2016).

10.6 Polyandrie

Theorien der weiblichen Partnerwahl gehen implizit davon aus, dass sich Weibchen aufgrund von direkten oder indirekten Vorteilen mit einem bestimmten Männchen verpaaren sollten. Aufgrund der Bateman'schen Regel (► Abschn. 8.3) ist außerdem zu erwarten, dass Weibchen durch mehrfache Verpaarungen ihren aktuellen Fortpflanzungserfolg nicht erhöhen können. Außerdem sind Kopulationen durchaus mit Kosten und Risiken behaftet, so dass es gute Gründe geben kann, deren Zahl gering zu halten. So nehmen Paarungen Zeit und Energie in Anspruch, die für andere Aktivitäten fehlen, sie beinhalten das Risiko, dass durch sie Geschlechtskrankheiten und andere Parasiten übertragen werden, sie verringern die Wachsamkeit und erhöhen die Auffälligkeit gegenüber Räubern. Außerdem können Kopulationen die Lebenserwartung und andere Fitnessdeterminanten der Weibchen drastisch reduzieren. Empirische Beobachtungen zeigen aber, dass die große Mehrzahl der Arten nicht in lebenslanger Monogamie lebt und dass sich viele Weibchen sogar innerhalb eines Fortpflanzungszyklus mit mehreren Männchen (und/oder mehrfach mit demselben Männchen) verpaaren (◘ Abb. 10.18). Wie lassen sich diese Variabilität im weiblichen Paarungsverhalten und insbesondere die weibliche Polyandrie erklären und mit den genannten theoretischen Grundlagen in Einklang bringen?

Polyandrie kann entweder von den Männchen erzwungen sein, oder es handelt sich um ein nichtadaptives Nebenprodukt positiver Selektion auf Gene,

◘ **Abb. 10.18** Polyandrie (ein Weibchen verpaart sich während eines Fortpflanzungszyklus mit mehreren Männchen) ist weit verbreitet, insbesondere bei Säugetieren (**a** Grauer Mausmaki, *Microcebus murinus;* **b** Fossa, *Cryptoprocta ferox*). (Quelle **a** und **b** Manfred Eberle)

Tab. 10.1 Potentielle Kosten und Vorteile multipler Verpaarungen von Weibchen

Vor- und Nachteile der Polyandrie	
Kosten	**Vorteile**
– Vergeudete Zeit und Energie – Erhöhtes Risiko der Pathogenübertragung – Reduzierte Wachsamkeit – Erhöhte Auffälligkeit – Reduzierte Lebenserwartung	**Direkte** – Erhöhte Fekundität – Erhöhte Fertilität – Zusätzliche väterliche Investitionen – Reduzierte Kosten sexueller Belästigung – Partnerfindung **Indirekte** – Erhöhte genetische Kompatibilität – Vermeidung von Inzucht – Söhne mit sexy Spermien – Reduziertes Infantizidrisiko – Erhöhte Fekundität

die bei Männchen zu promiskem Verhalten führen (Forstmeier et al. 2011). In vielen Fällen geht die Initiative zu Mehrfachverpaarungen aber von den Weibchen aus, wobei die Gelegenheit für Polyandrie durch ökologische oder Life-History-Faktoren beeinflusst werden kann. Polyandrie sollte also mit direkten oder indirekten Vorteilen für Weibchen verbunden sein, welche die erwähnten Kosten und Nachteile von multiplen Kopulationen mehr als wettmachen (Parker und Birkhead 2013, ◘ Tab. 10.1).

Direkte Vorteile von weiblicher Polyandrie sind immer dann offensichtlich, wenn 1) die Kopulation selbst mit der Übertragung von Ressourcen verbunden ist. Durch die Nährstoffe, die in Samenflüssigkeiten, Spermatophoren oder „Brautgeschenken" enthalten sind, wird vor allem die Fekundität von denjenigen Weibchen zusätzlich positiv beeinflusst, die sich mehrfach verpaaren. Bei Insekten gibt es auch zahlreiche Fälle, in denen 2) weibliche Fertilität durch zusätzliche Kopulationen erhöht wird, da die Spermien aus einer Kopulation offenbar nicht immer ausreichen, alle Eier eines Weibchens zu befruchten. Obwohl Mehrfachverpaarungen teilweise massive Kosten für Insektenweibchen mit sich bringen, sind die direkten durchschnittlichen Fitnessgewinne von 30 bis 70 % durch multiple Paarungen größer als diese Kosten. Auch manche Reptilien (z. B. *Eulamprus quoyii*) produzieren nach Mehrfachverpaarungen mehr Nachkommen (Noble et al. 2013). So wie Heckenbraunellen *(Prunella vulgaris)* können polyandrische Weibchen auch 3) zusätzliche väterliche Investitionen oder Zugang zu weiteren männlichen Territorien bekommen.

Wenn 4) sexuelle Belästigung durch Männchen ein Problem darstellt und die Kosten des weiblichen Widerstands (z. B. vergeudete Zeit, Verletzungsrisiko, erhöhte Auffälligkeit gegenüber Raubfeinden) größer sind als die Kosten einer zusätzlichen Kopulation, können polyandrische Weibchen einen direkten Selektionsvorteil durch die Reduktion dieser Nachteile erfahren. Schließlich ist es auch noch denkbar, dass 5) Kopulationen Bestandteil der Paarbildung sind und Weibchen einen neuen, besseren Partner finden können, wenn sie sich mehrfach verpaaren.

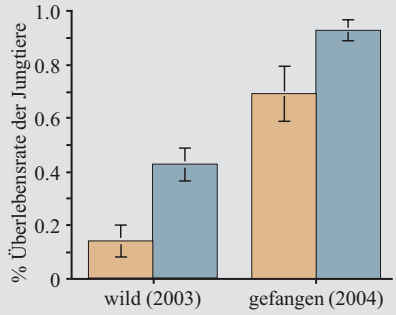
Indirekte Vorteile multipler Verpaarungen sind vor allem genetischer Art (Jennions und Petrie 2000). Bei Arten, die mehr als ein Junges pro Fortpflanzungszyklus produzieren, kann durch Paarungen mit mehreren Männchen 1) die genetische Variabilität der Nachkommen erhöht werden. Dies ist langfristig von Vorteil, weil Weibchen dadurch bei sich verändernden Umweltbedingungen das geometrische Mittel ihrer Fitness erhöhen, indem sie ihr Risiko – d. h. schlecht angepasste Nachkommen – streuen *(bet-hedging)* (Fox und Rauter 2003). So erhöhen weibliche Kängururatten *(Dipodomys spectabilis)* die durchschnittlichen Heterozygotiegrade ihrer Jungen durch Mehrfachverpaarungen (Waser und De Woody 2006). Außerdem kann 2) die Qualität des Nachwuchses durch Erhöhung der genetischen Kompatibilität zwischen Mutter und einem der zur Auswahl stehenden Väter verbessert werden. Bei Säugetieren gibt es Hinweise aus vergleichenden Untersuchungen, dass promiske Arten seltener frühe Verluste der sich entwickelnden Nachkommen erfahren; möglicherweise weil durch postkopulatorische Wahl Spermien gewählt werden, die eine möglichst gute genetische Komplementarität gewährleisten (Stockley 2003).

Bei Arten, bei denen keine Mechanismen zur Inzuchtvermeidung existieren, kann 3) das Inzuchtrisiko durch Mehrfachverpaarungen verdünnt werden; zumal durch kryptische Weibchenwahl gegen Spermien von Verwandten diskriminiert werden kann (Tregenza und Wedell 2002, ◘ Abb. 10.5). Durch Mehrfachverpaarungen lösen Weibchen außerdem automatisch Spermienkonkurrenz aus. Wenn die Vaterschaft alleine durch Spermienkonkurrenz entschieden wird, selektieren Weibchen dadurch Söhne mit erfolgreichen Spermien, so dass 4) polyandrische Weibchen mehr Enkel haben sollten als monandrische. Bei *Drosophila simulans* gibt es Hinweise auf einen solchen Fitnessvorteil für attraktive Männchen, die auch bei der Spermienkonkurrenz erfolgreicher sind (Hosken et al. 2008). Außerdem können Weibchen in Arten, die anfällig für Infantizid sind, durch multiple Paarungen 5) die Vaterschaft verschleiern und damit das Infantizidrisiko verringern. Schließlich kann 6) die weibliche Fekundität durch Mehrfachverpaarungen auch ohne die Übertragung von Ressourcen positiv beeinflusst werden. So erhöht Polyandrie bei Breitfußbeutelmäusen *(Antechinus stuartii)* die Überlebensraten der Nachkommen (► Box 10.6).

Box 10.6

Konsequenzen der Polyandrie

- **Frage:** Hat Polyandrie einen Effekt auf die Überlebenswahrscheinlichkeit der Nachkommen?
- **Hintergrund:** Positive Effekte der Polyandrie auf Juvenilsterblichkeit wurden bislang nur in Laborexperimenten gezeigt. Breitfußbeutelmäuse *(Antechinus stuartii)* sind semelpar: Die gesamte weibliche Fitness hängt also vom Schicksal eines Wurf ab.
- **Methode:** Wildgefangene Weibchen wurden im Labor mit einem *(orange)* oder drei *(blau)* Männchen verpaart. Die Jungen wurden in einem Jahr im Labor aufgezogen und wuchsen im folgenden Jahr nach demselben Verpaarungsexperiment in freier Wildbahn auf.



- **Ergebnis:** Überlebensraten der Jungtiere waren in Gefangenschaft höher, aber unter beiden Bedingungen hatten Junge von polyandrisch verpaarten Weibchen höhere Überlebensraten.
- **Schlussfolgerung:** Polyandrie erhöht auch in freier Wildbahn die weibliche Fitness. Mütterliche Kondition kann aufgrund von Semelparie als Ursache ausgeschlossen werden.

(Fisher et al. 2006; Quelle Breitfußbeutelmaus: Andras Keszei)

10

Aufgrund der unterschiedlichen Baupläne und Life Historys gibt es also unterschiedliche Erklärungen für weibliche Polyandrie in verschiedenen Taxa (Slayter et al. 2012). Insekten schützen sich vor allem vor Fertilitätsverlusten, Vögel können innerhalb der Zwänge ihres Paarungssystems die genetische Qualität ihrer Nachkommen verbessern, und Säugetiere verringern dadurch das Infantizidrisiko. In vielen Fällen liegt diesen Vorteilen ein physiologischer Mechanismus zugrunde, mit dessen Hilfe die Vaterschaft zu (Un-) Gunsten bestimmter Männchen beeinflusst werden kann. Da diese Wahl im weiblichen Genitaltrakt im Verborgenen abläuft, wird sie als **kryptische Wahl** *(cryptic female choice)* bezeichnet. Per Definition kann kryptische Weibchenwahl nur nach Verpaarungen mit zwei oder mehr Männchen erfolgen und wird daher auch zusammen mit Spermienkonkurrenz auch als **postkopulatorische sexuelle Selektion** oder Gameten-vermittelte Partnerwahl zusammengefasst (Kekäläinen und Evans 2018).

Kryptische Partnerwahl durch Weibchen wurde erstmals bei Skorpionsfliegen *(Harpobittacus nigriceps)* beschrieben (Thornhill 1983). Die **Mechanismen,** die einer differenziellen Nutzung von Spermien verschiedener Männchen zugrunde liegen, sind in den meisten Fällen aber noch nicht bekannt; der weibliche Genitaltrakt ist in dieser Hinsicht noch eine Black Box. Neben strukturellen Merkmalen, wie Größe und Form von Spermienspeicherorganen, können auch immunologische Prozesse sowie mit dem Genotyp der Männchen korrelierte Erkennungsmechanismen an der Oberfläche der Spermien dafür sorgen, dass bestimmte Spermien bevorzugt und andere eliminiert werden. Durch diese Prozesse können auch bestimmte Spermienmorphologien selektiert werden (Miller und Pitnick 2002). Durch die Kontrolle der Dauer der Kopulation (und damit der Zahl der übertragenen Spermien pro Männchen) besitzen weibliche Insekten einen weiteren Kontrollmechanismus. Das selektive Ausscheiden bestimmter Spermien stellt einen anderen Mechanismus dar, mit dem Weibchen in die Spermienkonkurrenz eingreifen und einen der Kontrahenten unterstützen können.

Wie lässt sich kryptische Weibchenwahl erkennen oder nachweisen, auch wenn die spezifischen Mechanismen im Einzelfall nicht bekannt sind? Ein bewährtes experimentelles Design in diesem Zusammenhang besteht darin, ein Paar von Männchen in derselben Reihenfolge mit verschiedenen Weibchen zu verpaaren. Wenn es keine kryptische Weibchenwahl gibt, ist zu erwarten, dass der P_2-Wert wenig zwischen Weibchen variiert. Wenn man bei einer solchen Untersuchung an Vierfleckigen Bohnenkäfern *(Callosobruchus maculatus)* den Genotyp der Weibchen systematisch variiert, ändert sich aber die Replizierbarkeit des P_2-Werts (Wilson et al. 1997), d. h., es gibt eine Interaktion zwischen den Geschlechtern, durch die der Fertilisationserfolg der Männchen in Abhängigkeit vom Genotyp der Weibchen beeinflusst wird. Ein alternativer eleganter, methodischer Ansatz besteht darin, durch künstliche Befruchtung von Weibchen mit Spermien von verschiedenen Männchen sowohl die präkopulatorische weibliche Einschätzung von Qualitätsunterschieden zwischen Männchen als auch die Reihenfolge und Spermienmenge von konkurrierenden Männchen zu kontrollieren. Bei einem solchen Experiment mit Guppys gelangten die Spermien von intensiver gefärbten Männchen signifikant häufiger zur Befruchtung als Spermien von anderen Männchen (Evans et al. 2003). Dieser Unterschied kann nur durch differenzierte Behandlung der Spermien im weiblichen Genitaltrakt erklärt werden.

10.7 Konkurrenz zwischen Weibchen

Entsprechend den traditionellen Geschlechterrollen sind Weibchen in den meisten Arten das vorwiegend wählerische Geschlecht (► Abschn. 8.3). Trotzdem beeinflussen Weibchen auch durch Konkurrenz untereinander ihren Fortpflanzungserfolg (Hare und Simmons 2019). Da der weibliche Fortpflanzungserfolg stark vom Zugang zu Ressourcen abhängt, ist Konkurrenz zwischen Weibchen vor allem dann zu erwarten, wenn limitierende Ressourcen wie Nahrung knapp sind (Stockley und Bro-Jørgensen 2010). Spezifischere Konkurrenz um den Zugang zu Männchen ist dann zu erwarten, wenn das operationale Geschlechterverhältnis stark zugunsten der Weibchen verschoben ist oder wenn es große Variabilität in der Qualität der Männchen gibt. Außerdem können Weibchen durch Konkurrenz ein Männchen für sich monopolisieren; ein Aspekt, der wichtig ist, wenn die Mithilfe des Männchens zur erfolgreichen Jungenaufzucht notwendig ist. Schließlich gibt es Arten, bei denen Weibchen untereinander um die Monopolisierung der Fortpflanzung konkurrieren (◘ Abb. 10.19). Diese

◘ **Abb. 10.19** Bei Erdmännchen *(Suricata suricatta)* wird die Fortpflanzung von einem dominanten Weibchen monopolisiert. (© edmondlafoto/Pixabay)

Konkurrenz kann soweit gehen, dass die gesamte Fortpflanzung auf ein Weibchen beschränkt ist und alle anderen Weibchen steril sind.

Die **Mechanismen der reproduktiven Konkurrenz** unterscheiden sich vor allem zwischen Arten. Wenn sich manche adulte Weibchen gar nicht fortpflanzen, könnte dies theoretisch auf Unterdrückung durch dominante Weibchen zurückgehen, oder subordinate verzichten aus eigenem Interesse auf ihre Fortpflanzung. Bei Damaraland-Graumullen *(Cryptomys damarensis)* sind subordinate Weibchen in ihrer Fortpflanzungsaktivität physiologisch unterdrückt. Allerdings sind dafür weder Anwesenheit, Pheromone noch Aggression von dominanten Weibchen notwendig (Clarke et al. 2001). Vielmehr scheinen die subordinaten sich selbst zurückzuhalten, vermutlich weil in deren geschlossenen unterirdischen Kolonien lebenden Nagern die meiste Zeit nur Verwandte als potentielle Partner zur Verfügung stehen. Bei Krallenaffenarten *(Callitrichidae)* unterdrückt das dominante Weibchen aber die Ovulation von subordinaten Weibchen mit Hilfe von im Urin enthaltenen Pheromonen (Saltzman et al. 1996; ◘ Abb. 10.20). Bei Erdmännchen *(Suricata suricatta)* vertreibt das dominante Weibchen während der Trächtigkeit andere adulte Weibchen temporär aus der Gruppe. Die Ausgestoßenen leiden unter erhöhten Stresshormonwerten und physiologischer Beeinträchtigung der Fortpflanzungsfunktionen (Young et al. 2006).

Es kann auch zu Infantizid zwischen Weibchen kommen. Bei Haussperlingen *(Passer domesticus)* werfen Weibchen, die ein Weibchen eines Paares ersetzen, die Jungen der Vorgängerin regelmäßig aus dem Nest (Veiga 2004). Bei Streifenmungos *(Mungos mungo)*, einer Art mit kooperativer Jungenaufzucht, bei der die Fortpflanzung nicht komplett durch ein dominantes Weibchen monopolisiert wird, kommt es trotzdem regelmäßig zu Vertreibungen, induzierten Aborten und Infantizid durch Weibchen (Gilchrist 2006). Um das Infantizidrisiko zu minimieren, sind die Geburten bei Streifenmungos extrem synchronisiert (Hodge et al. 2011).

Ein weiterer Mechanismus weiblicher Konkurrenz besteht im gegenseitigen Stören und Unterbrechen von Kopulationen. Direkte Konkurrenz um Männchen ist vor allem dann zu erwarten, wenn Männchen einen wichtigen Beitrag zur Jungenaufzucht leisten. Bei Arten mit flexiblem Paarungssystem wie z. B. Heckenbraunellen *(Prunella vulgaris)* kann es dazu kommen, dass Weibchen versuchen, ein zweites Männchen zur Mitarbeit an einem Gelege zu bewegen, so dass es dadurch zu Konkurrenz zwischen Weibchen um Zweitmännchen kommt (Davies 2000). Wenn die Jungenfürsorge ganz oder großteils von Männchen geleistet wird, limitieren sie die potentielle Fortpflanzungsrate der Weibchen. In diesem Fall kommt es zu einer Umkehrung der typischen Geschlechterrollen (*sex role reversal,* ► Abschn. 8.3). Bei Seenadeln, Seepferdchen und einigen Strandläufern kommt es dabei regelmäßig zu direkter Konkurrenz zwischen Weibchen um Zugang zu Männchen. Bei Savannenpavianen erhalten sowohl paarungsbereite als auch laktierende Weibchen viel mehr Aggression von anderen Weibchen, wodurch deren Empfängnisrate reduziert wird (Baniel et al. 2018).

Schließlich gibt es auch zahlreiche Beispiele für Arten, in denen die Weibchen genauso auffällig oder noch stärker ornamentiert sind als Männchen. Bei Tukans, Papageien und Kolibris sind beide Geschlechter beispielsweise mit einem farbenprächtigen Gefieder ausgestattet, bei Antilopen und vielen anderen Ungulaten besitzen beide Geschlechter Hörner, und bei zahlreichen Fischen und Wirbellosen sind Weibchen genauso auffällig gefärbt wie die Männchen (Amundsen 2000).

Manche weiblichen **Ornamente** werden bei der Konkurrenz zwischen Weibchen

Abb. 10.20 Bei den meisten südamerikanischen Krallenaffen (hier ein Schnurrbarttamarin, *Saguinus mystax,* mit zwei Jungtieren auf dem Rücken) unterdrückt das dominante Weibchen die Fortpflanzung der anderen Weibchen in der Gruppe. (Quelle: Mojca Stojan-Dolar)

eingesetzt. Bei Vögeln gibt es beispielsweise einen Zusammenhang zwischen dem Vorkommen von auffälligem Gefieder in beiden Geschlechtern und aggressiven Zurschaustellungen *(displays),* mit denen Nahrungsterritorien verteidigt werden. Innerhalb von Arten können unterschiedlich ausgeprägte weibliche Ornamente Unterschiede im Dominanzstatus reflektieren und so als Statussignale fungieren. Bei Gallischen Feldwespen *(Polistes dominula)* befindet sich beispielsweise am Kopfschild ein hochvariables Muster von Flecken, deren Gesamtfläche positiv mit dem Dominanzrang korreliert (Tibbetts und Dale 2004).

Andere weibliche Ornamente haben eine **Funktion in der Partnerwahl** durch

Abb. 10.21 Den Sexualschwellungen von Pavianen *(Papio ursinus)* und anderen Altweltprimaten wird eine Funktion als sexuell selektiertes Ornament zugeschrieben (*links:* weiblicher Pavian mit Sexualschwellung, *rechts:* männliches Tier). (Quelle: Dietmar Zinner)

Männchen. Bei Arten mit vertauschten Geschlechterrollen sind es häufig die Weibchen, die stärker ornamentiert sind. Bei Vögeln gibt es einige Hinweise dafür, dass Männchen Weibchen mit experimentell vergrößertem Ornament oder mit einem auffälligeren natürlichen Ornament attraktiver finden. Ob Ornamente bei Weibchen konditionsabhängig variieren, ist noch kaum untersucht. Eine solche Funktion wurde beispielsweise den auffälligen Sexualschwellungen von Pavianen zugesprochen, die Hinweise auf die Kondition und die MHC-Diversität geben (Huchard et al. 2010; Abb. 10.21).

Je nach Vorkommen und Intensität weiblicher Konkurrenz unterscheiden sich gruppenlebende Arten darin, über wie viele Weibchen die Fortpflanzung innerhalb der Gruppe verteilt ist. Wie bei Männchen (► Abschn. 9.3) existiert eine kontinuierliche Spannbreite von Situationen, in denen die Fortpflanzung in einem Extremfall von einem dominanten Weibchen monopolisiert wird und im anderen Extremfall sich alle Weibchen gleichermaßen erfolgreich

fortpflanzen (Nonacs und Hager 2011). Ob Konkurrenz oder Verzicht letztendlich für ein bestimmtes Maß an **reproduktiver Ungleichverteilung** verantwortlich sind, wird von verschiedenen theoretischen Ansätzen unterschiedlich gewichtet (Johnstone 2000).

Transaktionsmodelle *(transactional models)* gehen generell davon aus, dass Gruppenmitglieder einander „Reproduktionsrechte" für spezifische Zusagen abtreten. Innerhalb der Transaktionsmodelle werden zwei weitere Gruppen unterschieden. **Konzessionsmodelle** *(concession models)* gehen davon aus, dass dominante Individuen die Fortpflanzung von subordinaten komplett kontrollieren können, ihnen aber aus verschiedenen Gründen limitierte eigene Fortpflanzung zugestehen. Das Ziel dieser Modelle besteht also darin, vorherzusagen, unter welchen Bedingungen die dominanten Individuen den subordinaten gerade so viel eigene Fortpflanzung zugestehen sollen, dass diese in der Gruppe bleiben und friedlich kooperieren. **Zurückhaltungsmodelle** *(restraint models*) beschreiben Situationen, in denen die dominanten Individuen zwar die Gruppenzugehörigkeit, die subordinate(n) aber die Verteilung der Fortpflanzung kontrollieren. In diesem Fall nehmen subordinierte Tiere gerade so viel der gesamten Fortpflanzung in Anspruch, dass sie von der dominanten nicht aus der Gruppe verjagt werden; d. h. die subordinate(n) müssen sich zurückhalten, nicht noch eigensüchtiger zu sein.

Die zweite große Klasse von Erklärung für reproduktive Ungleichverteilungen liefern sogenannte **Seilziehmodelle** *(tug-of-war models*). In diesem Fall haben sowohl Dominante als auch Subordinate nur limitierte Kontrolle über die Verteilung der Fortpflanzung. Dafür, dass Dominante nur begrenzt Kontrolle über Subordinate ausüben und diese teilweise selbst über ihre Fortpflanzung entscheiden, gibt es zahlreiche Beispiele (Clutton-Brock 1998).

Im Wesentlichen werden die Macht- und Konkurrenzverhältnisse zwischen dominanten und subordinaten Weibchen durch zwei Faktoren nachhaltig beeinflusst: Umweltfaktoren, die eigenständige Fortpflanzung mehr oder weniger erschweren, sowie der Verwandtschaftsgrad zwischen den Weibchen einer Gruppe. Die Bedeutung dieser Faktoren ist aus Sicht eines geschlechtsreif gewordenen Weibchens deutlich; für dieses Weibchen stellt sich nämlich die Frage, ob es seine Geburtsgruppe verlassen und mit der eigenen Fortpflanzung beginnen soll. Wenn dafür geeignete Ressourcen (z. B. Territorien) und Partner außerhalb der Geburtsgruppe zur Verfügung stehen, sollte es abwandern. Wenn dies nicht der Fall ist, gibt es die Option, in der Geburtsgruppe zu bleiben, den Eltern bei der Aufzucht weiterer Geschwister zu helfen und so lange auf eigene Fortpflanzung zu verzichten, bis sich innerhalb oder außerhalb der Gruppe Fortpflanzungsgelegenheiten ergeben (*social queuing*; Kokko und Johnstone 1999). Die Entscheidung zu bleiben und auf eigene Fortpflanzung zu verzichten, wird von Selektion deshalb positiv bewertet, weil Weibchen, die ihren Eltern oder anderen Verwandten bei der Jungenaufzucht helfen, ihre indirekte Fitness verbessern, da sie mit den Jungtieren abstammungsidentische Allele teilen (► Abschn. 11.4).

In dieser Situation kann es nun zu interessanten **Konflikten zwischen Dominanten und Subordinaten** kommen. Wenn für die Subordinaten keine Option für eigene Fortpflanzung absehbar ist, könnten sie entscheiden, mit Dominanten um die Kontrolle, also um „alles oder nichts", zu kämpfen. Da solche Kämpfe für

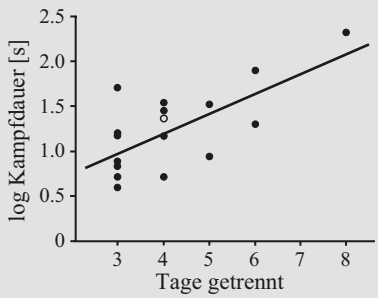
beide riskant sind, sollten Dominante unter diesen Bedingungen nach den Konzessionsmodellen „Friedensanreize“ *(peace incentives)* in Form von Reproduktionsanteilen anbieten. Ähnliches ist zu erwarten, wenn Dominante aus der Präsenz der Subordinaten einen Vorteil beziehen, z. B. in der Konkurrenz zwischen Gruppen oder bei der Prädationsvermeidung. In diesem Fall sollten Dominante ein „Bleibeangebot“ *(staying incentive)* machen und einen Teil ihres Reproduktionsmonopols abgeben. Es stellt sich daher letztendlich die Frage nach der relativen Machtverteilung zwischen Weibchen: Wie sehr können dominante mit Vertreibung und wie sehr können subordinate mit Abwanderung drohen (Johnstone und Cant 1999)?

Die Intensität der Konkurrenz zwischen Weibchen sowie die daraus resultierende optimale reproduktive Ungleichverteilung hängen also von der Interaktion mehrerer Faktoren ab. Die ökologischen oder sozialen Zwänge, die selbständige Fortpflanzung von Subordinaten erschweren, können 1) als der erwartete Erfolg unabhängiger Fortpflanzung ausgedrückt werden. Je geringer der zu erwartende Erfolg ist, desto höher fällt die Machtasymmetrie zugunsten der Dominanten aus und desto geringer sind die *staying incentives.* Die Machtverhältnisse hängen 2) auch vom Verwandtschaftsgrad zwischen den Weibchen ab. Wenn die Subordinate nicht mit der Dominanten verwandt ist, müssen größere *staying incentives* ihre Bleibekosten kompensieren, bzw. nahe Verwandte benötigen geringere *staying incentives,* da sie über Verwandtenselektion automatisch größere indirekte Vorteile des Helfens beziehen. Schließlich ist 3) die Machtasymmetrie zwischen Weibchen entscheidend, also die Wahrscheinlichkeit, dass eine Subordinate einen letalen Kampf unbeschädigt zu ihren Gunsten entscheiden kann. Mit zunehmender Stärke der Subordinaten sollten demnach die *peace incentives* der Dominanten, aber auch das Risiko eskalierender Kämpfe größer werden (► Box 10.7).

Box 10.7

Eskalierende Konflikte zwischen Wespenköniginnen

- **Frage:** Wann sollten subordinate Weibchen in Konflikte mit dominanten investieren?
- **Hintergrund:** Bei der Konkurrenz zwischen Weibchen sollten Subordinate umso eher in Kämpfe mit der Dominanten eskalieren, je mehr sie unterdrückt sind, je weniger sie sich in der Stärke unterscheiden und je geringer der Verwandtschaftsgrad zwischen ihnen ist. Die Nester von Gallischen Feldwespen *(Polistes dominula)* enthalten ein dominantes und bis zu zehn subordinate Weibchen.
- **Methode:** Von 28 Nestern wurden die jeweils dominanten Weibchen für mehrere Tage entfernt und in einem Kühlschrank verwahrt. Nachdem sie an ihrem Nest wieder frei gelassen wurden, wurden alle aggressiven Interaktionen mit der neuen Dominanten beobachtet.



- **Ergebnis:** In 27 Fällen (•) gewannen die ursprünglichen Dominanten den Kampf. Je länger sie entfernt waren, desto länger dauerten die Kämpfe.
- **Schlussfolgerung:** Kämpfe eskalierten umso mehr, je länger die beiden Kontrahentinnen getrennt waren, vermutlich weil die Kondition der ursprünglich Dominanten mit zunehmender Zeit (im Kühlschrank) schlechter wurde. Das Kräfteverhältnis zwischen den Weibchen beeinflusst also deren Machtasymmetrie.

(Cant et al. 2006; Wespenkönigin: © Maltaguy1/Getty Images/iStock)

10

10.8 Zusammenfassung

Da Männchen sich in ihrer Qualität unterscheiden, belohnt sexuelle Selektion diejenigen Weibchen, die sich nicht zufällig verpaaren. Ein erster Schritt bei der Wahl eines Partners besteht darin, zwei Klassen von Männchen zu erkennen und zu vermeiden: Mitglieder anderer Arten und nahe Verwandte. Bei der Auswahl eines geeigneten Mitglieds der eigenen Art muss man zwischen dem „Wie?“ und dem „Warum?“ unterscheiden. Bevor Weibchen in Paarungen einwilligen, können sie mit Hilfe unterschiedlicher Verhaltenstaktiken präferierte Partner auswählen, wobei sie sich häufig von sensorischen Reizen, die von Männchen ausgehen, leiten lassen. Falls es zu Paarungen mit zwei oder mehr Männchen kommt, können kryptische physiologische Prozesse im Genitaltrakt der Weibchen die Fertilisationschancen von Männchen beeinflussen. Mit diesen Prozessen kann erklärt werden, wie Weibchen bestimmte Männchen vor und nach der Kopulation als Vater ihrer Nachkommen auswählen.

Weibchen richten ihre Wahl an zwei Aspekten aus. Zum einen können sie aus der Wahl eines bestimmten Männchens für sich direkte Vorteile beziehen, die sich entweder auf ihren unmittelbaren Fortpflanzungserfolg auswirken oder die aufgrund bestimmter Eigenschaften der Männchen für sie positiv sind. Zum anderen können Weibchen durch die Produktion von Nachwuchs mit besseren Überlebens- oder Fortpflanzungschancen indirekt profitieren. In diesem Zusammenhang kann es zur Produktion von besonders attraktiven Söhnen oder von Jungen kommen, die durch besonders gute oder gut passende

Gene erfolgreich an Parasiten angepasst sind. Für die meisten Weibchen ist es nicht ausreichend, nur ein gutes Männchen zu finden. Paarungen mit mehreren Männchen können nämlich die Fertilität der Weibchen oder die genetische Qualität des Nachwuchses verbessern sowie das Infantizidrisiko senken. Weibchen sind aber nicht nur das wählende Geschlecht, sondern sie können auch durch Konkurrenz untereinander ihren Fortpflanzungserfolg beeinflussen oder ihre Qualität an wählerische Männchen signalisieren. Um einen möglichst hohen Fortpflanzungserfolg zu erzielen, müssen Weibchen also zahlreiche Faktoren gleichzeitig bewerten und gegeneinander abwägen.

Literatur

Able DJ (1996) The contagion indicator hypothesis for parasite-mediated sexual selection. Proc Natl Acad Sci USA 93:2229–2233

Alberts SA (1999) Paternal kin discrimination in wild baboons. Proc R Soc Lond B 266:1501–1506

Alho JS, Teplitsky C, Mills JA, Yarrall JW, Merilä J (2012) No evidence for inbreeding avoidance through active mate choice in red-billed gulls. Behav Ecol 23:672–675

Amundsen T (2000) Why are female birds ornamented? Trends Ecol Evol 15:149–155

Arnqvist G (1998) Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. Nature 393:784–786

Baker RJ, Bradley RD (2006) Speciation in mammals and the genetic species concept. J Mammal 87:643–662

Bakker TCM (1993) Positive genetic correlation between female preference and preferred male ornament in sticklebacks. Nature 363:255–257

Bakker TCM, Pomiankowski A (1995) The genetic basis of female mate preferences. J Evol Biol 8:129–171

Baniel A, Cowlishaw G, Huchard E (2018) Jealous females? Female competition and reproductive suppression in a wild promiscuous primate. Proc R Soc Lond B 285:20181332

Basolo AL (1990) Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. Science 250:808–810

Beckers OM, Wagner WE (2013) Parasitoid infestation changes female mating preferences. Anim Behav 85:791–796

Blomqvist D, Andersson M, Küpper C, Cuthill IC, Kis J, Lanctot RB, Sandercock BK, Székely T, Wallander J, Kempenaers B (2002) Genetic similarity between mates and extra-pair parentage in three species of shorebirds. Nature 419:613–615

Blyton MDJ, Shaw RE, Peakall R, Lindenmayer DB, Banks SC (2016) The role of relatedness in mate choice by an arboreal marsupial in the presence of fine-scale genetic structure. Behav Ecol Sociobiol 70:313–321

Brooks R (2000) Negative genetic correlation between male sexual attractiveness and survival. Nature 406:67–70

Buchanan KL, Catchpole CK (2000) Song as an indicator of male parental effort in the sedge warbler. Proc R Soc Lond B 267:321–326

Buchanan KL, Spencer KA, Goldsmith AR, Catchpole CK (2003) Song as an honest signal of past developmental stress in the European starling *(Sturnus vulgaris)*. Proc R Soc Lond B 270:1149–1156

Burley NT, Foster VS (2006) Variation in female choice of mates: condition influences selectivity. Anim Behav 72:713–719

Candolin U (2003) The use of multiple cues in mate choice. Biol Rev 78:575–595

Candolin U, Reynolds JD (2001) Sexual signaling in the European bitterling: females learn the truth by direct inspection of the resource. Behav Ecol 12:407–411

Cant M, English S, Reeve H, Field J (2006) Escalated conflict in a social hierarchy. Proc R Soc Lond B 273:2977–2984

Charpentier MJE, Boulet M, Drea CM (2008) Smelling right: the scent of male lemurs advertises genetic quality and relatedness. Mol Ecol 17:3225–3233

Clarke FM, Miethe GH, Bennett NC (2001) Reproductive suppression in female Damaraland mole-rats *Cryptomys damarensis*: dominant control or self-restraint? Proc R Soc Lond B 268:899–909

Clutton-Brock TH (1989) Female transfer and inbreeding avoidance in social mammals. Nature 337:70–72

Clutton-Brock TH (1998) Reproductive skew, concessions and limited control. Trends Ecol Evol 13:288–292

Cockburn A, Osmond HL, Mulder RA, Green DJ, Double MC (2003) Divorce, dispersal and incest avoidance in the cooperatively breeding superb fairy-wren *Malurus cyaneus*. J Anim Ecol 72:189–202

Cooley JR, Marshall DC (2004) Threshold or comparisons: mate choice criteria and sexual selection in a periodical cicada, *Magicicada septendecim* (Hemiptera: Cicadidae). Behaviour 141:647–673

Cothran RD, Chapman K, Stiff AR, Relyea RA (2012) "Cryptic" direct benefits of mate choice: choosy females experience reduced predation risk while in precopula. Behav Ecol Sociobiol 66:905–913

Cummings ME, Larkins-Ford J, Reilly CRL, Wong RY, Ramsey M, Hofmann HA (2008) Sexual and social stimuli elicit rapid and contrasting genomic responses. Proc R Soc Lond B 275:393–402

Darwin C (1871) The descent of man and selection in relation to sex. Murray, London

David P, Bjorksten T, Fowler K, Pomiankowski A (2000) Condition-dependent signalling of genetic variation in stalk-eyed flies. Nature 406:186–188

Davies NB (2000) Multi-male breeding groups in birds: ecological causes and social conflict. In: Kappeler PM (Hrsg) Primate males: causes and consequences of variation in group composition. Cambridge Univ Press, Cambridge, S 11–20

Dugatkin LA (1992) Sexual selection and imitation: females copy the mate choice of others. Am Nat 139:1384–1389

Dugatkin LA, Godin JG (1992) Reversal of female mate choice by copying in the guppy *(Poecilia reticulata)*. Proc R Soc Lond B 249:179–184

Eberle M, Kappeler PM (2004) Selected polyandry: female choice and inter-sexual conflict in a small nocturnal solitary primate *(Microcebus murinus)*. Behav Ecol Sociobiol 57:91–100

Edward DA (2015) The description of mate choice. Behav Ecol 26:301–310

Evans JP, Zane L, Francescato S, Pilastro A (2003) Directional postcopulatory sexual selection revealed by artificial insemination. Nature 421:360–363

Ferkin HM (2018) Odor communication and mate choice in rodents. Biology 7:13

Fisher RA (1930) The genetical theory of natural selection. Clarendon, Oxford

Fisher DO, Double MC, Blomberg SP, Jennions MD, Cockburn A (2006) Post-mating sexual selection increases lifetime fitness of polyandrous females in the wild. Nature 444:89–92

Foerster K, Delhey K, Johnsen A, Lifjeld JT, Kempenaers B (2003) Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings. Nature 425:714–717

Forstmeier W, Kempenaers B, Meyer A, Leisler B (2002) A novel song parameter correlates with extra-pair paternity and reflects male longevity. Proc R Soc Lond B 269:1479–1485

Forstmeier W, Martin K, Bolund E, Schielzeth H, Kempenaers B (2011) Female extrapair mating behavior can evolve via indirect selection on males. Proc Natl Acad Sci USA 108:10608–10613

Fox CW, Rauter CM (2003) Bet-hedging and the evolution of multiple mating. Evol Ecol Res 5:273–286

Gibson RM, Langen TA (1996) How do animals choose their mates? Trends Ecol Evol 11:468–470

Giesen A, Blanckenhorn WU, Schäfer MA (2017) Behavioural mechanisms of reproductive isolation between two hybridizing dung fly species. Anim Behav 132:155–166

Gil D, Gahr M (2002) The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. Trends Ecol Evol 17:133–141

Gilchrist JS (2006) Female eviction, abortion, and infanticide in banded mongooses *(Mungos mungo)*: implications for social control of reproduction and synchronized parturition. Behav Ecol 17:664–669

Grafen A (1990) Biological signals as handicaps. J Theor Biol 144:517–546

Green JP, Holmes AM, Davidson AJ, Paterson S, Stockley P, Beynon RJ, Hurst JL (2015) The genetic basis of kin recognition in a cooperatively breeding mammal. Curr Biol 25:2631–2641

Gross MR, Suk HY, Robertson CT (2007) Courtship and genetic quality: asymmetric males show their best side. Proc R Soc Lond B 274:2115–2122

Gwynne DT (2008) Sexual conflict over nuptial gifts in insects. Annu Rev Entomol 53:83–101

Hamilton WD, Zuk M (1982) Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? Science 218:384–387

Hare RM, Simmons LW (2019) Sexual selection and its evolutionary consequences in female animals. Biol Rev 94:929–956

Harten L, Prat Y, Ben Cohen S, Dor R, Yovel Y (2019) Food for sex in bats revealed as producer males reproduce with scrounging females. Curr Biol 29:1895–1900

Hebets EA, Wesson J, Shamble PS (2008) Diet influences mate choice selectivity in adult female wolf spiders. Anim Behav 76:355–363

Higgie M, Chenoweth S, Blows MW (2000) Natural selection and the reinforcement of mate recognition. Science 290:519–521

Hine E, McGuigan K, Blows MW (2011) Natural selection stops the evolution of male attractiveness. Proc Natl Acad Sci USA 108:3659–3664

Hodge SJ, Bell MBV, Cant MA (2011) Reproductive competition and the evolution of extreme birth synchrony in a cooperative mammal. Biol Lett 7:54–56

Horváthová T, Nakagawa S, Uller T (2012) Strategic female reproductive investment in response to male attractiveness in birds. Proc R Soc Lond B 279:163–170

Hosken DJ, Taylor ML, Hoyle K, Higgins S, Wedell N (2008) Attractive males have greater success in sperm competition. Curr Biol 18:R553–R554

Huchard E, Raymond M, Benavides J, Marshall H, Knapp L, Cowlishaw G (2010) A female signal reflects MHC genotype in a social primate. BMC Evol Biol 10:e96

Huchard E, Baniel A, Schliehe-Diecks S, Kappeler PM (2013) MHC-disassortative mate choice and inbreeding avoidance in a solitary primate. Mol Ecol 22:4071–4086

Ihle M, Kempenaers B, Forstmeier W (2015) Fitness benefits of mate choice for compatibility in a socially monogamous species. PLoS Biol 13:e1002248

Immelmann K (1972) Sexual and other long-term aspects of imprinting in birds and other species. Adv Stud Behav 4:147–174

Iwasa Y, Pomiankowski A, Nee S (1991) The evolution of costly mate preferences: the handicap principle. Evolution 45:1431–1442

Jennions MD, Petrie M (2000) Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. Biol Rev 75:21–64

Johnsen A, Andersen V, Sunding C, Lifjeld JT (2000) Female bluethroats enhance offspring immunocompetence through extra-pair copulations. Nature 406:296–299

Johnstone RA (2000) Models of reproductive skew: a review and synthesis. Ethology 106:5–26

Johnstone RA, Cant MA (1999) Reproductive skew and the threat of eviction: a new perspective. Proc R Soc Lond B 266:275–279

Kavaliers M, Fudge MA, Colwell DD, Choleris E (2003) Aversive avoidance responses of female mice to the odors of males infected with an ectoparasite and the effects of prior familiarity. Behav Ecol Sociobiol 54:423–430

Kekäläinen J, Evans JP (2018) Gamete-mediated mate choice: towards a more inclusive view of sexual selection. Proc R Soc Lond B 285:20180836

Kempenaers B, Schlicht E (2010) Extra-pair behaviour. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 359–411

Keyser AJ, Hill GE (2000) Structurally based plumage coloration is an honest signal of male quality in male blue grosbeaks. Behav Ecol 11:202–209

Kokko H, Johnstone RA (1999) Social queuing in animal societies: a dynamic model of reproductive skew. Proc R Soc Lond B 266:571–578

Künzler R, Bakker TCM (2000) Pectoral fins and paternal quality in sticklebacks. Proc R Soc Lond B 267:999–1004

Langerhans RB, Anderson CM, Heinen-Kay JL (2016) Causes and consequences of genital evolution. Integr Comp Biol 56:741–751

Laubu C, Dechaume-Moncharmont F-X, Motreuil S, Schweitzer C (2016) Mismatched partners that achieve postpairing behavioral similarity improve their reproductive success. Sci Adv 2:e1501013

Lebigre C, Alatalo RV, Siitari H (2010) Female-biased dispersal alone can reduce the occurrence of inbreeding in black grouse *(Tetrao tetrix)*. Mol Ecol 19:1929–1939

Leinders-Zufall T, Brennan P, Widmayer P, Chandramani SP, Maul-Pavicic A, Jäger M, Li X-H, Breer H, Zufall F, Boehm T (2004) MHC class I peptides as chemosensory signals in the vomeronasal organ. Science 306:1033–1037

Lemmon EM (2009) Diversification of conspecific signals in sympatry: geographic overlap drives multidimensional reproductive character displacement in frogs. Evolution 63:1155–1170

Lemmon EM, Lemmon AR (2010) Reinforcement in chorus frogs: lifetime fitness estimates including intrinsic natural selection and sexual selection against hybrids. Evolution 64:1748–1761

Lihoreau M, Zimmer C, Rivault C (2007) Kin recognition and incest avoidance in a group-living insect. Behav Ecol 18:880–887

Linsenmair KE (1987) Kin recognition in subsocial arthropods, in particular in the desert isopod *Hemilepistus reaumuri*. In: Fletcher DJC, Michener CD (Hrsg) Kin Recognition in Animals. John Wiley, New York, S 121–208

Maan ME, Seehausen O, Söderberg L, Johnson L, Ripmeester EA, Mrosso HD, Taylor MI, van Dooren TJ, van Alphen JJ (2004) Intraspecific sexual selection on a speciation trait, male coloration, in the Lake Victoria cichlid, *Pundamilia nyererei*. Proc R Soc Lond B 271:2445–2452

Machnik P, Kramer B (2008) Female choice by electric pulse duration: attractiveness of the males' communication signal assessed by female bulldog fish, *Marcusenius pongolensis* (Mormyridae, Teleostei). J Exp Biol 211:1969–1977

Mateo JM, Johnston RE (2000) Kin recognition and the ‚armpit effect': evidence of self-referent phenotype matching. Proc R Soc Lond B 267:695–700

Mays HL Jr, Hill GE (2004) Choosing mates: good genes versus genes that are a good fit. Trends Ecol Evol 19:554–559

Mays HL Jr, Albrecht T, Liu M, Hill G (2008) Female choice for genetic complementarity in birds: a review. Genetica 134:147–158

McComb KE (1991) Female choice for high roaring rates in red deer, *Cervus elaphus*. Anim Behav 41:79–88

Mendelson TC, Shaw KL (2012) The (mis)concept of species recognition. Trends Ecol Evol 27:421–427

Milinski M, Bakker TCM (1990) Female sticklebacks use male coloration in mate choice and hence avoid parasitized males. Nature 344:330–333

Milinski M, Bakker TCM (1992) Costs influence sequential mate choice in sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. Proc R Soc Lond B 250:229–233

Miller GT, Pitnick S (2002) Sperm-female coevolution in *Drosophila*. Science 298:1230–1233

Møller AP (1992) Female swallow preference for symmetrical male sexual ornaments. Nature 357:238–240

Møller AP, Jennions MD (2001) How important are direct fitness benefits of sexual selection? Naturwissenschaften 88:401–415

Muller K, Arenas L, Thiéry D, Moreau J (2016) Direct benefits from choosing a virgin male in the European grapevine moth, *Lobesia botrana*. Anim Behav 114:165–172

Murphy CG (2012) Simultaneous mate-sampling by female barking treefrogs *(Hyla gratiosa)*. Behav Ecol 23:1162–1169

Neelon DP, Rodríguez RL, Höbel G (2019) On the architecture of mate choice decisions: preference functions and choosiness are distinct traits. Proc R Soc Lond B 286:20182830

Noble DWA, Keogh JS, Whiting MJ (2013) Multiple mating in a lizard increases fecundity but provides no evidence for genetic benefits. Behav Ecol 24:1128–1137

Nonacs P, Hager R (2011) The past, present and future of reproductive skew theory and experiments. Biol Rev 86:271–298

Parker GA, Birkhead TR (2013) Polyandry: the history of a revolution. Philos Trans R Soc Lond B 368:20120335

Penn DJ (2002) The scent of genetic compatibility: sexual selection and the major histocompatibility complex. Ethology 108:1–21

Penn DJ, Frommen JG (2010) Kin recognition: an overview of conceptual issues, mechanisms and evolutionary theory. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 55–85

Penn DJ, Potts WK (1998a) Chemical signals and parasite-mediated sexual selection. Trends Ecol Evol 13:391–396

Penn DJ, Potts WK (1998b) MHC-disassortative mating preferences reversed by cross-fostering. Proc R Soc Lond B 265:1299–1306

Penn DJ, Potts WK (1999) The evolution of mating preferences and major histocompatibility genes. Am Nat 153:145–164

Pilastro A, Benetton S, Bisazza A (2003) Female aggregation and male competition reduce costs of sexual harassment in the mosquitofish *Gambusia holbrooki*. Anim Behav 65:1161–1167

Pillay N (2002) Father-daughter recognition and inbreeding avoidance in the striped mouse, *Rhabdomys pumilio*. Mammal Biol 67:212–218

Pischedda A, Stewart AD, Little MK, Rice WR (2011) Male genotype influences female reproductive investment in *Drosophila melanogaster*. Proc R Soc Lond B 278:2165–2172

Pizzari T (2003) Food, vigilance, and sperm: the role of male direct benefits in the evolution of female preference in a polygamous bird. Behav Ecol 14:593–601

Pryke SR, Andersson S (2002) A generalized female bias for long tails in a short-tailed widowbird. Proc R Soc Lond B 269:2141–2146

Raveh S, Sutalo S, Thonhauser KE, Thoß M, Hettyey A, Winkelser F, Penn DJ (2014) Female partner preferences enhance offspring ability to survive an infection. BMC Evol Biol 14:14

Real L (1990) Search theory and mate choice. I. Models of single-sex discrimination. Am Nat 136:376–404

Rendall D (2004) ‚Recognizing' kin: mechanisms, media, minds, modules, and muddles. In: Chapais B, Berman CM (Hrsg) Kinship and behavior in primates. Oxford Univ Press, Oxford, S 295–316

Robertson JGM (1990) Female choice increases fertilization success in the Australian frog, *Uperolia laevigata*. Anim Behav 39:639–645

Ryan MJ, Cummings ME (2013) Perceptual biases and mate choice. Ann Rev Ecol Evol Syst 44:437–459

Ryan MJ, Rand AS (1993) Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication. Evolution 47:647–657

Sakaluk SK (2000) Sensory exploitation as an evolutionary origin to nuptial food gifts in insects. Proc R Soc Lond B 267:339–343

Saltzman W, Schultz-Darken NJ, Abbott DH (1996) Behavioural and endocrine predictors of dominance and tolerance in female common

marmosets, *Callithrix jacchus*. Anim Behav 51:657–674

Sauer KP, Lubjuhn T, Sindern J, Kullmann H, Kurtz J, Epplen C, Epplen JT (1998) Mating system and sexual selection in the scorpionfly *Panorpa vulgaris* (Mecoptera: Panorpidae). Naturwissenschaften 85:219–228

Scheuber H, Jacot A, Brinkhof MWG (2003) Condition dependence of a multicomponent sexual signal in the field cricket *Gryllus campestris*. Anim Behav 65:721–727

Scheuber H, Jacot A, Brinkhof MWG (2004) Female preference for multiple condition-dependent components of a sexually selected signal. Proc R Soc Lond B 271:2453–2457

Seehausen O et al (2008) Speciation through sensory drive in cichlid fish. Nature 455:620–626

Simmons LW, Thomas ML, Simmons FW, Zuk M (2013) Female preferences for acoustic and olfactory signals during courtship: male crickets send multiple messages. Behav Ecol 24:1099–1107

Slagsvold T, Hansen BT, Johannessen LE, Lifjeld JT (2002) Mate choice and imprinting in birds studied by cross-fostering in the wild. Proc R Soc Lond B 269:1449–1455

Slatyer RA, Mautz BS, Backwell PRY, Jennions MD (2012) Estimating genetic benefits of polyandry from experimental studies: a meta-analysis. Biol Rev 87:1–33

Stockley P (2003) Female multiple mating behaviour, early reproductive failure and litter size variation in mammals. Proc R Soc Lond B 270:271–278

Stockley P, Bro-Jørgensen J (2010) Female competition and its evolutionary consequences in mammals. Biol Rev 86:341–366

Swaddle JP, Cuthill IC (1994) Preference for symmetric males by female zebra finches. Nature 367:165–166

Thornhill R (1983) Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. Am Nat 122:765–788

Thornhill R, Møller AP (1998) The relative importance of size and symmetry in sexual selection. Behav Ecol 9:546–551

Tibbetts EA, Dale J (2004) A socially enforced signal of quality in a paper wasp. Nature 432:218–222

Toews DPL, Taylor SA, Vallender R, Brelsford A, Butcher BG, Messer PW, Lovette IJ (2016) Plumage genes and little else distinguish the genomes of hybridizing warblers. Curr Biol 26:2313–2318

Tregenza T, Wedell N (2002) Polyandrous females avoid costs of inbreeding. Nature 415:71–73

Trillmich F (1983) The mating system of the marine iguana *Amblyrhynchus cristatus*. Z Tierpsychol 63:141–172

Uy JAC, Patricelli GL, Borgia G (2000) Dynamic mate-searching tactic allows female satin bowerbirds *Ptilonorhynchus violaceus* to reduce searching. Proc R Soc Lond B 267:251–256

Vedenina VY, von Helversen O (2003) Complex courtship in a bimodal grass-hopper hybrid zone. Behav Ecol Sociobiol 54:44–54

Veiga JP (2004) Replacement female house sparrows regularly commit infanticide: gaining time or signaling status? Behav Ecol 15:219–222

Waser PM, De Woody JA (2006) Multiple paternity in a philopatric rodent: the interaction of competition and choice. Behav Ecol 17:971–978

Welch AM, Semlitsch RD, Gerhardt HC (1998) Call duration as an indicator of genetic quality in male gray tree frogs. Science 280:1928–1930

Wilkinson GS, Reillo PR (1994) Female choice response to artificial selection on an exaggerated male trait in a stalk-eyed fly. Proc R Soc Lond B 255:1–6

Wilson N, Tubman SC, Eady PA, Robertson GW (1997) Female genotype affects male success in sperm competition. Proc R Soc Lond B 264:1491–1495

Witte C, Ueding K (2003) Sailfin molly females *(Poecilia latipinna)* copy the rejection of a male. Behav Ecol 14:389–395

Yamazaki K, Boyse EA, Mike V, Thaler HT, Mathieson BJ, Abbott J, Boyse J, Zayas ZA, Thomas L (1976) Control of mating preferences in mice by genes in the major histocompatibility complex. J Exp Med 144:1324–1335

Young AJ, Carlson AA, Monfort SL, Russell AF, Bennett NC, Clutton-Brock TH (2006) Stress and the suppression of subordinate reproduction in cooperatively breeding meerkats. Proc Natl Acad Sci USA 103:12005–12010

Zahavi A (1975) Mate selection – a selection for handicap. J theoret Biol 53:205–214

Zala SM, Potts WK, Penn DJ (2004) Scent-marking displays provide honest signals of health and infection. Behav Ecol 15:338–344

Jungenaufzucht und Entwicklung

Inhaltsverzeichnis

11 Elterliche Fürsorge – 271

12 Entwicklung und Kontrolle des Verhaltens – 319

Um erfolgreich Kopien der eigenen Gene in die nächste Generation zu bringen, reicht es nicht, erfolgreich zu überleben und einen Fortpflanzungspartner zu finden. Wenn nämlich die eigenen Nachkommen nicht überleben und geschlechtsreif werden, erzielen die betreffenden Individuen trotzdem keinen Fitnessgewinn. Eltern können aber Zeit und Energie investieren, um die Überlebenschancen ihrer Nachkommen zu verbessern. Die Art und Quantität der elterlichen Fürsorge werden dabei maßgeblich von Kosten-Nutzen-Aspekten, der Life History und dem Geschlecht des Elters bestimmt. In diesem Kontext existieren auch evolutionäre Konflikte zwischen Eltern und Nachkommen. Die frühe Phase der Entwicklung bis zum Erreichen der Geschlechtsreife stellt außerdem einen wichtigen und prägenden Lebensabschnitt dar, in dem sich Fragen zur Entwicklung und Kontrolle des Verhaltens stellen. In den folgenden Kapiteln werden diese Themen, welche die Jungtiere und ihr Verhalten betreffen, besprochen.

Elterliche Fürsorge

Weibliche Schopfmakaken kümmern sich alleine bis zu zwei Jahre lang um ihr einzelnes Jungtier. (Quelle: Antje Engelhardt)

© Springer-Verlag GmbH Deutschland, ein Teil von Springer Nature 2020
P. M. Kappeler, *Verhaltensbiologie,* https://doi.org/10.1007/978-3-662-60546-2_11

Inhaltsverzeichnis

11.1 Fürsorge und Life History – 278

11.2 Who cares? Geschlechtsspezifische Fürsorge – 282

11.3 Fürsorge, Investition und Konflikt – 288
11.3.1 Sexueller Konflikt über elterliche Investition – 288
11.3.2 Eltern-Kind-Konflikt – 292
11.3.3 Geschwisterkonflikt – 303
11.3.4 Brutparasitismus – 304

11.4 Fürsorge und Kooperation – 306
11.4.1 Eusozialität und reproduktiver Altruismus – 307
11.4.2 Helfersysteme – 311

11.5 Zusammenfassung – 318

Literatur – 319

11.1 Fürsorge und Life History

11

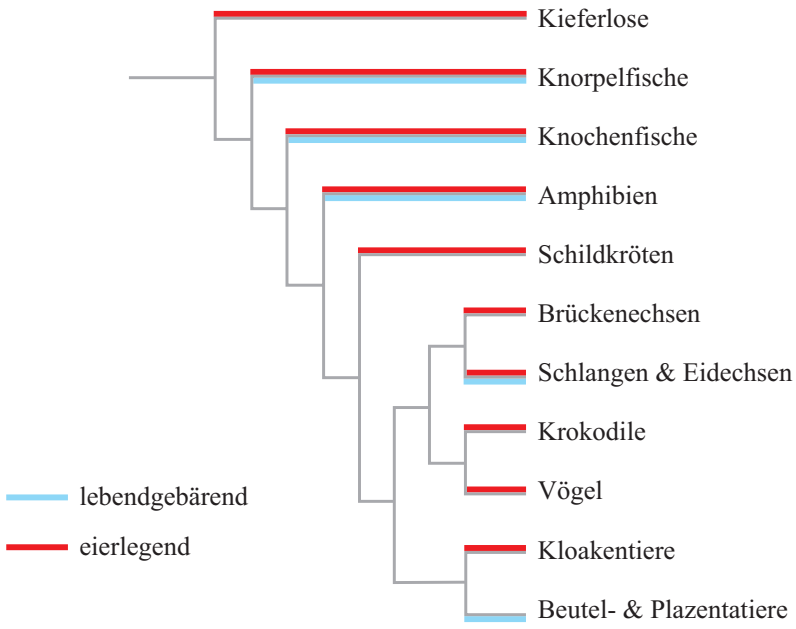
Elterliche Fürsorge *(parental care)* ist definiert als jegliche Aktivität eines Elters, die zur Erhöhung der Fitness seiner Nachkommen beiträgt (Clutton-Brock 1991). Diese Fürsorge kann schon vor der Geburt beginnen, indem ein Nest oder eine Höhle angelegt wird, wo die Eier oder Nachkommen heranwachsen. Bei der Fortpflanzung können Mütter durch die Produktion von möglichst großen, nährstoffreichen Eiern oder großen lebend geborenen Jungen deren Entwicklungs- und Überlebenschancen positiv beeinflussen. Dieser Aspekt der Brutfürsorge ist als einziger unabhängig vom Verhalten; vielmehr handelt es sich um eine grundlegende Life-History-Entscheidung, welche die Anzahl und Größe der Nachkommen betrifft (► Abschn. 3.2). Die Versorgung der Eier bzw. der sich entwickelnden Jungtiere mit Nährstoffen stellt eine weitere Variable der Brutpflege dar. Schließlich sind manche Jungtiere nach dem Schlüpfen oder nach der Geburt noch so unselbständig, dass ihr Überleben entscheidend von elterlicher Versorgung abhängt. Ob und welche Form elterlicher Fürsorge stattfindet, hängt vom Verhältnis der damit zusammenhängenden Vor- und Nachteile ab. Die Vorteile der Fürsorge bestehen aus positiven Effekten auf Überleben, Wachstum und Fortpflanzungserfolg der Nachkommen. Die somatischen und ökologischen Kosten der Fürsorge können sich in Form von reduzierter Überlebenswahrscheinlichkeit, reduzierter Fekundität bei der nächsten Fortpflanzung sowie reduzierter Fitness der nächsten Nachkommen niederschlagen. Die Höhe dieser Kosten hängt stark von aktuellen Umweltbedingungen und der Verfassung des betreffenden Elters ab. Verschiedene Tiergruppen und Arten sowie Geschlechter und Individuen unterscheiden sich bezüglich Form und Intensität der Fürsorge in vielfacher Hinsicht.

Ob und wie Eltern sich um ihre Brut kümmern, ist wesentlich von mehreren Life-History-Merkmalen und Aspekten des Bauplans bestimmt (Klug und Bonsall 2010). Generell ist das Vorkommen elter-

licher Fürsorge generell negativ mit der Zahl der Jungen korreliert. Arten, die viele Junge pro Fortpflanzungsereignis produzieren, kümmern sich nicht weiter um diese, wohingegen Fürsorge regelmäßig in Arten mit vergleichsweise geringen Nachkommenzahlen zu finden ist. Die Formen elterlicher Fürsorge unterscheiden sich am deutlichsten zwischen Mitgliedern höherer Taxa; vor allem zwischen Stämmen und Klassen.

Bestimmte Formen der Fürsorge sind nur möglich, weil sie mit dem Bauplan der betreffenden Gruppe festgelegt sind. Es ist aber nicht die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Gruppe per se, die von Bedeutung ist, da manche relevanten Merkmale mehrfach unabhängig entstanden sind. Die Geburt lebender Nachkommen (Viviparie), die wichtige Konsequenzen für die Notwendigkeiten und Möglichkeiten elterlicher Fürsorge hat, ist beispielsweise mehrfach unabhängig entstanden (◘ Abb. 11.1): zehnmal bei Knorpelfischen, zwölfmal bei Knochenfischen, einmal bei Amphibien, zweimal bei Säugern und über hundertmal bei Schlangen und Eidechsen (Reynolds et al. 2002). Ein anderes Beispiel liefern Säugetiere, die obligate mütterliche Fürsorge in Form von Laktation besitzen, welche aber auch ein definierendes Merkmal der Säuger darstellt. Lediglich eine Springspinne *(Toxeus magnus)* versorgt ihre Nachkommen ebenfalls mit einer milchartigen Sekretion (Chen et al. 2018).

Ein Merkmal, das Unterschiede zwischen Taxa in der Art und Intensität der elterlichen Fürsorge beeinflusst, betrifft den Entwicklungszustand der Nachkommen bei der körperlichen Trennung von der Mutter. Die ursprünglichste Form der Fortpflanzung besteht darin, Eier zu legen **(Oviparie),** die intern oder extern befruchtet werden. Während der Embryonalentwicklung ernähren sich die Jungen von Eidotter. Ovipare Tiere, also Vögel sowie die meisten Reptilien,



◘ Abb. 11.1 Ob Eier gelegt oder lebende Junge geboren werden, hat wichtige Konsequenzen für die Möglichkeit und Notwendigkeit elterlicher Fürsorge. An einem schematischen Stammbaum der Wirbeltiere ist zu erkennen, dass Viviparie mehrfach unabhängig entstanden ist. (Viviparie: *blaue Linie,* Oviparie: *rote Linie*)

Amphibien, Fische und Wirbellosen, können die Qualität ihres Nachwuchses im Wesentlichen durch die Vergrößerung der Ei- bzw. Dottergröße erhöhen (Bernardo 1996). Die relative Eigröße variiert dabei stark zwischen Arten, aber auch zwischen Individuen und innerhalb von Gelegen. So wurde beim schwarzhörnigen Totengräber *(Nicrophorus vespilloides)* gezeigt, dass Variation in der Eigröße positiv mit der Entwicklungsgeschwindigkeit, Größe und Überlebensrate der Jungen korreliert; und zwar unabhängig von deren Bettelverhalten (Mäenpää und Smiseth 2017). Selbst Variation in Bestandteilen der Eier kann zu messbaren Fitnesskonsequenzen führen: Bei Vögeln beeinflussen nämlich variable Dosen von mütterlichen Androgenen im Dotter Verhalten, Wachstum, Immunfunktion und Überleben der Jungen (Groothius et al. 2005). Mütter können auch über variables Legeverhalten elterliche Fürsorge zeigen: *Drosophila*-Weibchen, die parasitäre Wespen sehen, legen ihre Eier in vergorene Früchten, in denen die Larven vor den Parasiten geschützt sind (Kacsoh et al. 2013). Schließlich ist der Ort der Eiablage und das Vorkommen elterlicher Fürsorge nicht unabhängig: Amphibien, die ihre Eier an Land legen, beschützen ihre Gelege häufiger und länger als Arten, die aquatisch laichen (Vági et al. 2019).

Bei Arten mit **Ovoviviparie** entwickeln sich die Eier im Körper der Mutter nach interner Fertilisation, und die Jungtiere schlüpfen im Mutterleib oder kurz nach der Eiablage. Ovovivipare Arten, zu denen manche Spinnen und Insekten, viele Echinodermen, die meisten Knorpelfische sowie manche Knochenfische und Reptilien gehören, sind also durch vergleichsweise höhere mütterliche Investition in den Nachwuchs charakterisiert. Der Unterschied zur **Viviparie,** bei der die Nachkommen nach interner Befruchtung komplett im Mutterleib heranwachsen und lebend geboren werden (◘ Abb. 11.2), ist nicht immer ganz einfach zu erkennen, wenn man nur den

◘ **Abb. 11.2** Australische Tannenzapfenechsen *(Tiliqua rugosa)* repräsentieren eine der zahlreichen Reptiliengruppen, bei denen Viviparie entstanden ist. Hier ist ein Weibchen mit ihren Neugeborenen zu sehen. (Quelle: Dale Burzacott)

Zeitpunkt um die Geburt herum betrachtet. Ovovivipare Jungtiere sind allerdings ausschließlich auf die im Dotter enthaltene Energie angewiesen, wohingegen vivipare Junge über eine Plazenta direkt mit Nährstoffen versorgt werden. Die Theria und manche Haie sind demnach die einzigen plazentalen Viviparen; alle anderen lebendgebärenden Arten sind ovovivipar.

Über die **Evolution von (Ovo-)Viviparie** und die damit assoziierten Anpassungen gibt es zwei Hypothesen. Eine Hypothese fokussiert auf die elterliche Fitness. Demnach ist Viviparie entstanden, weil die Überlebenschancen der Nachkommen durch den zusätzlichen Schutz aufgrund des längeren Verbleibes im mütterlichen Körper verbessert werden (Clutton-Brock 1991). Dies ist vor allem dann von Vorteil, wenn unvorteilhafte abiotische Bedingungen herrschen (z. B. extreme Temperatur, osmotischer Stress, Trockenheit) oder Prädations- und Parasitenrisiko hoch sind. Eine zweite Hypothese betont die Interessen der Jungen (Crespi und Semeniuk 2004); speziell deren Vorteile in ihrem Konflikt mit den Müttern (► Abschn. 11.3) bei viviparen Wirbeltieren. Diese Vorteile bestehen darin, dass

sie die riskante Eiphase vermeiden und bei der Geburt vergleichsweise groß und aktiv sind. Insbesondere haben Jungtiere bei histophagen (Embryo ernährt sich von mütterlichen Sekretionen) und plazentalen (Nährstofftransfer über eine Plazenta) Arten die Möglichkeit, die mütterliche Physiologie durch die Abgabe von Hormonen und anderen Wirkstoffen zu ihrem Vorteil zu manipulieren (Pollux et al. 2014). Die Nachteile der Viviparie tragen dagegen die Mütter: Fortbewegung wird energetisch teurer, Auffälligkeit gegenüber Räubern nimmt zu, Fluchtgeschwindigkeiten sind reduziert und die Fekundität ist limitiert. Die Tatsache, dass Viviparie und verschiedene Formen der Plazentation so häufig unabhängig voneinander entstanden sind, kann so interpretiert werden, dass der Eltern-Kind-Konflikt in all diesen Fällen von den Jungen gewonnen wurde.

Eier und lebend geborene Jungtiere ermöglichen und benötigen teilweise unterschiedliche Formen der **Brutpflege,** wobei es aber auch große Variabilität zwischen den betreffenden Gruppen gibt. Die Eier der meisten Wirbellosen entwickeln sich beispielsweise ohne weiteres Zutun der Eltern, teilweise über Larven oder andere Zwischenformen, zu Adulten, wohingegen die Eier der Vögel konstant bebrütet werden müssen. Diese Form der elterlichen Fürsorge bei Vögeln wurde erst mit der Koevolution von Endothermie möglich (Farmer 2000), ein weiteres Beispiel dafür, wie stark die Art der Jungenfürsorge von Bauplanmerkmalen abhängt. Ähnliche Variation gibt es innerhalb der viviparen Arten. Die lebend geborenen Embryonen und Larven von Fischen benötigen von ihren Eltern keine Wärme oder Nahrung, wohingegen diese Zuwendungen für junge Säugetiere unersetzlich sind.

Bei (Ovo-)Viviparie wird die **Fekundität** der Weibchen dadurch begrenzt, dass alle Nachkommen im Körper der Mutter Platz finden müssen. Dementsprechend ist die durchschnittliche Anzahl der möglichen Nachkommen bei Arten mit Oviparie höher, wohingegen deren Größe geringer ist. Dieser Zwang erklärt die Tendenz, dass das Ausmaß an elterlicher Fürsorge negativ mit der Zahl der Nachkommen und positiv mit der Eigröße korreliert (Clutton-Brock 1991).

Eine weitere Variable in der Bedürftigkeit der Jungen betrifft deren Entwicklungszustand bei der Geburt bzw. nach dem Schlüpfen. Unabhängig davon, ob sie ovipar oder vivipar sind, gibt es bei Vögeln und Säugetieren eine Unterscheidung zwischen **Nesthockern** und **Nestflüchtern.** Erstere sind zunächst völlig hilflos, teilweise mit noch geschlossenen Augen und Ohren ausgestattet, und thermoregulatorisch noch nicht autark, wohingegen Nestflüchter so weit entwickelt sind, dass sie sich sofort selbständig bewegen und ernähren können (◘ Abb. 3.10). An die elterliche Fürsorge stellen diese beiden Typen von Jungtieren völlig unterschiedliche Ansprüche. Nesthocker sind zunächst komplett auf elterliche Fürsorge angewiesen, bei Säugetieren vor allem in Form von Milch und Wärme, wohingegen Nestflüchter rasch damit beginnen, zusätzlich feste Nahrung zu sich zu nehmen. Trotzdem haben Mütter von nestflüchtenden Jungen nicht unbedingt geringere energetische Kosten der Laktation (Künkele und Trillmich 1997).

Elterliche Fürsorge ist dort entstanden, wo widrige Umweltbedingungen, hohes Prädationsrisiko oder starke Konkurrenz mit adulten Artgenossen die Vorteile der Fürsorge besonders wertvoll machen (Clutton-Brock 1991). Unter diesen Bedingungen wird die Größe der Eier erhöht, finden die Übergänge zum Lebendgebären statt, werden die Eier bewacht und die Jungen gefüttert. Eng damit verbunden sind Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit und der relativen Dauer einzelner Lebensphasen. Eine Theorie geht davon aus, dass die Zeit in der gefährlichsten Entwicklungsstufe minimiert wird, so dass Life Histories

mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten letztendlich Unterschiede in altersabhängigen Mortalitätsraten zugrunde liegen (► Abschn. 3.2). Nah miteinander verwandte Arten, die sich in ihrem Fürsorgeverhalten unterscheiden, sind besonders dazu geeignet, diese kausalen Zusammenhänge aufzudecken, da nur so möglichst viele andere Merkmale des Bauplans bei Vergleichen konstant gehalten werden. So produzieren Meerschweinchen (*Cavia* spp.) zum Beispiel für kleine Nagetiere außergewöhnlich wenige und weitentwickelte Jungtiere, die relativ rasch geschlechtsreif werden und wenig elterliche Fürsorge benötigen (Laurien-Kehnen und Trillmich 2003). Diese Besonderheit ihrer Life History lässt sich in der Tat auf vergleichsweise hohe Mortalitätsraten der Adulten zurückführen (Kraus et al. 2005).

11.2 Who cares? Geschlechtsspezifische Fürsorge

Bei der Klassifizierung von Arten in Bezug auf elterliche Fürsorge betrifft die grundlegendste Unterscheidung die zwischen Arten mit und ohne Fürsorge. Wenn elterliche Fürsorge geleistet wird, kann dies nur durch die Mutter, nur durch den Vater oder durch beide Eltern gemeinsam erfolgen. In manchen Arten beteiligen sich zudem Nichteltern an der Fürsorge von fremden Jungen. Welche Form der Fürsorge findet sich bei welchen Taxa und welche Faktoren erklären diese Variabilität?

Uniparentale Fürsorge sollte generell dann entstehen, wenn ein Elternteil den anderen verlassen kann, ohne dadurch die Fitness der gemeinsamen Jungen allzu sehr zu beeinträchtigen. Prinzipiell sollte ein Elter den anderen auch nur verlassen, wenn es weitere Paarungsgelegenheiten gibt und so der individuelle Fortpflanzungserfolg weiter erhöht werden kann. Theoretische Modellierungen zeigten aber auch, dass unterschiedliche Verhältnisse geschlechtsspezifischer Kosten und Vorteile der Fürsorge unabhängig von Sicherheit der Elternschaft und alternativen Fortpflanzungsgelegenheiten zu uniparentaler Fürsorge führen können (McNamara und Wolf 2015). Welcher Elternteil den anderen sitzen lässt, hängt primär von der **Art der Fertilisation** und dem Zeitpunkt der Eiablage ab. Wenn die Fertilisation intern erfolgt, verstreicht notwendigerweise eine bestimmte Zeitspanne, bis die Eier oder die Jungen den Körper der Mutter verlassen, in der das Männchen kein Fürsorgeverhalten zeigen kann. In dieser Situation ist es für Männchen möglich, Weibchen zu verlassen und sich nach weiteren Paarungsgelegenheiten umzusehen. In diesem Fall fällt die Last der elterlichen Fürsorge allein auf das Weibchen. Bei externer Fertilisation sind die Rollen zwischen den Geschlechtern prinzipiell vertauscht. In diesem Fall erfolgt die Eiablage vor der Fertilisation, so dass hier die Weibchen die Option besitzen, das Männchen mit den Eiern zurückzulassen. Neben diesen Zwängen des Bauplans kann es aber auch Geschlechtsunterschiede in Fortpflanzungsstrategien und Wiederverpaarungsgelegenheiten sowie im Kosten-Nutzen-Verhältnis der Fürsorge geben, die das Verhalten der beiden Geschlechter mit beeinflussen (Alonzo 2010). **Biparentale Fürsorge** ist dementsprechend dann zu erwarten, wenn die Jungen mehr Fürsorge benötigen als von einem Elter zu leisten ist oder wenn es keine weiteren aktuellen alternativen Paarungsgelegenheiten gibt und es für beide Eltern daher vorteilhaft ist, sich um den aktuellen Nachwuchs zu kümmern.

Eine interessante evolutionäre Frage in diesem Zusammenhang betrifft die **evolutionären Übergänge** zwischen den verschiedenen Formen elterlicher Fürsorge. Wenn man annimmt, dass die Abwesenheit von Fürsorge ursprünglich ist, stellt sich die Frage, ob alle Übergänge zu anderen Zuständen gleich wahrscheinlich sind bzw.

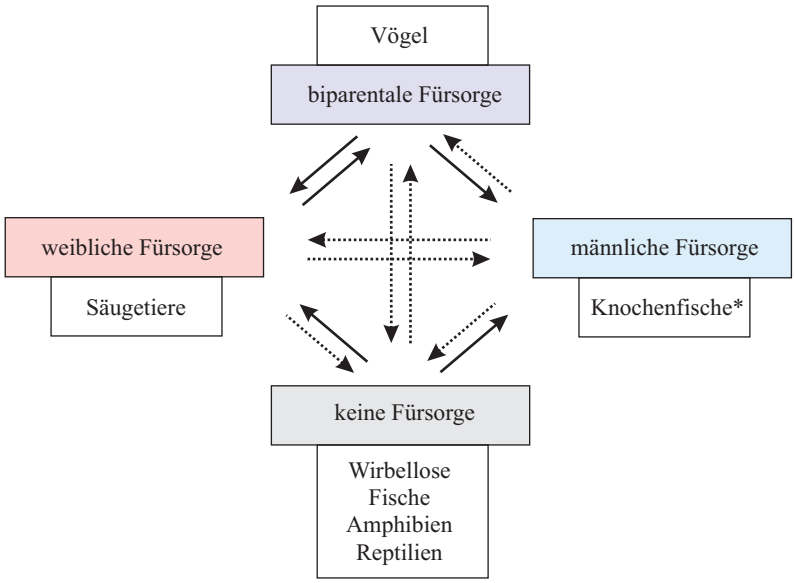


Abb. 11.3 In Bezug auf elterliche Fürsorge lassen sich vier Kategorien unterscheiden: Arten ohne Fürsorge, rein väterliche, rein mütterliche oder biparentale Fürsorge. Zwischen diesen Zuständen sind theoretisch zwölf evolutionäre Übergänge möglich. Insgesamt sind aber nur fünf Übergänge regelmäßig verwirklicht *(durchgehende Pfeile)*, wobei manche Übergänge gruppenspezifisch sind. Die anderen Übergänge *(gestrichelte Pfeile)* sind extrem selten oder treten gar nicht auf. Die vier Kategorien elterlicher Fürsorge sind ungleichmäßig über die Großgruppen des Tierreichs verteilt. Angedeutet ist jeweils die modale Häufigkeit der Fürsorgeform. (Bei Knochenfischen ist „keine Fürsorge" numerisch am häufigsten; wenn doch Fürsorge auftritt, ist allerdings rein väterliche Fürsorge am weitesten verbreitet)

welche Faktoren den Gang der Evolution in die eine oder andere Richtung beeinflusst haben. Insgesamt gibt es theoretisch zwischen den vier Zuständen (keine, männliche, weibliche, biparentale Fürsorge) insgesamt zwölf mögliche Übergänge (Abb. 11.3). Aus der Beobachtung, dass scheinbar nicht alle Übergänge verwirklicht sind, sowie aus der genaueren Betrachtung, welche Übergänge in welchen Taxa verwirklicht sind, lassen sich geschlechtsspezifische Determinanten des Fürsorgeverhaltens in den verschiedenen taxonomischen Gruppen ableiten (Reynolds et al. 2002).

Die Vielfalt der Life-History-Anpassungen und ihre Beziehung für das Fürsorgeverhalten ist bei den zahlreichen Wirbellosen noch unvollständig erforscht. Die große Mehrzahl der Arten legt mutmaßlich relativ viele Eier und kümmert sich nicht weiter um das Schicksal der sich daraus entwickelnden Nachkommen. Bei manchen Taxa werden die Eier von den Müttern zumindest mit Substrat bedeckt oder anderweitig geschützt; andere bewachen und pflegen die Gelege oder sie legen ihre Eier in Früchte oder andere Tiere, von denen sich die sich entwickelnden Jungen ernähren. Lebendgeburten sind unter den Arthropoden vor allem bei Zweiflüglern *(Diptera)* häufig. Bei mehreren Echinodermen und Mollusken werden ebenfalls lebende Junge geboren und anschließend mit Nahrung versorgt oder in anderer Weise umsorgt.

Wenn bei Insekten elterliche Fürsorge auftritt, wird sie zumeist von Weibchen geleistet (Gilbert und Manica 2010); vermutlich weil interne Fertilisation weit verbreitet ist. Exklusive väterliche Fürsorge ist aber auch mehrfach bei Arten entstanden, deren Vorfahren kein Fürsorgeverhalten

hatten; möglicherweise aufgrund von weiblichen Präferenzen für Männchen, die Gelege bewachen. Biparentale Fürsorge entstand bei Insekten dadurch, dass – ausgehend von Vorfahren mit mütterlicher Fürsorge – sich Männchen ebenfalls beteiligten. Biparentale Fürsorge findet man vor allem bei Arten, die für ihren Nachwuchs Nester bauen und bewachen, zum Beispiel bei einer Wüstenassel (*Hemilepistus reaumuri*: Linsenmair und Linsenmair 1971) oder Totengräbern (*Nicrophorus* spp.), die Aas für ihre Jungen verteidigen (Eggert et al. 1998). Schließlich werden bei den zahlreichen staatenbildenden Hymenopteren die Bruten ebenfalls intensiv umsorgt und gefüttert; allerdings in vielen Fällen nicht von den Eltern, sondern von den Arbeiterinnen einer Kolonie, bei denen es sich um Geschwister der nachwachsenden Jungenkohorte handelt (► Abschn. 11.4).

Bei **Knochenfischen** gibt es in 80 % der Familien keine elterliche Fürsorge. Wenn sie stattfindet, ist väterliche Fürsorge am häufigsten. Externe Fertilisation, in Kombination mit Territorialität und hoher Vaterschaftssicherheit, haben vermutlich den Übergang zwischen fehlender und väterlicher Fürsorge erleichtert (Ah-King et al. 2005). Bei Blaukiemen-Sonnenbarschen (*Lepomis macrochirus,* ◘ Abb. 11.4) wurde die Bedeutung der Vaterschaftssicherheit für das väterliche Fürsorgeverhalten experimentell überprüft. Zum einen wurden Männchen, die mit laichbereiten Weibchen zusammen gehalten wurden, Satellitenmännchen (► Abschn. 9.2) in ihren Aquarien in durchsichtigen Behältern präsentiert, worauf sie, im Vergleich zu Kontrollen, weniger väterliche Fürsorge zeigten (Neff 2003). In ähnlicher Weise reagierten Männchen, denen ein Teil des Geleges gegen Eier, die von fremden Männchen befruchtet wurden, ausgetauscht wurde. Diese Männchen können vermutlich am Geruch des Urins der Fischlarven feststellen, dass der durchschnittliche genetische Verwandtschaftsgrad reduziert ist. Neben maulbrütenden Cichliden zeigen vor allem Seepferdchen und Seenadeln väterliche Jungenfürsorge. Bei ihnen übertragen die Weibchen ihre Eier in spezielle Bruttaschen am Bauch oder Schwanz des Männchens. Nach der Fertilisation, die aufgrund dieser anatomischen Besonderheit mit exklusiver Vaterschaftssicherheit einhergeht, werden die Jungen vom Vater bei der Osmoregulation unterstützt und mit zusätzlichem Sauerstoff versorgt.

Biparentale Fürsorge kommt bei Knochenfischen aber auch regelmäßig vor (DeWoody et al. 2000). Bei Arten, bei denen intrasexuelle Selektion auf Männchen besonders intensiv ist, gab es aber auch evolutionäre Übergänge zu weiblicher Brutpflege (Gonzalez-Voyer et al. 2008). Bei Knorpelfischen, von denen viele lebendgebärend sind, gibt es, im Unterschied zu anderen viviparen Arten, aber keine Hinweise für mütterliche Fürsorge (Dulvy und Reynolds 1997).

Bei **Amphibien** ist elterliche Fürsorge sehr selten (<10 % der Gattungen), und sie äußert sich in der Bewachung von Eiern oder Kaulquappen (◘ Abb. 11.5). Bei Fröschen findet sie sich vor allem bei Arten mit relativ großen Eiern, wobei die evolutionäre

◘ **Abb. 11.4** Der Blaukiemen-Sonnenbarsch *(Lepomis macrochirus)* ist einer von zahlreichen Knochenfischen mit väterlicher Fürsorge. (© Eric Engbretson/U.S. Fish and Wildlife Service/Wikimedia Commons, gemeinfrei)

Abb. 11.5 Elterliche Fürsorge ist negativ mit der Gelegegröße korreliert. Amphibien, die große Mengen an Laich produzieren, zeigen in der Regel keine elterliche Fürsorge. (© Jens Teichmann/Pixabay)

Vergrößerung der Eier dem Auftreten von elterlicher Fürsorge vorausging (Summers et al. 2006). Bei Geburtshelferkröten (*Alytes* spp.) tragen die Männchen ein Paket von Eiern für mehrere Wochen auf dem Rücken; in außergewöhnlichen Fällen werden auch die Jungtiere nach der Metamorphose vom Vater getragen (Bickford 2002). Die Versorgung der Brut erfolgt bei wenigen Fröschen auch simultan oder alternativ durch beide Geschlechter. Schutz der Eier vor Austrocknung und Prädation sind dabei die wichtigsten allgemeinen Vorteile der Fürsorge.

Bei **Reptilien** unterscheiden sich die Großgruppen in der Art der Jungenfürsorge. In 97 % der Gattungen von Eidechsen und Schlangen werden die Eier zwar versteckt, aber es gibt keine weitere Form der elterlichen Fürsorge. Bei den wenigen Arten, bei denen Eier bewacht werden, wird dies immer von den Weibchen getan. Bei Königspythons *(Python regius)* bewachen Weibchen beispielsweise ihr Gelege für zwei Monate und reduzieren dabei vor allem den Wasserverlust der Eier, was sich positiv auf die Überlebensrate der Jungen auswirkt (Aubret et al. 2003). Bei Krokodilen werden dagegen bei allen Arten die Eier von der Mutter oder beiden Eltern für mehrere Monate bewacht. Sie schützen ihre Gelege dabei vor Nesträubern und graben die geschlüpften Jungen aus.

Bei allen der ca. 9600 **Vogelarten** findet eine Form der elterlichen Fürsorge statt (Abb. 11.6). In mehr als 90 % der Arten wird die Fürsorge von beiden Eltern geleistet; rein weibliche Fürsorge tritt bei einigen Arten auf; rein männliche Fürsorge ist am seltensten (Reynolds et al. 2002). Die Kombination von Paarleben und biparentaler Fürsorge bei Vögeln unterscheidet sich komplett von der Kombination promisker Paarungen und weitgehend fehlender Fürsorge bei Reptilien, der Gruppe, in der Vögel ihren evolutionären Ursprung haben. Für die Erklärung dieses Übergangs gibt es zwei Hypothesen. Manche Studien kommen zum Schluss, dass mütterliche Fürsorge für

Abb. 11.6 Elterliche Fürsorge in Form von Brüten und Füttern findet sich bei allen Vogelarten mit nesthockenden Jungen. (© ThuyHaBich/Pixabay)

(nestflüchtende) Vögel ursprünglich war und später in biparentale Fürsorge (nesthockender Jungen) überging (Burley und Johnson 2002; Tullberg et al. 2002). Andere (Wesolowski 2004) gehen dagegen davon aus, dass väterliche Fürsorge ursprünglich war.

Exklusiv väterliche Fürsorge ist in insgesamt zwölf Familien entstanden. Diese unterscheiden sich von Familien mit exklusiver mütterlicher Fürsorge weder in ihren Fertilitätsraten noch der relativen Größe der Eier. Sie brüten aber in viel geringeren Dichten, so dass es für die Männchen weniger Gelegenheiten für zusätzliche Verpaarungen und damit zum Verlassen des Geleges gibt (Owens 2002). Bei diesen Arten sowie bei Arten mit biparentaler Fürsorge scheint die Vaterschaftssicherheit die wichtigste Determinante des männlichen Fürsorgeverhaltens zu sein (Møller und Cuervo 2000). Dementsprechend kovariiert der männliche Beitrag zur gemeinsamen Fürsorge positiv mit der Häufigkeit des Auftretens von fremden Vaterschaften (*extra-pair paternity*; Møller 2000). Umgekehrt ist rein väterliche Fürsorge mit reduzierten zusätzlichen Fortpflanzungsoptionen verbunden: männliche Grillkuckucke *(Centropus grillii)*, die gerade ein Nest allein versorgen, zeigen – je nach Entwicklungsphase der Jungen – eine bis zu 48 % reduzierte Häufigkeit, die Eier von Nachbarinnen zu befruchten (Safari et al. 2019). Wie Experimente mit Hausrotschwänzen *(Phoenicurus ochruros)* gezeigt haben, unterdrücken hohe Konzentrationen an Testosteron das männliche Fürsorgeverhalten auf der proximaten Ebene (Goymann und Dávila 2017).

Bei allen **Säugetieren** existiert eine Form der mütterlichen Fürsorge, wobei Laktation das herausragende Merkmal darstellt (Abb. 11.7). Sie ist vermutlich deswegen evolviert, weil laktierende Weibchen ihre Jungen unabhängig von aktuellen Nahrungsbedingungen ausreichend füttern können (Dall und Boyd 2004). Die Monotremata sind zwar eierlegend, nach dem Schlüpfen der Jungen stellen die Weibchen ihnen aber Milch auf einem Drüsenfeld bereit, von welchem die Milch aufgeleckt wird. Die Marsupialia waren ursprünglich ebenfalls eierlegend. Rezente Arten sind aber durch Lebendgeburten nach

Abb. 11.7 Laktation stellt eine obligate Form mütterlicher Fürsorge aller Säugetiere dar. (© Daniel Kirsch/Pixabay)

sehr kurzen Tragzeiten charakterisiert. Ihre „lebend geborenen Embryonen" wandern nach der Geburt in den mütterlichen Beutel, wo sie sich an einer Milchdrüse verankern. Beuteltiere können bis zu drei Jungtiere unterschiedlichen Alters gleichzeitig versorgen: Ein frisch geborenes Jungtier kann neben einem älteren Geschwister säugen, und gleichzeitig können Mütter einen Embryo tragen. Rein väterliche Fürsorge ist bei beiden Gruppen ursprünglicher Säugetiere nicht bekannt.

Bei den Plazentalia verbringen die Jungtiere einen relativ längeren Anteil ihrer Entwicklungszeit im mütterlichen Körper und werden nach der Geburt von der Mutter mit Milch versorgt. Dadurch, dass funktionale Milchdrüsen auf Weibchen beschränkt sind, können sich männliche Säugetiere nur eingeschränkt an der Jungenaufzucht beteiligen (Kunz und Hosken 2009). Durch das Zusammenwirken von Prolaktin, Oxytocin und Dopamin wird auf der proximate Ebene Milchproduktion und mütterliches Verhalten angeregt (Rilling und Young 2014). Biparentale Jungenfürsorge findet sich daher nur bei circa 10 % der Säugetierarten. Männchen beteiligen sich bei ihnen an der Aufzucht der Jungen, indem sie diese wärmen, bewachen, tragen oder mit fester Nahrung versorgen. Bei Arten, in denen Väter die Jungen tragen, ist die Wurfgröße erhöht und die Gesamtdauer der Laktation verkürzt, wodurch die nächste Fortpflanzung beschleunigt wird (West und Capellini 2016). Väterliches Fürsorgeverhalten geht ebenfalls mit charakteristischen endokrinen Veränderungen wie der Erhöhung des Prolaktinspiegels einher, die auch mütterliches Verhalten begleiten (Dulac et al. 2014). Der genetische Einfluss auf geschlechtsspezifisches Fürsorgeverhalten zeigt sich in Artunterschieden in relevanten Genexpressionsmustern (Royle et al. 2016).

Geschlechtsspezifische Fürsorge – und damit ein wichtiger Bestandteil von Geschlechterrollen (► Abschn. 8.3) – werden also zu einem beachtlichen Anteil durch Merkmale des Bauplans und deren funktionaler Konsequenzen festgelegt. Die wichtigsten Life-History-Merkmale in diesem Zusammenhang sind die Art der Fertilisation (extern oder intern), Anzahl und Entwicklungszustand der Jungen bei der Geburt (Eier oder lebende Jungen; Nesthocker oder -flüchter) sowie sich daraus ergebende Zwänge und Möglichkeiten (z. B. laktieren versus brüten). Zudem spielen aber auch das adulte Geschlechterverhältnis (► Abschn. 8.5), das Paarungssystem (► Abschn. 13.3), Konflikte zwischen den Eltern sowie zwischen Eltern

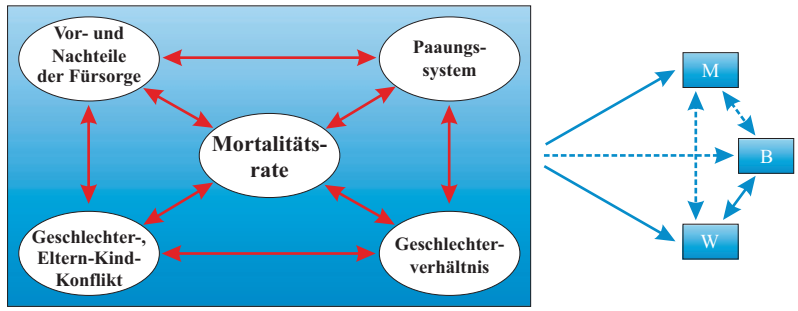


Abb. 11.8 Ob und wie viel Fürsorge ein oder beide Eltern an den Tag legen (M: nur Männchen, W: nur Weibchen, B: beide; → häufige Übergänge, → seltene Übergänge) wird neben dem jeweiligen Bauplan von der Interaktionen zahlreicher Faktoren beeinflusst. (Nach Royle et al. 2016)

und Jungen, ►Abschn. 11.3) – Faktoren, die allesamt die Mortalitätsraten der Eltern (►Abschn. 3.2) beeinflussen – eine Rolle bei der Evolution geschlechtsspezifischen Fürsorgeverhaltens (Abb. 11.8).

11.3 Fürsorge, Investition und Konflikt

11

Von elterlicher Fürsorge profitieren prinzipiell sowohl die Nachkommen als auch die beteiligten Eltern, da dadurch deren Überlebens- bzw. Fortpflanzungserfolg verbessert wird. Trotzdem gibt es Arten ohne elterliche Fürsorge, und bei den anderen Arten unterscheiden sich Eltern nicht nur in der Form, sondern auch in der Intensität und Dauer ihrer Fürsorge. Das heißt, elterliche Fürsorge wird also nicht nur durch Zwänge, sondern auch durch Kosten eingeschränkt. Robert Trivers (1972) definierte daher **elterliche Investition** als *„jegliches Investment durch den Elter in einen individuellen Nachkommen, das die Überlebenswahrscheinlichkeit (und folglich den Reproduktionserfolg) des Nachkommen zu Lasten der Fähigkeit des Elters erhöht, in andere Nachkommen zu investieren“*. Diese Investition berücksichtigt alle Merkmale, die zur erhöhten Fitness der Nachkommen beitragen. Dazu zählen neben zeit- und energieaufwändigen Verhaltensweisen auch somatische Aufwendungen für die Qualität der Nachkommen sowie Risiken, welche die Eltern in diesem Zusammenhang auf sich nehmen. Dabei müssen sowohl die elterlichen Aufwendungen *(parental effort)* berücksichtigt werden, die notwendig sind, um die Investition zu leisten, als auch der Effekt, der tatsächlich bei den Jungen ankommt *(parental input)* (Trillmich 2010).

Da elterliche Investition durch Kosten limitiert wird, ergeben sich automatisch mehrere grundlegende Konflikte. So entstehen sowohl zwischen den Eltern als auch zwischen Eltern und Nachkommen, aber auch zwischen Geschwistern, Konflikte über die Maximierung der elterlichen Investition (Abb. 11.9). Ein Problem sowohl für Individuen als auch für Evolutionsbiologen besteht darin, dass alle drei Konflikte gleichzeitig gelöst werden müssen und dass soziale und ökologische Rahmenbedingungen sich dynamisch ändern (Royle et al. 2014).

11.3.1 Sexueller Konflikt über elterliche Investition

Da elterliche Investition mit Kosten verbunden ist, kommt es bei Arten mit biparentaler Jungenfürsorge zu einem Konflikt zwischen den Eltern über das individuelle Maß an Investition.

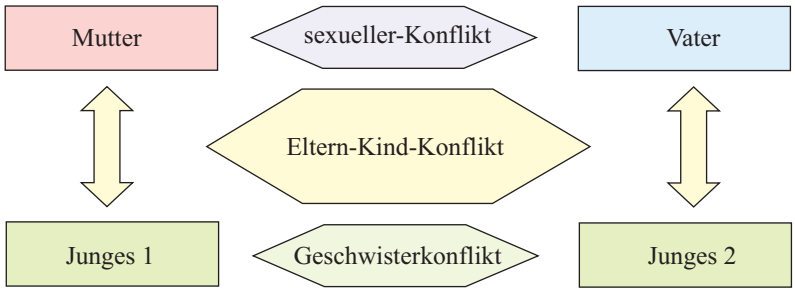


Abb. 11.9 Innerhalb einer Familie bzw. Fortpflanzungsgemeinschaft existieren theoretisch drei Konflikte über die elterliche Investition: zwischen den Eltern, den Eltern und den Jungen sowie zwischen den Geschwistern

Die Ursache dieses Konflikts besteht darin, dass jeder Elter einen Teil seiner Investition zurückhalten könnte, um mit einem anderen Partner in zusätzliche Nachkommen zu investieren. Wenn ein gewisses Maß an Investition zur erfolgreichen Jungenaufzucht notwendig ist, könnte also ein Elter seine Investition auf Kosten des anderen Elters reduzieren und so einen Konflikt zwischen beiden heraufbeschwören, insbesondere wenn es alternative Paarungsgelegenheiten gibt (Olson et al. 2008).

Aufgrund der gegenseitigen Abhängigkeit und der gemeinsamen Interessen beider Eltern, können deren Investitionsstrategien mit Hilfe von ESS-Modellen (► Abschn. 2.2) vorhergesagt werden. Entsprechende Modelle haben gezeigt, dass biparentale Fürsorge nur dann stabil ist, wenn die Reduktion der Investition durch einen Elter nicht komplett durch den anderen kompensiert wird. Wenn nämlich komplette **Kompensation** stattfände, gäbe es keinen Grund, einen Partner nicht zu verlassen. Im Fall der inkompletten Kompensation kann die individuelle Anpassung der Investition als Ergebnis eines iterativen Verhandlungsprozesses zwischen den Geschlechtern betrachtet werden, bei dem beide Eltern entweder die Anstrengung oder die Kondition des anderen permanent verfolgen und ihr Verhalten dynamisch daran anpassen. Eine alternative theoretische Möglichkeit besteht darin, dass die beiden Beteiligten sich durch die Anwendung bestimmter Regeln auf einen bestimmten Ausgang der „Verhandlungen" einigen und nicht auf jede Aktion des anderen unmittelbar reagieren, sondern ein vorgewähltes Maß an Investition leisten.

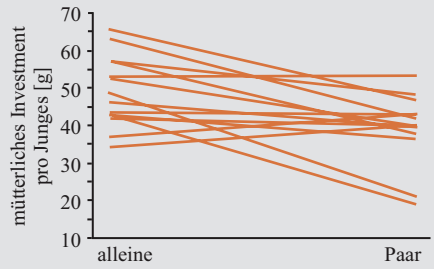
Eine Möglichkeit, diesen Konflikt zwischen Eltern empirisch zu untersuchen, besteht darin, einen Elter zu entfernen und die Kompensation des anderen zu quantifizieren. In der Regel kompensieren „Alleinerziehende" die Fürsorge des fehlenden Partners tatsächlich nicht komplett (Harrison et al. 2009). Allerdings gibt es Hinweise auf qualitative Unterschiede der Fürsorge von Eltern, die experimentell zur alleinigen Aufzucht der Jungen gezwungen werden (► Box 11.1). Hinweise für Flexibilität in der elterlichen Investition bei Arten, bei denen eigentlich beide Eltern sich gemeinsam um die Jungen kümmern, stammt aus Beobachtungen an Strandläufern: Bei 8 von 15 Arten setzte ein verlassener oder verwitweter Elter die Fürsorge für mehrere Tage fort (Bulla et al. 2016); selbst artspezifisches Verhalten ist also in manchen Fällen plastisch genug, um Anpassungen an Umweltänderungen zu erlauben.

Die experimentelle Entfernung eines Elters zeigen, welche Kompensations-

Box 11.1

Sexueller Konflikt und die Kompensation elterlicher Fürsorge

- **Frage:** Unterscheidet sich die individuelle elterliche Investition pro Jungtier, wenn Eltern (Zebrafinken, *Taeniopygia guttata*) sich alleine oder zu zweit um die Jungenaufzucht kümmern?
- **Hintergrund:** Wenn es im Kontext der Jungenfürsorge einen Konflikt zwischen den Eltern gibt, ist zu erwarten, dass individuell weniger investiert wird, wenn beide sich an der Aufzucht beteiligen.
- **Methode:** In 14 Paaren wurde elterliche Investition unter zwei Bedingungen gemessen: Entweder zogen beide Eltern zunächst gemeinsam vier Junge auf und anschließend das Weibchen alleine zwei Jungen oder umgekehrt. Investition wurde als die Masse gefütterter Samen operationalisiert.



- **Ergebnis:** Weibchen, die alleine zwei Jungen aufzogen, fütterten diese im Durchschnitt signifikant mehr als wenn sie durch den Vater unterstützt wurden.*
- **Schlussfolgerung:** Unter identischer Pro-Kopf-Belastung investierten Weibchen mehr, wenn sie sich als „Alleinerziehende" um die Jungen kümmerten. In Paaren gibt es also einen sexuellen Konflikt über die elterliche Investition, der sich darin äußert, dass mögliche Investition zurückgehalten wird.

(Royle et al. 2002a, © Spatzen ballet/► stock.adobe.com)
*Jede Linie verbindet die beiden Datenpunkte eines Weibchens unter den beiden Bedingungen

möglichkeiten existieren, aber sie sagt nichts über die **Mechanismen der Konfliktbewältigung** zwischen den Eltern aus. In anderen Experimenten wurden Eltern daher an ihrer Investition behindert, z. B. dadurch, dass ihnen einige Federn gekürzt oder kleine Gewichte angehängt wurden. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind sehr heterogen: Die komplette Spannweite von fehlender über partielle bis hin zu kompletter Kompensation wurde beobachtet, wobei bei manchen Arten geschlechtsspezifische Reaktionen zu verzeichnen waren. In Bezug auf die Frage, ob der eigene Aufwand dynamisch an Veränderungen des Aufwandes des Partners angepasst wird oder ob es ein bestimmtes festes Maß an Investition gibt, zeigte eine Untersuchung an Haussperlingen *(Passer domesticus)*, dass beide Geschlechter weder während noch nach der Behinderung ihres Partners ihre Fütterungsraten an die temporären Veränderungen dessen Verhaltens anpassten (Schwagmeyer et al.

2002). Stattdessen zeigten alle Individuen weitgehend konstante Fütterungsraten, was darauf hindeutet, dass jeder Elter einen festen Einsatz leistet und dass die Anpassungen offenbar auf evolutionärer Ebene stattfinden.

Diese Beobachtung ist erstaunlich, da Beobachtungen bei mehreren anderen Arten gezeigt haben, dass das Fütterungsverhalten der Eltern stärker synchronisiert ist, als dies durch Zufall zu erwarten wäre (z. B. bei Mönchsgrasmücken, *Sylvia atricapilla;* Leniowski und Węgrzyn 2018). Trotz großen Unterschieden zwischen sympatrischen Wattvogelarten – manche Paare wechsel sich bis zu zwanzigmal am Tag beim Brüten ab, bei anderen sitzt ein Elternteil 24 h oder sogar bis zu 50 h ununterbrochen auf dem Nest – synchronisieren sich die Eltern dermaßen, dass die Nester praktisch nie unbesetzt sind. Die durchschnittliche Dauer einer Brutsitzung war dabei unabhängig vom energetischen Bedarf der Eltern, aber abhängig vom Risiko, gefressen zu werden. Arten, die in ihrer Umgebung gut sichtbar sind, brüten nicht so lange wie kryptische Arten (Bulla et al. 2017).

Neben dem Konflikt über die relative elterliche Investition kann es zwischen den Geschlechtern auch einen Konflikt darüber geben, ob ein Partner den anderen verlässt. Dieses **Problem des Verlassens** *(mate desertion)* entscheidet darüber, ob bi- oder uniparentale Fürsorge stattfindet, und es hat weitreichende Konsequenzen für das Paarungssystem einer Art. Die Frage, ob bei Arten mit biparentaler Fürsorge ein Geschlecht das andere mit der Brut verlassen sollte, wurde in theoretischen Arbeiten ausgiebig modelliert. Diese Entscheidung hängt sowohl vom Verhältnis der Vorteile der Investition in die aktuelle Brut als auch von der Wahrscheinlichkeit zusätzlicher Verpaarungen ab (Wade und Shuster 2002). Eine vergleichende Studie an Vögeln zeigte, dass die Gelegenheit für weitere Paarungsgelegenheiten tatsächlich am besten erklärt, warum bei nesthockenden Arten der eine oder andere Elter weniger investiert (Olson et al. 2008).

Die Chancen zusätzlicher Verpaarungen hängen ihrerseits stark vom Verhalten der anderen Mitglieder einer Population ab. Nur wenn relativ viele Individuen nicht verpaart sind oder bereit sind, in ein weiteres Reproduktionsereignis zu investieren, lohnt es sich, zu desertieren. In diesem Fall scheinen auch Fähigkeiten bezüglich der individuellen Einschätzungen des Risikos, verlassen zu werden, entstanden zu sein. Steinsperlinge *(Passer petronia),* denen durch experimentelle Eingriffe vorgegaukelt wurde, dass ihre Partnerinnen sie demnächst verlassen könnten, desertierten nämlich nicht selber zuerst, sondern erhöhten sowohl ihre Investition in die gemeinsame Brut als auch ihr Balzverhalten gegenüber ihren Partnerinnen (Griggio et al. 2005). Das Verhalten von Eltern in diesem Spannungsfeld hängt schließlich auch von ihren Energiereserven ab (Barta et al. 2002). Wenn also ein Elter noch viel investieren kann, wird es für den anderen Elter leichter, ihn zu verlassen und die fehlende Investition kompensieren zu lassen.

Wenn Männchen experimentell während der Jungenaufzucht entfernt werden, lassen sich über die durchschnittliche Reduktion des Fortpflanzungserfolgs der relative Anteil der Männchen an der Gesamtfürsorge sowie das Kompensationsvermögen der Weibchen abschätzen. Proximat wird der männliche Fürsorgeaufwand offenbar an die aktuelle Gelegegröße angepasst. Wenn man beispielsweise bei Staren *(Sturnus vulgaris)* die Gelegegröße experimentell erhöht, verbringen die Männchen mehr Zeit mit Brüten und weniger Zeit mit der Suche nach Kopulationsgelegenheiten mit anderen Weibchen (Komdeur et al. 2002). Dieser Konflikt zwischen den Geschlechtern (► Abschn. 8.4) kann schon im Vorfeld bei der Partnerwahl entschärft werden. Väterliche Fürsorge ist einer der wichtigsten direkten Vorteile der Partnerwahl (► Abschn. 9.4), und Weibchen

können über diesen Mechanismus starke Selektion auf die Bereitschaft der Männchen, Fürsorge zu leisten, ausüben. Bei Vogelarten, bei denen indirekte Vorteile der Partnerwahl im Vordergrund stehen, sind es tatsächlich die Weibchen, die im Durchschnitt eine größere elterliche Investition leisten (Møller und Thornhill 1998).

11.3.2 Eltern-Kind-Konflikt

Bei uni- oder biparentaler Fürsorge kommt es aufgrund der Verwandtschaftsverhältnisse der Beteiligten sowohl zwischen Eltern und Jungen als auch zwischen Geschwistern zu Konflikten über die elterliche Investition. Um die Ursachen dieser Konflikte in den lange Zeit als harmonisch betrachteten Familienbeziehungen zu verstehen, müssen wir zunächst deren genetische Grundlagen betrachten.

(1) Verwandtschaft, Verhalten und Evolution Durch Meiose kommt es zur Produktion haploider Gameten, die einen mütterlichen (Eier) oder väterlichen (Spermien) Chromosomensatz enthalten. Dabei hat jedes Allel eines elterlichen Genoms eine 50-prozentige Wahrscheinlichkeit, in eine entstehende Keimzelle zu gelangen. Bei der Fusion der Gameten bekommen jede Zygote und die sich daraus entwickelnden Nachkommen daher je die Hälfte ihrer Gene von den beiden Eltern. Diese Wahrscheinlichkeit, identische Allele mit anderen Individuen zu teilen, variiert generell zwischen 0 und 1 und wird durch den **Verwandtschaftskoeffizienten** ***(r)*** ausgedrückt. Da jede Zygote unterschiedliche 50 % ihrer Gene von den Eltern bekommt, teilen Geschwister im Durchschnitt ebenfalls 50 % ihrer Erbinformation miteinander. Das heißt, der Verwandtschaftskoeffizient beträgt sowohl zwischen Eltern und Kindern als auch zwischen Geschwistern 0,5. Mit jeder zusätzlichen Generation verringert sich r weiter um die Hälfte; bei eineiigen Zwillingen ist $r = 1$, bei Nichtverwandten ist $r = 0$.

Der Verwandtschaftskoeffizient ist bei evolutionären Betrachtungen des Verhaltens bedeutsam, weil Evolution letztendlich aus Veränderungen von Allelhäufigkeiten innerhalb von Populationen besteht. Gene kommen in zwei oder mehr Allelen vor, die leicht unterschiedliche Proteinvarianten kodieren. Unter anderem aus Untersuchungen an meiotischen Drive-Genen, die sich bei der Bildung von Gameten einen unfairen Vorteil verschaffen, B-Chromosomen und Transposons ist bekannt, dass zwischen den verschiedenen Allelen Konkurrenz über die limitierten Plätze an einem Genlokus herrscht (Hurst und Werren 2001). Durch den differentiellen Überlebens- und Fortpflanzungserfolg von Individuen kommt es aufgrund von natürlicher und sexueller Selektion zur selektiven Weitergabe von Allelen in die nächste Generation – und damit zu Evolution. Da Individuen in den allermeisten Fällen weniger als 100 % ihrer Allele teilen, haben sie keine identischen genetischen Interessen und versuchen ihre eigenen **„selbstsüchtigen" Gene** *(selfish genes)* weiterzugeben. Etwas pointiert kann man Individuen daher auch als Vehikel betrachten, die von egoistischen Genen lediglich zu deren Replikation und Weitergabe benötigt und benutzt werden (Dawkins 1976).

Eine der wichtigsten Erkenntnisse der modernen Evolutionsbiologie in diesem Zusammenhang stammt von William Hamilton (1964). Er erkannte nämlich, dass es zwei Möglichkeiten gibt, die Häufigkeit der eigenen Allele in der nächsten Generation zu erhöhen: durch direkte eigene Fortpflanzung sowie durch erfolgreiche Fortpflanzung von Verwandten, mit denen ein Individuum abstammungsgleiche Allele mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit teilt. Die Summe der direkten und indirekten Fitnesskomponenten

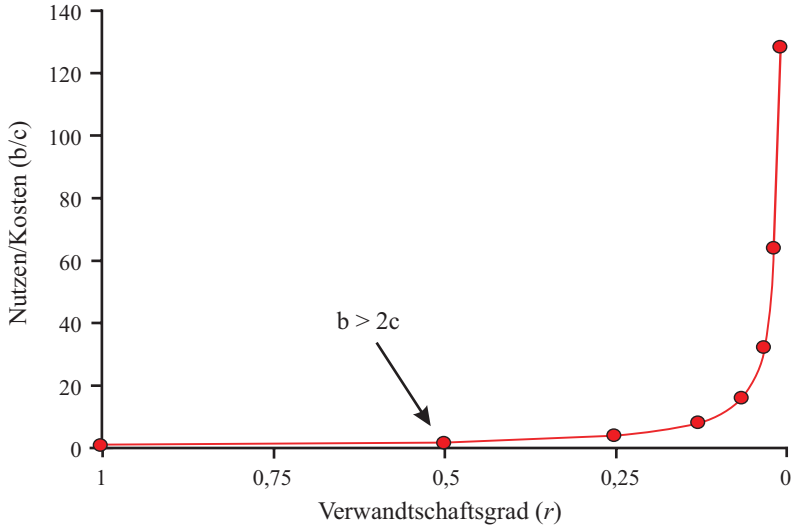


Abb. 11.10 Abhängigkeit des minimalen Kosten-Nutzen-Verhältnisses eines altruistischen Merkmals vom Verwandtschaftskoeffizienten zwischen den Akteuren. Zwischen Eltern und Kindern oder zwischen Geschwistern müssen die Vorteile für den Empfänger mehr als zweimal so groß sein wie die Nachteile für den Akteur, um Hamiltons Ungleichung zu erfüllen. Mit abnehmendem Verwandtschaftskoeffizienten nimmt dieses kritische Verhältnis exponentiell zu

wird als **Gesamtfitness** *(inclusive fitness)* bezeichnet.

Bei der Analyse der Fitnesskonsequenzen von Interaktionen zwischen zwei Individuen muss man daher neben den Vor- und Nachteilen einer Verhaltensweise für den Handelnden und den Empfänger auch den Verwandtschaftskoeffizienten zwischen beiden berücksichtigen. Selektion, die dazu führt, dass Verhaltensweisen und andere Merkmale, die den Überlebens- oder Fortpflanzungserfolg von Verwandten erhöhen, in einer Population zunehmen, wurde von Maynard Smith (1964) als **Verwandtenselektion** *(kin selection)* bezeichnet. Verwandtenselektion dient als eine von mehreren theoretischen Grundlagen zur Erklärung von Altruismus, also dem Phänomen, dass Individuen durch bestimmte Verhaltensweisen die Fitness von Artgenossen erhöhen und dadurch aber ihre eigene Fitness verringern (► Abschn. 14.5).

Altruistische Merkmale setzen sich im Laufe der Evolution durch, wenn **Hamiltons Ungleichung ($rb - c > 0$)** erfüllt ist (Hamilton 1964). Dabei bezeichnet r den Verwandtschaftskoeffizienten, b die Vorteile *(benefits)* einer Verhaltensweise oder eines anderen Merkmals für den Empfänger und c dessen Kosten *(costs)* für den Akteur. Bei einem vergleichsweise hohen Verwandtschaftsgrad von 0,5 müssen die Vorteile einer Verhaltensweise für den Empfänger also mehr als doppelt so groß sein wie die Kosten für den Akteur, damit diese Ungleichung erfüllt ist. Mit abnehmendem Verwandtschaftskoeffizienten nehmen diese kritischen Kosten-Nutzen-Verhältnisse exponentiell zu (◘ Abb. 11.10).

Elterliche Investition stellt die häufigste Form altruistischen Verhaltens dar. Eltern investieren Zeit und Energie und nehmen Risiken in Kauf, um ihren Jungen Nahrung, Schutz, Wärme und andere Vorteile zukommen zu lassen. Da die Nachkommen Kopien der elterlichen Gene tragen und weitergeben, ist das Verhalten der Eltern genetisch eigennützig.

Abb. 11.11 Bei Beuteltieren investieren Mütter gleichzeitig in mehrere, unterschiedlich alte Nachkommen. Es gibt daher einen Konflikt darüber, wer wie lange getragen und gestillt wird. (© sandid/Pixabay)

Die Beteiligung von Helfern bei der Jungenaufzucht sowie Konflikte zwischen Geschwistern können durch Verwandtenselektion erklärt werden (► Abschn. 11.4).

(2) Ursachen des Eltern-Kind-Konflikts Vor dem Hintergrund der Verwandtenselektion wird verständlich, warum es zu einem Konflikt zwischen Eltern und Nachkommen kommt. Da Eltern und Kinder im Durchschnitt nur die Hälfte ihrer Allele teilen, haben sie **divergierende genetische Interessen.** Eltern sind mit allen Nachkommen gleichermaßen verwandt und haben daher ein Interesse daran, sowohl in den aktuellen als auch ihren zukünftigen Nachwuchs gleichermaßen zu investieren (Abb. 11.11). Jedes einzelne Junge sollte dagegen versuchen, so viel elterliche Investition wie möglich auf sich zu ziehen, da es von der Investition in seine Geschwister weniger profitiert. Der Vorteil von elterlicher Investition in Vollgeschwister ist aus Sicht eines Jungen nur halb so groß, wie wenn diese Investition an sich selbst gegangen wäre, da dieser Vorteil mit dem Verwandtschaftskoeffizienten von 0,5 gewichtet wird. Wenn es selber Investition erhält, wird deren Vorteil theoretisch mit 1,0 multipliziert, da jedes Individuum sozusagen mit sich selbst zu 100 % verwandt ist. Nur wenn eine Einheit elterlicher Investition mehr als zweimal so wertvoll für ein Geschwister ist, sollte ein Individuum von einem Verzicht darauf profitieren, weil es dann über indirekte Fitness eine größere Gesamtfitness erfährt. Immer wenn Junge egoistischer sind, als dies für die Eltern optimal wäre, kommt es zu einem Konflikt zwischen Eltern und Nachkommen (Trivers 1974).

Aus dieser Perspektive betrachtet sind Nachkommen keine passiven Empfänger elterlicher Investition, sondern aktive Spieler in einem evolutionären Konflikt, in dem sie eigene Interessen verfolgen. Man kann also erwarten, dass natürliche Selektion Merkmale der Jungtiere gefördert hat, die ihren Anteil an elterlicher Investition erhöhen, wohingegen im Gegenzug elterliche Strategien koevolviert sind, die diesem eigennützigen Verhalten entgegenwirken. Wenn Mütter einer Ressourcenknappheit ausgesetzt

sind, hat ihre eigene Kondition in der Tat Vorrang vor ihrer Investition in den aktuellen Nachwuchs (Therrien et al. 2007). Auch wenn Eltern zwischen dem eigenen (Prädations-)Risiko und dem für ihren Nachwuchs abwägen müssen, entscheiden sich Blaumeisen dafür, ihr eigenes Risiko zu reduzieren (Mahr et al. 2014). Aufgrund der Asymmetrie in der Größe müssen sich Jungtiere also anderer Mechanismen bedienen, um von den Eltern zu bekommen, was sie wollen. Dabei handelt es sich vor allem um Verhaltensweisen. Bei viviparen Arten spielen außerdem genetische und physiologische Mechanismen vor der Geburt in diesem Kontext eine wichtige Rolle (Crespi und Semeniuk 2004).

(3) Mechanismen des Eltern-Kind-Konflikts Bei viviparen Arten stellt der **Mutter-Fötus-Konflikt** eine besondere Form des Eltern-Kind-Konflikts dar. Aufgrund der mütterlichen Investition in die heranwachsenden Föten über die Plazenta existieren, im Unterschied zu oviparen Arten, die Voraussetzungen für Konflikte zwischen Fötus und Mutter sowie zwischen Geschwistern (Crespi und Semeniuk 2004). Wenn gleichzeitig mehr als ein Fötus heranwächst und die Mutter sich polyandrisch verpaart hat, entsteht zusätzlich ein **intragenomischer Konflikt** zwischen den mütterlichen und väterlichen Allelen innerhalb eines heranwachsenden Individuums. Dieser Konflikt entsteht, weil Geschwister in diesem Fall dieselbe Mutter, aber verschiedene Väter haben. Wenn die Väter untereinander nicht verwandt sind, haben die von verschiedenen Männchen stammenden väterlichen Allele untereinander einen Verwandtschaftskoeffizienten von 0, wohingegen r für mütterliche Allele 0,5 beträgt. Mütterliche Allele, welche die Ressourcenaufnahme des Fötus kontrollieren, sollten daher die egoistischen Interessen eines Fötus mit denen seiner Geschwister balancieren. Allele mit väterlicher Abstammung haben dagegen keine abstammungsidentischen Kopien in anderen Föten und sollten daher darauf hinwirken, mehr Ressourcen zu extrahieren als dies für die mütterlichen Allele optimal ist. Dieser intragenomische Konflikt (▶ Abschn. 8.4) kann nur stattfinden, wenn es einen Mechanismus gibt, der es Allelen ermöglicht, als Funktion des elterlichen Ursprungs unterschiedlich exprimiert zu werden. Dieser als genomische Prägung *(genomic imprinting)* bezeichnete Mechanismus wurde tatsächlich bei Säugetieren nachgewiesen. In Zuchtexperimenten mit Mäusen konnte beispielsweise gezeigt werden, dass die Wurfgröße unter dem Einfluss väterlicher Gene steht, wohingegen die Versorgung mit Milch durch mütterliche Gene kontrolliert wird (Hager und Johnstone 2003).

Nach der Geburt sind Jungtiere vor allem auf Verhaltensweisen angewiesen, um ihre Eltern zu manipulieren. Dabei kann es sich um Verhaltensweisen handeln, mit denen sie den Eltern Fehlinformationen über ihre Bedürfnisse zukommen lassen. Da Eltern nicht riskieren können, solche **Signale der Bedürftigkeit** komplett zu ignorieren, könnten Junge auf diese Art einen grundsätzlichen Vorteil in diesem Konflikt aufrechterhalten. Diese Signale können aber auch dazu dienen, mit Geschwistern zu konkurrieren oder den Eltern den eigenen Wert zu signalisieren (◘ Abb. 11.12). Andererseits ist das Betteln von Nestlingen auch durch Kosten limitiert: Betteln lockt Nesträuber an, und der mit dem Betteln verbundene erhöhte Energieverbrauch verzögert das Wachstum der Jungen. Das würde dafür sprechen, dass nur ehrliche Bedürfnisse mitgeteilt werden, aber die Vorhersagen dieser Hypothese *(honest signalling of need)* sind größtenteils identisch mit Vorhersagen der alternativen Hypothese, dass Geschwister untereinander um elterliche Investition konkurrieren *(sibling scramble competition*; Royle et al. 2002b). Bei Weißgesicht-Sturmtauchern

Abb. 11.12 Das Betteln von Jungvögeln ist ein Signal der Bedürftigkeit, das elterliche Fürsorge auslöst. (Quelle: Gerhard Gellinger/Pixabay)

(Calonectris leucomelas) reagieren Junge, die von Forschern während der Abwesenheit der Eltern gefüttert wurden, tatsächlich mit einer Reduktion des Bettelverhaltens (Ogawa et al. 2015).

Bettelverhalten von Jungvögeln wurde bislang hauptsächlich mit Hinblick auf deren ehrliche Bedürftigkeit interpretiert. Für Eltern ist es vorteilhaft, auf unterschiedliches Bettelverhalten einzelner Jungtiere zu reagieren, weil sie so am ehesten eine gleichmäßige Fütterung bewerkstelligen. Bei Ringschnabelmöwen *(Larus delawarensis)* nimmt die Häufigkeit und Intensität von Bettelrufen der Jungen proportional mit ihrem Hungerstatus zu, so dass es sich um prinzipiell ehrliche Signale der Bedürftigkeit handelt (Iacovides und Evans 1998). In einem Experiment mit Kohlmeisen *(Parus major)*, bei dem die Gelegegröße variiert wurde, beobachtete man aber, dass, trotz kompletter elterlicher Kompensation der unterschiedlichen Brutgrößen, die Intensität des Bettelns mit der Zahl der Nestlinge zunahm (Neuenschwander et al. 2003). Diese Studie zeigt, dass es auch Ausbeutungskonkurrenz (► Abschn. 6.3) zwischen bettelnden Geschwistern gibt. Alle Beispiele, bei denen elterliche Investitionen nicht gleichmäßig über alle Junge verteilt werden, können dahingehend interpretiert werden, dass diejenigen Jungen, in die mehr investiert wird, diesen Konflikt mit ihren Eltern gewonnen haben. Allerdings scheint die aktuelle Ressourcenlage auch einen wichtigen Einfluss auf den Ausgang dieses Konflikts zu haben: Bei Arten, die in guten Habitaten leben, betteln Nestlinge in schlechter Verfassung mehr und werden auch häufiger gefüttert (Caro et al. 2016).

Bei Säugetieren kann der **Entwöhnungskonflikt** zwischen Mutter und Jungen ebenfalls vor diesem Hintergrund interpretiert werden. Wenn die Versorgung der wachsenden Jungen zunehmend teurer wird, sollten Mütter die Laktation beenden, wenn das Verhältnis von Nutzen und Kosten aus ihrer Sicht in Bezug auf ihr Fortpflanzungspotential kleiner als 1 wird. An diesem Punkt sollten sie mit der Produktion des nächsten Wurfs beginnen. Ein Experiment mit Meerschweinchen *(Cavia aperea)*, bei dem ältere Würfe und Neugeborene zwischen

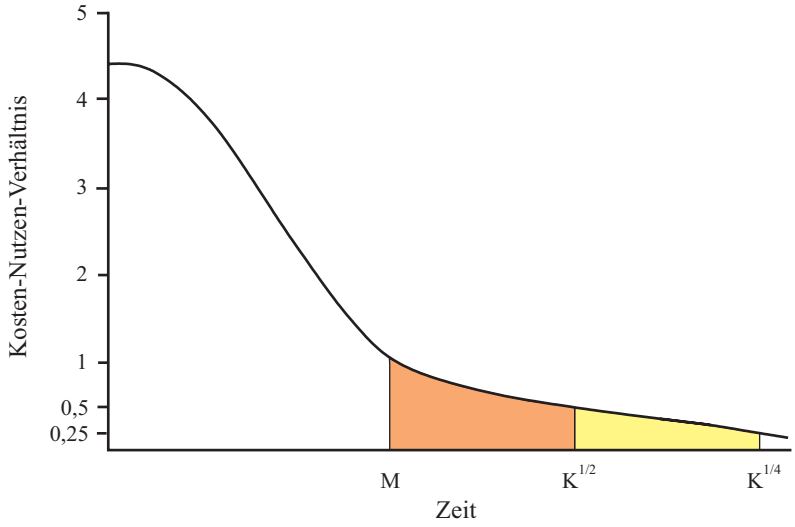


Abb. 11.13 Der zeitliche Verlauf des hypothetischen Kosten-Nutzen-Verhältnisses eines elterlichen Fürsorgeverhaltens (z. B. Säugen) zeigt, dass die Mutter zum Zeitpunkt M die Investition einstellen sollte, da das Verhältnis kleiner als 1 wird. Aufgrund des Verwandtschaftskoeffizienten von 0,5 sind die Nachkommen selektiert, Investition bis zum Zeitpunkt K1/2 zu empfangen. Die Zeit dazwischen *(orange)* markiert die Dauer des Entwöhnungskonflikts. Wenn die nächsten Geschwister einen anderen Vater haben und damit nur Halbgeschwister sind, sollte der Konflikt durch die Nachkommen sogar bis zum Zeitpunkt K1/4 hinausgezögert werden *(gelb)*

Müttern ausgetauscht wurden, zeigte, dass die mütterliche Verfassung und nicht der Bedarf der Jungen den Zeitpunkt der Entwöhnung bestimmt (Rehling und Trillmich 2007). Die Jungen sollten dagegen generell auf weitere Investition bestehen, bis die Kosten doppelt so groß sind wie die Vorteile, da sie erst dann durch die Verhinderung der Produktion weiterer Geschwister ihre indirekte Fitness stärker schmälern als sie ihre direkte Fitness erhöhen (Trivers 1974). Wenn die nächsten Geschwister nicht denselben Vater haben, sollten die Jungen den Konflikt noch weiter hinauszögern und zusätzliche mütterliche Investitionen verlangen (Abb. 11.13).

(4) Differentielle Investition Die Theorie des Eltern-Kind-Konflikts geht davon aus, dass Eltern und insbesondere Mütter in alle Nachkommen gleichermaßen investieren sollten, da sie mit allen in gleicher Weise verwandt sind. Variation im Investieren zwischen verschiedenen Gelegen oder Würfen ist aber dann zu erwarten, wenn sich deren Qualität oder Größe und der damit verbundene zu erwartende Fitnessgewinn oder der verbleibende elterliche Reproduktionswert unterscheiden. Differentielles Investieren innerhalb von Würfen oder Gelegen ist vor allem in Abhängigkeit vom Geschlecht der Jungen zu erwarten.

Eine Grundannahme der Life-History-Theorie geht davon aus, dass Individuen ihren Reproduktionsaufwand über die gesamte Lebensspanne optimieren (► Abschn. 3.2). Iteropare Organismen, bei denen Überlebenswahrscheinlichkeit und Fekundität mit zunehmendem Alter abnehmen, sollten daher ihren Reproduktionsaufwand, also auch ihre elterliche Investition, mit steigendem Alter erhöhen, da die Wahrscheinlichkeit, sich noch einmal fortpflanzen zu können, stetig abnimmt. Bei dieser **terminalen Investition** (Clutton-Brock

1984) sollte mit abnehmendem verbleibendem Reproduktionswert der Mutter der Konflikt über elterliche Investition mit den Nachkommen an Intensität verlieren. Daher sollten spät im Leben produzierte Nachkommen von ihrer Mutter mehr Investitionen erhalten als früh produzierte. Für diese Vorhersage gibt es aber wenig empirische Hinweise, und wenn es entsprechende Effekte gibt, können alternative Erklärungen wie z. B. größere mütterliche Erfahrung nicht ausgeschlossen werden (Cameron et al. 2000).

Ein weiterer Grund für differentielle Behandlung von Jungen aus unterschiedlichen Gelegen könnte darin bestehen, dass sich diese in ihrer Qualität unterscheiden. Solche **Qualitätsunterschiede** sind besonders dann zu erwarten, wenn Weibchen aus der Partnerwahl indirekte Vorteile beziehen (► Abschn. 10.4). Nach Verpaarungen mit Männchen hoher Qualität sind Erhöhungen der mütterlichen Investition zu erwarten. In der Tat produzieren beispielsweise Stockenten (*Anas platyrhynchos*: Cunningham und Russell 2000) oder Kardinalfische (*Pterapogon kauderni*: Kolm 2001) größere Eier, wenn sie sich mit präferierten Männchen verpaart haben. Auch Zebrafinken *(Taeniopygia guttata)* deponieren mehr Testosteron in ihren Eiern, wenn sie sich mit attraktiveren Männchen verpaart haben (Gil et al. 1999), was dazu führt, dass die Jungen intensiver betteln und schneller wachsen. Ob die postnatale Investition allerdings auch zwischen Gelegen oder Würfen unterschiedlicher Qualität variiert, ist bislang kaum untersucht.

Da der Lebensfortpflanzungserfolg eines Individuums wesentlich über die Gesamtzahl der direkt produzierten und erfolgreich überlebenden Jungtiere definiert wird, sollten vor allem Eltern in Arten mit hohen Fortpflanzungsraten ihre Investition für große Würfe oder Gelege nach oben anpassen. Der Fürsorgeaufwand kann auch je nach artspezifischen Besonderheiten des Fürsorgeverhaltens mit größerer **Nachkommenzahl** zunehmen. In beiden Fällen ist eine größere elterliche Investition zu erwarten. Tatsächlich variiert bei einigen Vögeln die Intensität der Verteidigung einer Brut positiv mit deren Größe. Im Extremfall werden Bruten sogar ganz aufgegeben, z. B. nachdem Räuber oder Krankheit einen Großteil der Brut vernichtet haben. Entscheidend ist in diesem Zusammenhang aber die Frage, ob die elterliche Investition proportional zu Änderungen der Brutgröße angepasst wird oder ob Junge in größeren Bruten eine höhere Pro-Kopf-Investition erfahren. Bei Vögeln lässt sich diese Frage durch experimentelle Änderungen der Gelegegröße elegant untersuchen.

(5) Geschlechtsspezifische Investition Innerhalb eines Reproduktionsereignisses kann neben der Größe und Anzahl auch das primäre **Geschlechterverhältnis** (► Abschn. 8.5) der Jungen einer Brut variieren. Darwin ging noch davon aus, dass es keinen Unterschied macht, ob ein Individuum 10 Söhne, 10 Töchter oder 5 Nachkommen von jedem Geschlecht produziert. Spätestens seit Bateman (1948) ist aber klar, dass sich das Reproduktionspotential der Geschlechter in den meisten Arten deutlich unterscheidet. Gibt es daher doch Gründe und Möglichkeiten für Eltern, Söhne und Töchter in einem bestimmten Verhältnis zu produzieren? Das ausgeglichene Geschlechterverhältnis nach Fisher bezieht sich ja auf die Ebene von Populationen und nicht auf die der Individuen. Selbst wenn Eltern das Geschlecht ihrer Nachkommen nicht adaptiv manipulieren (können), könnten sie in Söhne und Töchter unterschiedlich viel investieren, wenn sie dadurch ihre Fitness verbessern. Für beide Formen

geschlechtsspezifischer Investition gibt es inzwischen zahlreiche Hinweise und Beispiele.

Ob Eltern das Verhältnis von Söhnen und Töchtern beeinflussen können, hängt zunächst vom Mechanismus der Geschlechtsdetermination ab (► Abschn. 8.2). Zudem ignoriert Fishers Erklärung mögliche Unterschiede im **Gesamtaufwand** bei der Produktion von Söhnen und Töchtern. Eltern sollten daher ihre Investition oder das Geschlechterverhältnis an unterschiedliche Kosten und Nutzen der Produktion von Söhnen und Töchtern anpassen *(sex allocation theory)*. Die Theorie der geschlechtsabhängigen Investition unterscheidet zwischen drei häufigen Fällen:

1. Eltern sollten mehr in das Geschlecht mit dem höheren Fortpflanzungspotential investieren (Trivers und Willard 1973),
2. Eltern sollten differentiell in Abhängigkeit von späteren Vor- oder Nachteilen aus Interaktionen mit ihrem Nachwuchs in das eine oder andere Geschlecht investieren (Clark 1978), und
3. Eltern sollten das Geschlechterverhältnis an die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Mitgliedern einer lokalen Fortpflanzungseinheit anpassen (Hamilton 1967).

Eine klare Vorhersage in Bezug auf geschlechtsabhängige Investition lässt sich für polygyne Arten machen, bei denen Männchen die größere Varianz in der Fortpflanzung besitzen. Die **Trivers-Willard-Hypothese** besagt, dass wenn der Fortpflanzungserfolg von Männchen von deren Kondition abhängt und die Kondition am Ende der elterlichen Investition positiv mit der Kondition der Adulten korreliert, Mütter mehr in Söhne investieren sollten, da sie so Aussicht auf mehr Enkel haben. Da die Intensität der dafür notwendigen Investition von der Qualität der Mutter abhängt, sollte man erwarten, dass Mütter in guter körperlicher Verfassung mehr Söhne produzieren oder mehr in Söhne investieren, wohingegen Mütter in schlechter Verfassung mehr in Töchter investieren (Trivers und Willard 1973).

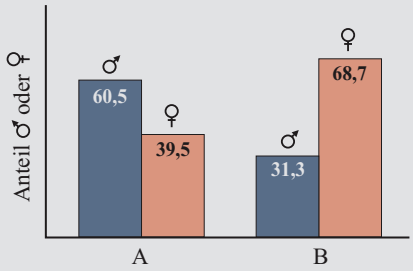
Diese Hypothese ist vor allem bei polygynen Huftieren intensiv untersucht worden (◘ Abb. 11.14). Die Mehrzahl der Untersuchungen hat keine Hinweise dafür geliefert, dass Mütter in guter Kondition mehr Söhne produzieren (z. B. Krüger et al. 2005). Wenn allerdings alle Säugetiere verglichen werden, zeigt sich der vorhergesagte Effekt der mütterlichen Kondition (Cameron 2004). Zwar liefert der genetische Mechanismus der Geschlechtsdetermination bei Säugetieren keine offensichtliche Erklärung dafür, aber der hohe Blutzuckergehalt von Müttern in guter Kondition könnte einen Mechanismus darstellen, der direkt mit der mütterlichen Kondition gekoppelt ist (Cameron et al. 2008). Die Kondition der Mütter ist auch von ökologischen Faktoren wie der Populationsdichte abhängig. Dementsprechend sinkt bei hoher Populationsdichte auch der Anteil an Söhnen (Kruuk et al. 1999). Der Zeitpunkt der Fortpflanzung bei saisonalen Arten kann – möglicherweise über einen ähnlichen Mechanismus – ebenfalls einen Einfluss auf das Geschlechterverhältnis haben (► Box 11.2). Mütter können aber auch mehr in ein Geschlecht investieren, besonders wenn sie selbst in guter Verfassung sind. Dementsprechend wachsen die Söhne von hochrangigen Tüpfelhyänen *(Crocuta crocuta)* schneller und beginnen früher mit der Fortpflanzung, oft in Nachbargruppen mit besonders vielen Paarungsgelegenheiten (Höner et al. 2010).

Abb. 11.14 Bei Rothirschen *(Cervus elaphus)* und anderen polygynen Huftieren sollten Kühe in guter Verfassung mehr Söhne produzieren oder mehr in Söhne investieren. (© RitaE/Pixabay)

Box 11.2

Zeitpunkt der Konzeption und Geschlechterverhältnis bei saisonalen polygynen Ungulaten

- **Frage:** Hat der Zeitpunkt der Konzeption bei polygynen Huftieren (hier: Rentiere, *Rangifer tarandus*) Einfluss auf das Geschlechterverhältnis der Jungtiere?
- **Hintergrund:** Bei saisonaler Fortpflanzung gibt es einen optimalen Zeitpunkt der Fortpflanzung, der den Jungtieren eine bestmögliche postnatale Entwicklung ermöglicht. Bei polygynen Huftieren mit saisonaler Fortpflanzung sollten nach dem Trivers-Willard-Modell unter den später in der Saison konzipierten Jungen weniger Söhne sein.
- **Methode:** Eine Herde von über 100 weiblichen Rentieren wurde in zwei Hälften geteilt. Die eine Gruppe (A) wurde zu Beginn der Brunftzeit mit vasektomierten Männchen gehalten; die andere Gruppe (B) mit intakten Männchen. Einen Ovulationszyklus später wurden die Weibchen von Gruppe A mit denselben intakten Männchen verpaart.



- **Ergebnis:** 60,5 % der Weibchen aus Gruppe A, die bei ihrer ersten Ovulation empfingen, produzierten Söhne; bei Weibchen der Gruppe B waren es nur 31,3 %. Weibchen beider Gruppen waren zum Zeitpunkt der zweiten Ovulation in schlechterer körperlicher Verfassung.
- **Schlussfolgerung:** Eine (experimentelle) Verzögerung des Konzeptionszeitpunktes resultierte in einer Umkehrung des Geschlechterverhältnisses von Jungtieren. Diese Anpassung entspricht den Vorhersagen der Theorie der geschlechtsabhängigen Investition bei polygynen Arten.

(Holand et al. 2006; Rentiere: © mlharing/Getty Images/iStock)

Wenn Mitglieder eines Geschlechts von ihrem Geburtsort abwandern, verbleiben die Mitglieder des anderen Geschlechts bei ihren Eltern, mit denen sie um Ressourcen konkurrieren. Wenn diese Konkurrenz intensiv ist, kann sie dazu führen, dass im Fall von weiblicher Philopatrie Weibchen mehr Söhne produzieren, um so die **lokale Ressourcenkonkurrenz** *(local resource competition)* mit ihren Töchtern zu reduzieren (Clark 1978). Bei Possums *(Trichosurus vulpecula)* teilen Mütter ihre Schlafhöhlen in großen Bäumen mit ihren philopatrischen Töchtern. Populationen, die Gegenden mit wenig großen Bäumen pro Weibchen bewohnen, haben stark zugunsten von Söhnen verschobene Geschlechterverhältnisse, was als Anpassung an lokale Ressourcenkonkurrenz interpretiert werden kann (Johnson et al. 2001). Obwohl diese Hypothese mehrfach überprüft wurde, fanden sich bislang aber widersprüchliche Hinweise dafür (Silk und Brown 2008).

Für die umgekehrte Situation, nämlich dass dasjenige Geschlecht, dessen Mitglieder den philopatrischen Eltern später Vorteile zukommen lassen *(local resource enhancement)*, indem sie beispielsweise bei der Aufzucht weiterer Nachkommen helfen oder die Größe von Koalitionen vergrößern, überproduziert wird, gibt es dagegen einige Hinweise. Ein Beispiel stammt von Seychellen-Rohrsängern *(Acrocephalus sechellensis)*, bei denen Töchter ihren Eltern bei der Aufzucht der nächsten Geschwister helfen. Dieser positive Effekt existiert allerdings nur auf guten Territorien mit ausreichend Nahrung; in schlechten Territorien konkurrieren die Töchter mit ihren Eltern und jüngeren Geschwistern um Nahrung. Die Eltern passen das primäre Geschlechterverhältnis an diese Umweltvariabilität an: In guten Territorien werden mehr Töchter produziert, in schlechten Territorien mehr Söhne (Komdeur et al. 1997). Bei Wildhunden *(Lycaon pictus)* helfen Söhne mehr bei der Aufzucht ihrer jüngeren

Geschwister und werden tatsächlich auch überproduziert (McNutt und Silk 2008).

Lokale Fortpflanzungseinheiten sind manchmal hoch strukturiert und erlauben keine Zufallspaarungen, zum Beispiel wenn Weibchen isolierte Gelege absetzen und alle Paarungen später zwischen Geschwistern stattfinden. In diesem Fall konkurrieren Brüder um Paarungsgelegenheiten mit ihren Schwestern. Dieses Phänomen wurde von Hamilton (1967) als lokale Partnerkonkurrenz *(local mate competition)* bezeichnet. Da theoretisch ein Männchen ausreicht, um alle seine Schwestern zu befruchten, sollten Mütter das Geschlechterverhältnis zugunsten von Töchtern verschieben und so ihre Zahl an Enkeln maximieren. Dieser Effekt der lokalen Partnerkonkurrenz auf das Geschlechterverhältnis ist insbesondere bei Arten mit haplodiploider Geschlechtsbestimmung zu erwarten, da Weibchen das Geschlecht ihrer Nachkommen direkt kontrollieren können.

Bei Feigenwespen *(Agaonidae)* legen Weibchen beispielsweise ihre Eier in sich entwickelnde Feigen, wo sich die oft flügellosen Männchen mit ihren Schwestern verpaaren, bevor diese abwandern. Tatsächlich haben Gelege, die nur aus Eiern einer Mutter bestehen, die extremsten Geschlechterverhältnisse (Raja et al. 2008). Gemeine Spinnmilben *(Tetranychus urticae)* in einem Selektionsexperiment über viele Generationen passten das Geschlechterverhältnis in ihren Gelegen perfekt an unterschiedliche Intensitäten der lokalen Partnerkonkurrenz an (Macke et al. 2011).

Bei Hymenopteren, die durch Befruchten oder Nichtbefruchten von Eiern das Geschlechterverhältnis selber direkt beeinflussen können, gibt es einen **Interessenskonflikt zwischen Königin und Arbeiterinnen** über das Geschlechterverhältnis der Brut (◘ Abb. 11.15). Die Ursachen dieses Konflikts liegen in unterschiedlichen genetischen Interessen

◘ **Abb. 11.15** Bei Hymenopteren, wie bei diesen Wespen, kommt es aufgrund der unterschiedlichen genetischen Interessen von Königin und Arbeiterinnen zu einem Interessenskonflikt über das Geschlechterverhältnis der Brut. (Quelle: Claudia Fichtel)

begründet. Königinnen, die als einzige Eier legen, sind mit Söhnen und Töchtern gleichermaßen verwandt. Arbeiterinnen sind dagegen mit ihren Schwestern näher verwandt als mit ihren Brüdern. Wenn sich eine Königin nämlich nur einmal verpaart hat, bekommen Schwestern dieselben väterlichen Allele, da Männchen haploid sind und damit nur einen (identischen) Chromosomensatz an alle Nachkommen weitergeben können. Damit haben alle Töchter einer Königin bereits 50 % ihrer Allele über die väterliche Seite gemeinsam. Da die Königin, wie alle Weibchen, diploid ist, haben die Töchter eine 50-prozentige Wahrscheinlichkeit, identische mütterliche Allele zu bekommen. Töchter einer Königin, die sich nur mit einem Männchen verpaart hat, teilen daher im Durchschnitt 75 % ihrer Allele. Mit ihren Brüdern sind sie aber nur zu 25 % verwandt, da sie mit ihnen ja nur den mütterlichen Satz an Genen teilen (Heinze 2010).

Für die Königin wäre daher ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis optimal; für die Arbeiterinnen, die ja die Brutpflege und damit de facto die wesentliche elterliche Investition betreiben, wäre

dagegen ein Verhältnis von drei Schwestern zu einem Bruder optimal (Trivers und Hare 1976). Da bei den allermeisten Hymenopteren das Geschlechterverhältnis zugunsten der Weibchen verschoben ist, scheinen die Arbeiterinnen diesen Konflikt in den meisten Fällen zu gewinnen. Untersuchungen an Kolonien, in denen sich Königinnen mit mehreren Männchen verpaaren und Arbeiterinnen dadurch im Durchschnitt sehr viel weniger miteinander verwandt sind, haben gezeigt, dass das Geschlechterverhältnis sich in diesen Situationen einem Verhältnis 1:1 annähert (Sundström 1994).

11.3.3 Geschwisterkonflikt

Konflikt zwischen Geschwistern entsteht immer dann, wenn die Mitglieder einer Brut mehr Ressourcen und Investitionen verlangen, als von den Eltern bereitgestellt werden kann. Dieser Konflikt tritt vor allem dann auf, wenn die Mitglieder einer Brut gezwungenermaßen zusammen sind, also beispielsweise im Körper der Mutter, einem Bau oder Nest. Die Mitglieder einer Brut sind zwar nah miteinander verwandt, da sie zumindest im Durchschnitt die Hälfte der mütterlichen Allele teilen, aber sie sind primär an ihrem eigenen Überleben und Wohlergehen interessiert. Wenn die Geschwister einen gemeinsamen Vater haben, teilen sie im Durchschnitt die Hälfte ihrer Gene miteinander. Von daher sollte in dieser Situation jedes Individuum die nächste Einheit elterlicher Investition so lange für sich beanspruchen, bis diese Einheit für ein Vollgeschwister mehr als doppelt so wertvoll ist (oder mehr als viermal so wertvoll für Halbgeschwister).

Die Konkurrenz zwischen Geschwistern kann verschiedene Formen annehmen. So kann es Rangeleien um eine besonders vorteilhafte Position in der Nähe des Eingangs des Baues oder der Nesthöhle, durch den die Eltern zu den Jungen kommen, geben. Bei Mehlschwalben sind dabei ältere und männliche Junge erfolgreicher als ihre Geschwister (Bonisoli-Alquati et al. 2011). Da bei Säugetieren in der Regel die Zahl der Zitzen an die Wurfgröße angepasst ist, tritt diese Form der Konkurrenz seltener auf, aber es kann zu Konkurrenz um die beste Zitze kommen, wenn diese sich in ihrer Ergiebigkeit unterscheiden (Hudson und Trillmich 2008). Bei Vögeln kann es zu Pickereien zwischen den Nestlingen und so zur Ausbildung von Dominanzbeziehungen kommen, die dazu führen, dass dominante Junge häufiger gefüttert werden. Im Extremfall kann eskalierende Aggression zwischen Nestgenossen, in Kombination mit reduzierter Versorgung durch die Eltern, zur Schwächung und zum Tod führen. Diese Geschwistertötung **(Siblizid)** tritt bei manchen Vögeln (bestimmte Adler, Pelikane und Tölpel) sogar obligat auf (◘ Abb. 11.16). Bei anderen Arten erfolgt Siblizid fakultativ, vermutlich in Abhängigkeit von der Ressourcenlage. Ferkel *(Sus scrofa)* sind vermutlich aus diesem Grund schon von Geburt an mit Zähnen ausgestattet (Fraser und Thompson 1991). Bei Tüpfelhyänen *(Crocuta crocuta)* kommt es zwischen den ebenfalls mit einem kompletten Gebiss ausgestatteten Jungen zu

◘ **Abb. 11.16** Bei Blaufußtölpeln *(Sula nebouxii)* kommt es bei Nahrungsknappheit obligat zu Siblizid: Das jüngere Geschwister wird vom anderen Jungen getötet. (© PublicDomainPictures/Pixabay)

intensiver Konkurrenz und regelmäßig (9 % der Würfe) zum Siblizid, vor allem dann, wenn die Nahrungsversorgung schlecht ist (Hofer und East 2008). Hier verdrängen dominante Junge ihr Geschwister von der Zitze, aber wenn sie hungrig sind, können sich diese auch effektiv wehren (Benhaiem et al. 2012).

Wie lassen sich diese Beobachtungen mit den Interessen der Eltern vereinbaren? Solche **Brutreduktion** ist offenbar in manchen Fällen für die Eltern vorteilhaft. Vorteile müssen zumindest für Fälle angenommen werden, in denen es zu mütterlichem Kannibalismus kommt oder in denen die Mutter Geschwisterkannibalismus aktiv unterstützt. Bei vielen Nagetieren und einigen Vögeln fressen nämlich Mütter einige ihrer Jungen oder lassen manche gezielt verhungern. In anderen Fällen wird argumentiert, dass durch die „Überproduktion" von Eiern oder Jungen die Möglichkeit besteht, durch Brutreduktion flexibel auf unvorhersagbare Ressourcenschwankungen zu reagieren, oder dass sie eine Art Versicherung gegen extrinsische Mortalität einzelner Jungtiere darstellt (Mock und Parker 1998). Auf der proximaten Ebene spielt die aktuelle Kondition der Eltern eine wichtige Rolle dabei, wie sie ihr Fürsorgeverhalten modulieren.

11.3.4 Brutparasitismus

Bei oviparen Arten mit elterlicher Fürsorge existiert die theoretische Möglichkeit, eigene Eier zu einem Gelege oder in ein Nest eines anderen Individuums zu legen. Die Wirte solcher **Brutparasiten** können derselben oder einer anderen Art angehören. Die Brutparasiten haben dabei den Vorteil, dass ihre Jungen von anderen aufgezogen werden, ohne dass sie selbst die Kosten der elterlichen Investition tragen müssen. Das Risiko dieser Strategie besteht allerdings darin, dass der Wirt den Betrug bemerkt und die Eier oder die Jungen vernichtet. Für den Wirt ist diese Strategie dagegen nur mit Nachteilen verbunden, da er in fremde Junge investiert. Daher sind Abwehrstrategien der betroffenen Wirte zu erwarten, die wiederum zu Gegenstrategien bei den Brutparasiten führen sollten. Diese evolutionären Wettrennen finden tatsächlich sowohl innerhalb als auch zwischen Arten statt. Die bekanntesten Beispiele stammen dabei von Insekten und Vögeln.

Interspezifischer Brutparasitismus ist eine obligate Fortpflanzungsstrategie von ungefähr einem Prozent aller Vogelarten (Winfree 1999). Die beiden in dieser Hinsicht am besten untersuchten Arten, der Europäische Kuckuck *(Cuculus canorus)* und der amerikanische Braunkopf-Kuhstärling *(Molothrus ater)*, verfolgen dabei völlig unterschiedliche Strategien. Obwohl der Kuckuck über sein gesamtes Verbreitungsgebiet mehr als 100 verschiedene Arten parasitiert, sind es an einem gegebenen Ort nur ganz wenige Arten, die betroffen sind. Jedes individuelle Weibchen ist auf eine einzige Wirtsart spezialisiert, wobei die verschiedenen Weibchen unterschiedlich gefärbte und gemusterte Eier legen, die denen ihrer Wirte äußerlich sehr ähnlich sind (Honza et al. 2014). Diese Variabilität im Aussehen der Kuckuckseier ist vermutlich das Ergebnis von Gegenselektion durch den Wirt in Form von verbesserter Diskriminierung von Eiern anhand deren Aussehens. Das Aussehen der Kuckuckseier wird dabei von Genen auf dem mütterlichen W-Chromosom kontrolliert (Gibbs et al. 2000). Die Anpassungen der Eierfarbe an spezifische Wirte entstanden dabei erst, nachdem die parasitische Fortpflanzungsweise entstanden war (Krüger und Davies 2002).

Wenn ein Kuckuck-Weibchen ein Wirtsnest ausgespäht hat, nutzt es einen kurzen Moment, in dem das Nest unbewacht ist, entfernt eines der schon gelegten Eier und legt ein eigenes dazu – alles in weniger als 10 s (Davies 2000). Wenn der Betrug

Abb. 11.17 Ein Drosselrohrsänger *(Acrocephalus arundinaceus)* füttert sein „Kuckuckskind". (© fotoparus/stock.adobe.com)

von den Wirtseltern nicht bemerkt wird, profitiert der junge Kuckuck von seiner viel rascheren Entwicklung und schlüpft als erster. Wenige Stunden nach dem Schlüpfen befördert das noch nackte und blinde Junge nacheinander alle Eier seiner Wirte aus dem Nest. Von da an wird der junge Kuckuck unablässig gefüttert, selbst wenn er schon ein Vielfaches der Körpergröße der Eltern erreicht hat (Abb. 11.17). Nach dem Schlüpfen besteht theoretisch noch einmal das Risiko, dass der Schwindel auffliegt, da die Wirtseltern Unterschiede in der Rachenfärbung und in den Bettelrufen zu ihren eigenen Jungen bemerken könnten. Der junge Kuckuck sendet aber scheinbar unwiderstehliche Signale aus, mit denen er seine Wirtseltern zum Füttern animiert (Kilner et al. 1999). Dabei kompensiert er sein mangelhaftes Rachenmuster durch einen besonders effektiven Bettelruf, der die Wirtseltern dazu veranlasst, genauso viel Futter herbeizuschaffen, wie sie es normalerweise für die gesamte eigene Brut tun.

Vom Kuhstärling sind über 200 Wirtsarten bekannt, wobei jedes Weibchen zahlreiche Arten parasitiert. Diese Generalisten versuchen nicht, ihre Eier an die des Wirts anzupassen. Trotzdem werden sie von Wirten zumeist nicht entfernt. Das hat möglicherweise damit zu tun, dass die jungen Kuhstärlinge ihre artfremden Nestgenossen nicht aus dem Nest werfen und der Reproduktionserfolg der Wirte damit nicht komplett in Frage gestellt wird. Dadurch ist möglicherweise die Selektion auf die Fähigkeit, fremde Eier zu erkennen, nicht so stark wie beim Kuckuck. Eine andere Erklärung für dieses Brutparasiten-Wirt-System besteht darin, dass das evolutionäre Wettrennen noch in einem relativ frühen Stadium ist, da Kuhstärlinge erst vor wenigen Hunderttausend Jahren nach Nordamerika gekommen sind (Takasu 1998).

Einer sehr viel schwierigeren Verteidigung gegenüber Brutparasiten sehen sich Individuen gegenüber, die von Mitgliedern der eigenen Art parasitiert werden

(intraspezifischer Brutparasitismus). Neben einigen Insekten zeigen auch mehr als 200 Vogelarten dieses Verhalten. In diesem Fall ist es sehr schwierig, fremde Eier zu erkennen und gegen sie zu diskriminieren. Dadurch dass Brutparasitismus zusätzlich zu eigenem Brüten eingesetzt wird, kann der Fortpflanzungserfolg bis zum Doppelten ansteigen (Ahlund und Andersson 2001). Der Erfolg dieser Strategie ist aber häufigkeitsabhängig und stellt Weibchen theoretisch vor die Frage, wie sie ihre Eier über das eigene und andere Nester verteilen sollen (Ruxton und Broom 2002). Bei Anis *(Crotophaga major),* die normalerweise ihre Eier in einem Nest gemeinsam versorgen (► Abschn. 11.4) legen manche Weibchen, deren Nest zerstört wurde, anschließend zusätzliche Eier in fremde Nester. Im Durchschnitt hatten beide Taktiken ähnliche Fitnesskonsequenzen (Riehl und Strong 2019).

Interessanterweise ist **innerartlicher Brutparasitismus** nicht zufällig über alle Vogelarten verteilt, sondern tritt besonders gehäuft bei Entenvögeln *(Anseriformes)* auf (Lyon und Eadie 2000). Diese besitzen das für Vögel ungewöhnliche Merkmal der weiblichen Philopatrie. Unter diesen Bedingungen ist es möglich, dass parasitierende Weibchen einen Teil ihrer Eier in die Nester von nahen Verwandten legen und so die Kosten des Brutparasitismus durch Verwandtenselektion abgemildert werden (Gloag und Beekman 2019). In dieser Situation wären damit die theoretischen Voraussetzungen dafür geschaffen, dass das parasitierende Weibchen am Nest bleibt und dem betroffenen Wirtsweibchen bei der Aufzucht einer gemeinsamen Brut assistiert.

11.4 Fürsorge und Kooperation

Fürsorge und Investition sind nicht nur durch verschiedene Konkurrenzbeziehungen charakterisiert, sondern sie bieten auch einmalige Möglichkeiten, bei der Jungenaufzucht mit anderen zu kooperieren. **Kooperation** ist dabei allgemein als eine Verhaltensweise definiert, die einem Artgenossen einen Vorteil verschafft. Im Kontext der Fortpflanzung tritt kooperatives Verhalten bei der Fürsorge für fremde Jungtiere zu Tage. Wenn der Handelnde oder Träger eines entsprechenden Merkmals zusätzlich einen persönlichen Nachteil durch dieses Verhalten oder Merkmal in Kauf nimmt, handelt es sich per Definition um **Altruismus;** falls die Vorteile Verwandten zugute kommen, handelt es sich um **Nepotismus.** Im Zusammenhang der Jungenfürsorge sind reproduktiver Altruismus und Nepotismus weit verbreitet. Dabei verzichten Individuen für begrenzte Zeit oder permanent auf eigene Fortpflanzung und helfen anderen Artgenossen bei der Aufzucht ihrer Jungen.

Verzicht auf eigene Fortpflanzung stellt ein herausragendes Paradoxon der Evolutionsbiologie dar, dessen Erklärung schon Darwin (1859) große Probleme bereitete. Wie kann natürliche Selektion ein Merkmal fördern, dessen Träger sich gar nicht fortpflanzen? Zum einen ist es paradox, weil diese Individuen scheinbar nicht darauf bedacht sind, Kopien der eigenen Gene in die nächste Generation weiterzugeben. Zum anderen ist nicht unmittelbar klar, wie sich die genetischen Grundlagen solcher Merkmale ausbreiten können, wenn sich die Träger dieses Merkmals selber gar nicht fortpflanzen. Bei Insekten, Vögeln und Säugetieren, bei denen die meisten Fälle von reproduktivem Altruismus auftreten, ist dieses Paradoxon von Hamilton (1964) mit Verwandtenselektion erklärt worden; allerdings wurden in neuerer Zeit zusätzliche Faktoren als bedeutsam identifiziert (Clutton-Brock 2002). Bei Systemen, in denen reproduktiver Altruismus auftritt, existiert ein Kontinuum in der Dauer des Verzichts auf eigene Fortpflanzung und der damit verbundenen Varianz im Fortpflanzungserfolg zwischen

Gruppenmitgliedern, innerhalb dessen gewöhnlich zwischen eusozialen Arten und solchen mit Helfern am Nest unterschieden wird.

11.4.1 Eusozialität und reproduktiver Altruismus

Kooperative Brutfürsorge ist ein definierendes Merkmal von eusozialen Gesellschaften. **Eusozialität** ist außerdem durch reproduktive Arbeitsteilung und überlappende Generationen definiert. Überlappende Generationen sind deswegen Bestandteil dieser Definition, weil sie die Voraussetzung dafür darstellen, dass sich Mitglieder der älteren Generationen an der Aufzucht jüngerer Individuen beteiligen können. Die reproduktive Arbeitsteilung liegt darin begründet, dass die Fortpflanzungsaktivität auf eine oder wenige Königinnen beschränkt ist, wohingegen die große Zahl der Arbeiterinnen steril ist; bei manchen Hymenopteren sind Arbeiterinnen allerdings auch in der Lage, unbefruchtete Eier zu legen.

Diese Kombination von Merkmalen findet sich bei allen Ameisen (◘ Abb. 11.18) und Termiten sowie den meisten Bienen und Wespen. Außerdem wurde Eusozialität bei einigen Arten von Blasenläusen *(Pemphigidae)*, Thripsen *(Thysanoptera)*, Schwammgarnelen (*Synalpheus* spp), Rüsselkäfern *(Curculionidae)* sowie Sandgräbern *(Bathyergidae)* beschrieben (Rubenstein und Abbot 2017). Die große Mehrzahl der eusozialen Arten (d. h. die *Hymenoptera* und *Thysanoptera*) teilen das Merkmal der **Haplodiploidie** (► Abschn. 8.2). Dabei teilen Schwestern im Durchschnitt 75 % ihrer Gene, wohingegen Arbeiterinnen nur 50 % ihrer Gene mit ihren eigenen Töchtern oder Söhnen gemeinsam hätten (◘ Tab. 11.1). Weibchen dieser Arten können daher ungewöhnlich hohe indirekte Fitnessgewinne erzielen, wenn sie ihrer Mutter dabei helfen, weibliche Geschwister zu produzieren (Hamilton 1964). Ein ähnlich hoher durchschnittlicher Verwandtschaftsgrad findet sich auch zwischen den Mitgliedern der Kolonien von Thripsen (Chapman et al. 2000), aber nicht bei Nacktmullen (Braude 2000). Blasenläuse pflanzen sich zum Großteil parthenogenetisch

◘ **Abb. 11.18** Ameisen sind die ökologisch erfolgreichsten eusozialen Insekten. (Quelle: Manfred Eberle)

◘ **Tab. 11.1** Durchschnittliche Verwandtschaftsverhältnisse bei haplodiploiden und diploiden Arten

Haplodiploidie						
	Sohn	Tochter	Bruder	Schwester	Nichte	Neffe
Weibchen	0,5	0,5	0,25	0,75	0,375	0,375
Männchen	0,0	1,0	0,5	0,5	0,25	0,25
Diploidie						
Weibchen	0,5	0,5	0,5	0,5	0,25	0,25
Männchen	0,5	0,5	0,5	0,5	0,25	0,25

fort und sind daher genetisch identisch; die anderen eusozialen Arten sind diploid.

(1) Verwandtenselektion und Eusozialität Der Verwandtschaftsgrad wird als eine notwendige evolutionäre Ursache von Eusozialität betrachtet. Eine vergleichende Studie des Paarungssystems von 267 Hymenopterenarten zeigte, dass Paarungen der Königin mit einem Männchen, welche den Verwandtschaftskoeffizienten zwischen den Nachkommen maximieren, in allen unabhängig entstandenen eusozialen Gruppen den ursprünglichen Zustand darstellt (Hughes et al. 2008). Innerhalb der eusozialen Insekten gibt es aber neben den verschiedenen dominierenden genetischen Systemen (>12.000 haplodiploide Hymenopterenarten und >2000 diploide Termitenarten) interessante Variabilität in der Zahl der Königinnen und deren Reproduktionsmonopol, den Aufgaben der Arbeiterinnen, dem Ausmaß der Kastenbildung, der Koloniegröße sowie der Gründung von neuen Kolonien. Zur Erklärung der Entstehung und Aufrechterhaltung von Eusozialität müssen daher neben genetischen auch ökologische Faktoren berücksichtigt werden (Korb 2010).

Die Bedeutung der genetischen Verwandtschaft für die Evolution von Eusozialität wird deutlich, wenn die Produktion von weiteren Schwestern durch Arbeiterinnen betrachtet wird. Zu ihren Brüdern sind Arbeiterinnen nur zu ¼ verwandt, so dass ihre durchschnittliche Verwandtschaft zu allen Geschwistern nur ½ beträgt, wenn diese im Verhältnis 1:1 produziert werden, was im Interesse der Königin ist. Daher kann Eusozialität nur dann entstehen, wenn das Geschlechterverhältnis in manchen Kolonien oder zu manchen Zeiten zugunsten von Weibchen verschoben ist; aus Sicht der Arbeiterinnen idealerweise im Verhältnis 3:1.

Diese einfachste Situation wird aber durch zwei Faktoren kompliziert. Wenn sich Königinnen nämlich mit mehr als einem Männchen verpaaren, reduziert sich der durchschnittliche Verwandtschaftsgrad zwischen Schwestern. Derselbe Effekt entsteht, wenn eine Kolonie mehrere Königinnen enthält. In manchen Arten existiert Variabilität in beiden Faktoren innerhalb einer Population. In diesem Fall kommt es zu gespaltenen Geschlechterverhältnissen *(split sex ratios)*: Kolonien mit einer Königin oder mit einer nur einfach verpaarten Königin produzieren mehr Töchter, die anderen produzieren mehr Söhne (Korb und Heinze 2004).

Genetische Faktoren komplizieren auch die Entscheidungen der Arbeiterinnen in denjenigen Hymenopterenarten, in denen die Weibchen die Fähigkeit beibehalten haben, zumindest unbefruchtete Eier zu legen. Sie sind nämlich mit ihren Söhnen oder sogar mit ihren Neffen näher verwandt als mit ihren Brüdern (■ Tab. 11.1). Diese Arbeiterinnen könnten also durch die Produktion eigener Söhne oder durch die Hilfe bei der Aufzucht der Söhne ihrer Schwestern ihre inklusive Fitness stärker erhöhen, als wenn sie in die Söhne der Königin investieren. Die Königin ist aber mit ihren Söhnen näher verwandt als mit ihren Enkelsöhnen und sollte daher die Fortpflanzung von Arbeiterinnen unterbinden (Heinze 2010). Der Ausgang dieses Konflikts hängt im Wesentlichen von der Koloniegröße ab. In kleinen Kolonien sind Königinnen besser in der Lage, Arbeiterinnen zu kontrollieren und gegebenenfalls durch Aggression oder Fressen der Eier der Arbeiterinnen ihre Interessen durchzusetzen *(queen policing)* als in großen Kolonien. Mehrfachverpaarungen der Königin stellen einen weiteren Trumpf der Königin in diesem Konflikt dar, da dadurch Arbeiterinnen im Durchschnitt näher mit ihren Brüdern verwandt sind als mit den Söhnen ihrer Schwestern und sich gegenseitig die Eier zerstören *(worker policing)*. Es ist daher nicht

verwunderlich, dass die Königinnen in den meisten Arten diesen Konflikt für sich entschieden haben. Untersuchungen an einer Schweißbienenart *(Megalopta genalis)*, bei der sich manche Arbeiterinnen selbst fortpflanzen, haben gezeigt, dass die inklusive Fitness der helfenden Arbeiterinnen geringer ist als die der sich direkt fortpflanzenden Weibchen; Eusozialität wird hier also wohl auch durch Manipulation der Königin stabilisiert (Kapheim et al. 2015a).

(2) Nichtgenetische Faktoren Da eigenständige Reproduktion für Weibchen in manchen eusozialen Arten zumindest eine theoretische Option darstellt, müssen also auch nichtgenetische Faktoren an der Entstehung von Eusozialität beteiligt gewesen sein. Außerdem tritt Eusozialität auch bei diploiden Termiten sowie Nackt- und Graumullen auf, wo die erwähnten genetischen Vorteile in dieser Stärke nicht existieren können. Die unabhängige eigene Fortpflanzung stellt die grundsätzliche Alternative zum Helfen bei der Aufzucht von Nachkommen der Mutter dar. Zwischen diesen solitären und den eusozialen Arten gibt es bei Insekten einige Abstufungen, die Hinweise auf entscheidende Schritte und zusätzliche Faktoren bei der Evolution der Eusozialität geben können (Kapheim et al. 2015b).

Sogenannte subsoziale Arten unterscheiden sich von solitären Arten dadurch, dass die Adulten wenigstens zeitweise Fürsorge für die eigene Brut leisten. Bei kommunalen Arten nutzen mehrere Weibchen ein gemeinsames Nest, aber es gibt keine Kooperation bei der Brutfürsorge. Bei quasisozialen Arten findet kooperative Brutfürsorge in einem gemeinsamen Nest statt. Semisoziale Arten besitzen zusätzlich eine Arbeiterinnenkaste, also reproduktive Arbeitsteilung. Bei eusozialen Arten kommen überlappende Generationen als zusätzliches Merkmal dazu. Es stellt sich also die Frage nach den Vor- und Nachteilen des gemeinsamen bzw. des solitären Brütens und den Zwängen, welche diese Entscheidung möglicherweise einschränken.

Der wichtigste **Vorteil der kooperativen Jungenaufzucht** besteht in der verbesserten Effizienz und Produktivität aufgrund der Arbeitsteilung bei der Fortpflanzung. Ein Vergleich von nahverwandten Wespenarten (*Ammophila* spp.) mit und ohne Brutfürsorge zeigte, dass Brutfürsorge sowohl das Risiko als auch die Kosten von Parasiteninfektionen der Brut reduziert (Field und Brace 2004). Vergleichende Untersuchungen der eusozialen Schwammgarnelen haben außerdem gezeigt, dass diese tatsächliche eine höhere Produktivität und damit verbesserte ökologische Konkurrenzfähigkeit haben als solitäre Arten (Duffy et al. 2000).

Zudem gibt es ökologische Vorteile: Schwammgarnelen, Termiten, Thripse, Gallläuse und Nacktmulle leben in „Befestigungen", in denen sie auch ihre Nahrung finden und besser vor Räubern geschützt sind (Chak et al. 2017). Hymenopteren müssen dagegen außerhalb ihrer Behausungen nach Nahrung suchen, was zwar mit einem höheren Mortalitätsrisiko behaftet ist, aber durch die Präsenz mehrerer Arbeiterinnen durch eine Art Lebensversicherung für die Juvenilen abgesichert ist. Durch Entfernung von Helfern einer Wespenart *(Liostenogaster flavolineata)* konnte dieser positive Effekt experimentell nachgewiesen werden (Field et al. 2000). Ein weiterer Vorteil des kooperativen Brütens besteht in der Aussicht, selbst in die Fortpflanzungsrolle zu gelangen, wenn es ein hohes externes Mortalitätsrisiko gibt. Aus diesem Grund können bei manchen Wespen (z. B. *Polistes dominula*) sogar Nichtverwandte bei der Brutfürsorge miteinander kooperieren (Queller et al. 2000). Die Subordinaten passen dabei die Intensität ihres Fürsorgeverhaltens an die Wahrscheinlichkeit an, dass sie die Fortpflanzungsrolle übernehmen (Cant und Field 2001). Die Kosten

Abb. 11.19 Termiten sind eine ökologisch bedeutsame Ordnung diploider Organismen, bei denen nichtgenetische Faktoren bei der Evolution der Eusozialität eine wichtige Rolle gespielt haben. (© Roy Buri/Pixabay)

des Helfens bestehen hauptsächlich im Verzicht auf eigene Reproduktion. Direkte Fortpflanzung wäre umgekehrt der größte Vorteil der eigenen Reproduktion, aber vor allem ökologische Zwänge, wie die Schwierigkeit, einen geeigneten Nistplatz zu finden und sich dort erfolgreich mit einer eigenen Brut zu etablieren, stehen dem im Wege.

Die **Vor- und Nachteile der eigenen Reproduktion** werden mit Hilfe von Reproductive-Skew-Modellen analysiert (► Abschn. 10.7). Drei Parameter beeinflussen die Verteilung der Fortpflanzung zwischen Individuen und damit die Entscheidung, alleine zu brüten oder die gesamte oder einen Teil der Fortpflanzung zugunsten kooperativer Jungenaufzucht zu opfern:

1. die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den betroffenen Individuen,
2. die Gesamtproduktivität aller Individuen, wenn Subordinate kooperieren, und
3. die Chancen erfolgreicher selbständiger Fortpflanzung durch Subordinate.

Im Unterschied zu Vögeln gibt es bislang aber nur einige wenige Hinweise darauf, dass ökologische Zwänge die eigenständige Fortpflanzung von Insekten limitieren. Bei Arten mit kooperativer Brutpflege scheint dagegen die Erfolgsrate der Jungenaufzucht wesentlich höher zu sein als bei solitären Arten (Queller 1989). Die genetischen Voraussetzungen für die Evolution von Eusozialität sind bei haplodiploiden Arten am besten erfüllt, wenn Töchter mit ihren Müttern kooperieren, da in diesem Fall starker und stabiler *reproductive skew* zugunsten der Mutter erwartet wird.

(3) Eusozialität ohne Haplodiploidie Bei diploiden **Termiten** werden ökologische und Life-History-Faktoren bei der Evolution von Eusozialität als wichtig erachtet (Thorne 1997; Abb. 11.19). Dazu zählen Vorteile der Philopatrie in Habitaten mit reichhaltigem Nahrungsangebot in Kombination mit hohen Risiken der Abwanderung, langsame Individualentwicklung mit überlappenden

Abb. 11.20 Nacktmulle *(Heterocephalus glaber)* gehören zu den wenigen eusozialen Säugetierarten. (© Trisha M Shears/Wikipedia, gemeinfrei)

Generationen, Iteroparie, Vorteile der gemeinsamen Nestverteidigung sowie eine gewisse Wahrscheinlichkeit der Nestübernahme durch philopatrische Individuen. Da praktisch alle rezenten Termitenarten diese Kombination von Merkmalen aufweisen, ist es schwierig, die Evolution von Eusozialität in dieser Ordnung über Zwischenstufen zu rekonstruieren. Phylogenetische Rekonstruktionen legen in der Tat nahe, dass Eusozialität nur einmal früh in der evolutionären Geschichte entstanden ist (Thompson et al. 2000).

Bei **Sandgräbern** (Abb. 11.20) ist Eusozialität mindestens zweimal entstanden. Bei diesen von unterirdischen Geophyten lebenden Nagetieren reproduziert sich in jeder Kolonie nur eine Königin, die morphologische Anpassungen in Form von Wirbelverlängerungen an diese Rolle entwickelt (O'Riain et al. 2000). Reproduktive Aktivität in anderen Weibchen kann aber durch die Präsenz von nichtverwandten Männchen ausgelöst werden (Cooney und Bennett 2000). Als Ursachen der Eusozialität werden neben hohen Verwandtschaftskoeffizienten aufgrund des monogamen Paarungssystems und der limitierten Abwanderungsmöglichkeiten (Burda et al. 2000) auch ökologische Faktoren diskutiert. Insbesondere das Vorkommen von geklumpter Nahrung in Gegenden mit wenigen, aber variablen Niederschlägen wird als wichtiger Zwang angesehen, der die Kosten der Abwanderung und der eigenständigen Fortpflanzung erhöht (Faulkes et al. 1997). Da es bei Sandgräbern auch solitäre und in nichteusozialen Gruppen lebende Arten gibt, können die Ursachen und Erhaltungsmechanismen von Eusozialität in dieser Familie durch vergleichende Untersuchungen bestimmt werden (Faulkes und Bennett 2001).

11.4.2 Helfersysteme

Bei zahlreichen Vogel- und Säugetierarten existieren Individuen, die sich selber nicht fortpflanzen und anderen bei der Aufzucht von deren Nachkommen helfen. Im Unterschied zu eusozialen Arten ist der reproduktive Altruismus bei diesen **Arten mit Helfern am Nest** allerdings nicht permanent und irreversibel, und die genetischen Vorteile von haplodiploiden Arten in Bezug auf ihre inklusive Fitness können aufgrund ihrer Diploidie nicht in gleicher Weise zutreffen. Hier sind es neben anderen genetischen Vorteilen vor allem Aspekte der Ökologie und Life History, die diese Form der Kooperation wahrscheinlicher machen.

(1) Genetische Vorteile In den allermeisten Fällen, in denen Vögel oder Säugetiere den Beginn ihrer eigenen Fortpflanzung verzögern und anderen Artgenossen bei der Jungenaufzucht helfen, handelt es sich bei den Nutznießern um die eigenen Eltern oder andere Verwandte. Diese helfenden Individuen werden als primäre Helfer bezeichnet und von sekundären Helfern unterschieden, die Nichtverwandten bei der Jungenaufzucht helfen. Die Entscheidung, fremden Tieren bei der Jungenaufzucht zu helfen, kann prinzipiell damit erklärt werden, dass sie sich dadurch die Toleranz der Dominanten und damit die

Gruppenmitgliedschaft „erkaufen“, in der Hoffnung, später eine Fortpflanzungsposition in dieser Gruppe zu übernehmen (Pay-to-stay-Hypothese). Beim Vergleich rezenter Vogelarten wurde diese Hypothese bestätigt (Kingma 2017). Eine dritte Option für Individuen, die keine Gelegenheit zur eigenen Fortpflanzung haben, besteht darin, niemandem zu helfen und auf eigene Fortpflanzungsgelegenheiten zu warten.

Was sind die Vor- und Nachteile dieser drei Taktiken? **Primäre Helfer** erfahren durch ihr Verhalten genetische Vorteile, indem sie ihre inklusive Fitness erhöhen. Durch ihre Mithilfe bei der Versorgung und beim Schutz jüngerer Geschwister ermöglichen sie den Eltern, mehr Junge aufzuziehen, als ohne diese Hilfe. Bei Florida-Buschhähern *(Aphelocoma coerulescens)* führt die Mithilfe von ein bis zwei Helfern bei unerfahrenen Brutpaaren zu einer Verdoppelung des Fortpflanzungserfolgs; bei erfahrenen Brutpaaren erhöht sich der Fortpflanzungserfolg um immerhin 58 %. Wenn man die Helfer experimentell entfernt, sinkt der Fortpflanzungserfolg des Brutpaares um mehr als 50 % im Vergleich zu Kontrollpaaren (Mumme 1992). Eltern, denen geholfen wird, profitieren auch selbst von der Hilfe: Bei Seychellen-Rohrsängern *(Acrocephalus sechellensis)* leben die Weibchen länger, denen viel geholfen wird (Hammers et al. 2019).

Die über Verwandtenselektion vermittelten genetischen Vorteile des Helfens sind auch bei der Betrachtung der Evolution dieses Helfersystems bei Vögeln erkenntlich. Obwohl es bei Vögeln sehr viel zwischenartliche Variation in der Assoziation von Paarungssystem und Helfen-am-Nest gibt, sind evolutionäre Übergänge zu Helfersystemen sehr viel häufiger, wenn deren Vorfahren monogam waren (Cornwallis et al. 2010). Dies ist damit zu erklären, dass der Verwandtschaftsgrad zwischen Geschwistern stark abnimmt, wenn die Mutter der Helfer sich mit verschiedenen Männchen paart (◘ Abb. 11.21b). Auch unter den rezenten Arten sind Arten mit Helfern seltener promisk (◘ Abb. 11.21c), und die Anzahl an Helfern nimmt mit zunehmender Intensität der Promiskuität ab (◘ Abb. 11.21d). Außerdem nimmt die Intensität des Helfens mit durchschnittlich höherer Verwandtschaft zwischen den Geschwistern zu (Green et al. 2016).

Da sekundäre Helfer und Nichthelfer diese Vorteile nicht erfahren, muss Helfen auch mit Nachteilen verbunden sein, ansonsten gäbe es keinen Grund, nicht zu helfen. Energetische Kosten und ein erhöhtes Mortalitätsrisiko gehören zu den wichtigsten Kosten des Helfens.

Die **Kosten des Helfens** hat Reyer (1984) an Graufischern *(Ceryle rudis)* quantifiziert (◘ Tab. 11.2). Primäre Helfer haben bei dieser Art nur eine 54-prozentige Chance, die nächste Paarungszeit zu erleben, wohingegen 74 % der sekundären Helfer und 70 % der Nichthelfer ihr zweites Lebensjahr erreichen. Dieser Unterschied lässt sich dadurch erklären, dass primäre Helfer mehr als dreimal so viele Kalorien herbeischaffen als sekundäre Helfer; sie verausgaben sich also viel stärker und haben aufgrund der höheren Aktivität und ihrer höheren Beteiligung an der Nestverteidigung vermutlich ein höheres extrinsisches Mortalitätsrisiko. Zudem beginnt ein geringerer Anteil der primären Helfer im folgenden Jahr mit der eigenen Fortpflanzung, hauptsächlich weil mehr sekundäre Helfer eine frei gewordene Brutposition in ihrer „Gastfamilie“ füllen konnten.

Mit diesen Daten lassen sich die direkten und indirekten Fitnessgewinne für die drei Taktiken berechnen und vergleichen. Primäre Helfer trugen im Durchschnitt zur Produktion von 1,8 zusätzlichen Geschwistern bei. Da in manchen Fällen einer ihrer Eltern ersetzt wurde, waren sie mit diesem im Durchschnitt von nur 0,32 verwandt. Daraus ergeben sich im ersten Jahr 0,58 indirekte Fitnesseinheiten, wohingegen die beiden

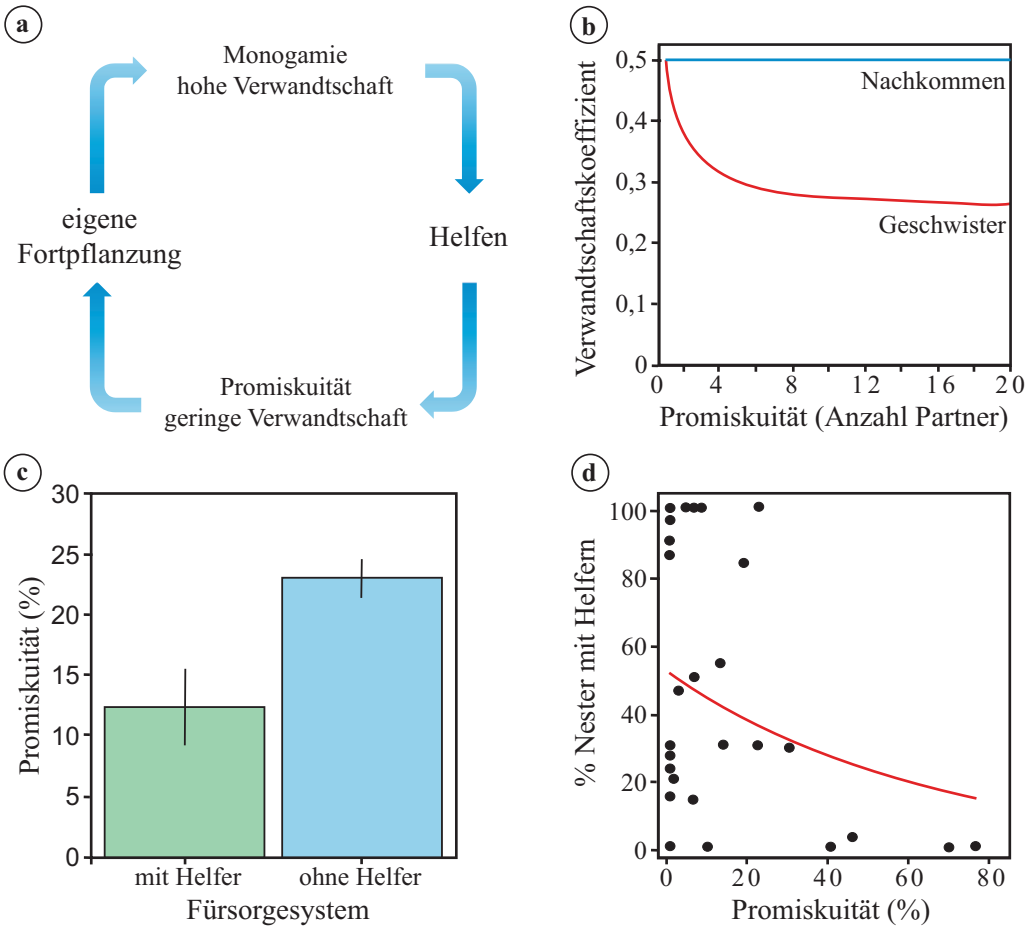


Abb. 11.21 Monogamie und die Evolution von Helfersystemen bei Vögeln. **a** Evolutionäre Übergänge zwischen selbständigem und kooperativen Brüten werden durch die genetischen Konsequenzen von Monogamie und Promiskuität vermittelt. **b** Mütter sind mit ihren Nachkommen gleichermaßen verwandt, auch wenn sie sich mit mehreren Männchen verpaaren; Geschwister untereinander aber nicht. **c** Bei rezenten Arten mit Helfersystemen ist Promiskuität seltener als bei Arten ohne Helfer. **d** Die Anzahl der Helfer innerhalb einer Art variiert in Abhängigkeit von der Intensität der Promiskuität. (Siehe Cornwallis et al. 2010)

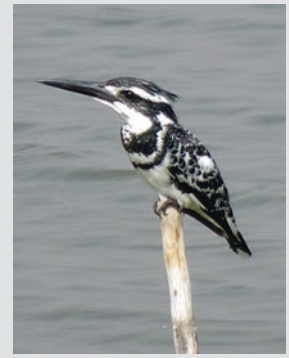
anderen Taktiken im ersten Jahr zu keinem Fitnessgewinn führten. Wenn man nun im zweiten Jahr nur Tiere vergleicht, die ihre Brut ohne Helfer aufzogen, hatten alle im Durchschnitt 2,5 flügge Junge, mit denen sie die Hälfte ihrer Gene teilen. Durch unterschiedliche Wahrscheinlichkeiten, das zweite Jahr zu erleben und dann einen Partner zur Fortpflanzung zu finden, ergaben sich die höchsten Fitnessgewinne für sekundäre Helfer. Da der Fitnessunterschied zwischen primären und sekundären Helfern im zweiten Jahr geringer ist als der Fitnessgewinn der primären Helfer im ersten Jahr, haben sie insgesamt die beste Bilanz.

Primäre Helfer opfern also einen Teil ihrer zukünftigen eigenen Fortpflanzung für die indirekten Fitnessgewinne des Helfens. Außerdem verlängern sie durch ihr Helfen die Lebenserwartung ihrer Eltern, so dass diese zusätzliche

Tab. 11.2 Vergleich der inklusiven Fitnessgewinne von männlichem Graufischern *(Ceryle rudis)* mit unterschiedlichen Helfertaktiken im 1. und 2. Lebensjahr.

Inklusive Fitness männlicher Graufischer

	1. Jahr			2. Jahr				
Taktik	Z	r	w_1	N	r	p(s)	p(F)	w_2
Primäre Helfer	1,8	0,32	0,58	2,5	0,5	0,54	0,60	0,41
Sekundäre Helfer	1,3	0	0	2,5	0,5	0,74	0,91	0,84
Nicht-helfer	0	0	0	2,5	0,5	0,70	0,33	0,29



Z = Zugewinn der Eltern durch Helfer; r = Verwandtschaftskoeffizient zwischen Helfer und Geschwister (1. Jahr) und eigenen Jungen (2. Jahr); w1 (w2) = Fitness im 1. bzw. 2. Jahr; N = Anzahl der eigenen Nachkommen; p(s) = Überlebenswahrscheinlichkeit vom 1. in das 2. Jahr; p(F) = Wahrscheinlichkeit, im 2. Jahr einen Fortpflanzungspartner zu finden. Die Fitness im 1. und 2. Jahr berechnet sich als das Produkt der zugehörigen Parameter. (Graufischer: © Bishnu Sarangi/Pixabay)

Geschwister produzieren können und damit die indirekte Fitness der primären Helfer weiter erhöhen. Das Verhalten der primären Helfer kann bei Graufischern also durch Verwandtenselektion erklärt werden. In Ausnahmefällen, wie beim Blauen Staffelschwanz *(Malurus cyaneus)*, können männliche Helfer sich auch direkt fortpflanzen, indem sie einen stattlichen Anteil von Extra-pair-Vaterschaften mit Nachbarinnen, die eigentlich den Territoriumsinhaber aufsuchen wollten, für sich verbuchen (Double und Cockburn 2003).

(2) Ökologische und Life-History-Zwänge Die grundlegende Alternative zur Beteiligung an kooperativer Jungenaufzucht besteht in der eigenen Fortpflanzung. Zur Erklärung des Phänomens des Helfens am Nest kann man daher entweder auf die Vorteile des Helfens oder aber auf die Gründe, welche die eigene Fortpflanzung verhindern, fokussieren (Koenig et al. 1992). Erfolgreiche eigene Fortpflanzung erfordert bei vielen Vogelarten Zugang zu einem Territorium. Wenn in dieser Hinsicht **Habitatsättigung** vorliegt, haben Jungvögel aus diesem Grund keine Möglichkeit, mit der eigenen Fortpflanzung zu beginnen. In dieser Situation ist es am sinnvollsten, im vertrauten Gebiet der Geburtsgruppe zu bleiben. In manchen Fällen können auch die Kosten der Abwanderung so hoch sein, dass Bleiben vorteilhaft ist. Wenn man in der Geburtsgruppe bleibt, kann eigene Fortpflanzung aus Gründen der Inzestvermeidung, aus ökologischen (Ressourcenknappheit) oder sozioendokrinologischen Gründen (Unterdrückung durch Eltern oder Dominante) unterbunden werden. Bleiben im elterlichen Revier bzw. verzögerte Abwanderung in ein eigenes Brutgebiet führt aber nicht zwangsläufig zum Helfen. Bei Graufischern und anderen Arten gibt es ja Individuen, die nicht abwandern, aber auch nicht helfen. Umgekehrt ist Bleiben aber eine Voraussetzung für kooperatives Brüten.

Abb. 11.22 Beim Seychellen-Rohrsänger helfen Töchter ihren Eltern bei der Aufzucht der nächsten Brut, wenn für sie keine eigenen Territorien frei sind. (© H. van Diek/AGAMI/blickwinkel/picture alliance)

Warum bleiben also manche Jungtiere in ihrer Geburtsgruppe? Bei manchen Arten scheint in der Tat die Knappheit an geeigneten Brutterritorien dazu zu führen, dass Jungvögel im elterlichen Territorium verbleiben. Untersuchungen an Seychellen-Rohrsängern haben diese Hypothese am eindrucksvollsten bestätigt (Abb. 11.22). Diese kleinen Singvögel waren bis Ende der 1980er-Jahre in ihrer Verbreitung auf eine Insel des Seychellen-Archipels beschränkt. Die gesamte Insel war mit Territorien belegt, und die meisten Töchter blieben daher im elterlichen Territorium und halfen ihren Eltern bei der Aufzucht weiterer Geschwister (Komdeur 1992). Dann transferierte Komdeur 58 Vögel auf zwei benachbarte, bis dahin von dieser Art nicht bewohnte Inseln. Dadurch wurden auf der Ursprungsinsel zahlreiche Territorien frei, und die Rohrsänger stellten das Helferverhalten umgehend ein. Auf den beiden anderen Inseln gab es anfangs noch viele freie Territorien und dort blieb zunächst auch keiner der Jungvögel im elterlichen Territorium. Junge Vögel scheinen somit nicht deswegen im elterlichen Territorium zu bleiben, weil sie damit rechnen können, dieses in absehbarer Zeit übernehmen zu können.

Vergleichende Untersuchungen der Ökologie von Vogelarten mit und ohne Helfer-am-Nest zeigten, dass Helfen mit bestimmten ökologischen Faktoren wie geringer Nahrungs- oder Nistplatzverfügbarkeit korreliert (Rubenstein und Lovette 2007). Diese Einschränkungen treffen aber nicht auf alle Arten mit kooperativer Jungenfürsorge zu. Andere vergleichende Untersuchungen konzentrierten sich daher auf die Identifikation von Life-History-Merkmalen, die Arten mit Helfern auszeichnen. Diese Studien zeigten, dass vergleichsweise geringe **Mortalitätsraten** für diese Arten charakteristisch sind (Arnold und Owens 1999). Durch die geringe Mortalität der Altvögel kommt es zu reduziertem Turnover in der Population, und geeignete Territorien bleiben lange besetzt. Wenn dies unter entsprechenden ökologischen Bedingungen geschieht, haben die Jungvögel kaum Gelegenheiten, rasch mit eigener Fortpflanzung zu beginnen und

verzögern daher ihre Abwanderung, was die entscheidende Voraussetzung für das Helfen darstellt. Diese Untersuchungen zeigen auch eindrucksvoll, dass entgegengesetzte Faktoren zum selben Ergebnis führen können. Bei eusozialen Insekten nimmt man an, dass hohe Mortalitätschancen der Dominanten in manchen Arten Subordinate dazu veranlassen zu helfen, in der Hoffnung, dass sie die Fortpflanzungsrolle selbst in absehbarer Zeit übernehmen können. Bei Vögeln sind dagegen geringe Mortalitätswahrscheinlichkeiten der Brüter der letztendlich ausschlaggebende Faktor dafür, zu bleiben und zu helfen.

(3) Helfer bei Säugetieren Wie der Name schon impliziert, wurde Helfen-am-Nest vor allem bei Vögeln untersucht. Helfersysteme mit hohem *reproductive skew* gibt es aber auch bei Säugetieren, z. B. bei Krallenaffen und einigen Karnivoren, insbesondere bei Raubtieren, bei denen Helfer oft dazu beitragen, dass mehr Junge aufwachsen. Ebenso wie bei Hymenopteren und Vögeln stellte Monogamie bei Säugetieren die Weichen für evolutionäre Übergänge zu Helfersystemen (Lukas und Clutton-Brock 2012). Da es insgesamt wenige, aber taxonomisch geklumpte Beispiele für Helfersysteme bei Säugetieren gibt, könnten bestimmte Kombinationen von gemeinsamen intrinsischen und ökologischen Merkmalen diese Arten zum Verzicht auf eigene Fortpflanzung und Beteiligung an der Aufzucht der Jungen der Dominanten disponieren.

Von diesen Arten sind Erdmännchen (*Suricata suricatta*; ◘ Abb. 11.23) am gründlichsten untersucht. Bei diesen kleinen afrikanischen Raubtieren werden die Jungen eines dominanten Paares von den anderen Gruppenmitgliedern bewacht und gefüttert. In der Regel pflanzt sich nur ein dominantes Paar fort. Die Fortpflanzungsaktivität der anderen

◘ **Abb. 11.23** Erdmännchen *(Suricata suricatta)* verfügen über das am besten untersuchte Helfersystem bei Säugetieren. Die Jungen profitieren von der Wachsamkeit der Helfer und werden von diesen auch gefüttert. (© Thomas B/Pixabay)

Gruppenmitglieder ist durch Inzestvermeidung und Unterdrückung durch die Dominanten unterbunden. Helfer haben einen positiven Effekt auf das Wachstum, den Erfolg bei der Nahrungssuche und das Überleben der Jungen. Außerdem wirkt sich die Präsenz und Anzahl von Helfern positiv auf die Kondition der züchtenden Weibchen aus, was sich wiederum in erhöhter Wurfgröße und Geburtsgewichten niederschlägt. Schließlich reduzieren Helfer durch ihren Beitrag die Laktationskosten der Mütter beträchtlich. Der Fürsorgeaufwand der Helfer ist dabei aber unabhängig von ihrem Verwandtschaftsgrad zu den Jungen, so dass Vorteile durch Verwandtenselektion nicht ausreichend sind, um Helfen zu erklären. Allerdings helfen weibliche Helfer mehr als männliche, vermutlich weil sie als das philopatrische Geschlecht stärker von den

Vorteilen erhöhter Gruppengröße aufgrund der Effekte des Helfens profitieren. Helfen ist mit direkten Kosten für die Helfer verbunden – manche fressen beispielsweise 24 h nichts, solange sie den Bau mit den Jungen bewachen – aber diese Kosten werden über aufeinander folgende Helferzeiten verrechnet. Bei Erdmännchen erklärt also eine Kombination von Faktoren (indirekte genetische Vorteile, ökologische Zwänge, mutualistische und egoistische Vorteile sowie physiologische Mechanismen), warum Subordinate helfen und sich nicht selber fortpflanzen (Clutton-Brock 2016).

(4) Andere Vor- und Nachteile des Helfens Neben genetischen Vorteilen und diversen Zwängen können eine Reihe zusätzlicher Vorteile die Evolution von Helfersystemen bei Wirbeltieren begünstigt haben. Obwohl genetische Vorteile lange Zeit im Mittelpunkt adaptiver Erklärungen standen, sind diese wohl überschätzt worden, z. B. weil die Vorteile von Verwandtenselektion auch durch unvermeidbare Konkurrenz zwischen Verwandten in anderen Verhaltensdomänen geschwächt werden können (West et al. 2002). Ebenso wurden möglicherweise die Kosten des Helfens in manchen Fällen überschätzt. So können nullipare Tiere durch das Verbleiben in der Geburtsgruppe Erfahrungen in der Jungenaufzucht sammeln oder allgemeine Vorteile des Gruppenlebens in Anspruch nehmen und durch ihre Beiträge zur Gruppenverteidigung gegenüber Nachbarn und Räubern letztendlich egoistische Ziele verfolgen, die quasi als Nebenprodukt für andere von Vorteil sind (*by-product mutualism*; Clutton-Brock 2002). Bei anderen Aspekten kann es sich um wahren **Mutualismus** handeln, d. h., alle Beteiligten haben unmittelbare oder verzögerte Vorteile von einer bestimmten Verhaltensweise. Die Erhöhung der Gruppengröße ist ein solcher Faktor, der besonders in kleinen Gruppen positive Effekte auf die Überlebenschancen aller Mitglieder hat und der Helferverhalten in Arten mit geringen durchschnittlichen Verwandtschaftsgraden erklären kann. Bei einer solchen weiter gefassten Betrachtung der Vor- und Nachteile von kooperativer Brutfürsorge wird deutlich, dass es nicht nur eine Ursache gibt, und dass taxonspezifische Merkmale des Fortpflanzungssystems, der Ökologie und der Life History berücksichtigt werden müssen.

(5) Andere Formen des Helfens Fürsorge in Nachkommen durch Individuen, die nicht die Eltern sind *(alloparenting)*, ist insgesamt selten im Tierreich. Dort, wo diese Form von Kooperation auftritt, kann anhand der Anzahl der sich fortpflanzenden Mitglieder einer Gruppe eine Unterscheidung in zwei Kategorien getroffen werden. Wenn ein Individuum nur die Gene, alle anderen Gruppenmitglieder aber nur Fürsorge für die Nachkommen in einer Gruppe beitragen, handelt es sich um ein Helfer-am-Nest-System, das durch hohen *reproductive skew* charakterisiert ist. Wenn dagegen alle oder die meisten Individuen Gene und Fürsorge beisteuern, handelt es sich um ein System mit gemeinsamer Fürsorge *(communal care* oder *communal breeding)* mit geringem *reproductive skew*.

Diese Form der Jungenfürsorge ist vor allem bei Säugetieren verbreitet und untersucht. Die betroffenen Jungen profitieren von Schutz, Wärmen, Füttern oder sogar Säugen durch andere Weibchen als die Mutter (König 1997). Im Unterschied zu Helfern am Nest verzichten diese Weibchen nicht auf eigene Fortpflanzung, solange sie in die Jungen anderer investieren. Kooperation schmälert die direkte Fitness in diesem Fall also nicht. Trotzdem ist dieses Verhalten mit Kosten und Risiken verbunden Zum anderen existiert die Möglichkeit des Betrügens, d. h., es wäre eigentlich vorteilhaft, die eigenen Jungen zusätzlich von anderen versorgen zu lassen, ohne selbst in die Jungen der anderen zu investieren. So sind weibliche Hausmäuse

(Mus musculus) eher zur gemeinschaftlichen Jungenaufzucht bereit, wenn sich ihre Wurfgrößen ähneln und sich dadurch die Kosten etwa gleich verteilen. Wenn die Wurfgrößen variieren, gibt es aber weniger gemeinschaftliche Nester. Die Mäuse passen ihre Bereitschaft zur Kooperation also den zu erwartenden Vorteilen an (Ferrari et al. 2016). Auch bei in Gruppen lebenden Arten ist das Säugen durch Nichtmütter *(allomaternal nursing)* verbreitet; bei goldenen Stumpfnasen *(Rhinopithecus roxellana)* werden beispielsweise 9 von 10 Jungen reziprok von mehreren miteinander verwandten Müttern gesäugt (Xiang et al. 2019).

Gemeinsame Jungenaufzucht kann mit oder ohne gemeinsames Säugen auftreten. Für das Säugen aller Jungen in einer Gruppe, ohne zwischen eigenen und fremden Jungtieren zu unterscheiden, gibt es eine Reihe von adaptiven, nichtadaptiven und proximaten Erklärungen. Die gemeinsame Fürsorge kann durch Verwandtenselektion gefördert werden, da es sich bei den betreffenden Weibchen häufig um Mütter und Töchter bzw. Schwestern handelt. In experimentellen Studien hatten beispielsweise Paare von laktierenden Präriewühlmäusen *(Microtus ochrogaster)* einen größeren Fortpflanzungserfolg als Paare, in denen nur ein Weibchen Junge hatte, oder als Mütter, die ihre Jungen allein aufzogen (Hayes und Solomon 2004).

Ein weiterer Vorteil der gemeinsamen Fürsorge zwischen Verwandten besteht in der gegenseitigen Rückversicherung durch **Adoption** der Jungen der Partnerin im Todesfall. Bei Arten mit hohem Mortalitätsrisiko kann dieser Fall relativ häufig eintreten (Eberle und Kappeler 2006). In einigen wenigen Arten wird Fürsorge in fremde Junge teilweise durch postreproduktive Weibchen geleistet, bei denen dadurch keine Beschränkungen der eigenen Fortpflanzung mehr auftreten können. Bei Pavianen und Löwen unterstützen alte Weibchen beispielsweise ihre Töchter bei der Jungenaufzucht, aber sie erzielen dadurch keinen messbaren Fitnessgewinn.

Bei Vögeln gibt es einige Arten, bei denen zwei oder mehr Weibchen ihre Eier in ein **gemeinsames Nest** legen und diese dann von Männchen bebrütet werden (Vehrencamp 2000). Bestimmte Merkmale der Life History, wie relativ kleine Eier und hohe energetische Kosten der Eiproduktion, haben die Evolution dieses Fürsorgesystems gefördert. Aufgrund der physiologischen Zwänge der Laktation gibt es dazu bei Säugetieren kein Gegenstück. Bei manchen Fischen mit elterlicher Fürsorge kommt es auch dazu, dass mehrere Weibchen gemeinsam ablaichen und Adulte anschließend in fremde Junge investieren. Es gibt schließlich auch einige Vogelarten, wie z. B. Tasmanische Hühner *(Gallinula mortierii)*, die **kooperative Polyandrie** betreiben, d. h., zwei Männchen kümmern sich gemeinsam um die Brut eines Weibchens (Goldizen et al. 1998). Dieses seltene System wird aber instabil, sobald zusätzliche Weibchen zur Verfügung stehen.

11.5 Zusammenfassung

Individuen, die Zeit und Energie in die Fürsorge ihres Nachwuchses investieren, können dadurch dessen Qualität und Überlebenschancen, und damit ihre Fitness, verbessern. Ob Brutfürsorge auftritt oder nicht und welche Form sie annimmt, hängt von Zwängen des Bauplans und der jeweiligen Life History ab. Die Art der Fertilisation (intern oder extern) ist eine wichtige Determinante dafür, welcher Elter die Brutfürsorge leistet. Da elterliche Investitionen mit

Kosten verbunden ist, ergeben sich drei Konflikte. Zum einen entsteht ein Konflikt zwischen den Eltern, wenn die Option besteht, aktuelle Investitionen zu reduzieren, um mit einem anderen Partner weitere Nachkommen zu produzieren. Zum anderen entsteht ein Konflikt zwischen Eltern und Nachkommen aufgrund ihrer unterschiedlichen genetischen Interessen. Eltern sollten in alle ihre Jungen gleichermaßen investieren, wohingegen Junge ein Interesse daran haben, mehr Investitionen zu bekommen als ihre zukünftigen Geschwister. Wenn die Produktionskosten und der erwartete Fitnessgewinn sich zwischen Nachkommen unterscheiden, können Eltern aber auch differenziert investieren und beispielsweise das Geschlechterverhältnis der Nachkommen manipulieren. Schließlich kann es auch Konflikte über die Verteilung der limitierten elterlichen Investitionen zwischen Geschwistern geben. Die Kosten der elterlichen Investitionen haben auch dazu geführt, dass manche Arten die Bruten von Artgenossen oder von anderen Arten parasitieren und ihre Jungen von diesen aufziehen lassen.

Im Kontext der Jungenfürsorge finden sich auch die extremsten Beispiele für Kooperation im Tierreich. Bei eusozialen Arten verzichten die meisten Individuen auf eigene Fortpflanzung und investieren stattdessen in den Nachwuchs anderer. Bei haplodiploiden Arten kann dies mit dem außergewöhnlich hohen Zugewinn an indirekter Fitness durch Verwandtenselektion erklärt werden. Vor allem bei Vögeln und Säugern gibt es Individuen (Helfer-am-Nest), die temporär auf eigene Fortpflanzung verzichten und anderen bei der Jungenfürsorge helfen. Obwohl diese Hilfe häufig Verwandten zugute kommt, wird die Entscheidung zu helfen auch von eigenen Vorteilen und verschiedenen ökologischen und Life-History-Zwängen beeinflusst.

Literatur

Ah-King M, Kvarnemo C, Tullberg BS (2005) The influence of territoriality and mating system on the evolution of male care: a phylogenetic study on fish. J Evol Biol 18:371–382

Ahlund M, Andersson M (2001) Female ducks can double their reproduction. Nature 414:600–601

Alonzo SH (2010) Social and coevolutionary feedbacks between mating and parental investment. Trends Ecol Evol 25:99–108

Arnold KE, Owens IPF (1999) Cooperative breeding in birds: the role of ecology. Behav Ecol 10:465–471

Aubret F, Bonnet X, Shine R, Maumelat S (2003) Clutch size manipulation, hatching success and offspring phenotype in the ball python *(Python regius)*. Biol J Linn Soc 78:263–272

Barta Z, Houston AI, McNamara JM, Székely T (2002) Sexual conflict about parental care: the role of reserves. Am Nat 159:687–705

Bateman AJ (1948) Intrasexual selection in *Drosophila*. Heredity 2:349–368

Benhaiem S, Hofer H, Kramer-Schadt S, Brunner E, East ML (2012) Sibling rivalry: training effects, emergence of dominance and incomplete control. Proc R Soc Lond B 279:3727–3735

Bernardo J (1996) The particular maternal effect of propagule size, especially egg size: patterns, models, quality of evidence and interpretations. Am Zool 36:216–236

Bickford DP (2002) Male parenting of New Guinea froglets. Nature 418:601–602

Bonisoli-Alquati A, Boncoraglio G, Caprioli M, Saino N (2011) Birth order, individual sex and sex of competitors determine the outcome of conflict among siblings over parental care. Proc R Soc Lond B 278:1273–1279

Braude S (2000) Dispersal and new colony formation in wild naked mole-rats: evidence against inbreeding as the system of mating. Behav Ecol 11:7–12

Bulla M et al (2016) Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. Nature 540:109–113

Bulla M, Prüter H, Vitnerová H, Tijsen W, Sládeček M, Alves JA, Gilg O, Kempenaers B (2017) Flexible parental care: uniparental incubation in biparentally incubating shorebirds. Sci Rep 7:12851

Burda H, Honeycutt RL, Begall S, Locker-Grütjen O, Scharff A (2000) Are naked and common mole-rats eusocial and if so, why? Behav Ecol Sociobiol 47:293–303

Burley NT, Johnson K (2002) The evolution of avian parental care. Philos Trans R Soc Lond B 357:241–250

Cameron EZ (2004) Facultative adjustment of mammalian sex ratios in support of the Trivers-Willard hypothesis: evidence for a mechanism. Proc R Soc Lond B 271:1723–1728

Cameron EZ, Linklater WL, Stafford KJ, Minot EO (2000) Aging and improving reproductive success in horses: declining residual reproductive value or just older and wiser? Behav Ecol Sociobiol 47:243–249

Cameron EZ, Lemons PR, Bateman PW, Bennett NC (2008) Experimental alteration of litter sex ratios in a mammal. Proc R Soc Lond B 275:323–327

Cant MA, Field J (2001) Helping effort and future fitness in cooperative animal societies. Proc R Soc Lond B 268:1959–1964

Caro SM, Griffin AS, Hinde CA, West SA (2016) Unpredictable environments lead to the evolution of parental neglect in birds. Nat Commun 7:10985

Chak STC, Duffy JE, Hultgren KM, Rubenstein DR (2017) Evolutionary transitions towards eusociality in snapping shrimps. Nat Ecol Evol 1:0096

Chapman TW, Crespi BJ, Kranz BD, Schwarz MP (2000) High relatedness and inbreeding at the origin of eusociality in gall-inducing thrips. Proc Natl Acad Sci USA 97:1648–1650

Chen Z, Corlett RT, Jiao X, Liu S-J, Charles-Dominique T, Zhang S, Li H, Lai R, Long C, Quan R-C (2018) Prolonged milk provisioning in a jumping spider. Science 362:1052–1055

Clark AB (1978) Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate. Science 201:163–165

Clutton-Brock TH (1984) Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. Am Nat 123:212–229

Clutton-Brock TH (1991) The evolution of parental care. Princeton University Press, Princeton

Clutton-Brock TH (2002) Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. Science 296:69–72

Clutton-Brock TH (2016) Mammal societies. Wiley, Chichester

Cooney R, Bennett NC (2000) Inbreeding avoidance and reproductive skew in a cooperative mammal. Proc R Soc Lond B 267:801–806

Cornwallis CK, West SA, Davis KE, Griffin AS (2010) Promiscuity and the evolutionary transition to complex societies. Nature 466:969–972

Crespi BJ, Semeniuk C (2004) Parent-offspring conflict in the evolution of vertebrate reproductive mode. Am Nat 163:635–653

Cunningham JA, Russell AF (2000) Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard. Nature 404:74–77

Dall SRX, Boyd IL (2004) Evolution of mammals: lactation helps mothers to cope with unreliable food supplies. Proc R Soc Lond B 271:2049–2057

Darwin C (1859) On the origin of species. Murray, London

Davies NB (2000) Cuckoos, cowbirds and other cheats. Poyser, London

Dawkins R (1976) The selfish gene. Oxford University Press, Oxford

DeWoody JA, Fletcher DE, Wilkins SD, Nelson WS, Avise JC (2000) Genetic monogamy and biparental care in an externally fertilizing fish, the largemouth bass *(Micropterus salmoides)*. Proc R Soc Lond B 267:2431–2437

Double MC, Cockburn A (2003) Subordinate superb fairy-wrens *(Malurus cyaneus)* parasitize the reproductive success of attractive dominant males. Proc R Soc Lond B 270:379–384

Duffy JE, Morrison CL, Rios R (2000) Multiple origins of eusociality among sponge-dwelling shrimps *(Synalpheus)*. Evolution 54:503–516

Dulac C, O'Connell LA, Wu Z (2014) Neural control of maternal and paternal behaviors. Science 345:765–770

Dulvy NK, Reynolds JD (1997) Evolutionary transitions among egg-laying, live-bearing and maternal inputs in sharks and rays. Proc R Soc Lond B 264:1309–1315

Eberle M, Kappeler PM (2006) Family insurance: kin selection and cooperative breeding in a solitary primate *(Microcebus murinus)*. Behav Ecol Sociobiol 60:582–588

Eggert A-K, Reinking M, Müller JK (1998) Parental care improves offspring survival and growth in burying beetles. Anim Behav 55:97–107

Farmer CG (2000) Parental care: the key to understanding endothermy and other convergent features in birds and mammals. Am Nat 155:326–334

Faulkes CG, Bennett NC (2001) Family values: group dynamics and social control of reproduction in African mole-rats. Trends Ecol Evol 16:184–190

Faulkes CG, Bennett NC, Bruford MW, O'Brien HP, Aguilar GH, Jarvis JUM (1997) Ecological constraints drive social evolution in the African mole-rats. Proc R Soc Lond B 264:1619–1627

Ferrari M, Lindholm AK, König B (2016) A reduced propensity to cooperate under enhanced exploitation risk in a social mammal. Proc R Soc Lond B 283:20160068

Field J, Brace S (2004) Pre-social benefits of extended parental care. Nature 428:650–652

Field J, Shreeves G, Sumner S, Casiraghi M (2000) Insurance-based advantage to helpers in a tropical hover wasp. Nature 404:869–871

Fraser D, Thompson BK (1991) Armed sibling rivalry among suckling piglets. Behav Ecol Sociobiol 29:9–15

Gibbs HL, Sorenson MD, Marchetti K, Brooke MD, Davies NB, Nakamura H (2000) Genetic evidence for female host-specific races of the common cuckoo. Nature 407:183–186

Gil D, Graves J, Hazon N, Wells A (1999) Male attractiveness and differential testosterone investment in zebra finch eggs. Science 286:126–128

Gilbert JDJ, Manica A (2010) Parental care trade-offs and life-history relationships in insects. Am Nat 176:212–226

Gloag R, Beekman M (2019) The brood parasite's guide to inclusive fitness theory. Philos Trans R Soc Lond B 374:20180198

Goldizen AW, Putland DA, Goldizen AR (1998) Variable mating patterns in Tasmanian hens *(Gallinula mortierii):* correlates of reproductive success. J Anim Ecol 67:307–317

Gonzalez-Voyer A, Fitzpatrick JL, Kolm N (2008) Sexual selection determines parental care patterns in cichlid fishes. Evolution 62:2015–2026

Goymann W, Dávila FP (2017) Acute peaks of testosterone suppress paternal care: evidence from individual hormonal reaction norms. Proc R Soc Lond B 284:20170632

Green JP, Freckleton RP, Hatchwell BJ (2016) Variation in helper effort among cooperatively breeding bird species is consistent with Hamilton's rule. Nat Commun 7:12663

Griggio M, Matessi G, Pilastro A (2005) Should I stay or should I go? Female brood desertion and male counterstrategy in rock sparrows. Behav Ecol 16:435–441

Groothuis TGG, Müller W, von Engelhardt N, Carere C, Eising C (2005) Maternal hormones as a tool to adjust offspring phenotype in avian species. Neurosci Biobehav Rev 29:329–352

Hager R, Johnstone RA (2003) The genetic basis of family conflict resolution in mice. Nature 421:533–535

Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. J Theor Biol 7:1–52

Hamilton WD (1967) Extraordinary sex ratios. Science 156:477–488

Hammers M, Kingma SA, Spurgin LG, Bebbington K, Dugdale HL, Burke T, Komdeur J, Richardson DS (2019) Breeders that receive help age more slowly in a cooperatively breeding bird. Nat Commun 10:1301

Harrison F, Barta Z, Cuthill I, Székely T (2009) How is sexual conflict over parental care resolved? A meta-analysis. J Evol Biol 22:1800–1812

Hayes LD, Solomon NG (2004) Costs and benefits of communal rearing to female prairie voles *(Microtus ochrogaster)*. Behav Ecol Sociobiol 56:585–593

Heinze J (2010) Conflict and conflict resolution in insect societies. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 151–178

Hofer H, East ML (2008) Siblicide in Serengeti spotted hyenas: a long-term study of maternal input and cub survival. Behav Ecol Sociobiol 62:341–351

Holand O, Mysterud A, Roed KH, Coulson T, Gjostein H, Weladji RB, Nieminen M (2006) Adaptive adjustment of offspring sex ratio and maternal reproductive effort in an iteroparous mammal. Proc R Soc Lond B 273:293–299

Höner OP, Wachter B, Hofer H, Wilhelm K, Thierer D, Trillmich F, Burke T, East ML (2010) The fitness of dispersing spotted hyaena sons is influenced by maternal social status. Nat Commun 1:60

Honza M, Šulc M, Jelínek V, Požgayová M, Procházka P (2014) Brood parasites lay eggs matching the appearance of host clutches. Proc R Soc Lond B 281:20132665

Hudson R, Trillmich F (2008) Sibling competition and cooperation in mammals: challenges, developments and prospects. Behav Ecol Sociobiol 62:299–307

Hughes WOH, Oldroyd BP, Beekman M, Ratnieks FLW (2008) Ancestral monogamy shows kin selection is key to the evolution of eusociality. Science 320:1213–1216

Hurst GDD, Werren JH (2001) The role of selfish genetic elements in eucaryotic evolution. Nat Rev Genet 2:597–606

Iacovides S, Evans RM (1998) Begging as graded signals of need for food in young ring-billed gulls. Anim Behav 56:79–85

Johnson CN, Clinchy M, Taylor AC, Krebs CJ, Jarman PJ, Payne A, Ritchie EG (2001) Adjustment of offspring sex ratios in relation

to the availability of resources for philopatric offspring in the common brushtail possum. Proc R Soc Lond B 268:2001–2005

Kacsoh BZ, Lynch ZR, Mortimer NT, Schlenke TA (2013) Fruit flies medicate offspring after seeing parasites. Science 339:947–950

Kapheim KM, Nonacs P, Smith AR, Wayne RK, Wcislo WT (2015a) Kinship, parental manipulation and evolutionary origins of eusociality. Proc R Soc Lond B 282:20142886

Kapheim KM et al (2015b) Genomic signatures of evolutionary transitions from solitary to group living. Science 348:1139–1143

Kilner RM, Noble DG, Davies NB (1999) Signals of need in parent-offspring communication and their exploitation by the common cuckoo. Nature 397:667–672

Kingma SA (2017) Direct benefits explain interspecific variation in helping behaviour among cooperatively breeding birds. Nat Commun 8:1094

Klug H, Bonsall MB (2010) Life history and the evolution of parental care. Evolution 64:823–835

Koenig WD, Pitelka FA, Carmen WJ, Mumme RL, Stanback MT (1992) The evolution of delayed dispersal in cooperative breeders. Q Rev Biol 67:111–150

Kolm N (2001) Females produce larger eggs for large males in a paternal mouthbrooding fish. Proc R Soc Lond B 268:2229–2234

Komdeur J (1992) Importance of habitat saturation and territory quality for evolution of cooperative breeding in the Seychelles warbler. Nature 358:493–495

Komdeur J, Daan S, Tinbergen JM, Mateman C (1997) Extreme adaptive modification in sex ratio of the Seychelles warbler eggs. Nature 385:522–525

Komdeur J, Wiersma P, Magrath M (2002) Paternal care and male mate-attraction effort in the European starling is adjusted to clutch size. Proc R Soc Lond B 269:1253–1261

König B (1997) Cooperative care of young in mammals. Naturwissenschaften 84:95–104

Korb J (2010) Social insects, major evolutionary transitions and multilevel selection. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 179–211

Korb J, Heinze J (2004) Multilevel selection and social evolution of insect societies. Naturwissenschaften 91:291–304

Kraus C, Thomson DL, Künkele J, Trillmich F (2005) Living slow and dying young? Life-history strategy and age-specific survival rates in a precocial small mammal. J Anim Ecol 74:171–180

Krüger O, Davies NB (2002) The evolution of cuckoo parasitism: a comparative analysis. Proc R Soc Lond B 269:375–381

Krüger O, Radford AN, Anderson C, Liversidge R (2005) Successful sons or superior daughters: sex-ratio variation in springbok. Proc R Soc Lond B 272:375–381

Kruuk LEB, Clutton-Brock TH, Albon SD, Pemberton JM, Guiness FE (1999) Population density affects sex ratio variation in red deer. Nature 399:459–461

Künkele J, Trillmich F (1997) Are precocial young cheaper? Lactation energetics in the guinea pig. Physiol Zool 70:589–596

Kunz TH, Hosken DJ (2009) Male lactation: why, why not and is it care? Trends Ecol Evol 24:80–85

Laurien-Kehnen C, Trillmich F (2003) Lactation performance of guinea pigs *(Cavia porcellus)* does not respond to experimental manipulation of pup demands. Behav Ecol Sociobiol 53:145–152

Leniowski K, Węgrzyn E (2018) Synchronisation of parental behaviours reduces the risk of nest predation in a socially monogamous passerine bird. Sci Rep 8:7385

Linsenmair KE, Linsenmair C (1971) Paarbildung und Paarzusammenhaltung bei der monogamen Wüstenassel *Hemilepistus reaumuri* (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). Z Tierpsychol 29:134–155

Lukas D, Clutton-Brock TH (2012) Cooperative breeding and monogamy in mammalian societies. Proc R Soc Lond B 279:2151–2156

Lyon BE, Eadie JM (2000) Family matters: kin selection and the evolution of conspecific brood parasitism. Proc Natl Acad Sci USA 97:12942–12944

Macke E, Magalhães S, Bach F, Olivieri I (2011) Experimental evolution of reduced sex ratio adjustment under local mate competition. Science 334:1127–1129

Mäenpää MI, Smiseth PT (2017) Egg size, begging behaviour and offspring fitness in *Nicrophorus vespilloides*. Anim Behav 134:201–208

Mahr K, Riegler G, Hoi H (2014) Parental risk management in relation to offspring defence: bad news for kids. Proc R Soc Lond B 282:20141670

Maynard Smith J (1964) Group selection and kin selection. Nature 201:1145–1147

McNamara JM, Wolf M (2015) Sexual conflict over parental care promotes the evolution of sex differences in care and the ability to care. Proc R Soc Lond B 282:20142752

McNutt JW, Silk JB (2008) Pup production, sex ratios, and survivorship in African wild dogs, *Lycaon pictus*. Behav Ecol Sociobiol 62:1061–1067

Mock DW, Parker GA (1998) Siblicide, family conflict and the evolutionary limits of selfishness. Anim Behav 56:1–10

Møller AP (2000) Male parental care, female reproductive success, and extrapair paternity. Behav Ecol 11:161–168

Møller AP, Cuervo JJ (2000) The evolution of paternity and paternal care in birds. Behav Ecol 11:472–485

Møller AP, Thornhill R (1998) Male parental care, differential parental investment by females and sexual selection. Anim Behav 55:1507–1515

Mumme RL (1992) Do helpers increase reproductive success? An experimental analysis in the Florida scrub jay. Behav Ecol Sociobiol 31:319–328

Neff BD (2003) Decisions about parental care in response to perceived paternity. Nature 422:716–719

Neuenschwander S, Brinkhof MWG, Kölliker M, Richner H (2003) Brood size, sibling, competition, and the cost of begging in great tits *(Parus major)*. Behav Ecol 14:457–462

Ogawa M, Shiozaki T, Shirai M, Müller MS, Yamamoto M, Yoda K (2015) How do biparental species optimally provision young when begging is honest? Behav Ecol 26:885–899

Olson VA, Liker A, Freckleton RP, Székely T (2008) Parental conflict in birds: comparative analyses of offspring development, ecology and mating opportunities. Proc R Soc Lond B 275:301–307

O'Riain MJO, Jarvis JUM, Alexander R, Buffenstein R, Peeters C (2000) Morphological castes in a vertebrate. Proc Natl Acad Sci USA 97:13194–13197

Owens IPF (2002) Male-only care and classical polyandry in birds: phylogeny, ecology and sex differences in remating opportunities. Philos Trans R Soc Lond B 357:283–293

Pollux BJA, Meredith RW, Springer MS, Garland T, Reznick DN (2014) The evolution of the placenta drives a shift in sexual selection in livebearing fish. Nature 513:233–236

Queller DC (1989) The evolution of eusociality: reproductive head start of workers. Proc Natl Acad Sci USA 86:3224–3226

Queller DC, Zacchi F, Cervo R, Turillazzi S, Henshaw MT, Santorelli LA, Strassmann JE (2000) Unrelated helpers in a social insect. Nature 405:784–787

Raja S, Suleman N, Compton SG, Moore JC (2008) The mechanism of sex ratio adjustment in a pollinating fig wasp. Proc R Soc Lond B 275:1603–1610

Rehling A, Trillmich F (2007) Weaning in the guinea pig *(Cavia aperea f. porcellus)*: who decides and by what measure? Behav Ecol Sociobiol 62:149–157

Reyer H-U (1984) Investment and relatedness: a cost/benefit analysis of breeding and helping in the pied kingfisher *(Ceryle rudis)*. Anim Behav 32:1163–1178

Reynolds JD, Goodwin NB, Freckleton RP (2002) Evolutionary transitions in parental care and live bearing in vertebrates. Philos Trans R Soc Lond B 357:269–281

Riehl C, Strong MJ (2019) Social parasitism as an alternative reproductive tactic in a cooperatively breeding cuckoo. Nature 567:96–99

Rilling JK, Young LJ (2014) The biology of mammalian parenting and its effect on offspring social development. Science 345:771–776

Royle NJ, Hartley IR, Parker GA (2002a) Sexual conflict reduces offspring fitness in zebra finches. Nature 416:733–736

Royle NJ, Hartley IR, Parker GA (2002b) Begging for control: when are offspring solicitation behaviours honest? Trends Ecol Evol 17:434–440

Royle NJ, Russell AF, Wilson AJ (2014) The evolution of flexible parenting. Science 345:776–781

Royle NJ, Alonzo SH, Moore AJ (2016) Co-evolution, conflict and complexity: what have we learned about the evolution of parental care behaviours? Curr Opin Behav Sci 12:30–36

Rubenstein DR, Abbot P (2017) Comparative social evolution. Cambridge University Press, Cambridge

Rubenstein DR, Lovette IJ (2007) Temporal environmental variability drives the evolution of cooperative breeding in birds. Curr Biol 17:1414–1419

Ruxton GD, Broom M (2002) Intraspecific brood parasitism can increase the number of eggs that an individual lays in its own nest. Proc R Soc Lond B 269:1989–1992

Safari I, Goymann W, Kokko H (2019) Male-only care and cuckoldry in black coucals: does parenting hamper sex life? Proc R Soc Lond B 286:20182789

Schwagmeyer PL, Mock DW, Parker GA (2002) Biparental care in house sparrows: negotiation or sealed bid? Behav Ecol 13:713–721

Silk JB, Brown GR (2008) Local resource competition and local resource enhancement shape primate birth sex ratios. Proc R Soc Lond B 275:1761–1765

Summers K, Sea McKeon C, Heying H (2006) The evolution of parental care and egg size: a comparative analysis in frogs. Proc R Soc Lond B 273:687–692

Sundström L (1994) Sex ratio bias, relatedness asymmetry and queen mating frequency in ants. Nature 367:266–268

Takasu F (1998) Why do all host species not show defense against avian brood parasitism: evolutionary lag or equilibrium? Am Nat 151:193–205

Therrien J-F, Côté S, Festa-Bianchet M, Ouellet J-P (2007) Conservative maternal care in an iteroparous mammal: a resource allocation experiment. Behav Ecol Sociobiol 62:193–199

Thompson GJ, Kitade O, Lo N, Crozier RH (2000) Phylogenetic evidence for a single, ancestral origin of a ‚true' worker caste in termites. J Evol Biol 13:869–881

Thorne BL (1997) Evolution of eusociality in termites. Annu Rev Ecol Syst 28:27–54

Trillmich F (2010) Parental care: adjustments to conflict and cooperation. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 267–298

Trivers RL (1972) Parental investment and sexual selection. In: Campbell B (Hrsg) Sexual selection and the descent of man, 1871–1971. Aldine, Chicago, S 136–179

Trivers RL (1974) Parent-offspring conflict. Am Zool 14:249–264

Trivers RL, Hare H (1976) Haplodiploidy and the evolution of the social insects. Science 191:249–263

Trivers RL, Willard DE (1973) Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. Science 179:90–92

Tullberg BS, Ah-King M, Temrin H (2002) Phylogenetic reconstruction of parental-care systems in the ancestors of birds. Philos Trans R Soc Lond B 357:251–257

Vági B, Végvári Z, Liker A, Freckleton RP, Székely T (2019) Parental care and the evolution of terrestriality in frogs. Proc R Soc Lond B 286:20182737

Vehrencamp SL (2000) Evolutionary routes to joint-female nesting in birds. Behav Ecol 11:334–344

Wade MJ, Shuster SM (2002) The evolution of parental care in the context of sexual selection: a critical reassessment of parental investment theory. Am Nat 160:285–292

Wesolowski T (2004) The origin of parental care in birds: a reassessment. Behav Ecol 15:520–523

West HER, Capellini I (2016) Male care and life history traits in mammals. Nat Commun 7:11854

West SA, Pen I, Griffin AS (2002) Cooperation and competition between relatives. Science 296:72–75

Winfree R (1999) Cuckoos, cowbirds and the persistence of brood parasitism. Trends Ecol Evol 14:338–343

Xiang Z, Fan P, Chen H, Liu R, Zhang B, Yang W, Yao H, Grueter CC, Garber PA, Li M (2019) Routine allomaternal nursing in a free-ranging Old World monkey. Sci Adv 5:eaav 0499

Entwicklung und Kontrolle des Verhaltens

Die Entwicklung junger Elefanten bis zur Geschlechtsreife dauert mehr als 10 Jahre. (© Jonny Lindner/Pixabay)

© Springer-Verlag GmbH Deutschland, ein Teil von Springer Nature 2020
P. M. Kappeler, *Verhaltensbiologie,* https://doi.org/10.1007/978-3-662-60546-2_12

Inhaltsverzeichnis

12.1 Entwicklung des Verhaltens – 326

12.2 Pränatale Entwicklung – 328
12.2.1 Gene und Verhalten – 328
12.2.2 Geschlecht und Verhalten – 339
12.2.3 Genomische Prägung – 342
12.2.4 Elterliche Effekte – 342

12.3 Postnatale Entwicklung – 345
12.3.1 Life-History-Merkmale – 345
12.3.2 Elterliche Investition – 347
12.3.3 Ökologische Bedingungen – 348
12.3.4 Darmmikrobiom und Verhalten – 349
12.3.5 Lernen – 352
12.3.6 Seneszenz und Verhalten – 356

12.4 Box 12.3 – 357

12.5 Zusammenfassung – 358

Literatur – 359

12

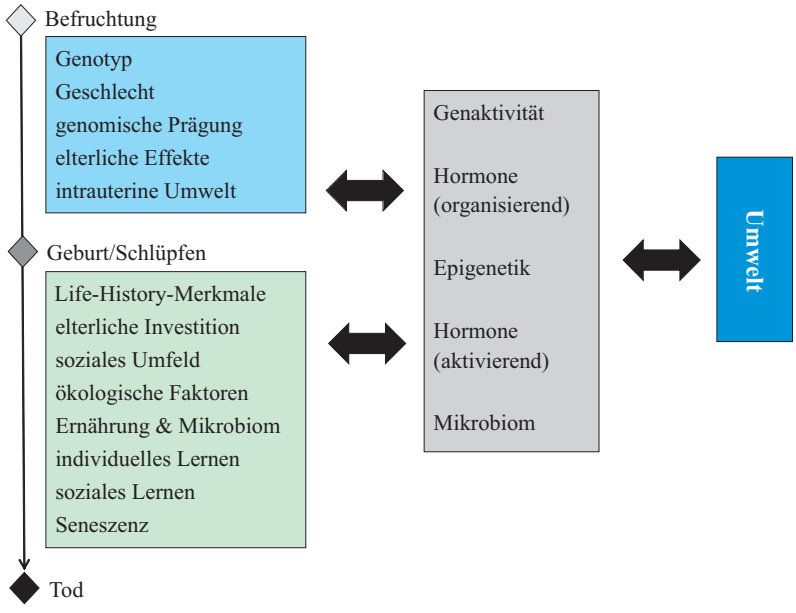
Während der Individualentwicklung beginnen frisch geschlüpfte oder neugeborene Jungtiere mit ihrer Umwelt zu interagieren, aber ihre Entwicklung ist nicht auf die frühe postnatale Phase beschränkt. Fitness-relevante Verhaltensweisen sollten weitestgehend abrufbereit vorliegen, also einer genetischen Kontrolle unterliegen. Andere Verhaltensweisen sind artspezifisch, treten nur bei einem Geschlecht oder nur bei bestimmten Individuen auf, was ebenfalls auf genetische Einflüsse hindeutet. Epigenetische Modifikationen des Erbguts beeinflussen ebenfalls das Verhalten der Nachkommen. Hormone spielen eine zentrale Rolle bei der Entwicklung und Integration eines Organismus, aber auch bei akuten Verhaltensanpassungen. Mit zunehmendem Alter kommt es zudem zu Anpassung des Verhaltens durch sozioökologische Einflüsse, individuelles und soziales Lernen sowie Seneszenz. Die Entwicklung des Verhaltens kann daher nur als permanentes Zusammenspiel von internen und externen Faktoren verstanden werden.

12.1 Entwicklung des Verhaltens

Das Leben ist wie ein Schachspiel. Es gibt zwar identische Ausgangsbedingungen und allgemeine Regeln, aber der Verlauf einer Partie hängt immer von den vorherigen Zügen ab, auf die ein Individuum flexibel reagiert (Bateson 2017). Auf die Verhaltensentwicklung übertragen bedeutet dies, dass sich der Verlauf eines kompletten Lebens immer zwischen verschiedenen Individuen einer Art unterscheidet. Bei

genauer Betrachtung unterscheiden sich Individuen zwar nicht in der genetischen Grundausstattung, die sie als Mitglieder einer Art definieren, aber dafür in etlichen Details ihrer individuellen Genotypen. Zwischen der Befruchtung eines Eis und dem Tod des sich daraus entwickelnden Organismus wirken zudem zahlreiche Faktoren auf das Individuum, sein jeweils aktuelles Verhalten und dessen weitere Entwicklung ein. Im Unterschied zu den Pionieren der Verhaltensontogenese (z. B. Immelmann 1965), die sich auf die frühe postnatale Juvenilphase konzentrierten, wissen wir heute von Mechanismen, die schon pränatal wirksam sind oder erst im hohen Alter an Bedeutung gewinnen (◘ Abb. 12.1). Außerdem hat sich die Erkenntnis durchgesetzt, dass Verhaltensentwicklung ein lebenslanger Prozess ist (Trillmich et al. 2015).

Die proximate Kontrolle des Verhaltens erfolgt zu jedem Zeitpunkt unter anderem durch die Effekte von Genen, Hormonen, Erfahrungen und Umwelteinflüssen, die miteinander interagieren und deren Effekte unzertrennbar mit dem jeweiligen Entwicklungsstadium verbunden sind. Durch jedes Ereignis im Laufe der Entwicklung werden so Weichen für die weitere Entwicklung gestellt, welche die phänotypische Reaktionsbreite immer weiter einschränken; der Verhaltensphänotyp wird also sukzessive über die gesamte Lebensspanne geformt (Brust et al. 2015). Die beiden Fragen Tinbergens zur Entwicklung und proximaten Kontrolle (► Abschn. 1.1) sind also eng miteinander verknüpft. Ich werde sie entlang einer kompletten Lebensspanne diskutieren; allerdings ohne dabei auf die neurophysiologischen Kontrollmechanismen einzugehen, die jeder Verhaltensreaktion unmittelbar vorausgehen. Außerdem bespreche ich Kontrollmechanismen nur in der Lebensphase, in der sie erstmals auftreten, obwohl manche von ihnen natürlich permanent aktiv sind.



◘ **Abb. 12.1** Faktoren, die das Verhalten im Laufe der kompletten Lebensspanne beeinflussen sowie die diesen Effekten zugrunde liegenden Mechanismen

12.2 Pränatale Entwicklung

Die Verschmelzung einer Eizelle mit einem Spermium definiert den Beginn eines neuen Organismus. Alle erblichen Merkmale sind in der Basensequenz der DNA kodiert. Die zugrunde liegenden Informationen sind in funktionalen DNA-Abschnitten (Gene) kodiert, die in mehreren Allelen vorliegen können. Die in den Genen enthaltene Information wird abgelesen und in Proteine übersetzt. Gene kodieren also nicht direkt für Verhalten, sondern für Enzyme, Transmitter oder am Aufbau verschiedener Organe beteiligte Strukturelemente (Rezeptoren, Neurone, Muskelzellen). Mit der Befruchtung wird der **Genotyp** festgelegt, der neben den Anweisungen für einen art- und geschlechtsspezifischen Bauplan auch einen bewährten Satz an verhaltensbiologischen Lösungsvorgaben für grundlegende Probleme bereitstellt, denen sich das Individuum im Laufe seines Lebens stellen muss. Ein Organismus, der – wie von extremen Behavioristen proklamiert – alles lernt und keinerlei genetische Prädispositionen besitzt (► Abschn. 1.3), würde also nicht einen Tag überleben. In der pränatalen Phase werden aber auch schon andere genetische und physiologische Faktoren mit Bezug zum späteren Verhalten wirksam. Zum Teil handelt es sich dabei auch in dieser Phase schon um Umweltfaktoren.

12.2.1 Gene und Verhalten

Verhaltensweisen gehören nicht nur zu den komplexesten Phänotypen, sondern auch die kausalen Beziehungen zwischen spezifischen Genen und Verhaltensweisen sind vielschichtig und beinhalten zahlreiche interagierende Zwischenstufen. Diese Interaktionen finden einerseits zwischen den Genen und ihren direkten Produkten statt, welche die Aktivität anderer Gene regulieren und diese nach Bedarf oder Entwicklungsstadium an- oder abschalten, sowie zwischen dem Organismus und seiner Umwelt (◘ Abb. 12.2). **Pleiotropie** (ein Gen wirkt auf mehrere Merkmale) und **Polygenie** (ein Merkmal wird durch mehrere Gene beeinflusst) potenzieren die Komplexität der Zusammenhänge zusätzlich. Außerdem können durch Umwelteinflüsse erworbene Modifikationen der DNA „epigenetisch" vererbt werden. Proteine sind wesentlich an Aufbau und Funktion von Bewegungsapparat, Nervensystem, Sinnesorganen und chemischen Botenstoffen im Körper beteiligt, und deren koordiniertes Zusammenwirken kontrolliert das Verhalten proximat. Zwar sind inzwischen sowohl Genloci, die mit bestimmten Verhaltensweisen assoziiert sind, identifiziert als auch Funktionsweisen von Muskel-, Sinnes-, Drüsen- und Nervenzellen sowie deren Entwicklung und Verknüpfungen bis in molekulare und physiologische Details verstanden, aber über welche Kaskaden und Netzwerke molekularer und physiologischer Prozesse eine bestimmte angeborene Verhaltensweise ausgelöst wird, ist bislang nur in Ansätzen bekannt (Baran et al. 2017).

Molekulargenetische Grundlagen und Methoden Die Untersuchung der **molekulargenetischen Grundlagen des Verhaltens** ist aus mehreren Gründen schwierig. Erstens ist es nicht einfach, bearbeitbare Grundeinheiten des Verhaltens zu identifizieren. Selbst stereotype Verhaltensweisen, wie die Balz männlicher Taufliegen *(Drosophila melanogaster)*, deren genetische Kontrolle schon lange bekannt ist, können in immer kleinere Einzelbestandteile zerlegt werden, so dass die Identität und Kontrolle der Grundmodule schwierig zu bestimmen ist (◘ Abb. 12.3, Sokolowski 2001). An diesem Beispiel wird ein zweites, grundsätzliches Problem deutlich: Beim Balzen findet

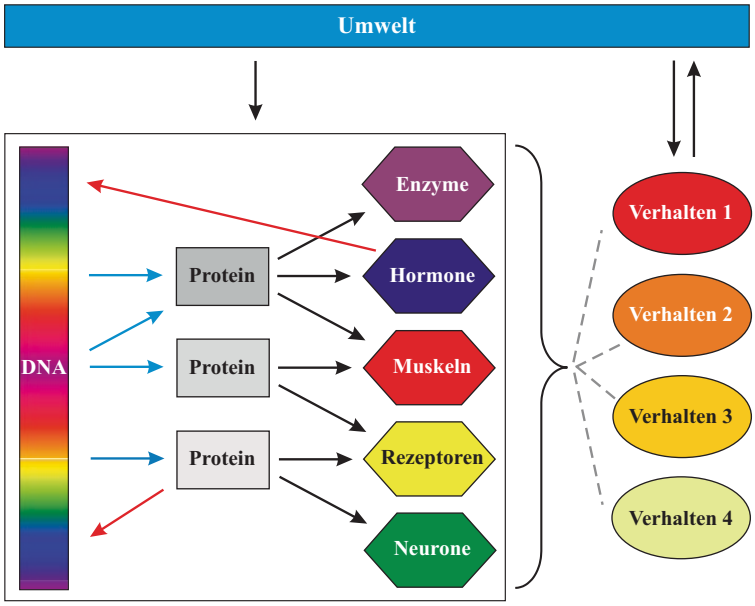


Abb. 12.2 Vom Genotyp zum Verhalten. Genetische Information über Verhaltensweisen ist in der Sequenz der DNA-Basen kodiert und wird in Proteine übersetzt. Proteine haben vielfältige Funktionen (Enzyme, Hormone etc.), die unter anderem direkt oder indirekt mit der Kontrolle des Verhaltens zu tun haben. Wie aber spezifische angeborene Verhaltensweisen über diese Kaskade ausgelöst und kontrolliert werden, ist noch nicht bekannt; unter anderem weil es zahlreiche Pleiotropien und Polygenien *(blaue Pfeile)* gibt und manche Genprodukte eine regulierende Rückkoppelungsfunktion auf die DNA ausüben *(rote Pfeile)*

ein ständiger Austausch olfaktorischer, mechanischer und visueller Signale statt, die einerseits Einzelbestandteile dieses Verhaltens sind und andererseits die Ausführung des nächsten Elements unmittelbar beeinflussen können; sozusagen ein Schachspiel auf Mikroebene. Daher ist es in diesem Fall schwierig zu bestimmen, ob eine bestimmte Verhaltensweise eines Männchens stur aufgrund des genetischen Programms oder als Reaktion auf ein Verhalten des Weibchens erfolgt bzw. wie dieser Dialog koordiniert wird. Drittens existiert interindividuelle Variabilität im Verhalten in Abhängigkeit von Persönlichkeit, Alter, Geschlecht, Erfahrung, Fortpflanzungszustand und Umweltbedingungen, die monokausale Zuordnungen erschweren. Von daher ist es nicht verwunderlich, dass ein Großteil der bisherigen Untersuchungen der genetischen Grundlagen des Verhaltens vor allem an *Drosophila* oder anderen „einfachen" Organismen durchgeführt wurden (Wühlmäuse stellen ein ungewöhnliches Säugetiermodell dar; ▶ Box 12.1). Dagegen entzieht sich unserem Verständnis auf dieser Ebene bislang, welche genetischen Mechanismen beispielsweise Richtung und Zeitpunkt der Wanderung von Mönchsgrasmücken oder Monarchfaltern im Detail kontrollieren (Merlin und Liedvogel 2019).

Untersuchungen der molekulargenetischen Grundlagen des Verhaltens von *Drosophila* haben einzelne Gene identifiziert, d ie mit bestimmten Verhaltenselementen aus unterschiedlichen

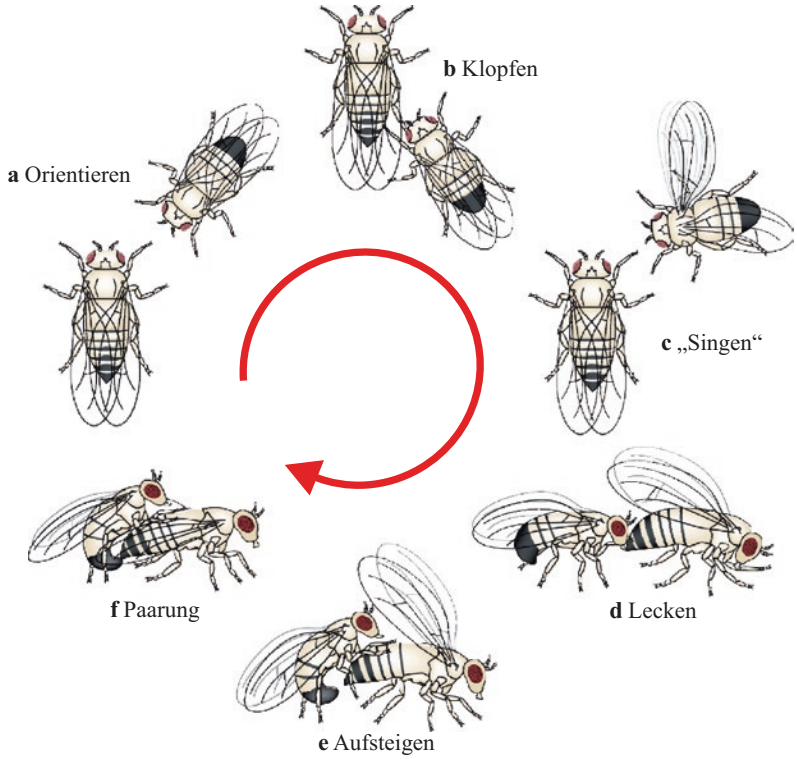


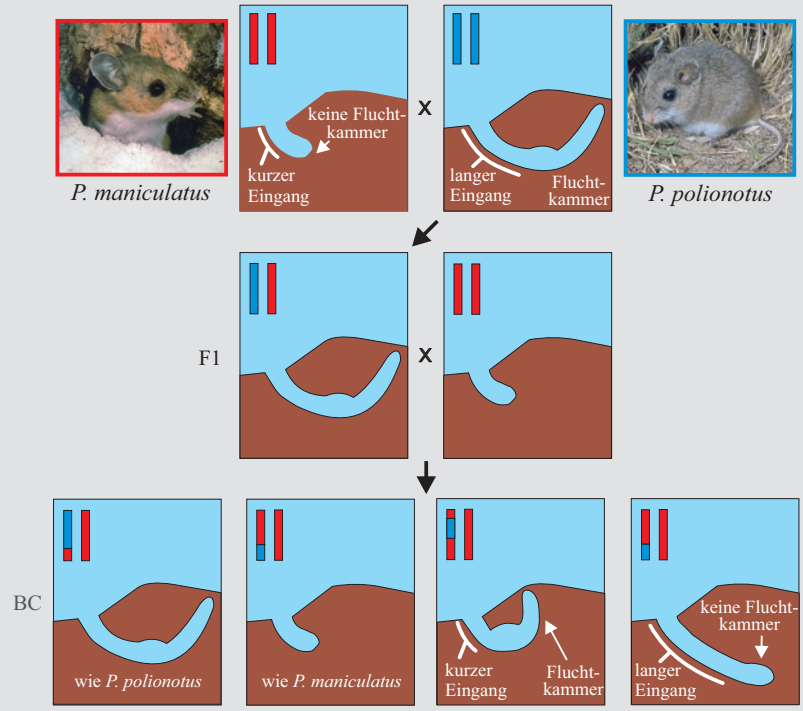
Abb. 12.3 Abfolge des Balzverhaltens männlicher Fruchtfliegen *(Drosophila melanogaster)*. Jeder Teil dieser Sequenz ist genetisch kontrolliert. (Nach Sokolowski 2001; Quelle *Drosophila:* Marla B. Sokolowski)

Verhaltenskontexten assoziiert sind (z. B. Aggression: Shorter et al. 2015). Außerdem sind die molekularen Funktionen der Genprodukte z. B. als Enzyme, Transkriptionsfaktoren oder in Ionenkanälen und Hormonrezeptoren bekannt. In vielen Fällen wurden verschiedene Allele desselben Gens **(Polymorphismus)** für Gene gefunden, die Verhalten in bestimmten Situationen steuern. Außerdem haben all diese Gene pleiotrope Effekte auf mehrere Verhaltensweisen sowie auf andere morphologische und physiologische Merkmale (Anreiter und Sokolowski 2018). Das heißt, es gibt kein Gen für das Verhalten X oder Y; es existiert also keine 1:1-Beziehung zwischen Genen und Verhalten. Vielmehr beeinflussen Gene die Entwicklung und Funktion von Verhaltensweisen, indem sie zunächst zum Aufbau und zur Funktion der Bestandteile des Nervensystems und Bewegungsapparates beitragen, die für eine Ausführung des Verhaltens notwendig sind. Letztendlich gilt es aber zu verstehen, wie genetisch basierte Signale neuronale Netzwerke aufbauen und steuern, worüber selbst bei *Drosophila* allerdings noch wenig bekannt (z. B. Anreiter und Sokolowski 2018).

Box 12.1

Grabeverhalten von Hirschmäusen

Eine Möglichkeit, bei verhaltensgenetischen Untersuchungen Probleme mit der Plastizität des Verhaltens zu umgehen, besteht darin, Artefakte zu untersuchen, die durch genetisch kontrolliertes Verhalten entstehen. Hirschmäuse (*Peromyscus* spp.) besitzen stereotype Verhaltensmuster, mit denen sie unterirdische Baue graben, die sich zwischen Arten in Form und Länge unterscheiden. Im Unterschied zu *P. polionotus* haben Baue von *P. maniculatus* kurze Eingänge und keine Fluchtkammer. Da diese nahverwandten Arten im Labor hybridisieren, kann man durch Rückkreuzung der F1-Hybride mit *P. maniculatus* zeigen, dass das Grabeverhalten genetisch kontrolliert wird.



Diese phänotypische Variation lieferte die Grundlage für eine QTL-Analyse, die zeigte, dass drei Loci für die Länge des Tunnels und ein Lokus für die Anwesenheit einer Fluchtkammer verantwortlich sind (Hu und Hoekstra 2017). Eines der für die Tunnellänge zuständigen Allele von *P. polionotus* ist auch dafür verantwortlich, dass deren Juvenile schon zwei Wochen früher in der Entwicklung damit beginnen, eigene Baue zu graben (Metz et al. 2017). Ein Gen kontrolliert also verschiedene Aspekte desselben Verhaltens zu unterschiedlichen Zeiten der Entwicklung!

(Hirschmaus: © US National Park Service, Wikipedia, gemeinfrei; Küstenmaus: Roger W. Barbour, United States Fish and Wildlife Service, Wikimedia Commons, gemeinfrei).

Klassische Methoden der **Verhaltensgenetik** umfassen Mutationsanalysen, Kreuzungen von Populationen oder Arten sowie Kaspar-Hauser-Experimente, bei denen Individuen isoliert aufgezogen werden, um den genetischen Einfluss auf ein Verhaltensmerkmal abzuschätzen. Dieser Einfluss lässt sich formal als **Heritabilität,** also den Anteil an phänotypischer Plastizität, der durch genetische Variation verursacht wird, quantifizieren. Sie variiert zwischen 0 (keine genetische Kontrolle) und 1 (komplett genetisch kontrolliert). Verhaltensweisen und Life-History-Merkmale haben in der Regel geringere Heritabilität als morphologische Merkmale; sie liegen oft in der Größenordnung von 0,25 (Hoffmann et al. 2016). Die Heritabilität verschiedener Verhaltensweisen unterscheidet sich aber auch innerhalb einer Art (York 2018). Empirisch lassen sich die jeweiligen Anteile an der gesamten phänotypischen Varianz in Experimenten ermitteln, in denen entweder zwei verschiedene Genotypen in derselben Umwelt oder derselbe Genotyp in zwei verschiedenen Umwelten verglichen werden. Alternativ kann man die Merkmalsausprägung zwischen Eltern und Nachkommen bestimmen und die Heritabilität durch den Korrelationskoeffizienten ausdrücken.

Moderne Methoden der Verhaltensgenetik basieren auf der Sequenzierung ganzer Genome. Da Verhaltensmerkmale nur selten diskret ausgeprägt sind, kann deren Vererbung nicht durch einen einfachen klassischen Erbgang beschrieben werden. Bei der stattdessen notwendigen Untersuchung eines polygenetisch vererbten kontinuierlichen Merkmals versucht man zunächst, überzufällige Anhäufungen von einzelnen Allelen hoch polymorpher genetischer Marker (z. B. *Single Nucteotide Polymorphisms*) bei Tieren mit übereinstimmenden phänotypischen Merkmalen auf einzelnen Genregionen zu finden. Diese Marker sind zwar zufällig über das Genom verteilt, aber ihre Wahrscheinlichkeit mit einem funktionalen Gen gekoppelt vererbt zu werden, nimmt mit abnehmendem Abstand zwischen Gen und Marker zu. Diese Wahrscheinlichkeit wird durch einen logarithmischen LOD-Wert angegeben; wenn dieser >3 ist, bedeutet dies also, dass die gemeinsame Übertragung von Marker und Gen mehr als tausendmal wahrscheinlicher durch genetische Koppelung als durch Zufall zu erklären ist. So können **Regionen eines quantitativen Merkmals** (*quantitative trait loci,* QTL) identifiziert werden. Wenn diese Nadel im Heuhaufen gefunden wurde, können durch weitere Eingrenzung der relevanten Genregion **Kandidatengene** für einzelne Merkmale identifiziert werden. Eine weitere Methode, Kandidatengene zu identifizieren, besteht darin, gezielte Mutationen von Genen, die im zentralen Nervensystem exprimiert werden, herzustellen. Die daraus resultierenden **transgenen Tiere** haben ein neues oder zusätzliches Gen erhalten; bei **Knockout-Tieren** wurde ein Gen gezielt stillgelegt. Studien der Verhaltensphänotypen dieser Mutanten können ebenfalls dazu beitragen, genetische Mechanismen zu identifizieren, die dem natürlichen Verhalten zugrunde liegen.

Beispiel Domestikation Wie bestimmte Verhaltensweisen durch genetische Faktoren kontrolliert werden, wird bei der **Domestikation** verschiedener Haustiere deutlich. Hier wirkt starke künstliche Selektion (► Abschn. 3.1) auf bestimmte Merkmale, die von Züchtern bewertet werden. Um ursprünglich wilde Tiere halten und nutzen zu können, ist es besonders wichtig, auch bestimmte Verhaltenstendenzen zu bestärken oder zu unterdrücken (Jensen 2014). So sind beispielsweise Hausmeerschweinchen im Vergleich zur Wildform unter anderem durch reduzierte endokrine Stressreaktivität, Aggressivität, Risikobereitschaft und Explorativität sowie erhöhte Intensitäten von Balz-, affiliativem und mütterlichem Verhalten charakterisiert (Kaiser et al. 2015).

Abb. 12.4 Silberfüchse *(Vulpes vulpes)* wurden innerhalb weniger Generationen erfolgreich auf Zahmheit selektiert. (©Tolubaev Stanislav/stock.adobe.com)

Ein aufschlussreiches Beispiel stammt von einem Domestikationsexperiment mit Silberfüchsen (*Vulpes vulpes;* Abb. 12.4). 1959 begann Dmitry Belyaev damit, Füchse für den Aufbau einer neuen Pelzproduktion selektiv Füchse zu züchten (Dugatkin 2018). Das einzige Selektionskriterium war ein Verhaltensmerkmal: Zahmheit gegenüber Menschen, die versuchten, sie von Hand zu füttern und zu streicheln, da nur zahme Füchse in Gefangenschaft gehalten werden können. Bei einer Reihe von Tests der Variabilität in diesem Merkmal bis zum Erreichen der Geschlechtsreife wurden junge Füchse diesbezüglich in vier Kategorien eingeteilt und jedes Jahr 5 % der zahmsten Männchen mit 20 % der zahmsten Weibchen verpaart. Die **Heritabilität** für dieses Merkmal beträgt 0,35, d. h., 35 % der Varianz in diesem Merkmal sind genetisch bedingt. Nach 10 Generationen zählten bereits 18 % der Jungtiere zur höchsten Kategorie, nach 20 Generationen 35 % und nach 40 Generationen waren es bereits 80 %. Heute konkurrieren die jungen Füchse untereinander, um mit einem Menschen Körperkontakt zu bekommen, den sie an den Händen und im Gesicht ablecken!

Das Verhaltensmerkmal „Zahmheit" hat also eine genetische Basis, die auf künstliche Selektion reagiert. Inzwischen sind 180 Kandidatengene identifiziert, deren Expressionsmuster in bestimmten Gehirnbereichen sich zwischen zahmen und aggressiven Füchsen unterscheiden (Wang et al. 2018). Soweit ist das nichts Außergewöhnliches; beispielsweise Ratten lassen sich auch auf Zahmheit oder Aggression selektieren (Heyne et al. 2014), und es gibt zahlreiche andere Beispiele dafür, dass auch andere Verhaltensmerkmale rasch auf direkte Selektion reagieren (► Box 12.2). Das Besondere an der Studie an Silberfüchsen liegt darin, dass auch Änderungen in anderen Merkmalen sorgfältig dokumentiert wurden. Wohlgemerkt: Zahmheit war das einzige Selektionskriterium. Nach nur wenigen Jahrzehnten der Zucht unterscheiden sich zahme Füchse von ihren Vorfahren in zahlreichen anderen Merkmalen. Augen und Ohren öffnen sich inzwischen

mehrere Tage früher. Fellfarbe, Ohrenform, Schwanz- und Beinlänge änderten sich genauso wie Schädelproportionen hin zu infantileren Ausprägungen. Zahme Füchse werden früher geschlechtsreif, haben größere Würfe und eine verlängerte Paarungszeit. Selektion auf eine Verhaltensweise hat also generell zu Verschiebungen im Timing von Entwicklungsprozessen geführt, die damit erklärt werden können, dass pleiotrope Gene, die in der Hierarchie des Genoms weit oben stehen, durch diese künstliche Selektion bewertet wurden.

Box 12.2

Domestikation und Verhaltensgenetik bei Hühnern

Eine Assoziation zwischen Genen und Verhalten kann auf zwei Arten ermitteln werden. Bei Bottom-up-Ansätzen werden Loci bei domestizierten Tieren identifiziert, die aufgrund der starken Selektion ein hohes Maß an Homozygotie aufweisen und nach phänotypischen Korrelaten gesucht. Auf diese Weise wurden bei Hühnern sogenannte *selective sweeps* entdeckt; unter anderem am Locus für den Rezeptor für Thyroid-stimulierendes Hormon, der eine wichtige Rolle bei der Stoffwechselregulation spielt und bei auf Fleischwachstum selektierten Hühnern Wachstum und Appetit reguliert (Rubin et al. 2010). Mit der oben erwähnten Top-down-Methode werden dagegen QTLs identifiziert, die mit bestimmten Phänotypen assoziiert sind. Damit wurde bei Hühnern ein Vasopressin-Rezeptorgen identifiziert, dessen homozygote Allele bei Bankivahühnern mit höherer Aggressivität und reduzierter Tendenz, sich nach sozialem Stress mit bekannten Individuen zu assoziieren, einhergehen (Wirén et al. 2013). Dieser QTL wurde ursprünglich entdeckt, da er mit Merkmalen des Wachstums und der Fortpflanzung assoziiert ist. Ob die Verbindung zwischen selektierten somatischen Merkmalen und der Zahmheit durch Pleiotropie oder Koppelung der betreffenden Gene zustande kommt, ist noch unklar, aber diese Untersuchungen zeigen, wie mehrere Merkmale durch Domestikation in dieselbe Richtung verändert werden (Jensen 2014).

Im Laufe der Domestikation von Bankivahühnern, der wilden Stammform aller domestizierten Hühnerrassen, wurden zahlreiche somatische und ethologische Merkmale zusammen verändert.
(Hühner: © Skeeze/Pixabay; Hahn: © MiZie/Pixabay)

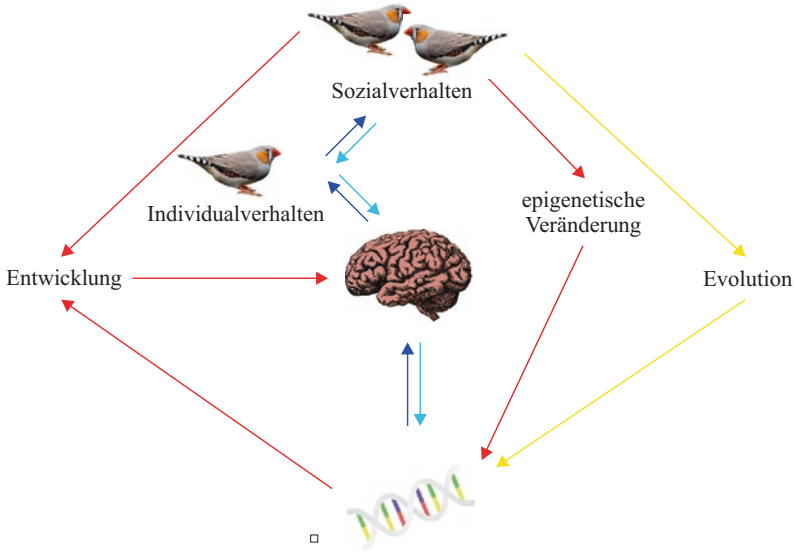


Abb. 12.5 Proximate, ontogenetische und evolutionäre Beziehungen zwischen Genom, Gehirn und Sozialverhalten. (Nach Robinson et al. 2008; Zebrafinken: © Minka2507/Pixabay, Gehirn: © holdentrils/Pixabay, DNA: © janjf93/Pixabay)

Genetik des Sozialverhalten Ein Verständnis der Beziehungen zwischen Genen, Gehirn und Sozialverhalten ist zusätzlich schwierig, weil mehrere Individuen, Mechanismen und Zeitskalen berücksichtigt werden müssen (Abb. 12.5). Auf der unmittelbaren Ebene wirken die Proteinprodukte genetischer Prozesse auf das Gehirn, wo Neurone Verhaltensweisen auslösen, die auf Artgenossen wirken (*blaue Pfeile* in Abb. 12.5). Umgekehrt können aber auch soziale Interaktionen das Gehirn bzw. die Aktivität bestimmter Gene darin unmittelbar verändern (Schneider et al. 2017) – sozusagen eine Veränderung des neurogenomischen Zustandes *(hellblaue Pfeile)*. Männliche Zebrafinken *(Taeniopygia guttata)*, die den Gesang eines anderen Männchen hören, exprimieren beispielsweise in einem spezifischen Bereich des auditorischen Vorderhirns ein Gen (*egr*1), welches einen Transkriptionsfaktor kodiert, der seinerseits das Ablesen eines Gens initiiert. Dieser Effekt tritt aber nur dann auf, wenn es sich um den Gesang eines fremden Männchens handelt (Dong und Clayton 2008). Auf der zeitlichen Schiene der Individualentwicklung beeinflussen genetische Programme zusammen mit Umweltinformationen unter anderem auch die Entwicklung des Gehirns *(rote Pfeile)*. Soziale Informationen können aber auch im Laufe des individuellen Lebens zu erblichen Änderungen der Expression bestimmter Gene führen. Schließlich modifiziert natürliche Selektion auch als Funktion von Variation im Sozialverhalten (z. B. erfolgreiche Konkurrenz um Paarungspartner oder gezieltes Helfen von Verwandten) die genetische Information, die in der nächsten Generation zur Verfügung steht *(gelbe Pfeile)*.

Beispiel Verhaltenssyndrome Verhaltensökologen versuchen verschiedene Verhaltensweisen als Anpassungen zu erklären, die durch Selektion an lokale ökologische und soziale Bedingungen adaptiert sind. Daher sollte es für jedes Merkmal einen durchschnittlichen Phänotyp geben, der die höchste Fitness garantiert (Kappeler und Kraus 2010). Die Variation um

diesen Mittelwert herum wurde lange als unvermeidliches Nebenprodukt von Rekombination und Zufallsprozessen betrachtet. Allerdings kann die Form dieser Häufigkeitsverteilung der Phänotypausprägungen um den Mittelwert herum ebenfalls das Ergebnis von Selektion sein, wenn verschiedene Individuen innerhalb einer Population unterschiedlichen Bedingungen und Situationen ausgesetzt sind oder unterschiedliche Strategien und Taktiken einsetzen (► Abschn. 9.2). Diese Perspektive stellt den traditionellen Erklärungsansatz auf den Kopf und wirft Fragen darüber auf, ob und wie viele Verhaltenstypen in einer Population koexistieren, ob deren Verhaltensunterschiede eine genetische Basis haben und ob diese Unterschiede mit Fitnesskonsequenzen verbunden sind.

Jeder, der schon mehrere Haustiere hatte oder eine Gruppe von Tieren über einen längeren Zeitraum beobachtet hat, konnte bemerken, dass es konsistente und stabile interindividuelle Verhaltensunterschiede gibt. Manche Individuen sind beispielsweise eher aktiv und keck, wohingegen andere eher ruhig und schüchtern sind (◘ Abb. 12.6). Diese Unterschiede sind in verschiedenen Funktionskreisen und Kontexten stabil (Bell et al. 2009). So sind beispielsweise diejenigen, die gegenüber neuen Umgebungen oder Räubern am wagemutigsten sind, auch diejenigen, die aggressiver mit Artgenossen interagieren. Dieses Phänomen wurde als **Verhaltenssyndrom** bezeichnet (Sih et al. 2004; ◘ Abb. 12.7). Stabile individuelle Verhaltenstendenzen (z. B. in Kühnheit, Aggressivität, Exploration, Proaktivität, Sozialität), die über verschiedene Kontexte oder Umwelten, unabhängig von Alter, Zustand, Rang etc., konstant zwischen Individuen variieren, werden dagegen benutzt, Verhaltenstypen oder **Persönlichkeiten** zu charakterisieren. Verhaltensunterschiede aufgrund von interindividueller Variation in Zuständen, wie

◘ **Abb. 12.6** Methoden der Persönlichkeitsforschung. Viele empirische Untersuchungen beschränken sich auf die Quantifizierung von Verhaltensweisen entlang der Bold-shy-Achse. Dafür sind standardisierte Testverfahren etabliert, wie Open-Field- oder Novel-Object-Tests. Hier befindet sich ein Grauer Mausmaki *(Microcebus murinus)* in einem offenen Versuchsfeld mit einem ihm nicht bekannten Objekt. (Quelle: Melanie Dammhahn)

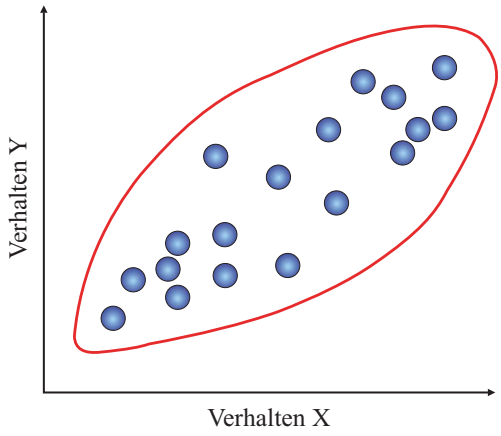


Abb. 12.7 Verhaltenstyp und Verhaltenssyndrom. Die phänotypische Ausprägung für zwei Verhaltensweisen X und Y (z. B. Verwegenheit und Aggression) sind für die Mitglieder einer Population *(Punkte)* gegeneinander aufgetragen. Individuelle Persönlichkeit ist durch die stabile, individuelle Kombination von X und Y definiert, das Verhaltenssyndrom durch den Zusammenhang über alle Individuen *(rot)*. (Nach Bell 2007)

Dominanzrang oder Körperkondition, werden nicht als Teil der Persönlichkeit betrachtet, weil sich diese Zustände auch ändern können.

Aus evolutionärer Perspektive stellt die Existenz von Persönlichkeit ein Paradoxon dar, da flexible Strukturen des Verhaltens eigentlich vorteilhafter sein sollten als in ihrer Variabilität eingeschränkte Muster (Wolf et al. 2007). Untersuchungen der Persönlichkeit bei Tieren verbinden daher evolutionäre und ökologische Fragen nach dem „warum" mit proximaten und ontogenetischen Fragen nach dem „wie" (Trillmich et al. 2018). In diesem Kontext lassen sich zwei Prozesse unterscheiden, die zu **Verhaltensflexibilität** (oder **-plastizität**) beitragen (Snell-Rood 2013). Neben individueller Verhaltensvariation aufgrund von Persönlichkeitsunterschieden kommt es auf der Populationsebene durch Entwicklungsplastizität zu Variation zwischen Individuen; d. h., ein Genotyp kann in verschiedenen Umwelten unterschiedliche Entwicklungswege einschlagen. Durch Aktivierungsplastizität wird zudem in ein und demselben Individuum in verschiedenen Umwelten eine andere Verhaltensreaktion ausgelöst. Hier sind fixe Persönlichkeitsmerkmale also weder zu erwarten noch vorteilhaft (Dingemanse et al. 2010). Gleiches gilt für sich rasch ändernde Umweltbedingungen aufgrund anthropogener Faktoren (► Abschn. 6.1). Letztendlich gilt es also zu verstehen, wie verbreitet individuelle Unterschiede in Verhaltensplastizität sind und wie sie zustande kommen (Mathot und Dingemanse 2015).

Inhaltlich und funktional sind Fragen nach der Balance zwischen Verhaltensstabilität und -plastizität auf individueller Ebene eng mit entsprechenden Mustern zwischen Arten verbunden. Die Verhaltensökologie geht davon aus, dass Verhaltensweisen Anpassungen an grundlegende ökologische und soziale Faktoren darstellen (► Abschn. 3.3). Auch auf der zwischenartlichen Ebene existieren stabile Unterschiede in Verhaltensmustern, die nicht auf lokale oder kurzfristige Umweltänderungen reagieren (Kappeler et al. 2013). So variieren zum Beispiel bei Makaken die Steilheit der Dominanzhierarchie und die Häufigkeit von Gegenaggression auf Aggression unabhängig von deren aktuellen Habitaten vorhersagbar zwischen Arten (Balasubramaniam et al. 2012). Inzwischen werden auch stabile Verhaltensunterschiede zwischen benachbarten Gruppen – also Gruppenpersönlichkeiten – untersucht (Wright et al. 2019). Die beobachteten Korrelationen zwischen einzelnen Verhaltensweisen können auf allen Ebenen durch verschiedene genetische Mechanismen – am einfachsten durch Pleiotropien – zustande kommen. Life-History-Trade-offs und physiologische Zwänge favorisieren zudem bestimmte Kombinationen von Merkmalen des Stoffwechsels, Hormonhaushalts und Immunsystems – sogenannte *pace-of-life*

syndromes –, welche diese Effekte verstärken (Réale et al. 2010). Mit diesem Konzept kann prinzipiell viel an Variation in Verhaltensweisen, Stoffwechsel- und Life-History-Merkmalen zwischen Individuen, Gruppen, Populationen und Arten entlang eines Kontinuums von langsamen hin zu schnellen Kombinationen relevanter Merkmale erklärt werden (Dammhahn et al. 2018).

Die Frage nach den proximaten Grundlagen von Persönlichkeitsunterschieden ist letztendlich auch eine Frage nach der Kontrolle des Verhaltens. Da die meisten Verhaltensweisen in ihrer phänotypischen Ausprägung quantitative Merkmale sind, ist es wahrscheinlich, dass mehrere Gene an ihrer Kontrolle beteiligt sind. Wenn Persönlichkeitsunterschiede genetische Grundlagen haben, sollten sich QTLs von Tieren unterschiedlicher Persönlichkeit differenzieren lassen. Bei Kohlmeisen wurde so beispielsweise ein Genort für einen Dopaminrezeptor identifiziert, dessen Polymorphismus mit Unterschieden in explorativem Verhalten korreliert (Fidler et al. 2007). Die Heritabilität von Persönlichkeitsmerkmalen liegt im Durchschnitt bei 52 % (Dochtermann et al. 2015), also viel höher als bei anderen Verhaltensmerkmalen.

Eine wichtige Frage besteht darin, ob Tiere mit unterschiedlicher Persönlichkeit auch unterschiedliche Fitness haben. Wenn es sich um alternative Strategien zur Lösung eines bestimmten Problems handelt, könnte es ja im Durchschnitt keinen Unterschied machen, welche Verhaltenstendenz ein Tier in welcher Situation an den Tag legt. Eine Metaanalyse ergab Hinweise auf die durchschnittlichen Effekte über verschiedene Taxa (Smith und Blumstein 2008). So haben wagemutigere Tiere (besonders Männchen) höheren Fortpflanzungserfolg als zögerliche Artgenossen, aber damit ist auch ein erhöhtes Mortalitätsrisiko verbunden (z. B. Hulthén et al. 2017). Persönlichkeit beeinflusst auch Zugang zu Nahrung (bei Weißwangengänsen, *Branta leucopsis:* Kurvers et al. 2010) und die Partnerwahl (bei Kohlmeisen: van Oers et al. 2008). Es ist also durchaus von Bedeutung, welche Persönlichkeit ein Individuum besitzt.

Eine abschließende Frage ist daher, wie man die Evolution und Beibehaltung von verschiedenen Persönlichkeiten erklären kann, da Selektionsvorteile ja rasch dazu führen sollten, dass alle Mitglieder einer Art die vorteilhaftere Persönlichkeit besitzen (Wolf et al. 2008). Dazu gibt es eine Reihe von Hypothesen (Dingemanse und Wolf 2010), die sich allerdings nicht gegenseitig ausschließen. So könnten Persönlichkeitsmerkmale, welche Qualität ausdrücken, bei der Partnerwahl berücksichtigt und daher letztendlich durch intersexuelle Selektion stabilisiert werden (Schuett et al. 2010). Der Trade-off zwischen aktueller und zukünftiger Fortpflanzung (► Abschn. 3.2) könnte auch dazu führen, dass zögerliche Tiere mehr in aktuelle und wagemutigere Tiere mehr in zukünftige Fortpflanzung investieren. Schließlich könnten auch Umweltveränderungen in Raum und Zeit zu fluktuierender Selektion führen. Das heißt, wenn es Variation in Populationsdichte, Prädationsrisiko oder Nahrungsverfügbarkeit gibt, kann es in einer Situation vorteilhafter sein, Persönlichkeit X zu haben, wohingegen unter veränderten Bedingungen Persönlichkeit Y einen Vorteil hat (Dingemanse et al. 2004). Diese Anpassung an sozioökologische Faktoren könnte also auch erklären, warum die dazu gehörende genetische Variabilität erhalten bleibt.

Nature und nurture Die Frage ob Verhalten angeboren oder erlernt ist – die Nature-Nurture-Dichotomie – hat Biologen und darüber hinaus Gesellschaften seit über einem Jahrhundert beschäftigt und gespalten. In Zeiten der klassischen

Ethologie favorisierten die europäischen Zoologen wie Lorenz und Tinbergen die Sichtweise, dass die meisten Verhaltensweisen instinktiv – sprich angeboren – sind, wohingegen die amerikanischen Behavioristen wie Skinner und Watson die Meinung vertraten, dass die meisten Verhaltensweisen gelernt seien (► Abschn. 1.3). Heute wissen wir, dass Gene nicht unabhängig von der Umwelt wirken und dass die soziale Umwelt nicht ohne Gene existiert. Gene und Umwelt interagieren daher ständig und sind gegenseitig voneinander abhängig. Auf die falsche Frage, was wichtiger sei – Gene oder Umwelt – gab der Psychologe Donald Hebb die richtige Antwort in Form einer Gegenfrage: „Was ist wichtiger für die Beschreibung eines Rechtecks: dessen Länge oder Breite"? (Meaney 2001).

Um die Wirkweise von Genen und Umwelt auf das Verhalten zu untersuchen, muss man dessen **Plastizität,** also die Modifizierbarkeit eines Merkmals durch die Umwelt, und Heritabilität bestimmen. Die entscheidende Interaktion zwischen Genen und Umwelt kann aber nur in einem kompletten zweifaktoriellen Design bestimmt werden: Also zwei Genotypen werden in beiden von zwei Umwelten getestet. Die dafür eigentlich notwendige genetische Uniformität der Individuen kann aber nur in genetischen Modellorganismen wie transgenen Fruchtfliegen oder Mäusen erreicht werden. Selbst dann lassen sich aber nicht alle Faktoren perfekt kontrollieren: Beim Vergleich der Versuchsergebnisse von standardisierten Verhaltenstests mit genetisch definierten Mäusestämmen in drei verschiedenen Labors unterschieden sich die Ergebnisse bei drei von fünf Tests (Wahlsten et al. 2006). Auch genetisch identische Amazonenkärpflinge *(Poecilia formosa),* die unter identischen standardisierten Bedingungen heranwuchsen, variierten in ihrem Explorationsverhalten (Bierbach et al. 2017). Genetisch identische Tiere können also extrem sensitiv auf kleinste Umweltunterschiede reagieren.

Die Dichotomie zwischen *nature* und *nurture* ist also falsch und überholt. Zudem hat sich die Einsicht durchgesetzt, dass die additiven Effekte von Genen und Umweltfaktoren phänotypische Plastizität nicht ausreichend erklären, sondern dass deren Interaktion ebenfalls berücksichtigt werden muss. Insbesondere kann man die unterschiedliche Reaktionsnorm der Phänotypen verschiedener Genotypen nicht zwischen verschiedenen Umweltbedingungen vorhersagen (Sokolowski und Levine 2010). Schließlich gibt es neuere Erklärungsansätze, die neben abiotischen (z. B. Temperatur oder Nahrungsverfügbarkeit) und biotischen Umweltfaktoren (z. B. Prädationsrisiko oder Populationsdichte) explizit die soziale Umwelt als distinkten Faktor betrachten, welche zusätzliche indirekte genetische Effekte zwischen Genotyp und Phänotyp hervorbringt. Demnach könnten angeborene Verhaltensweisen auf epigenetisch fixierten und weitervererbten Konsequenzen von Lernen basieren (Robinson und Barron 2017).

12.2.2 Geschlecht und Verhalten

Neben den Genen mit Instruktionen für artspezifisches Verhalten wird mit der Befruchtung bei Arten mit genetischer Geschlechtsdetermination (► Abschn. 8.2) auch das **Geschlecht** des neuen Lebewesens festgelegt. Das Geschlecht erklärt den größten Teil der innerartlichen Varianz von Verhaltensunterschieden zwischen Individuen (Tarka et al. 2018) und stellt daher einen Faktor dar, der schon früh in der Entwicklung Einfluss auf den Verhaltens-Phänotyp nimmt. Die Effekte des Geschlechts werden durch einen Dialog zwischen Genen und Hormonen vermittelt. Bei Säugetieren ist z. B. ein sich entwickelnder Embryo zunächst geschlechtslos und besitzt nur

allgemeine Anlagen für die Ausbildung von Geschlechtsteilen. Erst im weiteren Verlauf der Entwicklung wird bei der Hälfte der Embryonen eines der wenigen auf dem Y-Chromsom befindlichen Gene aktiviert, das als SRY *(sex determining region of Y-gene*) bezeichnet wird. In Wechselwirkung mit anderen Genen stimuliert es die Differenzierung der noch unspezialisierten Gonadenanlagen in Hoden. Sobald diese aktiviert sind, beginnen sie zwei Hormone abzusondern: das Anti-Müller-Hormon unterdrückt die Bildung von weiblichen Genitalien, und Testosteron stimuliert das Wachstum männlicher Geschlechtsorgane. Während der Trächtigkeit haben Geschlechtssteroide außerdem nachhaltige Effekte auf die Ausbildung von geschlechtsspezifischen Verhaltenstendenzen und sekundären Geschlechtsmerkmalen nach der Geburt. Eine experimentelle Erhöhung der pränatalen Testosteronkonzentration bei Ratten erhöhte beispielsweise bei erwachsenen Männchen die Häufigkeit affiliativer und agonistischer Interaktionen sowie der Konzentrationen von Oxytocin und Vasopressin im Gehirn, was wiederum beeinflusst, wie Individuen auf Stressoren reagieren (Dzirbikova et al. 2018).

Wie Hormone wirken Bei der Betrachtung der Kontrolle und Entwicklung des Verhaltens spielen Hormone eine zentrale Rolle, da sie nicht nur im Kontext der Geschlechtsdifferenzierung organisierende Effekte haben, sondern auch während des ganzen Lebens mit aktivierenden Effekten verschiedene Anpassungen vermitteln. So spielen organisierende Effekte von Hormonen eine Rolle bei der Anpassung an soziale Stressoren (Sachser und Kaiser 2010), wohingegen aktivierende Effekte von Hormonen unter anderem im Kontext der Fortpflanzung, Konkurrenz, Kooperation, elterlicher Fürsorge und Territorialität auftreten (Oliveira 2009; Insel 2010; Eisenegger et al. 2011). Neben ihrer Funktion in der Homöostase regulieren Hormone zudem auch Wachstum, Stoffwechsel und Fortpflanzung.

Jedes Tier produziert drei Arten von intrinsisch wirksamen chemischen Botenstoffen: Neurotransmitter werden vom Nervensystem hergestellt, Cytokinine vom Immunsystem und Hormone vom endokrinen System. Die meisten Hormone sind entweder Peptide oder Steroide, die von verschiedenen Drüsen produziert und mit dem Blut an ihren Bestimmungsort transportiert werden. Sie wirken an verschiedenen Stellen des Körpers, an denen ihre Zielzellen spezifische Rezeptoren präsentieren. Die meisten Hormonmoleküle sind in der Blutbahn an Proteine gebunden und dadurch inaktiviert. Wenn ein Hormonmolekül sich mit einem Rezeptor einer Zielzelle verbindet, werden dadurch über *second messenger* Veränderungen innerhalb der Zelle ausgelöst, durch die letztendlich deren Genexpression moduliert wird. Manche Hormone (z. B. Steroide) können die Zellwand penetrieren und binden an intrazelluläre Rezeptoren. Die Dichte von Rezeptoren wird in Abhängigkeit der Hormonkonzentration verändert; bei hoher Konzentration nimmt die Zahl der Rezeptoren ab und umgekehrt. Damit gibt es mindestens drei Ebenen der **Regulation der Hormonaktivität:** über die primäre Produktion in den Drüsen, über die Konzentration von Transportproteinen sowie über die Veränderung der Rezeptordichte. Negative Rückkoppelung ist dabei auf der Ebene der Hormonproduktion ein entscheidendes Prinzip.

Die meisten Hormone sind evolutionär gesehen strukturell extrem konserviert und kommen in leicht abgewandelter chemischer Struktur im gesamten Tierreich vor (Donaldson und Young 2008). Manche Hormone mit Bauplan-spezifischer Funktion, z. B. Ecdyson und Juvenilhormon, welche die Häutung im Verlauf der Metamorphose bei

Tab. 12.1 Übersicht über die wichtigsten Hormone und ihre Wirkung auf das Verhalten

Hormon	Produktion	Verhaltenseffekt
Östrogen	Gonaden (Ovarien)	Weibliches Sexualverhalten
Progesteron	Gonaden	Brutpflege- und Sexualverhalten
Testosteron	Gonaden (Hoden)	Dominanz, Aggression, Paarungsbereitschaft
Oxytocin	Hypophyse	Soziale Bindung, maternales Verhalten
Vasopressin	Hypophyse	Soziale Bindung
Prolactin	Hypophyse	Elterliche Fürsorge
Cortisol	Nebennierenmark	Stress, Dominanz
Adrenalin	Nebennierenmark	Aktivierung für Flucht und Kampf, Stress

Arthropoden kontrollieren, sind auf die jeweiligen taxonomischen Gruppen beschränkt. Die wichtigsten Hormone, die das Verhalten beeinflussen, sind in Tab. 12.1 zusammengefasst.

Bei der Erforschung der Wirkweise von Hormonen gibt es wichtige praktische Zwänge zu berücksichtigen. Im Labor können an Modellarten wie Ratten oder Zebrafinken molekularbiologische Prozesse in großem Detail untersucht werden, aber diese Untersuchungen sind häufig invasiv. Die Konzentration einzelner Hormone kann über spezifische Enzymimmunoassays bestimmt werden, wobei der Hormontiter im Blut (oder Speichel) die direktesten Messungen erlaubt. Da dafür Tiere aber zumindest gefangen werden müssen, wurden auch nichtinvasive Methoden entwickelt, mit denen die Abbauprodukte von Hormonen im Kot oder Urin bei freilebenden Tieren bestimmt werden können.

Für das Verständnis der **Wirkungsweise von Hormonen** auf das Verhalten gelten drei wichtige Prinzipien (Hau und Goymann 2015):

1. gibt es keine unidirektionale, kausale Beziehung zwischen Hormonen und Verhalten. Es gibt zahlreiche Beispiele dafür, dass umgekehrt auch soziale Faktoren und Interaktionen die Hormonsekretion beeinflussen. Bei Pavianen gibt es beispielsweise einen stabilen Unterschied in der Kortisolkonzentration zwischen dem Alpha- und Beta-Männchen, welche sich aber nicht in ihrer Testosteronkonzentration unterscheiden. Beide werden ähnlich häufig von rangniederen Männchen herausgefordert, aber Alpha-Männchen kämpfen häufiger und bewachen empfängnisbereite Weibchen länger, was beides offenbar mit mehr Stress verbunden ist (Gesquiere et al. 2011).
2. gibt es keine einfache lineare Beziehung zwischen Hormonkonzentration und der Intensität der korrespondierenden Verhaltensreaktion. Das hat zum einen damit zu tun, dass es neben der Hormonkonzentration schon erwähnte zusätzliche Regulationsmechanismen gibt. Zum anderen gibt es interindividuelle Variabilität im notwendigen Schwellenwert, eine Sättigung bei hohen Konzentrationen oder eine konzentrationsabhängige Alles-oder-nichts-Reaktion.
3. verursachen Hormone kein Verhalten in dem Sinne wie Nervenimpulse eine Aktivität auslösen. Stattdessen modifizieren Hormone eher die Wahrscheinlichkeit, dass eine Verhaltensweise

auftritt, wenn die aktuellen physiologischen, ökologischen und sozialen Randbedingungen stimmen. Beispielsweise unterscheiden sich Singammern *(Melospiza melodia)* und Baumammern *(Spizella arborea)* darin, wie mit Kortikosteron implantierte Männchen auf simulierte Eindringlinge reagieren. Die Singammern reagierten unter dem Einfluss des simulierten Stresses nicht mehr auf Eindringlinge und gaben ihre Territorien auf, wohingegen die Reaktion der Baumammern von dieser Hormongabe nicht beeinflusst wurde (Astheimer et al. 2000). Dieser Unterschied kann dadurch erklärt werden, dass die Baumammern eine sehr viel kürzere Brutsaison haben und es sich daher „nicht leisten" können, auf den induzierten Stress mit einer Aufgabe ihrer Territorien zu reagieren.

12.2.3 Genomische Prägung

Genomische Prägung *(genomic imprinting)* beschreibt das Phänomen, dass Gene eine elterliche Prägung besitzen und nur das Allel eines Elters exprimiert wird. Die Prägung beruht dabei auf einer epigenetischen Modifikation, durch welche die Aktivität – aber nicht die Sequenz – eines Gens kontrolliert wird (Ho-Shing und Dulac 2019). Wenn die Exprimierung väterlicher und mütterlicher Allele unterschiedliche Konsequenzen hat, kann deren Funktion und Evolution im Kontext von sexuellen Konflikten (► Abschn. 8.4) erklärt werden. Häufig ist es dabei so, dass väterliche Allele das embryonale Wachstum verstärken und beschleunigen, wohingegen die mütterlichen Allele gegensätzliche Effekte haben (Haig 2004). Genomische Prägung ist daher bei plazentalen Säugetieren (und lebendgebärenden Zahnkarpfen) weit verbreitet; bei oviparen Arten können die sich entwickelnden Föten die mütterliche Energieversorgung nicht mehr beeinflussen. Dieser Mechanismus betrifft daher eher zwar das embryonale Wachstum, aber auch den Energiestoffwechsel und das Sozialverhalten erwachsener Individuen. Zum Beispiel wurde bei einem Mäusestamm mit transgenetisch verdoppelter Aktivität eines geprägten Allels bei Männchen eine Zunahme an Aggression sowie eine Reduktion der Stabilität der Dominanzhierarchie beobachtet (McNamara et al. 2018); Ausfall eines anderen geprägten Gens führte zu einer Reduktion des fötalen Wachstums und einer Reduktion mütterlicher Fürsorge (Creeth et al. 2019).

12.2.4 Elterliche Effekte

Die Entwicklung eines Jungtiers sowie dessen Phänotyp werden nicht nur durch intrinsische Prozesse, sondern auch durch extrinsische Faktoren beeinflusst. Dazu zählen selektive Einflüsse der Umwelt der Eltern sowie die unmittelbare Umgebung der Föten. **Elterliche Effekte** liegen immer dann vor, wenn Variation im elterlichen Genotyp oder Phänotyp kausal mit Variation im Phänotyp des Nachwuchses assoziiert ist, und wenn diese Variation nicht vom Genotyp des Jungen erklärt wird (Crean und Bonduriansky 2014). Diese Effekte sind also unterschiedlich und unabhängig von der direkten Übertragung elterlicher genetischer Information, die den Genotyp der Nachkommen bestimmen. Dabei kann es sich um mütterliche oder väterliche Effekte handeln, die aber nicht mit genomischer Prägung zu verwechseln sind. Diese nichtgenetischen elterlichen Effekte können durch die Übertragung von epigenetischen, somatischen, sozialen oder ökologischen Faktoren vermittelt werden (Bonduriansky und Day 2008). Da Weibchen die Eier produzieren oder die Jungen austragen, sind mütterliche Effekte sehr viel häufiger als väterliche. Diese Effekte sind

bei plazentalen Säugetieren am stärksten ausgeprägt (Reinhold 2002), da über die Plazenta bis zur Geburt die Möglichkeit zur Kommunikation zwischen Mutter und Fötus besteht. Bei oviparen Arten haben Mütter lediglich die Möglichkeit, Größe und Inhaltsstoffe der Eier zu beeinflussen (► Abschn. 11.1).

(1) Väterliche Effekte **Väterliche Effekte** können direkt oder indirekt über mütterliche Effekte den Phänotyp der Nachkommen beeinflussen. Bei Goldhamstern *(Mesocricetus auratus)* enthält das Ejakulat beispielsweise Substanzen, die sowohl das Wachstum als auch die Reaktion der Jungen auf Laute und Gerüche beeinflussen (Wong et al. 2007). Bei Bankivahühnern enthält das Ejakulat subordinater Hähne mehr Testosteron als das von Dominanten und veranlasst Hühner, größere Eier zu legen, aus denen dann auch größere Küken schlüpfen (Lelono et al. 2019). Bei Mäusen hat dagegen die Komplexität der Umwelt des heranwachsenden Vaters einen Einfluss auf das Säugeverhalten der Mutter, was sich wiederum auf die Wachstumsrate ihres Nachwuchses niederschlägt (Mashoodh et al. 2012).

(2) Mütterliche Effekte Mütter haben die Möglichkeit, *messenger RNA,* Hormone oder unterschiedliche Mengen an Dotter in ihren Eiern zu deponieren und so **mütterliche Effekte** auszulösen (Wolf und Wade 2009). So haben zahlreiche Untersuchungen an verschiedenen Vogelarten gezeigt, dass Eier unterschiedliche Konzentrationen an männlichen Sexualhormonen enthalten. Diese Unterschiede führen unter anderem zu Veränderung der Wachstumsraten, der Immunkompetenz sowie des Verhaltens, die sich zum Teil lange nach dem Flüggewerden manifestieren und zu unterschiedlichen Überlebensraten führen können (Groothuis et al. 2005). Die Wahl eines bestimmten Substrats für die Eiablage kann ebenfalls den Phänotypen der Nachkommen beeinflussen; besonders bei Arten ohne elterliche Fürsorge. Bei Zierschildkröten *(Chrysemys picta)* zeigte beispielsweise ein Experiment, bei dem manche Eier aus einem Gelege zufällig in der Umgebung platziert wurden, dass junge Schildkröten früher schlüpften und größer waren, wenn sie an einem von der Mutter ausgewählten Nistplatz heranwuchsen (Mitchell et al. 2015).

Außerdem können die Form und Intensität des mütterlichen Fürsorgeverhaltens auch die Entwicklung oder genetische Aktivität der Jungen modulieren. So unterscheiden sich Rattenmütter in der Intensität, mit der sie ihre Neugeborenen lecken und putzen. Infolgedessen kommt es zu **epigenetischen Veränderungen** durch Methylierung der Kontrollregion eines Glucocorticoid-Rezeptorgens im Hippocampus der Jungen. Junge Ratten, die viel geleckt wurden, sind als Erwachsene weniger ängstlich und haben abgeschwächtere Stressreaktionen als wenig geleckte Junge (Weaver et al. 2004). Diese Unterschiede sind über Generationen stabil (Champagne und Curley 2009). Aufgrund methodischer Probleme gibt es bislang nur wenige Beispiele für epigenetische Effekte auf das Verhalten von wilden Tieren (Ledón-Rettig et al. 2013). Auch Laboruntersuchungen konzentrierten sich bislang vornehmlich auf Ratten und Mäuse, z. B. auf deren elterliches Fürsorgeverhalten (Kundakovic und Champagne 2015). Es wurden aber auch bei *Drosophila* Effekte von Enzymen, die an der Methylierung von Histonen in der Kontrollregion verschiedener Gene beteiligt sind, auf Lern- und Gedächtnisleistungen, Fressverhalten oder circadiane Rhythmik beschrieben (Anreiter et al. 2019).

Schließlich hat auch die **Umwelt der Mutter** Effekte auf die Entwicklung und

das spätere Verhalten ihrer Nachkommen; insbesondere im Kontext der Stressreaktivität (Sachser und Kaiser 2010). So produzierten Hausmeerschweinchen *(Cavia aperea),* die während ihrer Trächtigkeit in einer instabilen sozialen Umwelt lebten, Töchter, die vermehrt typisch männliches Balz- und Spielverhalten zeigten, im Vergleich zu den Töchtern von Müttern, die unter stabilen sozialen Bedingungen lebten (Sachser und Kaiser 1996). Bei Assam-Makaken *(Macaca assamensis)* führt Nahrungsknappheit während der Trächtigkeit zu mütterlichem Stress, der sich in Form von beschleunigtem Wachstum, verzögerter Entwicklung der lokomotorischen Entwicklung und reduzierter Immunfunktion der Jungen niederschlägt (Berghänel et al. 2016).

Für die Erklärung der Evolution solcher Effekte gibt es mehrere Hypothesen (Monaghan 2008). Zunächst ist zu unterscheiden, ob die induzierten Anpassungen dem sich entwickelnden Fötus unmittelbar zugutekommen oder erst später im Leben. Im zweiten Fall stellt sich die Frage nach der Korrelation zwischen den aktuellen Umweltbedingungen und den zukünftigen, denen sich das dann erwachsenen Tier ausgesetzt sieht sowie nach den sich daraus ergebenden Konsequenzen für die Fitness des Jungen. Wenn die Mutter guten Umweltbedingungen (z. B. in Bezug auf Klima, Nahrung, Räuber oder Parasiten) ausgesetzt ist, sollten ihre Nachkommen unter ähnlich guten Bedingungen die höchste Fitness erzielen und umgekehrt. Wenn sich die Umweltbedingungen aber kurzfristig ändern, kommt es zu einem *mismatch* zwischen der mütterlichen Umgebung und der ihrer dann erwachsenen Jungen (Nettle und Bateson 2015). Wenn Jungtiere, die sich unter guten Bedingungen entwickelten, unabhängig von den Umweltbedingungen die höchste Fitness erzielen, spricht man von einem **Silver-Spoon-Effekt.** Wenn die Mutter ihre Jungen an die zu erwarteten Umweltbedingungen anpasst, wird dies als **externe PAR** *(predictive adaptive response)* bezeichnet. Wenn es sich dagegen um unmittelbare Reaktionen der Nachkommen selbst handelt, also wenn sie durch widrige Umweltbedingungen Entwicklungsstörungen mit Nachteilen im Erwachsenenalter befürchten müssen, und diese durch erhöhte Entwicklungsgeschwindigkeiten zu kompensieren versuchen, handelt es sich um eine **interne PAR.** In diesem Fall sollte es zu Tradeoffs mit Anpassungen zugunsten von Erhaltungsfunktionen und Gesundheit kommen (Lea et al. 2018).

(3) Intrauterine Effekte Bei plazentalen Säugetieren mit Mehrlingsgeburten hat schließlich auch die Position eines Fötus im Uterus nachhaltige Effekte auf deren spätere Morphologie, Physiologie und Verhalten. Diese **intrauterinen Effekte** werden durch Androgene vermittelt, deren lokale Konzentration in Abhängigkeit vom Geschlecht benachbarter Geschwister variiert, da männliche Föten mehr Androgene produzieren und diese auch durch das Fruchtwasser diffundieren. Es sind also mutmaßlich nur winzigste Unterschiede in der Konzentration dieser Hormone, deren organisierenden Effekte die Geschlechtsdifferenzierung nachhaltig beeinflussen, die bemerkenswerte phänotypische Variabilität innerhalb beider Geschlechter hervorrufen. Bei Schweinen und Nagetieren, wo diese Effekte sehr detailliert untersucht wurden, hat ein Fötus je nach Position im zweihörnigen *Uterus duplex* 0, 1 oder 2 Brüder neben sich (◘ Abb. 12.8). Die größten Unterschiede finden sich demnach zwischen 0M- *(zero males)* und 2M-Individuen. Sie betreffen nicht nur Merkmale der geschlechtlichen Entwicklung, sondern auch Aspekte des Sexual-, Aggressions- und Territorialverhaltens der erwachsenen Tiere (Ryan und Vandenbergh 2002).

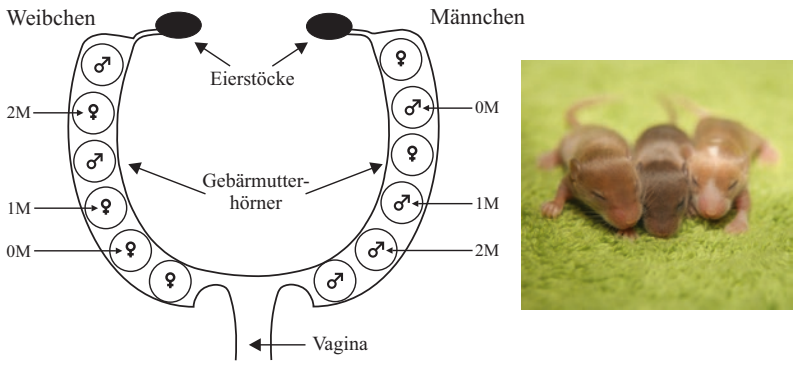


Abb. 12.8 Phänotypische Effekte der intrauterinen Position. Bei Nagetieren kommt aufgrund der Struktur des Uterus jeder Fötus zwischen 0, 1 oder 2 Brüdern zu liegen. 0M- und 2M-Individuen unterscheiden sich durch unterschiedliche Androgenexposition in zahlreichen phänotypischen Merkmalen. (Nach Ryan und Vandenbergh 2002; Mäuse: © auenleben/Pixabay)

12.3 Postnatale Entwicklung

Nach dem Schlüpfen bzw. nach der Geburt ist ein neugeborenes Tier einer Vielzahl neuer Reize und Faktoren ausgesetzt, die zumeist bis an sein Lebensende wirksam sind und mit Hilfe verschiedenster Mechanismen sein aktuelles und zukünftiges Verhalten beeinflussen. Obwohl es für manche dieser Prozesse nur begrenzte Zeitfenster gibt, in denen bestimmte Faktoren wirken können, ist es wichtig zu beachten, dass die Verhaltensontogenese nicht mit dem Erreichen der Geschlechtsreife abgeschlossen ist, sondern dass zahlreiche ökologische und soziale Faktoren auch bei erwachsenen Tieren Verhaltensreaktionen mit nachhaltigen Effekten auslösen und irgendwann das Alter selbst zu einem bestimmenden Faktor wird (Trillmich et al. 2015).

12.3.1 Life-History-Merkmale

Die wichtigsten Merkmale der Life History variieren zwar zwischen Arten (► Abschn. 3.2), aber es existiert natürlich auch innerartliche Variation, z. B. in der Größe bei der Geburt, der Wurfgröße oder dem Alter bei der Geschlechtsreife, die nicht nur Wachstum und Entwicklung somatischer Merkmale, sondern auch das Verhaltens beeinflussen, z. B. weil unterschiedliche Wachstumsraten durch entsprechendes Fressverhalten untermauert sein müssen. Da mehrere Life-History-Merkmale durch postnatales Wachstum beeinflusst werden, hat die Größe bei der Geburt oder beim Schlüpfen auch Fitnesskonsequenzen.

Bei Arten, die aus Eiern schlüpfen, haben die Jungtiere mehr Kontrolle darüber, wann sie das Ei verlassen. Der **Zeitpunkt des Schlüpfens** hat ebenfalls Konsequenzen für die weitere Entwicklung und das Verhalten. So entwickeln sich bei Grasfröschen *(Centrolenidae)* die Embryonen in auf der Landvegetation abgelegten Eiern; die daraus entstehenden Kaulquappen entwickeln sich aber in kleinen Gewässern weiter. Der Zeitpunkt des Schlüpfens kann bis zum Doppelten des notwendigen Minimums hinausgezögert werden; je nach Intensität des Räuber- oder Austrocknungsrisikos. Früh geschlüpfte Individuen sind aber kleiner und können deutlich langsamer schwimmen als spät geschlüpfte Frösche. Sie haben daher nicht nur ein höheres Prädationsrisiko, sondern sie beginnen auch erst mehrere Tage später damit, zu fressen, da sie noch einen

embryonalen Dottersack mit sich tragen (Delia et al. 2019).

Bei lebendgebärenden Arten stellt der **Zeitpunkt der Geburt** häufig eine wichtige Weiche für die postnatale Entwicklung dar, weil früh in der Saison geborene Individuen in saisonalen Habitaten mehr Zeit zum Wachsen haben bevor die ressourcenarme Zeit anbricht. Daher haben früh geborene Individuen auch eine höhere Wahrscheinlichkeit, ihren ersten Winter oder ihre erste Trockenzeit zu überleben. So sind bei Rehen *(Capreolus capreolus)* Weibchen, die früh in der Geburtssaison geboren wurden, als Adulte durchschnittlich 3 kg schwerer als später geborene Tiere (Plard et al. 2015). Da der Zeitpunkt der Geburt stark genetisch kontrolliert wird, setzen sich die mit einer größeren Körpermasse verbundenen Fitnessvorteile über Generationen fort.

Auch Variation in der **Größe bei der Geburt** hat nachhaltige Konsequenzen für die weitere Entwicklung sowie für das spätere Verhalten. Bei Arten, die mehrere Junge pro Wurf gebären, gibt es Jungtiere unterschiedlicher Größe, obwohl ihre pränatalen Entwicklungsbedingungen weitestgehend identisch waren. Sie eignen sich daher in besonderer Weise für Untersuchungen dieses Effekts. So unterscheiden sich bei Hausmeerschweinchen, die in der Regel zwei bis vier Junge pro Wurf gebären, die Neugeborenen um bis zu 100 % im Geburtsgewicht. Schon 3 Tage nach der Geburt lassen sich Verhaltensunterschiede zwischen Geschwistern nachweisen: größere Tiere sind explorativer und risikofreudiger, und diese Unterschiede persistieren bis ins Erwachsenenalter (Guenther und Trillmich 2015).

Unterschiede in der **Wurfgröße** haben ebenfalls Effekte auf das spätere Verhalten. Manche dieser Effekte können physiologisch vermittelt sein. In kleineren Würfen von Säugetieren steht den Jungen beispielsweise mehr Milch zur Verfügung, was zu rascherem Wachstum und höherem Adultgewicht führt. Mäuse aus künstlich verkleinerten Würfen haben als Erwachsene auch ein schlechteres räumliches Gedächtnis sowie, je nach Stamm, unterschiedliches Ängstlichkeitsverhalten (Salari et al. 2018), wobei der Anpassungswert dieser Konsequenzen nicht bekannt ist. Außerdem beeinflussen unterschiedliche Wurfgrößen auch das frühe soziale Umfeld, wodurch sich Konsequenzen für das Verhalten ergeben können. So spielen junge Ratten aus kleineren Würfen weniger miteinander (Carvalho et al. 2016), und Zebrafische *(Danio rerio)*, die alleine in kleinen oder großen Gruppen aufgezogen wurden, unterscheiden sich in ihrer Ängstlichkeit und ihrem Aggressionsverhalten (Tamilselvan und Sloman 2017).

Meilensteine der frühen postnatalen somatischen Entwicklung haben natürlich auch Konsequenzen für das Verhalten der heranwachsenden Tiere. So beginnen Nesthocker erst mit dem Flüggewerden bzw. nach der **Entwöhnung** damit, sich selbständig fortzubewegen und sich selbst zu ernähren (Mainwaring 2016). Juvenile Tiere, also solche, die noch nicht geschlechtsreif sind, zeigen auch häufig **Spielverhalten,** welches in der Form, Komplexität und Häufigkeit sowohl stark zwischen Arten als auch zwischen Individuen derselben Art variiert. Bis auf ganz wenige Ausnahmen scheint Spielverhalten auf Wirbeltiere beschränkt zu sein (Zylinski 2015). Spielen kann auf andere bezogen sein (soziales Spielen), sich auf unbelebte Objekte beziehen oder vor allem aus Bewegungselementen bestehen, die alleine oder mit anderen ausgeführt werden. Alle Spielformen sind dadurch charakterisiert, dass sie keine unmittelbare Funktion haben, physiologisch selbstbelohnend sind, strukturell von entsprechenden Verhaltensmustern bei Adulten abweichen, ein hohes Maß an Wiederholung beinhalten und nur auftreten, wenn Tiere homöostatisch entspannt und keinen unmittelbaren Risiken ausgesetzt sind (Burghardt 2005). Ratten,

die experimentell am Spielen gehindert werden, weisen als Adulte Defizite in sozio-kognitiven Merkmalen auf (Himmler et al. 2016); ein Hinweis darauf, dass Spielen für die motorische und soziale Entwicklung von Bedeutung ist.

Die **Geschlechtsreife** stellt einen weiteren entscheidenden Wendepunkt der Verhaltensentwicklung dar, da mit dem Übergang zum Adultstadium Verhaltensweisen wie Spielen, welche die Juvenilen charakterisieren, weniger werden oder ganz verschwinden und neue Elemente, vor allem aus dem Kontext der Fortpflanzung, erstmals auftauchen. Bei Juvenilen nimmt außerdem der mütterliche Einfluss auf die Verhaltensentwicklung immer stärker ab und Anpassungen an die unmittelbar bevorstehende Fortpflanzungskarriere können zu diesem Zeitpunkt besser an aktuelle Bedingungen angepasst werden (Sachser et al. 2018). Bei gruppenlebenden Arten ändert sich auch die Position von heranwachsenden Individuen im sozialen Netzwerk ihrer Gruppe. So sind junge Tüpfelhyänen *(Crocuta crocuta)* in den ersten 10 bis 12 Wochen, die sie in einem Bau verbringen, sowie in den folgenden 20 Monaten als Juvenile, sozial viel stärker eingebunden als nach dem Erreichen der Geschlechtsreife mit 2 Jahren ◘ Abb. 12.9). Männchen beginnen sich dann zwar von ihrer Gruppe abzusondern, aber auch Weibchen verbringen als Adulte mehr Zeit alleine. Zudem werden diese allgemeinen Änderungen der sozialen Netzwerkposition mit dem Alter bei jungen Weibchen auch noch durch ihren Dominanzrang moduliert, den sie von ihrer Mutter „erben" (Turner et al. 2018).

12.3.2 Elterliche Investition

Bei Arten mit elterlicher Fürsorge gibt es interindividuelle Variationen der elterlichen Investition (► Abschn. 11.3). Neben offensichtlichen Konsequenzen für das Wachstum und Überleben der Nachkommen hat Variation in der Intensität elterlichen Investition auch Konsequenzen für das zukünftige Verhalten der Jungtiere. Experimentelle Studien, bei denen elterliche Investition reduziert oder ganz eliminiert wird, zeigten in diesem Kontext die deutlichsten Effekte. So sind isoliert aufgewachsene Nager und Primaten beispielsweise als Adulte durch eine erhöhte Stressreaktivität und Ängstlichkeit charakterisiert. Auch natürliche Variation zwischen Eltern, wie in der Häufigkeit des Leckens und Putzens der Jungen durch Rattenmütter, führt über epigenetische Mechanismen zu nachhaltigen Effekten auf das Verhalten der heranwachsenden Tiere. Variation im väterlichen Fürsorgeverhalten kann vergleichbare Effekte haben. Bei dreizackigen Stichlingen *(Gasterosteus aculeatus)* kümmern sich die Väter exklusiv um die Eier und frisch geschlüpften Jungen. Stichlinge, die in Gefangenschaft allerdings ohne Vater aufwachsen, sind als Adulte ebenfalls ängstlicher (McGhee und Bell 2014).

Die Versorgung mit Nahrung spielt neben Schutz und Aufrechterhaltung der Homöostase die wichtigste Rolle der elterlichen Investition. Die Häufigkeit des Fütterns beeinflusst vor allem das Wachstum der Jungtiere. Aber auch die Art der Nahrung, die von Eltern bereitgestellt wird, hat Konsequenzen, und zwar vor allem für das Verhalten der Jungen. So hat der Anteil der Raupen, die jungen Kohlmeisen *(Parus major)* gefüttert werden, einen Einfluss auf deren Explorationsverhalten und Stressreaktivität (van Oers et al. 2015). Bei Rhesusaffen *(Macaca mulatta)* unterscheiden sich Mütter in der Energiemenge ihrer Milch. Tiere, die energiereichere Milch bekommen haben, sind aktiver und können besser mit einer stressauslösenden Situation umgehen (Hinde und Capitanio 2010). Höherer Cortisolgehalt der Milch ist auch mit häufigerem Spielen und schnellerem Lösen eines Kognitionstests der jungen Makaken verbunden (Dettmer et al. 2018).

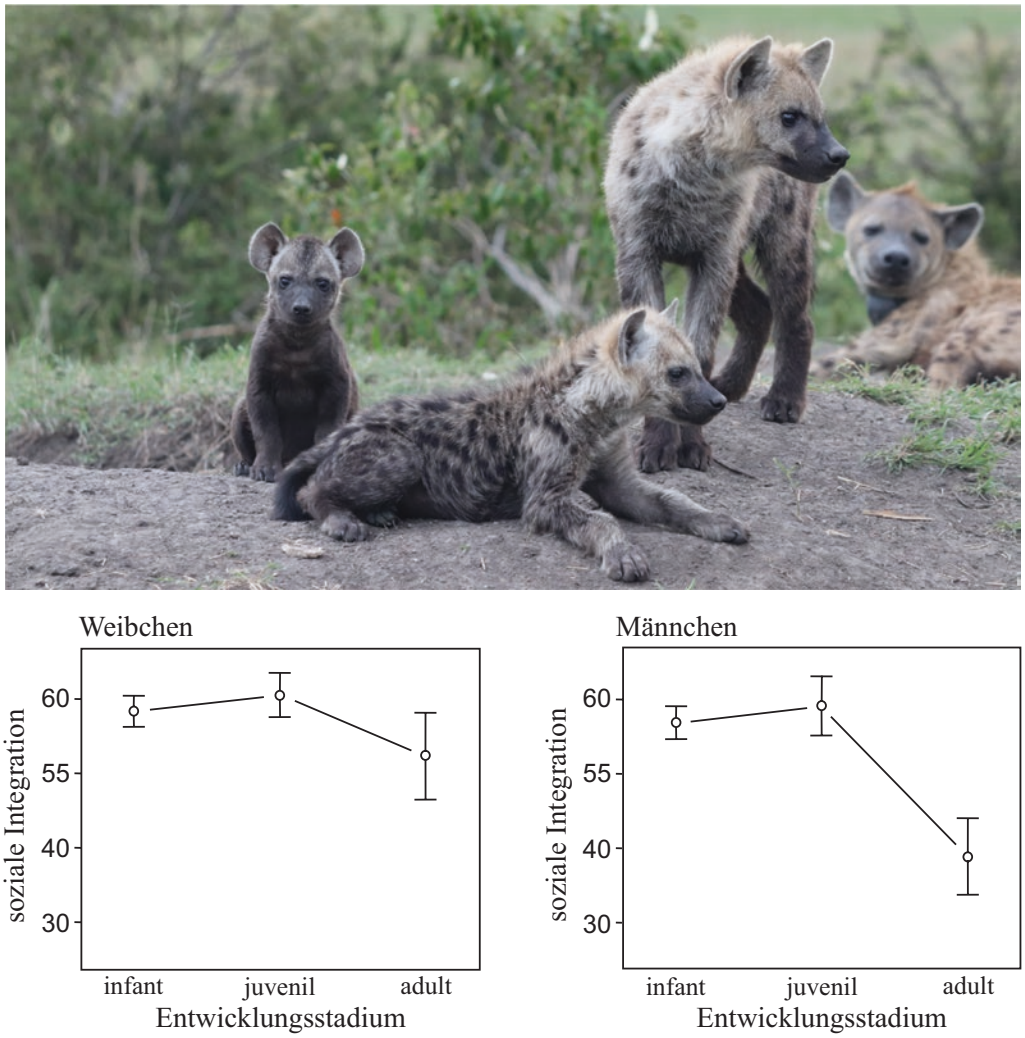


Abb. 12.9 Altersabhängige soziale Integration von Tüpfelhyänen. Die Anzahl der Individuen, mit denen eine Tüpfelhyäne als Jungtier im Bau, als juveniles und als adultes Individuum sich durchschnittlich assoziiert, nimmt nach der Geschlechtsreife ab; bei Männchen stärker als bei Weibchen. (Nach Turner et al. 2018; Quelle Tüpfelhyänen: Marie Lemerle)

12.3.3 Ökologische Bedingungen

Heranwachsende Säugetiere und Vögel benötigen viel zusätzliche Energie, um zu wachsen. Von daher spielen nicht nur die mütterliche Versorgungslage während der pränatalen Entwicklung und das elterliche Fütterungsverhalten, sondern auch der Ressourcenzugang der sich selbständig ernährenden Jungtiere eine wichtige Rolle für deren Entwicklung bis zur Geschlechtsreife. Neuere Untersuchungen haben gezeigt, dass auch das Verhalten, vor allem die Art und Weise, wie Individuen mit herausfordernden Bedingungen umgehen (Langenhof und Komdeur 2018), bis ins Erwachsenenalter durch Variation in diesen und anderen ökologischen Faktoren beeinflusst wird.

Die beobachteten Anpassungen an bestimmte Umweltbedingungen während der frühen postnatalen Individualentwicklung werden durch zwei Klassen von theoretischen Modellen erklärt, die entsprechende Anpassungen entweder als Reaktion auf unmittelbar wirksame Zwänge oder als vorausschauende Anpassungen an zukünftige Bedingungen interpretieren. Modelle, die auf Entwicklungszwänge abheben *(developmental constraints models)* postulieren, dass Individuen unter schwierigen ökologischen Bedingungen Trade-offs eingehen, um wichtige Funktionen für das frühe Überleben zu Lasten von Gesundheits- und anderen Fitnesskosten als Erwachsene zu schützen. Prädiktive Modelle *(predictive models)* gehen davon aus, dass sich entwickelnde Individuen Informationen über die Qualität ihrer Umwelt als Vorhersage über die Bedingungen im Erwachsenenalter benutzen und ihre Entwicklung daran ausrichten. Je nachdem, ob die Referenz die zukünftigen Umweltbedingungen oder der davon abhängige Zustand des Individuums sind, unterscheidet man zwischen externer und internen PAR.

Die Lebenserwartung einer Art erlaubt die beste Voraussage darüber, ob Anpassungen an zukünftige Bedingungen zu finden sind. Die Vorhersagen der externen PAR-Hypothese sind daher eher bei kurzlebigen Arten bestätigt (Uller et al. 2013), da hier die Wahrscheinlichkeit einer Änderung der Umgebungsbedingungen zwischen Juvenil- und Adultstadium viel geringer ist als bei langlebigen Arten. Bei Letzteren scheinen schwierige Bedingungen früh im Leben zu massiven Nachteilen für die Erwachsenen zu führen wie eine Langzeitstudie an Savannenpavianen *(Papio cynocephalus)* eindrucksvoll zeigte. Dafür wurden Daten rückwirkend ausgewertet und dabei für jedes Weibchen bestimmt, ob es im ersten Lebensjahr eine Dürre durchmachen musste, wie groß seine Gruppe war, welchen Rang die Mutter hatte und wie sie sozial eingebunden war, ob seine Mutter bis zu ihrem vierten Lebensjahr überlebte und ob ein jüngeres Geschwister im folgenden Jahr geboren wurde. All diese Faktoren repräsentieren mögliche Widrigkeiten während der frühen Entwicklung eines jungen Pavians. Weibchen, die drei oder mehr dieser Widrigkeiten ausgesetzt waren, lebten im Durchschnitt tatsächlich 10 Jahre weniger und waren im Alter stärker isoliert als andere, die höchstens einer dieser Widrigkeiten ausgesetzt waren (Tung et al. 2016; ◘ Abb. 12.10). Das heißt, ökologische und soziale Umweltbedingungen früh im Leben können bei relativ langlebigen Arten massive Konsequenzen für Fitness und späteres Verhalten haben.

12.3.4 Darmmikrobiom und Verhalten

Bei der Untersuchung proximater Determinanten des Verhaltens standen bislang Gene, Sinnes- und Nervensysteme, Muskeln und Hormone im Fokus der Forschung. Seit einigen Jahren ist aber bekannt, dass die Zusammensetzung der Bakterienflora des Darmes auch einen steuernden Einfluss auf das Verhalten haben kann (Münger et al. 2018). Da der Darm beginnend mit der Geburt oder dem Schlüpfen mit Bakterien aus der Nahrung oder der Umwelt, aber auch durch Übertragung durch Sozialkontakte besiedelt wird, handelt es sich bei der Darmflora um einen postnatalen Mechanismus, der bestimmte Aspekte des Verhaltens beeinflusst.

Der menschliche Darm enthält Milliarden von symbiontischen Mikroorganismen, die mehrere kg unseres Gewichts ausmachen und zusammen hundertmal mehr Gene enthalten als unsere Körperzellen; Verhältnisse, die sich in ähnlicher Weise bei Tieren finden. Darmbakterien spielen eine zentrale Rolle bei der Verdauung sowie der Kontrolle des

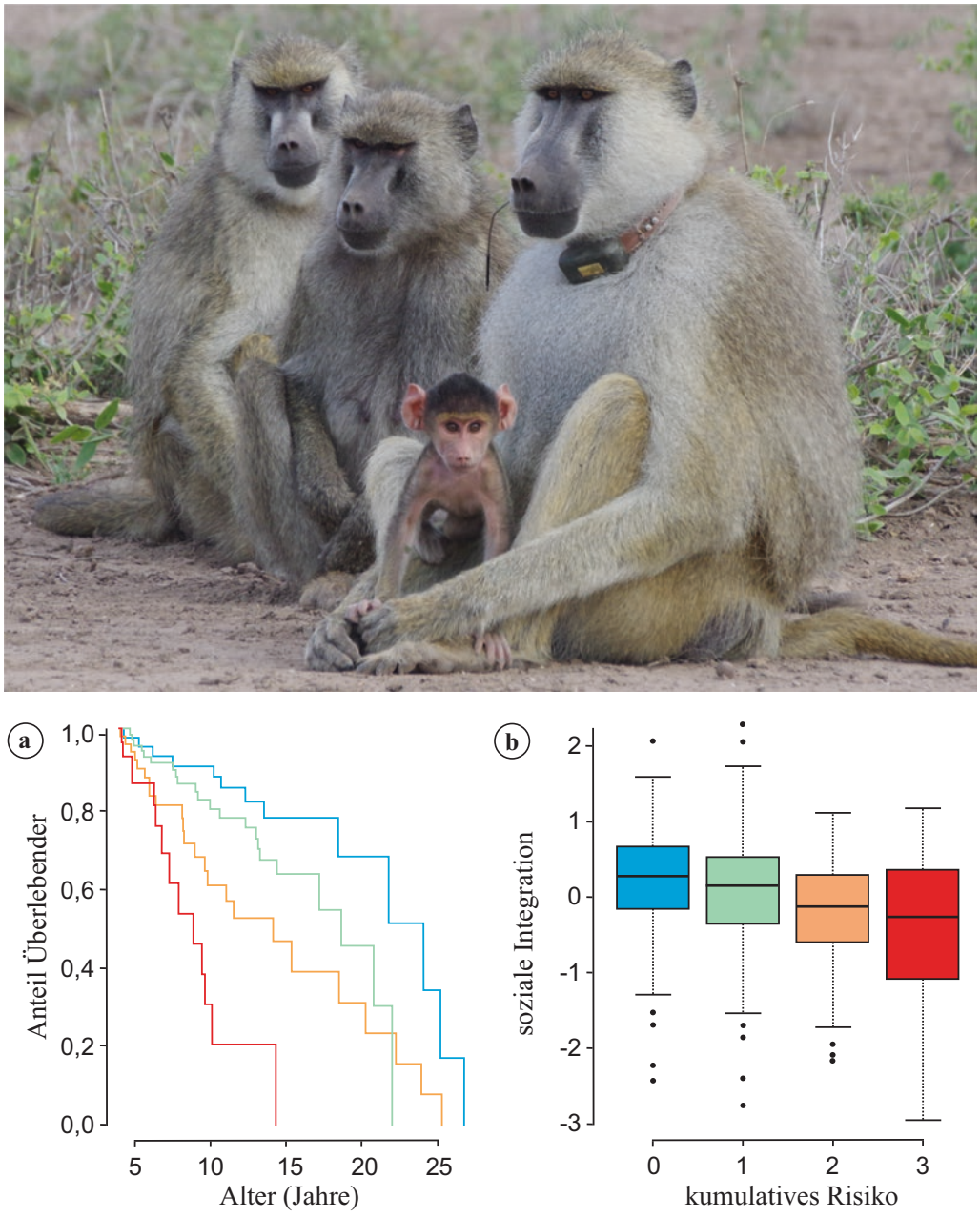
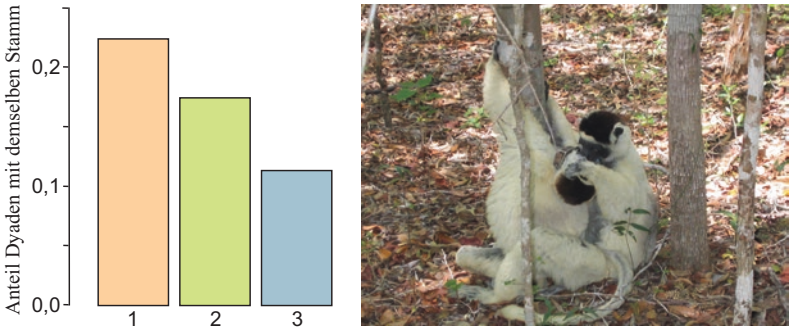


Abb. 12.10 Einfluss früher Widrigkeiten auf Lebenserwartung und soziale Einbindung von Savannenpavianen. **a** Überlebenskurven von Weibchen, die in den ersten 4 Lebensjahren keinen *(dunkelblau)*, 1 *(hellblau)*, 2 *(orange)* oder ≥ 3 *(rot)* Widrigkeiten ausgesetzt waren. **b** die entsprechenden Effekte auf die soziale Integration der Weibchen im Erwachsenenalter. (Nach Tung et al. 2016; Quelle Savannenpavian: Elizabeth Archie)

Immunsystems und des Stoffwechsels, aber auch in der Gehirnentwicklung sowie in Kognition und Verhalten. Darmbakterien beeinflussen das Verhalten ihres Wirts über Effekte ihrer Stoffwechselprodukte, u. a. auch Neurotransmitter, auf das vegetative Nervensystem oder das Immunsystem, oder indem sie den Geruch ihrer Wirte und damit deren soziale Kommunikation beeinflussen (Carthey et al. 2018). Zudem sind etliche Verhaltensweisen darauf ausgerichtet, den Wirten durch entsprechende Sozialkontakte oder Nahrungswahl Zugang zu bestimmten Bakterien zu verschaffen (Ezenwa et al. 2012). Für die Hypothese, dass Darmbakterien dafür selektiert wurden, das Verhalten ihrer Wirte so zu beeinflussen, dass dadurch ihre eigene Verbreitung begünstigt wird, gibt es aber wenig Unterstützung (Johnson und Foster 2018). Vielmehr könnte es sich eher um Nebenwirkungen der Stoffwechselprodukte der Bakterien handeln, die diesen Mutualismus vermitteln.

Die Diversität des Darmmikrobioms sowie dessen ökologische und sozialen Determinanten werden derzeit in zahlreichen Tierarten intensiv untersucht, wobei über die Funktionalität der Diversität aber noch relativ wenig bekannt ist. Direkte Übertragung durch Artgenossen spielt dabei eine wichtige Rolle. So beginnt bei Säugetieren mit der Geburt die vertikale Übertragung von Bakterien von der Mutter auf die Jungen. Die Ernährung der Mutter, Entbindung durch Kaiserschnitt sowie Antibiotikagabe während der Trächtigkeit beeinflussen aber auch schon die Darmflora sowie das spätere Verhalten der Neugeborenen (Münger et al. 2018). So reduzieren Ratten, die um die Geburt herum mit Antibiotika behandelt werden, die Häufigkeit sozialer Interaktionen um 50 % im Vergleich zu Kontrolltieren. Man geht daher davon aus, dass die Anwesenheit bestimmter Bakterien für die normale Gehirnentwicklung notwendig ist. Später im Leben wird die Darmflora durch eigene Nahrungsaufnahme sowie die horizontale Übertragung durch Sozialkontakte mit anderen Artgenossen weiter diversifiziert. Die Bedeutung von Sozialkontakten für die Übertragung von Bakterien erschließt sich aus Beobachtungen, dass das Darmmikrobiom von Mitgliedern derselben Gruppe sehr viel ähnlicher ist als zwischen Tieren aus benachbarten Gruppen mit praktisch identischen Umwelt- und Nahrungsbedingungen (◘ Abb. 12.11).

Obwohl die genauen Mechanismen, mit denen Darmbakterien die Entwicklung



◘ Abb. 12.11 Soziale Übertragung von Darmbakterien. Gruppenmitglieder (1) haben höhere Ähnlichkeit der bakteriellen Diversität als Mitglieder benachbarter Gruppen (2) oder Mitglieder von Gruppen ohne direkten Kontakt (3). Bei Larvensifakas wird die soziale Übertragung (in diesem Fall von verschiedenen *E.-coli*-Stämmen) unter anderem durch die für diese Primaten charakteristische gegenseitige orale Fellpflege vermittelt. (Nach Springer et al. 2016; Quelle Sifakas: Claudia Fichtel)

Tab. 12.2 Übersicht über die wichtigsten Lernmechanismen

Individuelles Lernen	Soziales Lernen
– Prägung – Sensitivierung und Habituation – Konditionierung	– Lokale Verstärkung – Reizverstärkung – Stimmungsübertragung – Beobachtungskonditionierung – Imitation – Unterrichten

Abb. 12.12 Frisch geschlüpfte Küken (hier: Stockenten, *Anas platyrhynchos*) bleiben aufgrund einer Nachfolgeprägung immer nah bei ihrer Mutter. (Quelle: Jakob Schmalzriedt)

und Kontrolle des Verhaltens beeinflussen, noch nicht im Detail verstanden sind, sind etliche Korrelate zwischen der Zusammensetzung des Darmmikrobioms und dem Verhalten beschrieben worden. Bei Labornagern führen experimentelle Änderungen der Zusammensetzung des Darmmikrobioms unter anderem zu Veränderungen der Leistungen in Lern- und Gedächtnistests (Davidson et al. 2018), aber auch in verhaltensphysiologischen Korrelaten von Stress, Ängstlichkeit und Depression (Foster und McVey Neufeld 2013). Außerdem variiert die Diversität und spezifische Zusammensetzung der Darmflora auch zwischen Hunden mit unterschiedlicher Aggressivität (Kirchoff et al. 2019).

12.3.5 Lernen

Neben den erwähnten Faktoren sind es primär von der unbelebten oder sozialen Umwelt aufgenommene Sinnesreize, die zu Veränderungen und Anpassungen des Verhaltens führen und deren Effekte bis ins Adultstadium anhalten und weitreichende evolutionäre Konsequenzen haben (Dukas 2013). Auch jenseits der Juvenilphase findet **Lernen** statt; es kommt also zu „relativ permanenten Verhaltensänderungen aufgrund von Erfahrungen" (Shettleworth 1998), wobei zwischen individuellem und sozialem Lernen unterschieden wird (Tab. 12.2). Lediglich bei Prägungsprozessen existieren dabei mehr oder weniger starre genetische Vorgaben darüber, wann bestimmte Inhalte von einem Individuum gelernt werden können.

(1) Individuelles Lernen Ein besonders eindrucksvolles Beispiel dafür, wie Verhalten und Gene während der Entwicklung aufeinander abgestimmt sind, stellt das Phänomen der **Prägung** dar. Es handelt sich dabei um einen Prozess, bei dem innerhalb eines genetisch festgelegten Zeitfensters – einer sensiblen Phase – bestimmte Reize nachhaltige, oft irreversible Verhaltensmuster induzieren (Immelmann 1972). Hier wird dem Organismus sozusagen genetisch vorgegeben, wann er was lernen kann (Fawcett und Frankenhuis 2015). Prägung wurde hauptsächlich bei Vögeln untersucht, wo sie in drei Kontexten eine wichtige Funktion hat.

Das bekannteste Beispiel, die **Nachfolgeprägung** *(filial imprinting)*, wurde von Konrad Lorenz an Graugänsen ausführlich beschrieben. Bei diesen und vielen anderen Vögeln mit nestflüchtenden Jungen erfolgt kurz nach dem Schlüpfen eine Prägung auf das erste sich bewegende Objekt, dem die jungen Vögel dann unaufhörlich nachfolgen (Abb. 12.12). Damit wird unter natürlichen Bedingungen sichergestellt,

dass die Jungen für geraume Zeit während ihrer frühen Entwicklung in der Nähe der Mutter bleiben. Dass die frisch geschlüpften Jungen keine Vorstellung vom Aussehen der eigenen Art haben, zeigen Unfälle oder Experimente, in denen genau zum Zeitpunkt des Schlüpfens ein Mitglied einer anderen Art vor Ort ist und die Nachfolgeprägung auslöst. Trotzdem haben frisch geschlüpfte Entenküken abstrakte kognitive Fähigkeiten, mit denen sie Paare von präsentierten Objekten mit identischer oder unterschiedlicher Form oder Farbe unterscheiden und ihr Folgeverhalten daran anpassen können (Martinho und Kacelnik 2016).

Durch **sexuelle Prägung** werden spätere Partnerpräferenzen bei der Fortpflanzung in einem frühen Alter festgelegt. Dabei dienen die eigenen Eltern in der Regel als Modell, um artspezifische Merkmale zu lernen, die später die Arterkennung bei der Partnerwahl erleichtern oder ermöglichen. Die wichtigste Bedeutung sexueller Prägung besteht daher darin, unter natürlichen Bedingungen Mitglieder der eigenen Art in einem ersten Selektionsschritt bei der Partnerwahl als solche zu erkennen, um so Hybridisierungen zu vermeiden (► Abschn. 10.1). Bei sehr ähnlichen und nah miteinander verwandten Arten wie z. B. Galapagos-Finken (*Geospiza* spp.) sind diese Prägungsmechanismen bei Söhnen stärker ausgeprägt, sind aber manchmal nicht spezifisch genug, um Hybridisierungen zu verhindern (Grant und Grant 2018). Ein Umsetzungsexperiment zeigte, dass die Bedeutung sexueller Prägung sich tatsächlich auch zwischen nah verwandten Arten unterscheidet (► Box 12.3).

In den meisten Ordnungen der Vögel sind Vokalisationen angeboren. Bei vielen Singvögeln (Passeriformes) und manchen Mitgliedern von drei nah verwandten Ordnungen (Kolibris, Spechte und Papageien) wird der Gesang von Artgenossen gelernt. Gesangslernen umfasst zwei getrennte Prozesse, einen sensorischen und einen motorischen, die manchmal Monate auseinander liegen. Der sensorische Prozess erfolgt meist während einer sensitiven Phase, in der ein junger Vogel über **Gesangsprägung** den artspezifischen Gesang erwirbt. Junge Männchen lernen dabei bevorzugt den Gesang der eigenen Art, den sie in der Regel von ihrem Vater hören. Es folgt eine Phase von Wochen oder Monaten, in denen der junge Vogel selbst nicht singt. Erst danach folgt die motorische Phase, in der die Tiere zu singen beginnen, allerdings auf eine noch recht variable Art und Weise. Während dieser Übungsphase müssen die Tiere in der Lage sein, sich selbst singen zu hören, um sich in der nachfolgenden Kristallisationsphase auf einen Gesang festzulegen, der dem Gesang des während der sensiblen Phase gehörten Tutors weitgehend entspricht (Janik und Slater 2000). Dabei scheinen bestimmte Vorgaben darüber, wie einzelne Gesangselemente strukturiert sein müssen, angeboren zu sein (Gardner et al. 2005).

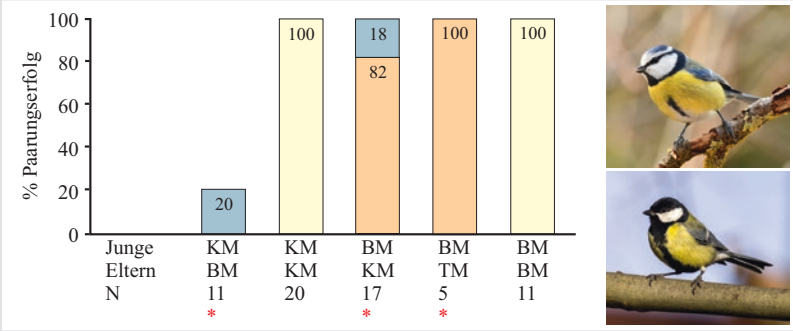
Prägungsähnliche Lernvorgänge wurden bei anderen Arten auch in weiteren Funktionszusammenhängen beschrieben. Pazifische Lachse werden über den Geruch auf das Gewässer geprägt, das sie nach Jahren im offenen Ozean zur eigenen

Box 12.3

Sexuelle Prägung und Partnerwahl

- **Frage:** Welche Bedeutung hat sexuelle Prägung als Nestling auf die spätere Partnerwahl?
- **Hintergrund:** Sexuelle Prägung ist bei Vögeln weit verbreitet, aber die relative Bedeutung vererbter und erlernter Informationen für die Partnerwahl ist in natürlichen Populationen kaum untersucht.

- **Methode:** In einem Austauschexperiment wurden die Gelege zwischen Kohlmeisen (KM, *Parus major*), Blaumeisen (BM, *Cyanistes caeruleus*) und Tannenmeisen (TM, *Periparus ater*) ausgetauscht.* Im darauf folgenden Jahr wurde ermittelt, wie viele der so aufgewachsenen Jungvögel sich mit Partnern welcher Art verpaarten.



- **Ergebnis:** Im Vergleich zu Kontrollen *(gelb)* beeinträchtigte die Umsetzung nur den Paarungserfolg von Kohlmeisen. Alle der wenigen fremd aufgezogenen Kohlmeisen, die sich verpaarten, taten dies mit Blaumeisen; bei Blaumeisen waren es nur 82 % *(orange)*; der Rest verpaarte sich mit Kohlmeisen.
- **Schlussfolgerung:** Die Bedeutung sexueller Prägung für die spätere Partnerwahl variiert zwischen Arten. Mit Blaumeisen aufgezogene Kohlmeisen können sich nicht erfolgreich verpaaren, wohingegen der Effekt auf Blaumeisen sehr viel schwächer ist. Die Ursachen und Funktion dieses Artunterschiedes sind nicht bekannt.

(Slagsvold et al. 2002; Blaumeise: © Federico Maderno/Pixabay, Kohlmeise: © Kathy Büscher/Pixabay)

*aus praktischen Gründen sind nicht alle denkbaren Kombinationen möglich

12

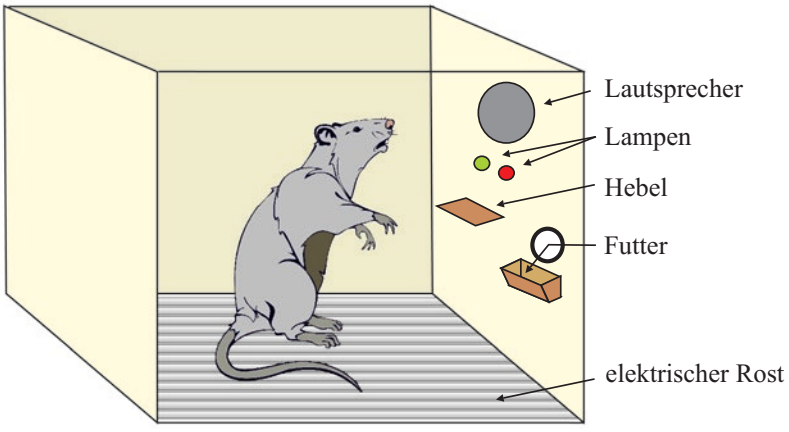
Eiablage wieder aufsuchen (► Abschn. 4.3). Bei der Entwicklung von Präferenzen von Insekten, Vögeln und Säugetieren für bestimmte Habitattypen (► Abschn. 5.1) oder Nahrung (► Abschn. 5.3) sind vermutlich ebenfalls prägungsähnliche Vorgänge beteiligt. Schließlich wird bei Ziegen und anderen Huftieren in den ersten Stunden nach jeder Geburt von den Müttern durch intensives Belecken eine irreversible Bindung an das eigene Jungtier hergestellt, welche anschließend eine eindeutige individuelle Erkennung erlaubt (Klopfer et al. 1964).

Andere Formen individuellen Lernens wurden vor allem unter kontrollierten Laborbedingungen untersucht. Diese Untersuchungen charakterisierten die Arbeiten der Behavioristen (► Abschn. 1.3), die davon ausgehen, dass jegliches Verhalten das Ergebnis von Erfahrungen darstellt. Im einfachsten Fall modifizieren Tiere ihr Verhalten als Reaktion auf einen bestimmten Reiz. Wenn dieser Reiz wiederholt geboten wird, gibt es zwei Möglichkeiten: Entweder die Tiere schenken ihm zunehmend mehr Aufmerksamkeit, oder sie schenken ihm zunehmend weniger Aufmerksamkeit. Im ersten Fall handelt es sich um **Sensitivierung,** im zweiten Fall um **Habituation.** Beide Prozesse sind vor allem bei experimentellen Untersuchungen, in denen Tiere mehrfach denselben Reizen ausgesetzt sind, von praktischer Bedeutung, da sie „natürliche" Reaktionen verstärken oder abschwächen können. Man versucht daher häufig, Habituation zu vermeiden, indem man die Rate der Reizpräsentation

reduziert. Habituation kann aber auch in Experimenten eingesetzt werden, in denen man das Unterscheidungsvermögen für bestimmte Reize ermitteln will. In diesem Fall wird ein Reiz präsentiert und die darauffolgende Reaktion gemessen. Danach wird die Präsentation so lange wiederholt, bis keine Reaktion mehr messbar ist; also bis komplette Habituation stattgefunden hat. Dann kann man einen zweiten Reiz präsentieren. Wenn die beiden Reize unterschieden werden können, ist nun eine erneute starke Reaktion zu erwarten – es findet eine **Dishabituation** statt. Mit dieser Methode kann man beispielsweise untersuchen, ob Tiere einander am Geruch unterscheiden können (Zenuto und Fanjul 2002).

Durch die Kombination von zwei Reizen ist es möglich, eine **klassische Konditionierung** herbeizuführen. In diesem Fall wird ein zunächst neutraler Reiz mit einem unbedingten Reiz *(unconditioned stimulus)* in zeitlicher Nähe kombiniert. Unbedingte Reize sind solche, die spontan stark positive (appetitive) oder negative (aversive) Reaktionen auslösen, wie z. B. der Anblick von Futter bzw. eines Raubfeindes. Wenn die Tiere eine Verbindung zwischen beiden Reizen herstellen und schon der neutrale Reiz ausreicht, eine entsprechende Reaktion auszulösen, ist der neutrale Reiz zu einem bedingten Reiz *(conditioned stimulus)* geworden, und es hat eine klassische Konditionierung stattgefunden. Dieser Lernmechanismus wurde von Ivan Pavlov bei Hunden entdeckt, denen er mit einem Lichtreiz die unmittelbar bevorstehende Gabe von Futter signalisierte. Die klassische Konditionierung kann sowohl mit einem belohnenden Reiz (z. B. Futter) als auch mit einem Strafreiz (z. B. Stromstoß) hergestellt werden; es findet also eine positive bzw. negative Verstärkung statt. Im Unterschied zur Prägung kann eine klassische Konditionierung auch wieder gelöscht werden, indem man den zeitlichen Abstand zwischen beiden Reizen vergrößert *(extinction)*.

Bei der **operanten Konditionierung** wird dem Versuchstier kein Reiz vorgegeben. Stattdessen wird ein spontan gezeigtes Verhalten sofort belohnt oder bestraft. Die Fähigkeit von Ratten und Tauben, den Zusammenhang zwischen dem Drücken oder Picken eines Hebels mit einer Futterbelohnung in Verbindung zu bringen, wurde in Skinner-Boxen ausgiebig untersucht (◘ Abb. 12.13). Da Tiere bei beiden Formen der Konditionierung eine mentale Verbindung zwischen zwei Ereignissen herstellen müssen, werden diese auch



◘ **Abb. 12.13** Operante Konditionierung und andere Lernmechanismen werden vornehmlich an Ratten und Tauben in Skinner-Boxen untersucht. (Ratte: Clker-Free-Vector-Images/Pixabay)

Abb. 12.14 In Gefangenschaft geborene Rhesusaffen *(Macaca mulatta)* können durch Beobachtungskonditionierung adaptive Angstreaktionen von Artgenossen lernen. (Quelle: Manfred Eberle)

als **assoziatives Lernen** bezeichnet. Über die Bedeutung von assoziativem Lernen unter natürlichen Bedingungen ist bislang wenig bekannt (Enquist et al. 2016). Man kann diese assoziativen Prozesse aber so weit abstrahieren, dass man das Lernen von Zusammenhängen zwischen Reizen und das Lernen der Konsequenzen des eigenen Verhaltens als diejenigen Ereignisse definiert, die den Großteil der Vorhersagbarkeit unserer Welt darstellen (Brembs et al. 2002).

(2) Soziales Lernen Individuelles Lernen basiert auf individueller Erfahrung, die mit Kosten oder Risiken verbunden sein kann. Von daher ist es nicht verwunderlich, dass bei einer Vielzahl von Arten beobachtet wurde, dass sie die Erfahrung oder Information von Artgenossen benutzen, um damit ihr eigenes Verhalten zu modifizieren. Wenn Tiere ihr Verhalten aufgrund von Interaktionen mit Artgenossen nachhaltig modifizieren, handelt es sich um **soziales Lernen,** welches auf mehreren Mechanismen basieren kann (van Schaik 2010) und in unterschiedlichsten Funktionskontexten auftritt (Aplin 2016). Die Häufigkeit, mit der soziales Lernen auftritt, variiert nicht nur zwischen Arten, sondern auch als Funktion von Alter und Geschlecht innerhalb von Arten (Mesoudi et al. 2016).

Im Falle der einfachsten Mechanismen führt die Anwesenheit oder Aktivität eines Artgenossen dazu, dass ein naives Tier etwas über seine Umwelt lernt, aber nicht notwendigerweise durch Beobachten des Modells. Bei einer **lokalen Verstärkung** *(local enhancement)* oder einer **Reaktionserleichterung** *(response facilitation)* wird die Aufmerksamkeit eines Individuums von Artgenossen auf etwas gelenkt. Dort beobachtet es den Artgenossen bei einer Aktivität, die dabei gelernt wird. Tiere, die eine ergiebige Nahrungsquelle gefunden haben, locken beispielsweise Artgenossen an, die vor Ort lernen, dass es sich an dieser Stelle lohnt, selbst nach Nahrung zu suchen. Dieser Mechanismus vermittelt beispielsweise das Lernen essbarer Nahrung von Jungtieren durch Beobachten der Mutter (Jaeggi et al. 2010).

Wenn ein Artgenosse dagegen die Aufmerksamkeit eines anderen auf ein bestimmtes Objekt richtet, wird dies als **Reizverstärkung** *(stimulus enhancement)* bezeichnet. Dieser Mechanismus könnte dem Kopieren von Partnerwahlentscheidungen (*mate copying*; ▶ Abschn. 10.3) zugrunde liegen. In manchen Fällen ist es weder der Ort noch ein Objekt, sondern das Verhalten an sich, das von Artgenossen gezeigt wird und das in einem Tier dieselbe Aktivität auslöst. Solche **Stimmungsübertragung** *(contagion)* findet beispielsweise statt, wenn ein Tier andere auf der Flucht sieht und sich ihnen anschließt. Mobbing von Raubfeinden

(► Abschn. 7.3) ist ein anderes Beispiel für einen häufigen Kontext der Stimmungsübertragung.

Wenn Tiere dagegen beobachten, dass eine bestimmte Verhaltensweise für einen Artgenossen mit einer Konsequenz verbunden ist, kann es durch **Beobachtungskonditionierung** *(observational conditioning)* aus dieser Beobachtung lernen und das entsprechende Verhalten übernehmen oder vermeiden. So haben Rhesusaffen *(Macaca mulatta),* die in Gefangenschaft aufgewachsen sind, weder Angst vor einer Schlange noch zeigen sie eine besondere Reaktion auf einen ängstlichen Artgenossen (◘ Abb. 12.14). Wenn allerdings ein in freier Wildbahn geborener Affe eine Angstreaktion auf eine Schlange zeigt, können sie diese lernen (Mineka et al. 1984). Beobachtungskonditionierung wird auch in anderen Kontexten eingesetzt: Hühner können auf diese Weise beispielsweise eine Futterpräferenz entwickeln (Sherwin et al. 2002).

Imitation findet statt, wenn von einem Tier eine neue Verhaltensweise kopiert wird, die nicht zum artspezifischen Repertoire gehört (Bates und Byrne 2010). **Emulation,** also das Kopieren der Ziele der Handlung eines Modells, ist vermutlich sehr ähnlich. Das erfolgreiche Kopieren kann dabei voraussetzen, dass das beobachtende Tier die Zielgerichtetheit der Handlung des Akteurs verstehen muss, um die betreffende Verhaltensweise zu imitieren. Verschiedene Problemlösungsaufgaben für Vögel und Primaten stellen ein beliebtes Paradigma dar, an dem Aspekte und Grundlagen (z. B. Motivation) von Imitation im Labor untersucht werden (Heyes 2001).

Die bisher erwähnten Mechanismen des sozialen Lernens basieren auf Beobachtung. Bei aktivem **Unterrichten** *(teaching)* muss dagegen ein „Lehrer" durch die Modifikation seines Verhaltens in der Präsenz eines „Schülers" bei diesem den Erwerb einer Verhaltensweise oder von Wissen beschleunigen, ohne dass der Lehrer selbst einen unmittelbaren Vorteil durch dieses Verhalten erfährt. Eine Katzenmutter, die ihren Jungen eine lebende Maus bringt und dafür sorgt, dass diese mit ihr „spielen" können, könnte eine Form des Unterrichtens darstellen, die man in ähnlicher Form bei Geparden *(Acinonyx jubatus)* beobachtet hat. Bei Arten, die Werkzeuge einsetzen, um an Nahrung zu gelangen, ist Unterrichten in manchen Fällen notwendig für effizientes Lernen der dafür notwendigen Techniken. Schimpansen *(Pan troglodytes),* die mit Steinen und Stöcken harte Nüsse knacken, könnten ihre Jungen in dieser Fertigkeit unterrichten (Boesch 1991), aber der Erwerb dieses Verhaltens kann auch alternativ erklärt werden. Unterrichten ist bislang nur bei Arten beschrieben worden, die komplexe Nahrung erschließen müssen und/oder bei denen Lehrende ausgeprägte altruistische Tendenzen haben (van Schaik 2010), wobei das Erbeuten von Skorpionen durch Erdmännchen und die Entfernung ihres giftigen Stachels das bislang überzeugendste Beispiel liefern (Thornton und McAuliffe 2006).

12.3.6 Seneszenz und Verhalten

Mit fortschreitendem Alter kann ein Individuum auf einen ständig größer werdenden Schatz an Erfahrungen und Gelerntem zurückgreifen und diese Kenntnisse in aktuelle Verhaltensentscheidungen einfließen lassen. So verbessert sich die Effizienz bestimmter Verhaltensweisen mit zunehmendem Alter, wie z. B. die Effizienz der Nahrungssuche bei Adeliepinguinen *(Pygoscelis adeliae),* die ihre Fangraten immer weiter verbessern (Lescroel et al. 2019). Zudem kommt es aber auch zu progressiven und irreversiblen somatischen und kognitiven Veränderungen, die als **Altern** oder **Seneszenz** bezeichnet werden. Natürlich altern alle Individuen jeden Tag und entwickeln sich dabei ständig weiter. Seneszenz beschreibt aber die unvermeidliche kumulative Anhäufung von

Beschädigungen und funktionalem Verfall, die letztendlich zum Tod führen (Monaghan et al. 2008). Von daher ist es in diesem Kontext präziser, von Seneszenz zu sprechen.

Bei relativ langlebigen Arten kann es aufgrund von Seneszenz dazu kommen, dass Tiere Anpassungen des Verhaltens an diese nachteiligen somatischen oder kognitiven Veränderungen aufweisen. So können sich aufgrund veränderter energetischer Bedürfnisse Bestandteile des Aktivitätsbudgets dergestalt ändern, dass mehr Zeit für Nahrungssuche aufgewendet werden muss. Beispielsweise legen alte männliche Wanderalbatrosse *(Diomedea exulans)* längere Flugstrecken bei der Nahrungssuche zurück, machen längere Pausen zwischen den Fressphasen und haben höhere Kortikosteron-Werte als jüngere Männchen; alles Anzeichen dafür, dass ihr Fressverhalten weniger effizient ist (Lecomte et al. 2010). Auch ältere Wölfe beteiligen sich seltener an der gemeinsamen Jagd (MacNulty et al. 2009), und ältere Berberaffen *(Macaca sylvanus)* klettern und rennen weniger als jüngere Tiere (Almeling et al. 2017).

Bei vielen Hymenopteren durchlaufen Individuen eine festgelegte Abfolge von unterschiedlichen Aufgaben **(zeitlicher Polyethismus):** Junge Bienen oder Ameisen nehmen zunächst Aufgaben bei der Brutpflege und Instandhaltung im Nest wahr, bevor sie erst mit fortgeschrittenem Alter außerhalb des Nests nach Nahrung suchen (Giraldo und Traniello 2014). Interessanterweise zeigen sehr alte Ameisen weder sensomotorische Verhaltensänderungen noch Anzeichen neurophysiologischer Degeneration (Giraldo et al. 2016). Eine vergleichbare zeitliche Strukturierung unterschiedlicher Aufgaben erfolgt interessanterweise auch in den Kolonien eusozialer Damaraland Graumulle (*Fukomys damarensis*; Zöttl et al. 2016).

Schließlich gibt es auch Hinweise darauf, dass ältere Tiere ihr Sozialverhalten verändern. So haben alte Berberaffen weniger Sozialkontakte mit insgesamt weniger Gruppenmitgliedern als jüngere Tiere. Ältere Makaken konzentrieren sich dabei vor allem auf soziale Interaktionen mit verwandten Tieren. Ihr soziales Interesse – gemessen als Reaktion auf akustische und visuelle Repräsentationen von Gruppenmitgliedern – verändert sich aber mit zunehmendem Alter nicht (Almeling et al. 2016), obwohl sie mehr Zeit alleine verbringen. Ihre soziale Selektivität nimmt also mit dem Alter zu.

12.4 Zusammenfassung

Verhaltensweisen, die den Überlebens- und Fortpflanzungserfolg eines Individuums beeinflussen, haben zumeist eine genetische Grundlage, welche eine evolutionär bewährte Lösungsvorgabe für die vier Grundprobleme darstellt. Die molekularen Mechanismen der proximaten Umsetzung von genetischer Information in Verhalten sind aber nur ansatzweise verstanden, da sie durch permanente Interaktionen zwischen genetischen und Umweltfaktoren sowie durch pleiotrope Effekte und Rückkoppelungen kompliziert wird. Domestikation und stabile Persönlichkeitsmerkmale bieten spezifische Zugänge zu einem besseren Verständnis der Beziehungen zwischen Genotyp und Phänotyp. Hormone spielen in diesem Zusammenhang eine zentrale proximate Rolle, da sie sowohl organisierende Effekte haben als auch durch ihre aktivierende Wirkung Verhaltensweisen in verschiedenen Funktionskreisen modulieren. Neben Genen und Hormonen spielen auch genomische Prägung und elterliche Effekte wichtige Rollen bei der Formung pränataler Entwicklungskorridore. Die postnatale Verhaltensentwicklung und -kontrolle

wird zusätzlich durch verschiedene Life-History-Merkmale, Variation der elterlichen Investition sowie ökologische Bedingungen beeinflusst. Auch das Darmmikrobiom scheint zu adaptiven Verhaltensanpassungen beizutragen. Diverse Mechanismen individuellen und sozialen Lernens führen zu nachhaltigen Anpassungen des Verhaltens an individuelle Erfahrungen und variable Umwelten. Da auch die mit Seneszenz einhergehenden Veränderungen das Verhalten beeinflussen können, ist die Entwicklung des Verhaltens als lebenslänglicher Prozess zu sehen, in dem das Verhalten durch zahlreiche auf einander abgestimmte Mechanismen und Prozesse geformt und kontrolliert wird.

Literatur

Almeling L, Hammerschmidt K, Sennhenn-Reulen H, Freund AM, Fischer J (2016) Motivational shifts in aging monkeys and the origins of social selectivity. Curr Biol 26:1744–1749

Almeling L, Sennhenn-Reulen H, Hammerschmidt K, Freund AM, Fischer J (2017) Social interactions and activity patterns of old Barbary macaques: further insights into the foundations of social selectivity. Am J Primatol 79:22711

Anreiter I, Sokolowski MB (2018) Deciphering pleiotropy: how complex genes regulate behavior. Commun Integr Biol 11:1–4

Anreiter I, Biergans SD, Sokolowski MB (2019) Epigenetic regulation of behavior in *Drosophila melanogaster*. Curr Opin Behav Sci 25:44–50

Aplin L (2016) Understanding the multiple factors governing social learning and the diffusion of innovations. Curr Opin Behav Sci 12:59–65

Astheimer LB, Buttemer WA, Wingfield JC (2000) Corticosterone treatment has no effect on reproductive hormones or aggressive behavior in free-living male tree sparrows, *Spizella arborea*. Horm Behav 37:31–39

Balasubramaniam KN, Dittmar K, Berman CM, Butovskaya M, Cooper MA, Majolo B, Ogawa H, Schino G, Thierry B, de Waal FBM (2012) Hierarchical steepness and phylogenetic models: phylogenetic signals in *Macaca*. Anim Behav 83:1207–1218

Baran NM, McGrath PT, Streelman JT (2017) Applying gene regulatory network logic to the evolution of social behavior. Proc Natl Acad Sci USA 114:5886–5893

Bates LA, Byrne RW (2010) Imitation: what animal imitation tells us about animal cognition. Cogn Sci 1:685–695

Bateson P (2017) Behavior, development and evolution. Open Book Publishers, Cambridge

Bell AM (2007) Future directions in behavioural syndromes research. Proc R Soc Lond B 274:755–761

Bell AM, Hankison SJ, Laskowski KL (2009) The repeatability of behaviour: a meta-analysis. Anim Behav 77:771–783

Berghänel A, Heistermann M, Schülke O, Ostner J (2016) Prenatal stress effects in a wild, long-lived primate: predictive adaptive responses in an unpredictable environment. Proc R Soc Lond B 283:20161304

Bierbach D, Laskowski KL, Wolf M (2017) Behavioural individuality in clonal fish arises despite near-identical rearing conditions. Nat Commun 8:15361

Boesch C (1991) Teaching among wild chimpanzees. Anim Behav 41:530–532

Bonduriansky R, Day T (2008) Nongenetic inheritance and its evolutionary implications. Ann Rev Ecol Evol Syst 40:103–125

Brembs B, Lorenzetti FD, Reyes FD, Baxter DA, Byrne JH (2002) Operant reward learning in *Aplysia:* neuronal correlates and mechanisms. Science 296:1706–1709

Brust V, Schindler PM, Lewejohann L (2015) Lifetime development of behavioural phenotype in the house mouse *(Mus musculus)*. Front Zool 12:S17

Burghardt GM (2005) The genesis of animal play: testing the limits. MIT Press, Cambridge

Carthey AJR, Gillings MR, Blumstein DT (2018) The extended genotype: microbially mediated olfactory communication. Trends Ecol Evol 33:885–894

Carvalho ALO, Ferri BG, de Sousa FAL, Vilela FC, Giusti-Paiva A (2016) Early life overnutrition induced by litter size manipulation decreases social play behavior in adolescent male rats. Int J Dev Neurosci 53:75–82

Champagne FA, Curley JP (2009) Epigenetic mechanisms mediating the long-term effects of maternal care on development. Neurosci Biobehav Rev 33:593–600

Crean AJ, Bonduriansky R (2014) What is a paternal effect? Trends Ecol Evol 29:554–559

Creeth HDJ, McNamara GI, Isles AR, John RM (2019) Imprinted genes influencing the quality of maternal care. Front Neuroendocrinol 53:100732

Dammhahn M, Dingemanse NJ, Niemelä PT, Réale D (2018) Pace-of-life syndromes: a framework for the adaptive integration of behaviour, physiology and life history. Behav Ecol Sociobiol 72:62

Davidson GL, Cooke AC, Johnson CN, Quinn JL (2018) The gut microbiome as a driver of individual variation in cognition and functional behaviour. Philos Trans R Soc Lond B 373:20170286

Delia J, Rivera-Ordonez JM, Salazar-Nicholls MJ, Warkentin KM (2019) Hatching plasticity and the adaptive benefits of extended embryonic development in glassfrogs. Evol Ecol 33:37–53

Dettmer AM, Murphy AM, Guitarra D, Slonecker E, Suomi SJ, Rosenberg KL, Novak MA, Meyer JS, Hinde K (2018) Cortisol in neonatal mother's milk predicts later infant social and cognitive functioning in rhesus monkeys. Child Dev 89:525–538

Dingemanse NJ, Wolf M (2010) Recent models for adaptive personality differences: a review. Philos Trans R Soc Lond B 365:3947–3958

Dingemanse NJ, Both C, Drent PJ, Tinbergen J (2004) Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. Proc R Soc Lond B 271:847–852

Dingemanse NJ, Kazem AJN, Réale D, Wright J (2010) Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. Trends Ecol Evol 25:81–89

Dochtermann NA, Schwab T, Sih A (2015) The contribution of additive genetic variation to personality variation: heritability of personality. Proc R Soc Lond B 282:20142201

Donaldson ZR, Young LJ (2008) Oxytocin, vasopressin, and the neurogenetics of sociality. Science 322:900–904

Dong S, Clayton DF (2008) Partial dissociation of molecular and behavioral measures of song habituation in adult zebra finches. Genes Brain Behav 7:802–809

Dugatkin LA (2018) The silver fox domestication experiment. Evo Edu Outreach 11:16

Dukas R (2013) Effects of learning on evolution: robustness, innovation and speciation. Anim Behav 85:1023–1030

Dzirbikova Z, Talarovičová A, Štefánik P, Olexová L, Kršková L (2018) Testosterone enhancement during pregnancy influences social coping and gene expression of oxytocin and vasopressin in the brain of adult rats. Acta Neurobiol Exp 78:264–270

Eisenegger C, Haushofer J, Fehr E (2011) The role of testosterone in social interaction. Trends Cog Sci 15:263–271

Enquist M, Lind J, Ghirlanda S (2016) The power of associative learning and the ontogeny of optimal behaviour. R Soc Open Sci 3:160734

Ezenwa VO, Gerardo NM, Inouye DW, Medina M, Xavier JB (2012) Animal behavior and the microbiome. Science 338:198–199

Fawcett TW, Frankenhuis WE (2015) Adaptive explanations for sensitive windows in development. Front Zool 12:S3

Fidler AE, van Oers K, Drent PJ, Kuhn S, Mueller JC, Kempenaers B (2007) Drd4 gene polymorphisms are associated with personality variation in a passerine bird. Proc R Soc Lond B 274:1685–1691

Foster JA, McVey Neufeld K-A (2013) Gut-brain axis: how the microbiome influences anxiety and depression. Trends Neurosci 36:305–312

Gardner TJ, Naef F, Nottebohm F (2005) Freedom and rules: the acquisition and reprogramming of a bird's learned song. Science 308:1046–1049

Gesquiere LR, Learn NH, Simao MCM, Onyango PO, Alberts SC, Altmann J (2011) Life at the top: rank and stress in wild male baboons. Science 333:357–360

Giraldo YM, Traniello JFA (2014) Worker senescence and the sociobiology of aging in ants. Behav Ecol Sociobiol 68:1901–1919

Giraldo YM, Kamhi JF, Fourcassié V, Moreau M, Robson SK, Rusakov A, Wimberly L, Diloreto A, Kordek A, Traniello JF (2016) Lifespan behavioural and neural resilience in a social insect. Proc R Soc Lond B 283:20152603

Grant PR, Grant BR (2018) Role of sexual imprinting in assortative mating and premating isolation in Darwin's finches. Proc Natl Acad Sci USA 115:E10879–E10887

Groothuis TGG, Müller W, von Engelhardt N, Carere C, Eising C (2005) Maternal hormones as a tool to adjust offspring phenotype in avian species. Neurosci Biobehav Rev 29:329–352

Guenther A, Trillmich F (2015) Within-litter differences in personality and physiology relate to size differences among siblings in cavies. Physiol Behav 145:22–28

Haig D (2004) Genomic imprinting and kinship: how good is the evidence? Ann Rev Gen 38:553–585

Hau M, Goymann W (2015) Endocrine mechanisms, behavioral phenotypes and plasticity: known relationships and open questions. Front Zool 12:S7

Heyes CM (2001) Causes and consequences of imitation. Trends Cogn Sci 5:253–261

Heyne HO et al (2014) Genetic influences on brain gene expression in rats selected for tameness and aggression. Genetics 198:1277–1290

Himmler SM, Himmler BT, Pellis VC, Pellis SM (2016) Play, variation in play and the

development of socially competent rats. Behaviour 153:1103–1137

Hinde K, Capitanio JP (2010) Lactational programming? Mother's milk energy predicts infant behavior and temperament in rhesus macaques *(Macaca mulatta)*. Am J Primatol 72:522–529

Hoffmann AA, Merilä J, Kristensen TN (2016) Heritability and evolvability of fitness and non-fitness traits: lessons from livestock. Evolution 70:1770–1779

Ho-Shing O, Dulac C (2019) Influences of genomic imprinting on brain function and behavior. Curr Op Behav Sci 25:66–76

Hu CK, Hoekstra HE (2017) *Peromyscus* burrowing: a model system for behavioral evolution. Semin Cell Dev Biol 61:107–114

Hulthén K, Chapman BB, Nilsson PA, Hansson LA, Skov C, Brodersen J, Vinterstare J, Brönmark C (2017) A predation cost to bold fish in the wild. Sci Rep 7:1239

Immelmann K (1965) Prägungserscheinungen in der Gesangsentwicklung junger Zebrafinken. Naturwissenschaften 52:169–170

Immelmann K (1972) Sexual and other long-term aspects of imprinting in birds and other species. Adv Stud Behav 4:147–174

Insel TR (2010) The challenge of translation in social neuroscience: a review of oxytocin, vasopressin, and affiliative behavior. Neuron 65:768–779

Jaeggi AV, Dunkel LP, Van Noordwijk MA, Wich SA, Sura AAL, van Schaik CP (2010) Social learning of diet and foraging skills by wild immature Bornean orangutans: implications for culture. Am J Primatol 72:62–71

Janik VM, Slater PJB (2000) The different roles of social learning in vocal communication. Anim Behav 60:1–11

Jensen P (2014) Behavior genetics and the domestication of animals. Ann Rev Anim Biosci 2:85–104

Johnson KV-A, Foster KR (2018) Why does the microbiome affect behaviour? Nat Rev Microbiol 16:647–655

Kaiser S, Hennessy MB, Sachser N (2015) Domestication affects the structure, development and stability of biobehavioural profiles. Front Zool 12:S19

Kappeler PM, Kraus C (2010) Levels and mechanisms of behavioural variability. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 655–684

Kappeler PM, Barrett L, Blumstein DT, Clutton-Brock TH (2013) Constraints and flexibility in mammalian social behaviour: introduction and synthesis. Philos Trans R Soc Lond B 368:20120337

Kirchoff NS, Udell MAR, Sharpton TJ (2019) The gut microbiome correlates with conspecific aggression in a small population of rescued dogs *(Canis familiaris)*. PeerJ 7:e6103

Klopfer PH, Adams DK, Klopfer MS (1964) Maternal ‚imprinting' in goats. Proc Natl Acad Sci USA 52:911–914

Kundakovic M, Champagne FA (2015) Early-life experience, epigenetics, and the developing brain. Neuropsychopharmacology 40:141–153

Kurvers RHJM, Prins HHT, van Wieren SE, van Oers K, Nolet BA, Ydenberg RC (2010) The effect of personality on social foraging: shy barnacle geese scrounge more. Proc R Soc Lond B 277:601–608

Langenhof MR, Komdeur J (2018) Why and how the early-life environment affects development of coping behaviours. Behav Ecol Sociobiol 72:34

Lea AJ, Tung J, Archie EA, Alberts SC (2018) Developmental plasticity: bridging research in evolution and human health. Evol Med Publ Health 2017:162–175

Lecomte VJ et al (2010) Patterns of aging in the long-lived wandering albatross. Proc Natl Acad Sci USA 107:6370–6375

Ledón-Rettig CC, Richards CL, Martin LB (2013) Epigenetics for behavioral ecologists. Behav Ecol 24:311–324

Lelono A, Riedstra B, Groothuis T (2019) Ejaculate testosterone levels affect maternal investment in red junglefowl *(Gallus gallus gallus)*. Sci Rep 9:12126

Lescroël A et al (2019) Evidence of age-related improvement in the foraging efficiency of Adélie penguins. Sci Rep 9:3375

MacNulty DR, Smith DW, Vucetich JA, Mech LD, Stahler DR, Packer C (2009) Predatory senescence in ageing wolves. Ecol Lett 12:1347–1356

Mainwaring MC (2016) The transition from dependence to independence in birds. Behav Ecol Sociobiol 70:1419–1431

Martinho A III, Kacelnik A (2016) Ducklings imprint on the relational concept of "same or different". Science 353:286–288

Mashoodh R, Franks B, Curley JP, Champagne FA (2012) Paternal social enrichment effects on maternal behavior and offspring growth. Proc Natl Acad Sci USA 109:17232–17238

Mathot KJ, Dingemanse NJ (2015) Plasticity and personality. In: Martin LB, Ghalambor CK, Woods HA (Hrsg) Integrative organismal biology. Wiley, New York, S 55–70

McGhee KE, Bell AM (2014) Paternal care in a fish: epigenetics and fitness enhancing effects

on offspring anxiety. Proc R Soc Lond B 281:20141146
McNamara GI, John RM, Isles AR (2018) Territorial behavior and social stability in the mouse require correct expression of imprinted *Cdkn1c*. Front Behav Neurosci 12:28
Meaney M (2001) Nature, nurture, and the disunity of knowledge. Ann NY Acad Sci 935:1325–1362
Merlin C, Liedvogel M (2019) The genetics and epigenetics of animal migration and orientation: birds, butterflies and beyond. J Exp Biol 222:jeb191890
Mesoudi A, Chang L, Dall SRX, Thornton A (2016) The evolution of individual and cultural variation in social learning. Trends Ecol Evol 31:215–225
Metz HC, Bedford NL, Pan YL, Hoekstra HE (2017) Evolution and genetics of precocious burrowing behavior in *Peromyscus* mice. Curr Biol 27:3837–3845.e3
Mineka S, Davidson M, Cook M, Keir R (1984) Observational conditioning of snake fear in rhesus monkeys. J Abnorm Psychol 93:355–372
Mitchell TS, Maciel JA, Janzen FJ (2015) Maternal effects influence phenotypes and survival during early life stages in an aquatic turtle. Funct Ecol 29:268–276
Monaghan P (2008) Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. Philos Trans R Soc Lond B 363:1635–1645
Monaghan P, Charmantier A, Nussey DH, Ricklefs RE (2008) The evolutionary ecology of senescence. Funct Ecol 22:371–378
Münger E, Montiel-Castro AJ, Langhans W, Pacheco-López G (2018) Reciprocal interactions between gut microbiota and host social behavior. Front Integr Neurosci 12:21
Nettle D, Bateson M (2015) Adaptive developmental plasticity: what is it, how can we recognize it and when can it evolve? Proc R Soc Lond B 282:20151005
Oliveira RF (2009) Social behavior in context: hormonal modulation of behavioral plasticity and social competence. Integr Comp Biol 49:423–440
Plard F, Gaillard J-M, Coulson T, Hewison AJM, Douhard M, Klein F, Delorme D, Warnant C, Bonenfant C (2015) The influence of birth date via body mass on individual fitness in a long-lived mammal. Ecology 96:1516–1528
Réale D, Garant D, Humphries MM, Bergeron P, Careau V, Montiglio P-O (2010) Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. Philos Trans R Soc Lond B 365:4051–4063
Reinhold K (2002) Maternal effects and the evolution of behavioral and morphological characters: a literature review indicates the importance of extended maternal care. J Hered 93:400–405
Robinson GE, Barron AB (2017) Epigenetics and the evolution of instincts. Science 356:26–27
Robinson GE, Fernald RD, Clayton DF (2008) Genes and social behavior. Science 322:896–900
Rubin C-J et al (2010) Whole-genome resequencing reveals loci under selection during chicken domestication. Nature 464:587–591
Ryan BC, Vandenbergh JG (2002) Intrauterine position effects. Neurosci Biobehav Rev 26:665–678
Sachser N, Kaiser S (1996) Prenatal social stress masculinizes the females' behaviour in guinea pigs. Physiol Behav 60:589–594
Sachser N, Kaiser S (2010) The social modulation of behavioural development. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 505–536
Sachser N, Hennessy MB, Kaiser S (2018) The adaptive shaping of social behavioural phenotypes during adolescence. Biol Lett 14:20180536
Salari A-A, Samadi H, Homberg JR, Kosari-Nasab M (2018) Small litter size impairs spatial memory and increases anxiety-like behavior in a strain-dependent manner in male mice. Sci Rep 8:11281
Schneider J, Atallah J, Levine JD (2017) Social structure and indirect genetic effects: genetics of social behaviour. Biol Rev 92:1027–1038
Schuett W, Tregenza T, Dall SRX (2010) Sexual selection and animal personality. Biol Rev 85:217–246
Sherwin CM, Heyes CM, Nicol CJ (2002) Social learning influences the preferences of domestic hens for novel food. Anim Behav 63:933–942
Shettleworth SJ (1998) Cognition, evolution, and behavior. Oxford University Press, New York
Shorter J, Couch C, Huang W, Carbone MA, Peiffer J, Anholt RRH, Mackay TFC (2015) Genetic architecture of natural variation in *Drosophila melanogaster* aggressive behavior. Proc Natl Acad Sci USA 112:E3555–E3563
Sih A, Bell A, Johnson JC (2004) Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. Trends Ecol Evol 19:372–378
Slagsvold T, Hansen BT, Johannessen LE, Lifjeld JT (2002) Mate choice and imprinting in birds studied by cross-fostering in the wild. Proc R Soc Lond B 269:1449–1455
Smith BR, Blumstein DT (2008) Fitness consequences of personality: a meta-analysis. Behav Ecol 19:448–455
Snell-Rood EC (2013) An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity. Anim Behav 85:1004–1011

Sokolowski MB (2001) *Drosophila:* genetics meets behaviour. Nat Rev Genet 2:879–890

Sokolowski M, Levine J (2010) Nature-nurture interactions. In: Szekely T, Moore A, Komdeur J (Hrsg) Social behavior: genes, ecology and evolution. Cambridge University Press, Cambridge, S 11–25

Springer A, Mellmann A, Fichtel C, Kappeler PM (2016) Social structure and *Escherichia coli* sharing in a group-living wild primate, Verreaux's sifaka. BMC Ecol 16:6

Tamilselvan P, Sloman KA (2017) Developmental social experience of parents affects behaviour of offspring in zebrafish. Anim Behav 133:153–160

Tarka M, Guenther A, Niemelä PT, Nakagawa S, Noble DWA (2018) Sex differences in life history, behavior, and physiology along a slow-fast continuum: a meta-analysis. Behav Ecol Sociobiol 72:132

Thornton A, McAuliffe K (2006) Teaching in wild meerkats. Science 313:227–229

Trillmich F, Günther A, Müller C, Reinhold K, Sachser N (2015) New perspectives in behavioural development: adaptive shaping of behaviour over a lifetime? Front Zool 12:S1

Trillmich F, Müller T, Müller C (2018) Understanding the evolution of personality requires the study of mechanisms behind the development and life history of personality traits. Biol Lett 14:20170740

Tung J, Archie EA, Altmann J, Alberts SC (2016) Cumulative early life adversity predicts longevity in wild baboons. Nat Commun 7:11181

Turner JW, Bills PS, Holekamp KE (2018) Ontogenetic change in determinants of social network position in the spotted hyena. Behav Ecol Sociobiol 72:10

Uller T, Nakagawa S, English S (2013) Weak evidence for anticipatory parental effects in plants and animals. J Evol Biol 26:2161–2170

van Oers K, Drent PJ, Dingemanse NJ, Kempenaers B (2008) Personality is associated with extrapair paternity in great tits, *Parus major*. Anim Behav 76:555–563

van Oers K, Kohn GM, Hinde CA, Naguib M (2015) Parental food provisioning is related to nestling stress response in wild great tit nestlings: implications for the development of personality. Front Zool 12:S10

van Schaik CP (2010) Social learning and culture in animals. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 623–653

Wahlsten D, Bachmanov A, Finn DA, Crabbe JC (2006) Stability of inbred mouse strain differences in behavior and brain size between laboratories and across decades. Proc Natl Acad Sci USA 103:16364–16369

Wang X et al (2018) Genomic responses to selection for tame/aggressive behaviors in the silver fox *(Vulpes vulpes)*. Proc Natl Acad Sci USA 115:10398–10403

Weaver ICG, Cervoni N, Champagne FA, D'Alessio AC, Sharma S, Seckl JR, Dymov S, Szyf M, Meaney MJ (2004) Epigenetic programming by maternal behavior. Nat Neurosci 7:847–854

Wirén A, Wright D, Jensen P (2013) Domestication-related variation in social preferences in chickens is affected by genotype on a growth QTL. Genes Brain Behav 12:330–337

Wolf JB, Wade MJ (2009) What are maternal effects (and what are they not)? Phil Trans R Soc Lond B 364:1107–1115

Wolf M, van Doorn GS, Leimar O, Weissing FJ (2007) Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. Nature 447:581–584

Wolf M, van Doorn GS, Weissing FJ (2008) Evolutionary emergence of responsive and unresponsive personalities. Proc Natl Acad Sci USA 105:15825–15830

Wong CL, Lee KH, Lo KM, Chan OC, Goggins W, O WS, PH Chow (2007) Ablation of paternal accessory sex glands imparts physical and behavioural abnormalities to the progeny: an in vivo study in the golden hamster. Theriogenology 68:654–662

Wright CM, Lichtenstein JLL, Doering GN, Pretorius J, Meunier J, Pruitt JN (2019) Collective personalities: present knowledge and new frontiers. Behav Ecol Sociobiol 73:31

York RA (2018) Assessing the genetic landscape of animal behavior. Genetics 209:223–232

Zenuto RR, Fanjul MS (2002) Olfactory discrimination of individual scents in the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (tuco-tuco). Ethology 108:629–641

Zöttl M, Vullioud P, Mendonça R, Torrents Ticó M, Gaynor D, Mitchell A, Clutton-Brock TH (2016) Differences in cooperative behavior among Damaraland mole rats are consequences of an age-related polyethism. Proc Natl Acad Sci USA 113:10382–10387

Zylinski S (2015) Fun and play in invertebrates. Curr Biol 25:R10–R12

Soziale Evolution

Inhaltsverzeichnis

13 Sozialsysteme – 367

14 Sozialsstruktur – 401

Der rote Faden der letzten drei Teile dieses Buches bestand darin, die Determinanten individueller Fitness (Überleben, Fortpflanzung und Jungenfürsorge) zu betrachten. Viele Aspekte dieser Fitnessdeterminanten haben eine soziale Komponente, die ich in diesem letzten Abschnitt explizit beleuchten möchte. Dabei ist es nicht immer offensichtlich, was Ursache und Konsequenz oder entscheidender Vor- oder Nachteil ist. So können Individuen beispielsweise durch die Bildung von Gruppen zwar ihr individuelles Prädationsrisiko verringern (► Abschn. 7.3), andererseits dadurch aber auch intensiverer Nahrungskonkurrenz ausgesetzt sein (► Abschn. 6.3). Ein ähnliches Spannungsfeld entsteht, wenn sich Verwandte zusammenschließen, weil sich dann einerseits Möglichkeiten der Kooperation ergeben, die indirekte Fitness zu erhöhen (► Abschn. 11.4). Andererseits erhöht sich aber das Risiko, individuelle Fortpflanzungsmöglichkeiten aufgrund von Inzestvermeidung (► Abschn. 10.2) oder Konkurrenz (► Abschn. 9.5) einzubüßen. Die Diversität und Komplexität der Sozialsysteme ist enorm, wobei die Spannbreite von kurzlebigen Wirbellosen, die nur einmal im Leben einen Artgenossen zur Paarung treffen, bis hin zu großen Säugetieren, die Jahrzehnte mit denselben Individuen in großen Gruppen verbringen, reicht. Es muss also Selektion für verschiedene Formen des Zusammenlebens geben, die wiederum unterschiedliche geschlechtsspezifische Fortpflanzungsstrategien vorteilhaft machen. Die Interaktionen zwischen Mitgliedern einer Art oder Gruppe basieren zum Großteil auf dem Austausch von Kommunikationssignalen, die unterschiedliche Muster von Konkurrenz und Kooperation vermitteln, aber auch der Gruppenkoordination dienen. Zudem gibt es Artunterschiede darin, wie welche ökologischen und sozialen Informationen kognitiv verarbeitet werden und damit bestimmte Verhaltensreaktionen beeinflussen. Welche Ursachen und Konsequenzen diese Variabilität in den Sozialsystemen und im Sozialverhalten haben, bespreche ich in den beiden letzten Kapiteln.

Sozialsysteme

Giraffen haben eines der komplexesten Sozialsysteme. (© hbieser/Pixabay)

© Springer-Verlag GmbH Deutschland, ein Teil von Springer Nature 2020
P. M. Kappeler, *Verhaltensbiologie,* https://doi.org/10.1007/978-3-662-60546-2_13

Inhaltsverzeichnis

13.1 Soziale Komplexität – 368
13.1.1 Komponenten von Sozialsystemen – 369
13.1.2 Evolution sozialer Komplexität – 371

13.2 Soziale Organisation – 373
13.2.1 Sozioökologie – 373
13.2.2 Organisationsformen – 375
13.2.3 Abwanderung und Philopatrie – 391

13.3 Paarungssysteme – 394
13.3.1 Diversität der Paarungssysteme – 394
13.3.2 Konsequenzen – 402

13.4 Zusammenfassung – 404

Literatur – 405

Die Mitglieder einer Art sind in charakteristischer Art und Weise in Raum und Zeit verteilt; sie verpaaren sich mit unterschiedlich vielen Mitgliedern des anderen Geschlechts, unterscheiden sich in ihrem elterlichen Fürsorgeverhalten und soziale Interaktionen sind nicht zufällig über Artgenossen verteilt. Analysen von Sozialsystemen beschäftigen sich mit den Ursachen, Mustern, Mechanismen und Konsequenzen dieser Diversität. Die Spannbreite der Sozialsysteme reicht von einzelgängerischen Individuen, die nur einmal im Leben mit einem Artgenossen zur Fortpflanzung zusammenkommen, bis hin zu Gruppen aus Tausenden Individuen, von denen manche Jahrzehnte lang zusammenleben. Wie die Gesellschaften verschiedener Arten organisiert sind, welche Faktoren die Ausprägung verschiedener Organisationsformen bestimmen, welche Fortpflanzungsstrategien unter welchen Bedingungen vorteilhaft sind und welche Formen der Jungenfürsorge nötig oder möglich sind, beschäftigt uns in diesem Kapitel.

13.1 Soziale Komplexität

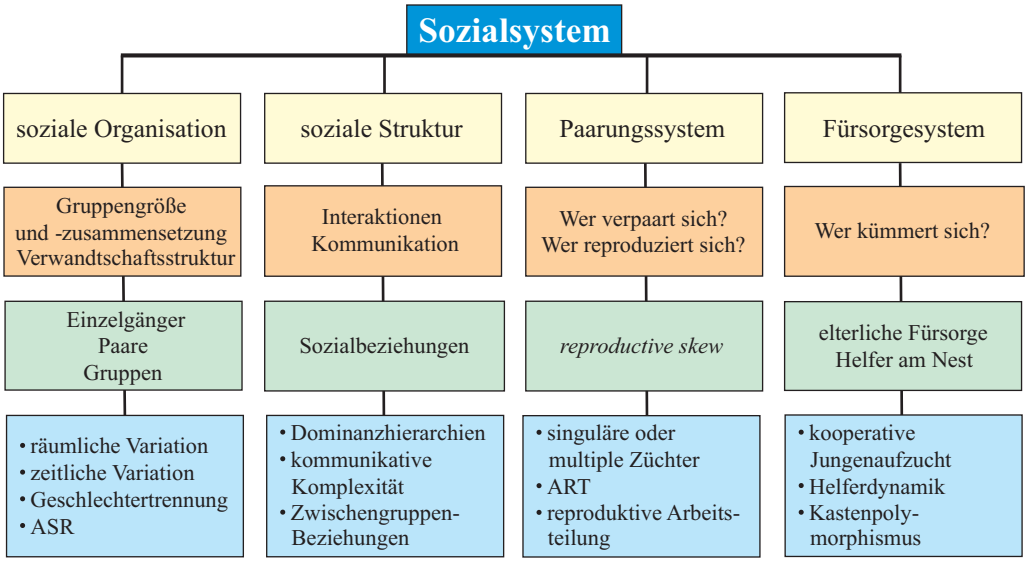
Individuen einer Art sind in den allermeisten Fällen nicht zufällig in Raum und Zeit verteilt. Sowohl die Größe einer Gruppe, die zwischen zwei und mehreren Millionen variiert, als auch deren Zusammensetzung, Kohäsion und Stabilität unterscheiden sich beträchtlich. Ähnlich divers ist die Art und Häufigkeit, mit der Artgenossen miteinander kommunizieren, kooperieren und konkurrieren. Die Summe der möglichen Kombinationen dieser Variablen wird als **soziale Komplexität** bezeichnet. Seit Beginn der vergleichenden Verhaltensforschung gab es zahlreiche Versuche, natürliche Ebenen sozialer Komplexität zu identifizieren. Schon der erste deutschsprachige Versuch vor mehr als hundert Jahren enthielt 92 Kategorien (Deegener 1918), und hat sich dementsprechend nicht durchgesetzt. Schon früh kam es zu einer Trennung der Klassifizierung der Sozialsysteme von Wirbeltieren und eusozialen Insekten, so dass inzwischen für jede Tiergruppe unterschiedliche Kriterien für die Klassifizierung ihrer sozialen

Komplexität benutzt werden (Rubenstein und Abbott 2017). Von daher erscheint es hilfreich, Komponenten von Sozialsystemen und ihrer Komplexität zu identifizieren, die für allgemeine Vergleiche geeignet sind (Kappeler 2019), um so beispielsweise auch Konsequenzen für unterschiedliche kognitive Fähigkeiten erklären zu können (Hobson et al. 2019).

13.1.1 Komponenten von Sozialsystemen

Um das Sozialsystem einer Art zu charakterisieren, müssen zunächst dessen Grundeinheiten bestimmt werden. In vielen Fällen ist es offensichtlich, welche Individuen eine soziale Einheit bilden; z. B. das Amselpaar, das gemeinsam ein Territorium besetzt, die Honigbienen, die zum selben Stock fliegen, oder die Primatengruppe, die zusammen in einem Baum sitzt. In anderen Fällen ist es aber zunächst nicht offensichtlich und dann auch analytisch aufwändig, die tatsächlichen Einheiten zu identifizieren; denken Sie beispielsweise an Wale, die immer nur einzeln auftauchen und dabei nur ihre Rückenflosse zeigen (Weiss et al. 2019).

Die zunächst unüberschaubare Vielfalt der Sozialsysteme kann aus heuristischen Gründen in vier Bestandteile zerlegt werden (◘ Abb. 13.1). Dabei charakterisiert die soziale Organisation (► Abschn. 13.2), wie Individuen in Raum und Zeit verteilt sind, welche Alters- und Geschlechterzusammensetzung soziale Einheiten haben und welche genetische Struktur diese besitzen. Eine grundlegende Unterscheidung verschiedener sozialer Organisationsformen betrifft die zwischen solitären und gruppenlebenden Arten. Aus Daten über die Gruppenzusammensetzung kann auch die genetische Struktur grob abgeschätzt werden, zumal wenn bekannt ist, welches Geschlecht abwandert und welches in der Geburtsregion oder



◘ **Abb. 13.1** Ein theoretisches Gerüst zur Untersuchung von Sozialsystemen und ihrer Komplexität. Die vier Hauptkomponenten sind in *Gelb* dargestellt; ihre zentralen Fragen oder Variablen in *Orange.* Eine grobe Einteilung verschiedener Arten kann anhand der Variablen in *Grün* erfolgen; spezifischere Aspekte werden von den Variablen in *Blau* berücksichtigt. Die Unterscheidung zwischen den beiden letzten Ebenen ist arbiträr; die zwischen den beiden oberen nicht. (ASR: *adult sex ratio;* ART: *alternative reproductive tactics*). (Nach Kappeler 2019)

Abb. 13.2 Komponenten sozialer Komplexität. In allen großen Tiergruppen (hier Bienen und Raubtiere) gibt es solitäre Arten und solche, die in großen Gruppen leben. Die soziale Komplexität nimmt daher mit der Gruppengröße zu. Diese ist aber alleine nicht ausreichend, um soziale Komplexität zu beschreiben, da in vielen großen Gruppen (hier Gnus) keine große Diversität an Sozialbeziehungen existiert. (Wildbiene: © Adina Voicu/Pixabay, Schneeleopard: © Marcel Langthim/Pixabay, Bienen: © PollyDot/Pixabay, Erdmännchen: © Oliver Lechner/Pixabay, Gnus: © MonikaP/Pixabay)

-gruppe verbleibt (Wilkinson et al. 2019). Die soziale Struktur ► Kap. 14 beschreibt das Muster sozialer Interaktionen und der daraus resultierenden sozialer Beziehungen der Mitglieder einer Gesellschaft. Voraussetzung für die Ausbildung sozialer Beziehungen, wie z. B. Dominanzbeziehungen, ist das Vorhandensein individueller Erkennung. Da Interaktionen häufig durch den Austausch von Signalen vermittelt werden, zählt die soziale Kommunikation zu den Kernbestandteilen der sozialen Struktur. Davon getrennt wird das Paarungssystem (► Abschn. 13.3) betrachtet, um zu ermitteln, wer sich mit wem wie häufig verpaart. Diese Trennung

ist sinnvoll, da Paarungen unmittelbare Fitnesskonsequenzen haben. Wenn diese Beschreibungen durch genetische Vaterschaftsanalysen ergänzt werden, lässt sich auch das Fortpflanzungssystem bestimmen, also wer sich tatsächlich fortgepflanzt hat. Schließlich unterscheiden sich Arten noch darin, ob und von wem die Jungtiere umsorgt werden; eine Komponente, die ich schon aus einer anderen Perspektive diskutiert habe (► Kap. 11).

Sozialsysteme setzen sich also aus mehreren Komponenten zusammen. Anhand welcher Merkmale sollte man dann aber soziale Komplexität zwischen Arten vergleichen (◘ Abb. 13.2)? Gruppengröße ist sicherlich ein bedeutungsvolles Maß, da die Anzahl möglicher Interaktionen und Beziehungen rasant zunimmt. Wenn es aber, wie in einem Ameisenstaat oder Fischschwarm, keine individuelle Erkennung gibt, ist das Maß an Komplexität überschaubar; vor allem aus der Perspektive eines einzelnen Individuums (Aureli und Schino 2019). Die Diversität der Interaktionen und Beziehungen sowie deren Verteilung über das soziale Netzwerk einer Gruppe (► Abschn. 14.3) sollten also ebenfalls in die Charakterisierung sozialer Komplexität einfließen (Fischer et al. 2017). Allerdings gibt es bislang kein universelles Maß für den Vergleich sozialer Komplexität, das alle Aspekte berücksichtigt (Kappeler 2019).

13.1.2 Evolution sozialer Komplexität

Um zu verstehen, wie Diversität in Sozialsystemen evolviert, ist es zunächst notwendig, die Einheiten und Mechanismen der relevanten Selektionskräfte zu klären. Eine wichtige Einsicht besteht darin, dass Sozialsysteme nicht das Ergebnis von Selektion für bestimmte Gruppeneigenschaften sind, auch wenn Einheiten höherer Ordnung, wie Gruppen oder Arten, gut an ihre Umwelt angepasst sind. Zu Zeiten der klassischen Ethologie (► Abschn. 1.3) lieferte die Theorie der **Gruppenselektion** eine weithin akzeptierte Erklärung für bestimmte Aspekte von Sozialsystemen, die mit individuellen Nachteilen verbunden sind (Wynne-Edwards 1962). Demnach hätten Individuen in manchen Situationen das Wohl der gesamten sozialen Einheit im Sinn und würden ihr Verhalten dementsprechend zum Wohle der Gruppe oder Art anpassen und dafür auch individuelle Nachteile in Kauf nehmen. Ein solcher, auf freiwillige individuelle Nachteile basierter Altruismus kann sich in der Evolution aber nicht durchsetzen, da er immer von egoistischen Individuen verdrängt wird.

Dies lässt sich an einem hypothetischen Beispiel verdeutlichen. Nehmen wir an, dass eine Art die Tragfähigkeit ihres Habitats erreicht hat und dass eine weitere Zunahme der Population die nachhaltige Nutzung wichtiger Ressourcen unmöglich macht, so dass die Population zusammenbrechen würde. Gruppenselektionisten haben eine in dieser Situation zu beobachtende Reduktion der Nachkommenzahl so interpretiert, dass Individuen zum Wohl der Art ihre Fortpflanzung einschränken und damit das Populationswachstum und den Druck auf die Ressourcen verringern. In dieser Situation würde aber eine Mutante, die dieses Verhalten nicht zeigt und sich stärker vermehrt, rasch in der Population zunehmen und die Altruisten verdrängen. Gruppenselektion kann also keine Verhaltensstrategien hervorbringen, die evolutionär stabil sind und sich gegenüber individuellen Strategien behaupten können (Williams 1966).

Eine zweite Form von Gruppenselektion, die man besser als **Merkmalsgruppenselektion** (*trait group selection* oder *multilevel selection*) bezeichnet, wird heutzutage wieder diskutiert (Korb 2010). Diese Form der Selektion kann

nur wirken, wenn Individuen in scharf abgegrenzten sozialen Einheiten leben, die Fitness aller Individuen einer Einheit gegenseitig voneinander abhängig ist und es Selektion innerhalb und zwischen Gruppen gibt (Traulsen und Nowak 2006). Unter diesen restriktiven Bedingungen kann man theoretisch zeigen, dass Vorteile, die sich beim Vergleich zwischen Gruppen offenbaren, Nachteile von Verhaltensweisen innerhalb von Gruppen übertreffen können. Bei der Erklärung von kooperativen Verhaltensweisen existiert eine Debatte darüber, ob deren Ursprung besser durch Verwandtenselektion oder Merkmalsgruppenselektion erklärt werden kann; analytisch sind diese Ansätze aber scheinbar äquivalent (Lehtonen 2016).

Alarmrufe gegenüber Raubfeinden liefern ein eingängiges Beispiel zur Veranschaulichung dieses Prozesses. Individuen, die Artgenossen vor Raubfeinden warnen, haben von diesem Verhalten zunächst keinen erkennbaren Überlebens- oder Fortpflanzungsvorteil. Ganz im Gegenteil: Rufende Tiere werden womöglich leichter entdeckt und häufiger erbeutet. Wie kann sich ein solches Verhalten ausbreiten? Rufer könnten direkt oder indirekt davon profitieren, dass beim nächsten Angriff ein anderer Artgenosse warnt bzw. dass Verwandte aufgrund ihrer Rufe ein reduziertes Mortalitätsrisiko haben. Man kann sich theoretisch aber auch vorstellen, dass Gruppen mit Rufern langfristig insgesamt erfolgreicher sind als Gruppen mit weniger oder keinen Rufern. Bislang gibt es nur wenige Beispiele für Merkmalsgruppenselektion, bei denen alle notwendigen Voraussetzungen erfüllt sind. So unterscheidet sich bei der sozialen Spinnenart *Anelosimus studiosus* die Fitness von Kolonien als Funktion des Verhältnisses von aggressiven und zahmen Phänotypen (Pruitt und Goodnight 2014).

Sozialsysteme und ihre Komponenten stellen also das Ergebnis zahlreicher individueller Entscheidungen dar, die durch **natürliche und sexuelle Selektion auf Individuen** bewertet werden. Es ist also die Summe der Verhaltensentscheidungen aller einzelnen Individuen, die bestimmt, ob sich Gruppen bilden, welche Größe und Zusammensetzung diese haben und wer mit wem interagiert und kopuliert. Es handelt sich dabei aber nicht um bewusste Entscheidungen, sondern um das Ergebnis eines Ausleseprozesses; Individuen, die sich in einer bestimmten Weise verhalten, erzielen unter den vorherrschenden Bedingungen im Durchschnitt höhere Fitness als solche, die sich anders verhalten. Es sind vor allem Interaktionen zwischen ökologischen (Ressourcenverteilung, Räuber- und Pathogenrisiko), intrinsischen (Körpergröße, Aktivitätsphase) und sozialen (Zugang zu Geschlechtspartnern, Philopatrie, eigene Fortpflanzung, Jungenfürsorge, Infantizidrisiko) Faktoren, die in verschiedenen Kombinationen die Überlebens- und Fortpflanzungschancen von Individuen maximieren, wenn sie in einer bestimmten Form organisiert sind und miteinander interagieren.

Vor diesem Hintergrund ergeben sich eine ganze Reihe von Fragen bezüglich der Evolution von sozialer Komplexität. So ist es interessant, zu untersuchen, auf welcher Ebene (Individuum, Gruppe, Population oder Art) welche Komponenten eines Sozialsystems wie flexibel sind. Häufig werden Sozialsysteme als artspezifische Merkmale beschrieben und dabei Variation auf den anderen Ebenen ignoriert, obwohl sich daraus auch Rückschlüsse auf die Art und Stärke verschiedener Selektionskräfte ziehen lassen. Aus phylogenetischer Perspektive stellt sich die Frage nach evolutionären Änderungen des Sozialsystems, die man mit Hilfe von vergleichenden Analysen in Bezug zu phylogenetischen Beziehungen oder variablen ökologischen oder Life-History-Merkmalen setzen kann. Vergleichende Untersuchungen beschäftigen sich auch mit der Koevolution

von Komponenten von Sozialsystemen, also beispielsweise der Frage, ob mit zunehmender Gruppengröße auch das Repertoire an Kommunikationssignalen zunimmt (Peckre et al. 2019). Auf der proximaten Ebene müssen die wenig flexiblen Komponenten eines Sozialsystems genetisch vorbestimmt sein, und bei etlichen Insektenarten sind die entsprechenden Gene bereits identifiziert worden (Kapheim 2019). Ähnliches gilt für vergleichende Untersuchungen der darauf aufbauenden physiologischen Mechanismen (Taborsky und Taborsky 2015). Schließlich gibt es wichtige Fragen nach den Konsequenzen unterschiedlicher Sozialsysteme, wie z. B. die Frage, ob die Gehirngröße oder soziale Intelligenz positiv mit dem Ausmaß an sozialer Komplexität korreliert (Boucherie et al. 2019). All diese Fragen werden bei der nachfolgenden Besprechung der einzelnen Komponenten eines Sozialsystems noch einmal aufgegriffen.

13.2 Soziale Organisation

Die Verteilung von Individuen in Raum und Zeit unterscheidet sich zwischen Arten und manchmal auch zwischen Populationen innerhalb von Arten. Neben ökologischen Faktoren, die eine wichtige Rolle bei der Habitatwahl (► Abschn. 6.1) spielen, bestimmt die Verteilung von Artgenossen ebenfalls, wo sich Individuen niederlassen und wie lange sie sich mit wem assoziieren. Die resultierenden Formen sozialer Organisation können nach verschiedenen Kriterien kategorisiert werden. Bei der Betrachtung der Verteilung unterschiedlicher Organisationsformen auf einem Stammbaum erscheint es naheliegend, dass nahe miteinander verwandte Arten aufgrund ihrer größeren genetischen Ähnlichkeit sich auch in Bezug auf ihre Sozialsysteme wenig unterscheiden sollten. Da sich aber manche sympatrische Schwesterarten diesbezüglich grundlegend voneinander unterscheiden können, geht eine Grundannahme der Verhaltensökologie davon aus, dass zumindest manche Komponenten eines Sozialsystems das Ergebnis flexibler Anpassungen an lokale ökologische und soziale Bedingungen darstellen. Die Selektionsfaktoren, welche die Verteilung von Individuen dabei letztendlich beeinflussen, werden im sogenannten sozioökologischen Modell logisch zusammengeführt. Die wichtigsten Mechanismen, mit denen die Größe und Zusammensetzung von sozialen Einheiten modifiziert werden können, sind die Zu- bzw. Abwanderung, die auch weitreichende Konsequenzen für die genetische Struktur und das Paarungssystem haben.

13.2.1 Sozioökologie

Der Einfluss von ökologischen und sozialen Selektionsfaktoren auf die Verteilung von Männchen und Weibchen wird durch das **sozioökologische Modell** beschrieben (◘ Abb. 13.3). Aufgrund der unterschiedlichen Determinanten des Fortpflanzungserfolgs werden dabei die Geschlechter getrennt betrachtet. Der individuelle Überlebenserfolg beider Geschlechter wird demnach maßgeblich von Strategien zur Reduktion des Prädationsrisikos bestimmt. Je nach der Lebensweise potentieller Beutetiere und den Jagdstrategien ihrer wichtigsten Räuber kann es für Tiere entweder vorteilhaft sein, möglichst kryptisch und damit einzelgängerisch zu sein oder sich zu Gruppen zusammenzuschließen. Der individuelle Fortpflanzungserfolg wird dagegen von geschlechtsspezifischen Faktoren bestimmt. Für Weibchen ist der Zugang zu Ressourcen in der Regel der die Fortpflanzung limitierende Faktor, wohingegen der Fortpflanzungserfolg von Männchen durch den Zugang zu rezeptiven Weibchen begrenzt wird.

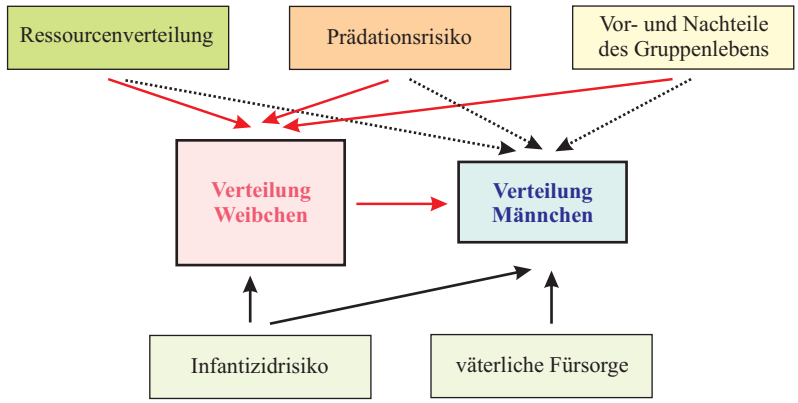


Abb. 13.3 Grundzüge des sozioökologischen Modells. Die Verteilung von Ressourcen und Risiken bestimmt die Verteilung der Weibchen, welche die Verteilung der Männchen maßgeblich beeinflusst *(rote Pfeile)*. Infantizidrisiko und Jungenfürsorge haben bei manchen Arten einen zusätzlichen Einfluss auf die Verteilung der Geschlechter *(schwarze Pfeile)*. Ökologische Faktoren sind für Männchen von nachgeordneter Bedeutung *(gestrichelte Pfeile)*

Das sozioökologische Modell geht daher davon aus, dass sich die Verteilung von Weibchen primär an den ökologischen Faktoren Ressourcenverteilung und Prädationsrisiko ausrichtet und dass die Verteilung der Männchen sich in einem zweiten Schritt der gegebenen Verteilung der Weibchen anpasst (Emlen und Oring 1977). Männchen können sich außerdem aufgrund von zwei sozialen Gründen permanent mit Weibchen zusammenschließen: Entweder hat väterliche Jungenfürsorge einen positiven Einfluss auf den männlichen Fortpflanzungserfolg oder sie können dadurch das Infantizidrisiko für ihren Nachwuchs reduzieren (► Abschn. 11.2).

Eine Grundannahme des sozioökologischen Modells über die Bedeutung der vielfältigen Vorteile der Gruppenbildung in Bezug auf die Reduktion des Prädationsrisikos wurde bereits besprochen (► Abschn. 7.3). Eine zweite Grundannahme betrifft die Beziehung zwischen **Ressourcenverteilung** und der daran angepassten Verteilung von Individuen. Hierzu gibt es zwei Hypothesen. Die erste basiert auf Überlegungen zur optimalen Territoriumsgröße (► Abschn. 6.3). Nahrung, Wasser sowie Schutz- und Ruheplätze stellen demnach die entscheidenden Ressourcen dar, deren Verteilung in Raum und Zeit dafür ausschlaggebend sind, ob Tiere allein, in Paaren oder in größeren Gruppen ein Territorium verteidigen, das für alle ausreichend Ressourcen bereithält (Johnson et al. 2002). Dabei ist die gleichzeitige Betrachtung der Verteilung der Ressourcen sowohl im Raum als auch in der Zeit notwendig.

Eine zentrale Annahme dieser **Ressourcendispersionshypothese** besteht darin, dass es bei fleckenhafter Verteilung einer Ressource für ein Individuum notwendig ist, eine größere Gesamtfläche zu verteidigen, als dies für die Befriedigung des eigenen Bedarfs notwendig ist. Daher ist es ohne wesentlich größere Kosten für ein zweites Individuum möglich, im selben Gebiet Zugang zu ausreichend vielen Ressourcen zu gewinnen. Die Territoriumsgröße wird demnach durch die Ressourcenverteilung bestimmt, wohingegen die Gruppengröße unabhängig davon durch die Ressourcenqualität festgelegt wird. Nach dieser Hypothese kann Gruppenleben zunächst ohne besondere Vorteile entstehen, weil durch

diesen Zusammenhang die Kosten des Zusammenlebens entscheidend reduziert werden. In einem Experiment mit Heckenbraunellen *(Prunella modularis)* führte räumlich-zeitlich unvorhersagbare Zusatzfütterung tatsächlich dazu, dass Weibchen kleine, exklusive Territorien aufgaben und mit ein bis drei anderen Weibchen ein gemeinsames Gebiet nutzten (Davies und Hartley 1996).

Die **Female-Bonding-Hypothese** stellt dagegen die Vorteile der gemeinsamen Ressourcenverteidigung in den Mittelpunkt. Demnach ist es bei bestimmten Kombinationen von Ressourceneigenschaften vorteilhaft, diese zu verteidigen. Dabei handelt es sich vor allem um mittelgroße, hoch konzentrierte Nahrung, die räumlich und zeitlich gleichmäßig und vorhersagbar verteilt ist und Interferenzkonkurrenz wahrscheinlich macht (► Abschn. 6.3). Wenn die gemeinsame Verteidigung von Ressourcen in dieser Situation vorteilhaft ist, bilden sich Gruppen von Weibchen (Wrangham 1980), da Gruppen kooperierender Weibchen besser in der Lage sind, diese Ressourcen zu monopolisieren, als solitäre oder nicht kooperierende Weibchen. Die resultierenden Kosten der Nahrungskonkurrenz innerhalb der Gruppe werden demnach durch die Vorteile aufgewogen, die aus der gemeinsamen Verteidigung der Nahrung gegenüber anderen Gruppen entstehen. Die Vorteile der gemeinsamen Verteidigung werden durch Verwandtenselektion verstärkt, wenn sich verwandte Tiere zusammenschließen. Indirekte Tests dieser Hypothese fokussierten vor allem auf die Bedeutung der Konkurrenz zwischen Gruppen bei Primaten und Raubtieren (Wrangham et al. 1993) sowie auf die Populationswachstumsrate, mit der man die Effekte von Konkurrenz innerhalb und zwischen Gruppen vergleichen kann (van Schaik 1983).

Die Annahmen des sozioökologischen Modells über **geschlechtsspezifische Determinanten** von Verteilungsmustern wurden experimentell an Graurötelmäusen *(Clethrionomys rufocanus)* untersucht, indem die Verteilung von Individuen und Ressourcen manipuliert wurde (Ims 1988). Dazu wurden auf einer kleinen Insel zunächst die Aktionsräume von Männchen und Weibchen bestimmt. Als danach zusätzliches Futter an bestimmten Stellen ausgebracht wurde, kollabierten die Streifgebiete der weiblichen Graurötelmäuse um diese Futterstellen herum. Die Männchen verlagerten ihre Streifgebiete aber auch in dieselben Gebiete. Um herauszufinden, ob die Männchen den Weibchen folgten oder ob sie ebenfalls durch das Futter angelockt wurden, verteilte Ims entweder Männchen oder Weibchen in unterschiedlichen Mustern in Drahtkäfigen über die Insel, während die Mitglieder des anderen Geschlechts beobachtet wurden. Wenn Weibchen in Käfigen weiträumig verteilt wurden, folgten die Männchen und überlagerten ihre Aktivitätsgebiete mit denen der Weibchen. Wenn die Weibchen nahe beieinander aufgestellt wurden, konzentrierten sich die Aktivitäten der Männchen auf diese Stellen. Als dagegen die Verteilung der Männchen manipuliert wurde, änderte sich die räumliche Aktivität der Weibchen nicht. Diese Weibchen orientieren sich in ihrer räumlichen Verteilung also tatsächlich an der Verteilung der Ressourcen, wohingegen Männchen der Verteilung der Weibchen folgen.

13.2.2 Organisationsformen

Die Vielfalt sozialer Organisationsformen kann in drei Kategorien eingeteilt werden: Tiere können entweder solitär, in Paaren oder in Gruppen leben. Dabei liegt das Augenmerk immer auf den Adulten, da Gruppen aus Elter(n) und Nachkommen häufig nur temporär sind und einzig aus Gründen der Brutpflege existieren. Eine grundsätzliche Unterscheidung besteht

darin, einzelgängerische Tiere von allen anderen zu unterscheiden, bei denen mindestens zwei Artgenossen dauerhaft assoziiert sind. Diese Kategorisierung ist sinnvoller als kontinuierliche Variation in der Gruppengröße (1, 2, > 2) zu verwenden, weil zwei und mehr Individuen ihre Aktivitäten koordinieren müssen. Dementsprechend kann eine **Tiergesellschaft** definiert werden als die Menge von Individuen, die regelmäßig miteinander interagieren und dies häufiger miteinander tun als mit Mitgliedern anderer Gesellschaften. Bei den vergesellschafteten Arten könnte man Paare aus einem Männchen und einem Weibchen zwar als kleinste Gruppe betrachten, aber sie bilden sich aus anderen Gründen als größere Gruppen, so dass es sinnvoll ist, sie getrennt zu klassifizieren. Gruppen aus mehr als zwei Individuen weisen extreme Variabilität in ihrer Größe, Kohäsion, Permanenz, Zusammensetzung und Anonymität auf, die vielfältige Untergruppierungen zulässt. Im Folgenden werde ich die wichtigsten Vor- und Nachteile dieser Organisationsformen besprechen, um einen Eindruck davon zu vermitteln, warum sie im Laufe der Evolution in den verschiedensten Taxa immer wieder unabhängig voneinander entstanden sind.

13

Solitäre Arten

Wenn Individuen während ihrer Aktivitätsphase nicht permanent mit Artgenossen assoziiert sind und ihre Bewegungen nicht direkt mit anderen koordinieren, werden sie als **einzelgängerisch** oder solitär bezeichnet. Natürlich kommunizieren und interagieren diese Tiere regelmäßig mit Artgenossen, oder sie gruppieren sich während der Inaktivitätsphase, aber sie werden in der Regel während ihrer Aktivität allein angetroffen. Damit unterscheiden sie sich grundlegend von (nichtsessilen) Tieren, die immer in Gruppen anzutreffen sind. Die Mehrzahl der Tierarten ist solitär; nennenswerte Ausnahmen finden sich aber in manchen Insektenordnungen, bei Fischen, Vögeln und manchen Säugetieren.

Ein traditioneller Schwerpunkt der Verhaltensökologie bestand darin, zu erklären, warum Tiere in Gruppen leben (Krause und Ruxton 2002). Dabei wurde implizit der Vergleich mit solitären Arten angestellt, aber die **Evolution des Einzelgängertums** wurde kaum explizit untersucht. Stattdessen wird zumeist angenommen, dass entweder die potentiellen Vor- und Nachteile des Gruppenlebens zu gering bzw. zu hoch sind. Ein solitäres Leben kann aber auch unabhängige Gründe haben, da eine solitäre Lebensweise manchmal auch sekundär (d. h. von gruppenlebenden Vorfahren) entstand (Wcislo und Danforth 1997). In Arten mit eingeschränkter Lokomotionsfähigkeit, wie z. B. Chamäleons, kann eine solitäre Lebensweise beispielsweise zur verbesserten Krypsis beitragen. In anderen Fällen sind dagegen potentielle Vorteile des Gruppenlebens nicht zutreffend. Für nachtaktive Arten ist erhöhte Sicherheit durch verbesserte Wachsamkeit z. B. kein Grund, Gruppen zu bilden, da Räuber von mehreren Tieren bei Nacht nicht eher oder besser entdeckt würden. Top-Prädatoren sind vermutlich deshalb solitär, weil sie praktisch immun vor Räubern sind. Es können auch Eigenschaften der wichtigsten Nahrung eine solitäre Lebensweise fördern, wenn diese Nahrung nur allein erfolgreich aufgenommen werden kann. Dieser Grund trifft z. B. auf primär insektivore Arten zu, bei denen die Nahrung in der Regel nicht geteilt werden kann und Artgenossen sich bei der Suche und beim Fang eher stören, so dass eine solitäre Nahrungssuche *(solitary foraging)* vorteilhaft ist.

Die räumliche Verteilung von solitären Tieren ist durch ein variables Maß an gegenseitiger Streifgebietsüberlappung gekennzeichnet. Die Spannbreite reicht von exklusiver Territorialität bis hin zu multiplen Überlappungen der Streifgebiete

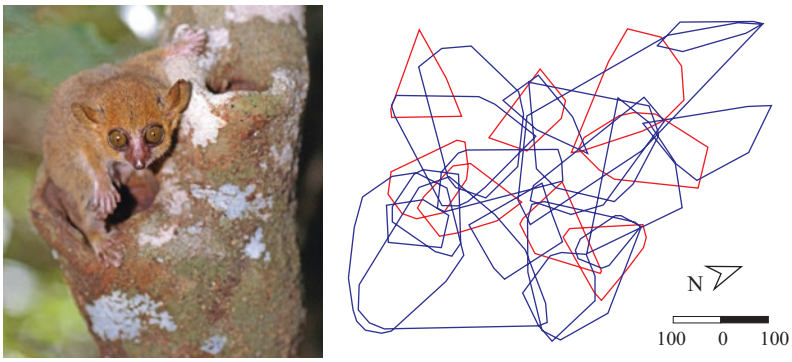


Abb. 13.4 Madame Berthes Mausmaki *(Microcebus berthae)*, der kleinste Primat der Welt, lebt nachtaktiv und solitär (Dammhahn und Kappeler 2005). Die Streifgebiete von Männchen *(blau)* und Weibchen *(rot)* überlappen sich teilweise. (Quelle Mausmaki: Melanie Dammhahn)

mehrerer Artgenossen (Abb. 13.4). Überlappungen zwischen den Streifgebieten von Männchen und Weibchen sowie die Existenz von exklusiven Kerngebieten sind weit verbreitet, wenn keine strikte Territorialität vorliegt. Da bei vielen Arten die Mitglieder eines Geschlechts in ihrem Geburtsgebiet verbleiben, kommt es zu einer räumlichen Anhäufung von Verwandten, die mit populationsgenetischen Analysen erkannt werden können (z. B. McEachern et al. 2007). Selbst wenn keine strikte Philopatrie vorliegt, kann es zu einer **genetischen Struktur** auf Populationsebene kommen, d. h., Individuen sind nicht zufällig verteilt, sondern räumliche und genetische Abstände zwischen Individuen sind miteinander korreliert (z. B. Matocq und Lacey 2004).

Paare

Die kleinste soziale Einheit besteht aus einem Männchen und einem Weibchen, die sich assoziieren und ihre Aktivitäten und Bewegungen miteinander koordinieren. Paare können anhand von fünf Variablen charakterisiert werden (Abb. 13.5): Erstens kann Paarleben obligat oder fakultativ sein; d. h., bei manchen Arten sind alle Individuen in Paare organisiert sind, bei anderen Arten kann ein variabler Anteil der sozialen Einheiten aber auch aus kleinen Gruppen bestehen. Zweitens unterscheiden sich paarlebende Arten, aber auch individuelle Paare in der Permanenz des Paarlebens. So sind bei Insekten Paarbildungen in der Regel meist von kurzer Dauer; bei anderen Arten können Paare aber lebenslang zusammenbleiben (z. B. Albatrosse: Bried et al. 2003). Man unterscheidet daher zwischen seriellen und permanenten

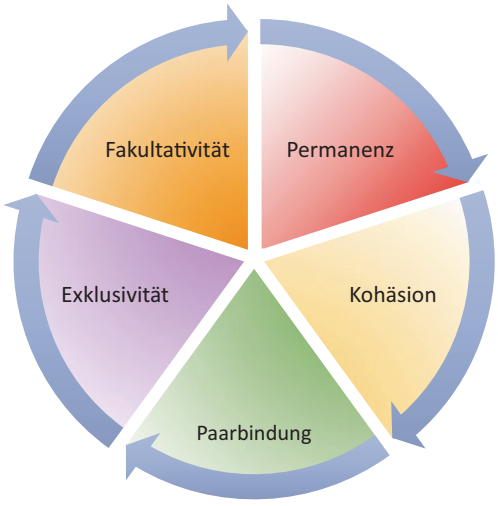


Abb. 13.5 Fünf Dimensionen des Paarlebens, die innerhalb und zwischen Arten variieren. Fakultativität, Permanenz und Kohäsion betreffen Aspekte der sozialen Organisation

Paaren, je nachdem für wie viele Brutzyklen sie zusammenbleiben. Drittens existiert Variabilität in der Kohäsion der Paarpartner, da es neben räumlich kohäsiven auch disperse Paare gibt, die zwar gemeinsam ein Territorium verteidigen, aber selten zusammen anzutreffen sind (Schülke und Kappeler 2003). Viertens kann Paarleben mit oder ohne Paarbindung auftreten. Paarbindungen können durch bestimmte Verhaltensweisen, wie z. B. durch vokale Duette, ausgedrückt werden; bei manchen Arten ist die Trennung der Partner aber auch mit physiologischen Stressreaktionen verbunden. Schließlich unterscheiden sich Arten und Paare auch darin, ob und wie stark exklusive Fortpflanzung Bestandteil des Paarlebens ist. Die beiden letztgenannten Aspekte sind Bestandteile der Sozialstruktur bzw. des Paarungssystems und werden in den entsprechenden Kapiteln noch einmal diskutiert.

Da Paare eine Fortpflanzungseinheit darstellen (können), werden die **Ursachen des Paarlebens** zumeist direkt oder indirekt mit Fortpflanzungsvorteilen in Zusammenhang gebracht. Trotzdem muss konsequent zwischen Paarleben und Monogamie unterschieden werden, da es bei vielen paarlebenden Arten regelmäßig zu Kopulationen außerhalb des Paarverbundes kommt (Kempenaers und Schlicht 2010). Aufgrund der Konsequenzen der Anisogamie (► Abschn. 8.2) ist Paarleben aus Sicht der Männchen erklärungsbedürftig, da ihr Fortpflanzungserfolg mit der Anzahl befruchteter Weibchen zunimmt. Warum sollten sich Männchen daher auf ein Weibchen beschränken? Um die Frage nach den selektiven Zwängen, die ein Leben in Paaren begünstigen, zu beantworten, wurden mehrere Hypothesen postuliert. Allerdings herrscht über die relative Bedeutung einzelner Faktoren noch wenig Klarheit. Folglich ist zu erwarten, dass nicht nur verschiedene Arten aus unterschiedlichen Gründen paarlebend sind, sondern dass auch die Geschlechter einer Art aus unterschiedlichen Gründen sich in dieser Art und Weise organisieren.

Als wichtiger Grund, warum sich Männchen auf nur eine Sozial- bzw. Paarungspartnerin beschränken, wird angenommen, dass die direkte elterliche Fürsorge beider Paarpartner für das Überleben des Nachwuchses essentiell ist (Fische: DeWoody et al. 2000; Vögel: Møller 2000; ◘ Abb. 13.6). Dieser Aspekt ist insbesondere in Bezug auf männliche

◘ **Abb. 13.6** Rüsselspringer *(Macroscelides proboscideus)* repräsentieren eine kleine Ordnung von Säugetieren, die allesamt paarlebend sind. Helmhornvögel *(Aceros cassidix)* sind paarlebende Vögel, bei denen sich das Männchen intensiv an der Jungenaufzucht beteiligt. (Rüsselspringer: © Karsten Paulick/Pixabay, Helmhornvögel: © Holger Hollemann/dpa/picture alliance)

Jungenfürsorge entscheidend, da diese bei Arten mit interner Fertilisation nicht zu erwarten ist (► Abschn. 11.2). **Obligate biparentale Jungenfürsorge** und hohe Hürden für das Verlassen der Brut können Paarleben daher prinzipiell erklären. Bei Vögeln leben die meisten Arten (>92 %) vermutlich aus diesem Grund in Paaren; nicht zuletzt weil die Aufgaben der Jungenfürsorge von beiden Geschlechtern wahrgenommen werden können. Bei paarlebenden Säugetieren gibt es dafür aber bislang meist nur indirekte Befunde (Gubernick und Teferi 2000). So haben zum Beispiel paarlebende *Canidae* im Vergleich zu nicht paarlebenden Arten eine durchschnittlich höhere Anzahl an Nachkommen (Geffen et al. 1996), aber Männchen können sich nicht an der Laktation beteiligen. Von daher ist es in diesem Fall wahrscheinlich, dass Männchen indirekt die Überlebenschancen der Nachkommen erhöhen, indem sie maßgeblich ein Territorium und die darin enthaltenen Ressourcen für den Nachwuchs und die Paarpartnerin verteidigen **(Ressourcenverteidigungshypothese).**

Als weitere Ursache des Paarlebens wird die aus Sicht der Männchen die ungünstige Verteilung rezeptiver Weibchen in Raum und Zeit angesehen. Wenn Weibchen räumlich weit verteilt sind, hat ein Männchen aufgrund des ungünstigen Kosten-Nutzen-Verhältnisses der Verteidigung nicht die Möglichkeit, mehr als ein Weibchen zu monopolisieren. Vergleichende Analysen über alle Säugetiere haben Hinweise darauf ergeben, dass dieser Mechanismus **(Female-Spacing-Hypothese)** viele evolutionäre Ursprünge des Paarlebens erklärt (Lukas und Clutton-Brock 2013). Demnach fördern bei manchen solitären Arten bestimmte ökologische Bedingungen Intoleranz und Territorialität zwischen Weibchen. Unter diesen Bedingungen wird das Monopolisierungspotential der Männchen so weit reduziert, dass es vorteilhafter ist, sich einem Weibchen anzuschließen – und zumindest dort eine Vaterschaftsgarantie zu bekommen –, als weit auf der Suche nach rezeptiven Weibchen herumzustreunen.

Ganz ähnlich geht die **Mate-Guarding-Hypothese** davon aus, dass die Paarbildung dadurch zustande kommt, dass Männchen sich einem Weibchen anschließen, um dieses gegen Rivalen zu verteidigen (Komers und Brotherton 1997). Bei einer verstreuten Weibchenverteilung sollte die Monopolisierung eines Weibchens die beste Strategie zur Maximierung des männlichen Reproduktionserfolges sein. Insbesondere bei einem zu Gunsten der Männchen verschobenen Geschlechterverhältnis könnten Männchen so Extra-Pair-Kopulationen der Weibchen, oder zumindest die Möglichkeit der Weibchen, Informationen über fremde Männchen zu erhalten, vermindern. Diese Hypothese postuliert keine Vorteile für die Weibchen. Es wird stattdessen angenommen, dass Weibchen die Präsenz der Männchen tolerieren, weil diese Toleranz weniger aufwändig ist, als Männchen andauernd zu vertreiben. Bei manchen Arten (z. B. Tannenzapfenechsen, *Tiliqua rugosa*) ist die Bewachung, und damit das Paarleben, nur auf ein paar Wochen vor der jährlichen Paarungszeit beschränkt (Leu et al. 2010), was auf solche Kosten hindeutet. Die Bewachung von Weibchen kann auch zur permanenten Assoziation von Paarpartnern führen, wenn die Rezeptivität der Weibchen, wie bei Knallkrebsen *(Alpheus angulatus)*, lange andauert (Mathews 2002).

Auch bei starker **Synchronität** der Fortpflanzungsaktivität der Weibchen können Männchen gezwungen sein, sich aufgrund des reduzierten Monopolisierungspotentials auf ein Weibchen zu beschränken. Hier entsteht für Männchen mit zunehmender Synchronität der Fortpflanzungsaktivität benachbarter Weibchen ein Dilemma, weil sie ihre Paarpartnerin nicht unbewacht lassen

können, ohne selbst eine Fremdvaterschaft zu riskieren (Kokko und Morell 2005). Die **Infantizidhypothese** postuliert, dass sich Männchen mit einem Weibchen assoziieren, um den gemeinsamen Nachwuchs vor Infantizid durch fremde Männchen zu schützen (van Schaik und Kappeler 1997). Für Männchen kann die Strategie, bei einem Weibchen zu bleiben und deren abhängigen Nachwuchs zu verteidigen, bei einer hohen Vaterschaftswahrscheinlichkeit durchaus vorteilhaft sein.

Die **Hypothese der optimalen Gruppengröße** geht schließlich davon aus, dass Paarleben unter bestimmten ökologischen Gegebenheiten den besten Kompromiss zwischen erhöhter Sicherheit gegenüber Räuberdruck einerseits und Kosten in der Effizienz der Nahrungsbeschaffung andererseits darstellt. Große Gruppen bieten zwar einen verbesserten Schutz gegenüber Prädatoren, aber gleichzeitig steigt die Nahrungskonkurrenz innerhalb der Gruppe. So sollten vor allem bei gleichmäßig verteilten kleinen Ressourcen und relativ geringem Prädationsdruck die Gruppen klein sein, um lange Wanderstrecken und Konflikte innerhalb der Gruppe zu minimieren (Janson und Goldsmith 1995).

Bei Untersuchungen der Evolution des Paarlebens gilt es also zwei wichtige Punkte zu beachten: Erstens entstehen durch bestimmte Life-History-Merkmale in manchen Taxa erleichterte Möglichkeiten zur Evolution des Paarlebens; in anderen Taxa können dagegen durch andere Life-History-Merkmale große Hürden errichtet werden. Hier sind vor allem Merkmale betroffen, welche die Fähigkeit der Männchen, Jungenfürsorge zu leisten, betreffen. Zweitens ist zwischen Selektionsfaktoren zu unterscheiden, die einerseits evolutionäre Übergänge von anderen Formen der sozialen Organisation hin zum Paarleben begünstigt haben oder andererseits neue Möglichkeiten positiv bewerten, die erst entstehen, wenn sich Paare gebildet haben. So geht man bei Säugetieren inzwischen davon aus, dass die Verteilung der Weibchen die Bildung von Paaren ursprünglich begünstigt hat; Wenn sie aber erst einmal existieren, können *mate guarding* und Schutz vor Infantizid zusätzliche stabilisierende Vorteile bieten (Kappeler und Pozzi 2019).

▪ Gruppen

Arten, bei denen drei oder mehr adulte Individuen assoziiert sind, werden als gruppenlebend bezeichnet. Innerhalb der gruppenlebenden Arten kann man in Bezug auf deren Ursachen, Stabilität und Anonymität vier übergeordnete Kategorien unterscheiden (◘ Tab. 13.1, ◘ Abb. 13.7). Gruppen können sich bilden, weil Tiere durch Wind- oder Wasserströmungen passiv an bestimmte Orte verdriftet werden, ohne dass dies mit besonderen Vorteilen verbunden ist. Ebenso können sie durch andere Außenfaktoren temporär

13

◘ **Tab. 13.1** Kategorien des Gruppenlebens

Typ	Anziehung	Mitgliedschaft	Sozialbeziehungen	Beispiel
Konglobation	Ökologisch	Temporär	Nein	Geier am Aas
Aggregation	Ökologisch	Temporär	Nein	Brutkolonien
Kolonie, Herde, Schwarm	Sozial	Permanent	Nein	Eusoziale Insekten, Säugerherden, Fischschwarm
Gesellschaft	Sozial	Permanent	Ja	Primatengruppe

Abb. 13.7 Kategorien des Gruppenlebens. Darstellung der Beispiele aus Tab. 13.1. (Geier: © Wayne Hartmann/Pixabay, Quelle Brutkolonie: Rainer Strobel, Rote Ameisen: © Myriam Zilles/Pixabay, Kattas: © ejaugsburg/Pixabay)

an einem Ort angehäuft werden (z. B. Geier an einem Aas). Diese Gruppen werden als **Konglobation** bezeichnet. Wenn es zu temporären Ansammlungen kommt, in denen sich Individuen nicht individuell kennen, handelt es sich um anonyme Zweckgemeinschaften oder **Aggregationen,** die ökologische oder soziale Ursachen haben können. Vögel, die an einer dafür besonders geeigneten Stelle brüten, und Frösche, die sich an einem Teich zur Paarung treffen, sind Beispiele für diese Ursachen. **Gruppen** im engeren Sinn sind aus sozialen Gründen permanent zusammen, aber es existieren keine individualisierten Sozialbeziehungen, da sich Individuen nicht individuell, sondern bestenfalls als Mitglieder einer Gruppe erkennen (Moffet 2012). Fischschwärme, Säugerherden und vor allem die Kolonien eusozialer Insekten gehören zu dieser Kategorie. Für Hymenopteren existiert aus historischen Gründen eine zusätzliche Klassifizierung, die Kombinationen spezifischer Merkmale der Brutpflege berücksichtigt und ursprünglich zur Charakterisierung ihrer sozialen Komplexität verwendet wurde (Tab. 13.2). Dabei unterscheidet man, ob Adulte und ihr Nachwuchs gemeinsam ein Nest bewohnen, ob kooperative Jungenaufzucht betrieben wird, ob die Fortpflanzung auf eine Königin beschränkt ist, ob spezialisierte Kasten wie Soldaten existieren und ob zwei oder mehr Generationen von adulten Individuen zusammen leben. In **Gesellschaften** findet dagegen ständig reziproke Kommunikation zwischen individuell bekannten Tieren statt. Ihre Mitglieder sind auch häufig durch Kooperation und Brutpflege charakterisiert und sie beziehen Vorteile daraus, dass sich stabile Dominanzbeziehungen etablieren können. Viele gruppenlebende Säugetiere und manche Vögel fallen in diese Kategorie.

Tab. 13.2 Soziale Klassifizierung der Hymenoptera

Kategorie	Kohabitation Eltern & Junge	Kooperative Jungenaufzucht	Reproduktive Arbeitsteilung	Kastensystem	Überlappende Adultgenerationen
Solitär	Manchmal	Nein	Nein	Nein	Nein
Subsozial	Nein	Nein	Nein	Nein	Nein
Kommunal	Ja	Nein	Nein	Nein	Nein
Quasi-sozial	Ja	Ja	Nein	Nein	Nein
Semisozial	Ja	Ja	Ja	Ja	Nein
Eusozial	Ja	Ja	Ja	Ja	Ja

Tab. 13.3 Die wichtigsten Vor- und Nachteile des Gruppenlebens

Leben in Gruppen	
Vorteile	**Nachteile**
– Verdünnungseffekt – Verwirrungseffekt – Räuberentdeckung – Geteilte Wachsamkeit – Räuberabwehr – Nahrungssuche – Ressourcenverteidigung – Informationstransfer – Energie sparen – Kooperation	– Auffälligkeit – Nahrungskonkurrenz – Größere Streifgebiete – Fortpflanzungskonkurrenz – Pathogentransfer – Verwandtenkonkurrenz

Das Leben in Gruppen hat mehrere Vorteile, die als ultimate Faktoren in verschiedenen Kombinationen zur vielfachen unabhängigen Evolution dieser Form der sozialen Organisation geführt haben (Krause und Ruxton 2002). Die elementarsten **Vorteile des Gruppenlebens** wurden im Kontext des Nahrungsverhaltens und Räubervermeidungsverhaltens bereits ausführlich besprochen (Tab. 13.3). Die wichtigsten Vorteile basieren auf unterschiedlichen Mechanismen zur Verringerung des Prädationsrisikos. Aufgrund des Verdünnungseffekts reduziert sich das individuelle Risiko, von einem Räuber ausgewählt zu werden, umgekehrt proportional zur Gruppengröße. Angreifende Räuber können auch durch die Vielzahl der potentiellen Beutetiere verwirrt werden. Mit zunehmender Gruppengröße steigt die Zahl der Augen und Ohren und damit die Wahrscheinlichkeit, einen herannahenden Räuber frühzeitig zu entdecken. Die erhöhte Gesamtwachsamkeit erlaubt es Individuen, ihre individuelle Wachsamkeit zu reduzieren und die dadurch gewonnene Zeit zum Fressen oder für soziale Aktivitäten zu nutzen. Tiere in Gruppen sind auch besser als einzelne Individuen in der Lage, sich aktiv gegen Räuber zu wehren.

Gruppen können auch Nahrung effektiver finden, erschließen oder verteidigen als einzelne Tiere sowie Informationen über die Lage von Nahrung oder geeignete Schlafplätze austauschen. Für warmblütige Tiere bieten Gruppen auch die Möglichkeit, durch die Bildung von „Kuschelgruppen" Energie bei der Wärmeproduktion zu sparen. Andere energetische Vorteile entstehen bei der koordinierten Fortbewegung in Gruppen von fliegenden oder schwimmenden Tieren aufgrund aero- bzw. hydrodynamischer Vorteile. Schließlich stellt die Gruppenbildung eine Voraussetzung dafür dar, dass Verwandte zusammenleben und miteinander kooperieren können.

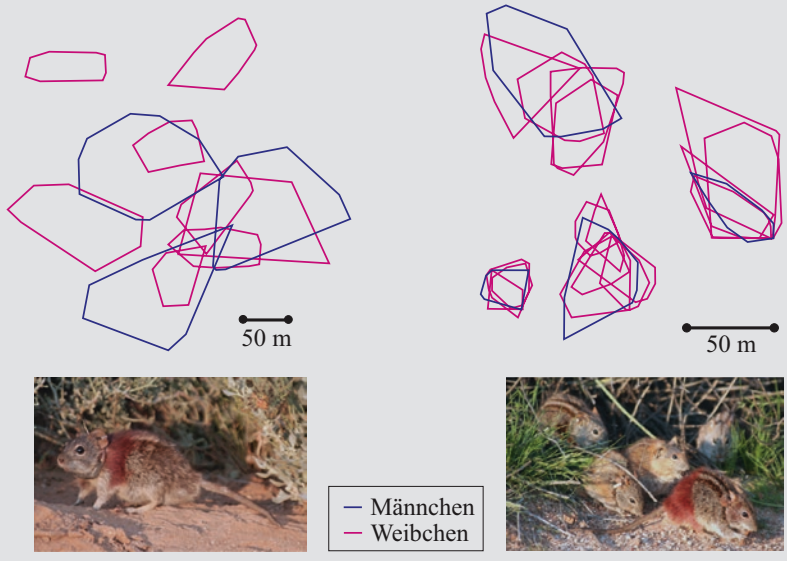
Da nicht alle Tiere in Gruppen leben, müssen diese Vorteile auch durch

verschiedene Nachteile in Schach gehalten werden. Wie labil diese Abwägung zwischen Vor- und Nachteilen des Gruppenlebens sein kann, wird von Arten verdeutlicht, die eine flexible (d. h. über die Zeit) oder variable (d. h. im Raum) soziale Organisation aufweisen (Schradin et al. 2019; ► Box 13.1). Obwohl größere Verbreitungsgebiete, die heterogene Habitate enthalten, weit verbreitet sind, stellt die soziale Organisation in der Mehrzahl der Fälle ein artspezifisches Merkmal dar, und es gibt nur wenige Arten, die solitär und/oder paarlebend und/oder gruppenlebend sind. Feinanpassungen an lokale Bedingungen erfolgen daher vor allem über Änderungen der Gruppengröße oder -zusammensetzung.

Box 13.1

Intraspezifische Variabilität in der sozialen Organisation

- **Frage:** Unterscheiden sich Populationen der afrikanischen Striemengrasmaus *(Rhabdomys pumilio)* in verschiedenen Habitaten in ihrer sozialen Organisation?
- **Hintergrund:** Soziale Flexibilität bei Nagern wurde bislang hauptsächlich beim Vergleich zwischen wilden und Gefangenschaftspopulationen beschrieben. Striemengrasmäuse bewohnen ökologisch sehr unterschiedliche Habitate im südlichen Afrika. Das sozioökologische Modell sagt für diesen Fall Unterschiede in der sozialen Organisation voraus.
- **Methode:** In zwei südafrikanischen Populationen (eine in einem Trockengebiet, die andere in feuchtem Grasland) wurden *R. pumilio* gefangen, markiert und besendert. Mit den gewonnenen Radiopeildaten wurden die Größe und Lage der einzelnen Streifgebiete bestimmt.



- **Ergebnis:** Tiere im feuchten Habitat schlafen alleine und haben große, kaum überlappende Streifgebiete *(links)*. Im trockenen Gebiet leben

Striemengrasmäuse in kleinen Gruppen, bestehend aus einem Männchen und mehreren Weibchen, die bis zu zehnmal kleinere, stark gegenseitig überlappende Streifgebiete haben *(rechts)*.

- **Schlussfolgerung:** Die beschriebenen Unterschiede in der sozialen Organisation zwischen Populationen stellen Anpassungen an unterschiedliche lokale Bedingungen in Bezug auf Nahrungsverfügbarkeit, Populationsdichte und Thermoregulation dar, die aber noch nicht im Einzelnen bestimmt sind.

(Schradin und Pillay 2005, s. auch ► www.stripedmouse.com; Quelle Striemengrasmäuse: Carsten Schradin)

In Bezug auf die **Nachteile des Gruppenlebens** sind Gruppen von mehreren Tieren vor allem auffälliger und daher für Raubfeinde leichter zu entdecken als einzelne Individuen. Außerdem ist es unvermeidbar, dass mit zunehmender Gruppengröße die Konkurrenz zwischen Gruppenmitgliedern um Nahrung und andere Ressourcen ansteigt. Weiterhin müssen mit zunehmender Gruppengröße größere Streifgebiete genutzt werden, um die Pro-Kopf-Energieaufnahmerate konstant zu halten. Längere Tageswegstrecken sind aber mit erhöhtem Energieverbrauch für die Fortbewegung und mit weniger Zeit zum Fressen verbunden, so dass diese Kosten rasch mit zunehmender Gruppengröße zunehmen. Innerhalb von Gruppen kommt es in der Regel auch zu stärkerer Konkurrenz um Fortpflanzung; vor allem weil Weibchen per Definition in Gruppen geklumpt vorkommen. Auch ist in Gruppen die Wahrscheinlichkeit, von Artgenossen Parasiten und Pathogene übertragen zu bekommen, erhöht. Schließlich kommt es in Gruppen auch unweigerlich zu Konkurrenz zwischen Verwandten, wobei die resultierenden Nachteile durch den Verwandtschaftskoeffizienten verstärkt werden, da in vielen Gruppen die Mitglieder eines Geschlechts philopatrisch sind. Obwohl die wichtigsten Vor- und Nachteile des Gruppenlebens bekannt sind, ist noch relativ wenig über die Faktoren bekannt, die evolutionäre Übergänge von solitären oder paarlebenden Vorfahren angestoßen haben (► Box 13.2).

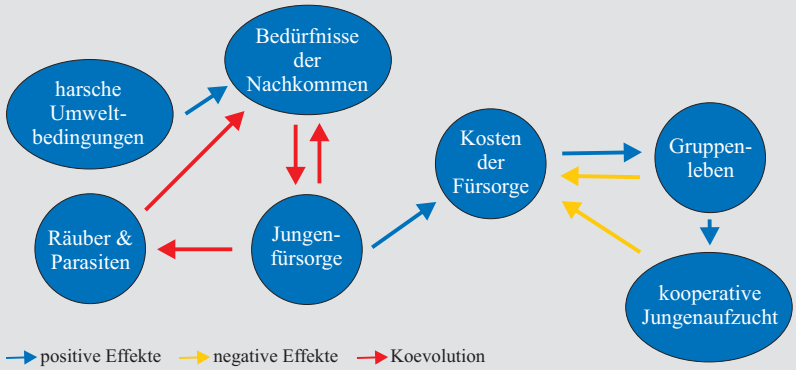
Box 13.2

Evolutionäre Ursprünge des Gruppenlebens

Das Gruppenleben ist im Laufe der Evolution vielfach unabhängig entstanden. Da die Vor- und Nachteile des Gruppenlebens aber hauptsächlich an Arten erforscht wurden, die schon seit Millionen von Generationen gruppenlebend sind, ist über notwendige und hinreichende Anfangsbedingungen zur Entstehung des Gruppenlebens noch wenig bekannt. Zudem beziehen sich existierende Studien in der Regel entweder auf Wirbellose oder Wirbeltiere, und es gibt bislang nur wenige Beispiele für eine übergreifende Integration (Rubenstein und Abbott 2017).

Bei Erklärungen der evolutionären Übergänge von solitären oder paarlebenden Vorfahren zu gruppenlebenden Arten stehen bei eusozialen Hymenopteren und Wirbeltieren mit kooperativer Jungenfürsorge die durch *inclusive fitness* erzielten Vorteile der kooperativen Brutfürsorge sowie die genetischen Konsequenzen der Monogamie

im Mittelpunkt (Boomsma 2013). Demnach verbleiben Nachkommen bei ihren Müttern oder Eltern und helfen diesen bei der Aufzucht jüngerer Geschwister. Bei Wirbellosen wird dieser Prozess als „die subsoziale Route" bezeichnet; bei Wirbeltieren als „die erweiterte Familie". Neuere Studien betonen, dass auch andere kooperative und kompetitive Beziehungen, sowohl zwischen als auch unter den Eltern und Nachkommen, existieren und sich deren relative Bedeutung zwischen ursprünglichen und abgeleiteten Arten unterscheidet (Kramer und Meunier 2019). Bei in Holz lebenden Termiten hat die Verteidigung eines gemeinsamen Nests, das gleichzeitig auch die Nahrungsquelle darstellt, dagegen eine vorrangige Rolle beim Übergang zu eusozialen Arten gespielt (Korb et al. 2012). Dieser Ansatz lässt sich für Wirbellose und Wirbeltiere erweitern und verallgemeinern: Unter bestimmten harschen Umweltbedingungen entsteht ein positiver Selektionsdruck auf Eltern, Jungenfürsorge zu leisten, der verstärkt wird, wenn die Nachkommen für Räuber und Parasiten besonders anfällig sind. Die dadurch immer größer werdenden Kosten der Jungenfürsorge können dadurch reduziert werden, dass sich mehrere Weibchen in einem gemeinsamen Nest fortpflanzen oder andere Artgenossen sich an den Kosten der Jungenfürsorge beteiligen und so durch ökologische Faktoren die Entstehung von Gruppen angestoßen und durch Mutualismus oder Kooperation vorangetrieben wird (Socias-Martinez und Kappeler 2019).



Eine elegante Möglichkeit, den Trade-off zwischen Vor- und Nachteilen des Gruppenlebens zu lösen, besteht darin, gemischte Gruppen mit Mitgliedern anderer Arten *(mixed-species groups)* zu bilden. Aufgrund der unterschiedlichen nahrungsökologischen Einnischung werden dadurch vor allem die zusätzlichen Kosten der Nahrungskonkurrenz kontrolliert, wohingegen die Vorteile des erhöhten Prädationsschutzes in den so vergrößerten Gruppen uneingeschränkt wahrgenommen werden können. Zudem bringen die beteiligten Arten zumeist spezifische Anpassungen und Fertigkeiten zur Prädationsvermeidung mit, so dass der gemeinsame Vorteil aus der Assoziation über die passiven Effekte der Erhöhung der Gruppengröße hinausgehen (Heymann und Buchanan-Smith 2000). Die Bildung von Gruppen mit Mitgliedern aus mehr als zwei Arten findet sich u. a. bei Fischen, Vögeln und Säugetieren.

Eine weitere Möglichkeit, die Vor- und Nachteile des Gruppenlebens flexibel anzupassen, besteht in der Ausbildung

einer sozialen Organisationsform, die als **Fission-Fusion-Gesellschaft** bezeichnet wird. Hier existiert eine Menge an Individuen, die eine abgegrenzte soziale Einheit bilden, die aber selten bis nie alle gleichzeitig am selben Ort anzutreffen sind. Vielmehr bilden sie zwei oder mehr Untergruppen mit wechselnder Zusammensetzung, die kurzfristig zusammen sind, sich dann mit einer anderen Untergruppe vereinigen, um sich dann wieder in neue Untergruppen aufzuspalten. Arten mit dieser dynamischen Organisationsform, die sich unter anderem bei Fischen, Primaten, Delphinen, Elefanten, Fledermäusen und Hyänen findet, unterscheiden sich also in Bezug auf ihre räumliche Kohäsion von Arten, die in kompakteren, kohäsiven Gruppen leben (Aureli et al. 2008). Diese Organisationsform ermöglicht es den betreffenden Tieren also, sich flexibel an sich ändernde Umweltbedingungen anzupassen, z. B. wenn sich das Prädationsrisiko ändert (Kelley et al. 2011). Da eine Fission-Fusion-Dynamik auch durch Selbstorganisationprozesse von Individuen mit ähnlichen Bedürfnissen und Motivationen entstehen kann (Couzin 2006), werden dafür keine besonderen kognitiven Fähigkeiten benötigt.

Schließlich gibt es auch Formen sozialer Organisation, die dadurch charakterisiert sind, dass basale soziale Einheit zusätzlich in eine oder mehrere übergeordnete Strukturen eingebunden sind *(multilevel societies)*. Hier sind die basalen sozialen Einheiten kohäsiv und koordinieren ihre tagtäglichen Aktivitäten miteinander. Häufig bestehen diese Grundeinheiten aus einem adulten Männchen und mehreren Weibchen nebst ihrem Nachwuchs. Allerdings entsteht durch regelmäßige Assoziation und/oder Interaktionen eine übergeordnete Organisationsstruktur, die eine oder mehrere Ebenen umfassen kann. So können möglicherweise Vorteile von größeren Gruppen wahrgenommen werden, ohne ständig die damit verbundenen Kosten tragen zu müssen. Auf der obersten Ebene kann so eine Gesellschaft mehrere Hundert Tiere umfassen. Neben mehreren Altweltprimaten, darunter Mantelpaviane *(Papio hamadryas)* und Gorillas, existieren Gesellschaften mit mehreren Ebenen auch bei Elefanten, Zebras und Pottwalen *(Physeter macrocephalus)* (Morrison et al. 2019).

Bei manchen Arten, wie afrikanischen Elefanten (Wittemeyer et al. 2005) und Bechsteinfledermäusen (*Myotis bechsteinii,* Kerth et al. 2011), ist eine Fission-Fusion-Gesellschaft zusätzlich in mehrere Ebenen gegliedert. Neben einigen Huftieren findet sich die vielleicht komplexeste soziale Organisation bei Giraffen *(Giraffa camelopardalis)*. Sie vereinigen Fission-Fusion-Dynamik mit einer Multi-Level-Organisation, wobei zusätzlich die Geschlechter getrennt leben (s. unten: „sexuelle Segregation"). Einzelne Giraffen, die angetroffen werden, sind in mehr als 80 % der Fälle Männchen, aber Männchen bilden auch mit nichtzufälligen anderen Männchen sogenannte Cliquen, oder sie sind temporär mit wechselnden Kleingruppen von Weibchen assoziiert. Weibchen sind seltener alleine, sondern bilden kleine Gruppen aus durchschnittlich fünf Individuen mit wechselnder Zusammensetzung. Allerdings interagieren Weibchen am häufigsten mit Weibchen, die in ihrer Nähe leben. Diese Weibchencliquen interagieren gelegentlich auch mit Mitgliedern benachbarter Cliquen, die zusammen eine „Untergesellschaft" bilden, welche wiederum diskrete Gesellschaften bilden, die sozial nicht komplett, aber sehr deutlich voneinander abgegrenzt sind (◘ Abb. 13.8, Vander Waal et al. 2014).

Gruppengröße Vor dem Hintergrund der verschiedenen Vor- und Nachteile des Gruppenlebens stellt sich bei gruppenlebenden Tieren die Frage nach der **optimalen Gruppengröße,** bei der die Differenz zwischen Vor- und Nachteilen

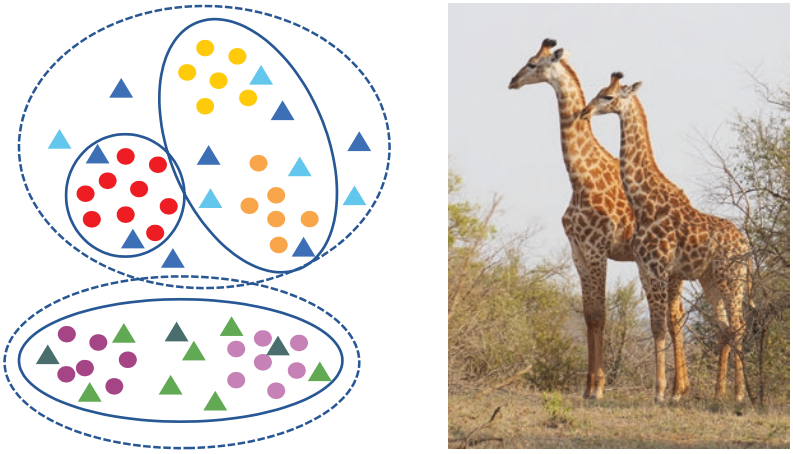


Abb. 13.8 Soziale Organisation von Giraffen. Weibchen (●) bilden Cliquen *(selbe Farbe)*, innerhalb derer sie temporäre Gruppen wechselnder Zusammensetzung bilden. Mitglieder mancher Cliquen interagieren zudem überzufällig häufig miteinander und können als Untergesellschaften (—) identifiziert werden. Eine oder mehrere Untergesellschaften bilden eine Gesellschaft (---). Männchen (▲) weisen dieselbe hierarchische Struktur auf, aber Mitglieder ihrer Cliquen sind räumlich nicht benachbart. (Giraffen: © hbieser/Pixabay)

maximal ist (Pulliam und Caraco 1984). Bei unterschiedlicher Bedeutung einzelner Faktoren ist anzunehmen, dass die Gruppengröße an das lokale Verhältnis von Vor- und Nachteilen angepasst wird. Veränderungen in der Gruppengröße und -zusammensetzung sind proximat auf vier Faktoren zurückzuführen: Gruppen können durch Geburt und Immigration vergrößert sowie durch Tod und Emigration verkleinert werden. In den meisten Fällen, d. h. wenn es sich nicht um sehr kurzlebige Assoziationen handelt, können diese Faktoren als demographische Variablen über definierte Zeiträume gemessen werden. Bei Immigration und Emigration handelt es sich um Verhaltensmerkmale, die weiter unten separat besprochen werden.

Zu den ultimaten Determinanten der Gruppengröße gehören mehrere ökologische und soziale Faktoren (Abb. 13.9), die teilweise als Trade-offs miteinander interagieren, so dass empirisch kaum einheitliche Effekte erkennbar sind. Aus Sicht ökologischer Zwänge (*Ecological-Constraints*-Hypothese) sollte die zeitliche und räumliche Verteilung von Ressourcen einen wichtigen Einfluss auf die Gruppengröße haben, da sie sowohl die Anzahl der Individuen, die eine Ressource gleichzeitig nutzen können, als auch die energetischen Kosten der Nahrungssuche beeinflussen. Im dadurch festgelegten Korridor an möglichen Gruppengrößen sollte sowohl das Risiko der Parasitenübertragung (Rifkin et al. 2012) als auch die Vorteile aus der Reduktion des Prädationsrisikos mit der Gruppengröße zunehmen. Allerdings existiert auch ein Trade-off mit einem sozialen Faktor: der Erfolg in der Konkurrenz zwischen Gruppen ist nämlich zumeist positiv mit der Gruppengröße korreliert (Koch et al. 2016). Von daher sollten Tiere in Gruppen intermediärer Größe die höchste durchschnittliche Fitness erzielen (*Optimal-Group-Size*-Hypothese). Bei in Kolonien brütenden Vögel gibt es ebenfalls zum Teil riesige Schwankungen in der Koloniegröße, die zusätzlich von Tradition beeinflusst wird, da viele Vögel zum Brüten in die Kolonie zurückkehren, in der sie selbst geschlüpft sind (Brown 2016).

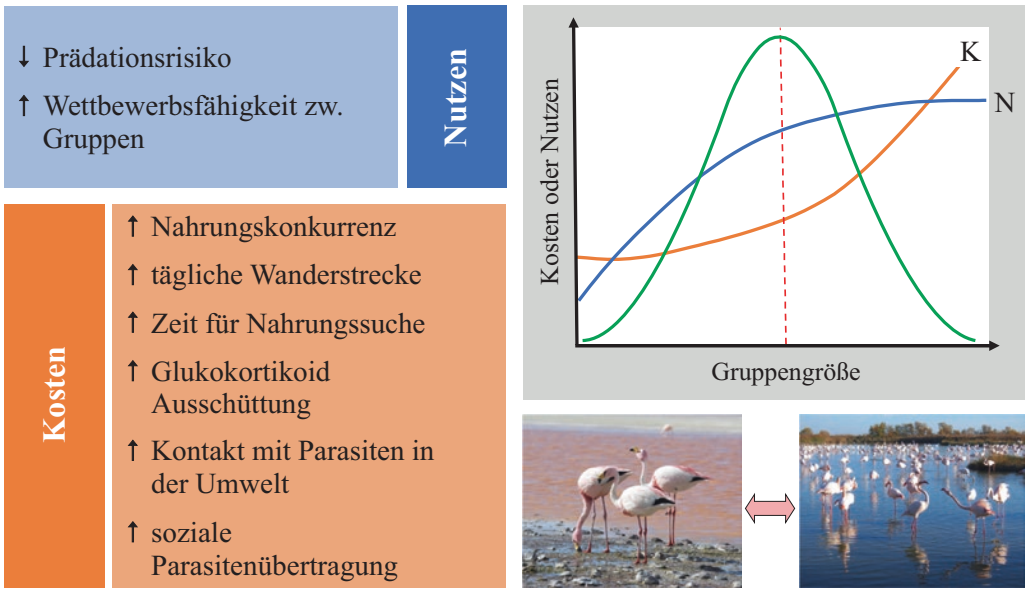


Abb. 13.9 Optimale Gruppengröße. Kosten und Nutzen des Gruppenlebens ändern sich mit der Gruppengröße und sollten zu einer intermediären optimalen Größe führen. (Flamingos *links:* © alessandropbecker/Pixabay, *rechts:* © gayulo/Pixabay)

Die **Fitnesskonsequenzen** unterschiedlicher Gruppengrößen werden zumeist in indirekte Weise abgeschätzt. So nimmt beispielsweise die individuelle Fortpflanzungsrate von Weibchen in größeren Gruppen ab, da sie eine verzögerte sexuelle Reifung, längere Zwischengeburtenintervalle, eine reduzierte Fertilität und höhere Jungensterblichkeit haben (Borries et al. 2008). Auch die durchschnittliche täglich zurückgelegte Wegstrecke oder individuelle Glukokortikoid-Ausschüttung wird zur Abschätzung indirekter Fitnesskosten herangezogen (Rudolph et al. 2019). Andererseits kann die Überlebenswahrscheinlichkeit in größeren Gruppen erhöht sein (Clutton-Brock et al. 1999), woraus man schließen kann, dass die untere Gruppengröße durch die Räubervermeidung und die obere Gruppengröße durch die Intensität der gruppeninternen Nahrungskonkurrenz bestimmt wird.

Modelle der optimalen Gruppengröße, die nur die Zahl der Individuen berücksichtigen, sind aber zu vereinfachend, da es **Unterschiede zwischen Gruppenmitgliedern** gibt, die individuelle Vorstellungen über die optimale Gruppengröße beeinflussen sollten. Solche Unterschiede bestehen in Bezug auf Geschlecht, Alter, Fortpflanzungszustand, Verwandtschaftsgrad und Dominanzstatus. So gelingt es beispielsweise dominanten Tieren, ihren Zugang zu Ressourcen, ihren Fortpflanzungserfolg oder ihre Sicherheit auf Kosten der subordinaten Gruppenmitglieder zu erhöhen. Die Kosten und Nutzen der Gruppenmitgliedschaft unterscheiden sich deshalb beispielsweise für dominante und subordinate Tiere, und es sollte einen Interessenskonflikt zwischen ihnen über die Größe und Zusammensetzung der Gruppe geben. Hier bieten die Möglichkeiten der Zu- und Abwanderung die effektivste Methode, die Gruppengröße zu verändern. Bei manchen Arten kommt es auch zu Vertreibungen von einzelnen Individuen (Kappeler und Fichtel 2012). Es ist also eher unwahrscheinlich, dass Tiere tatsächlich

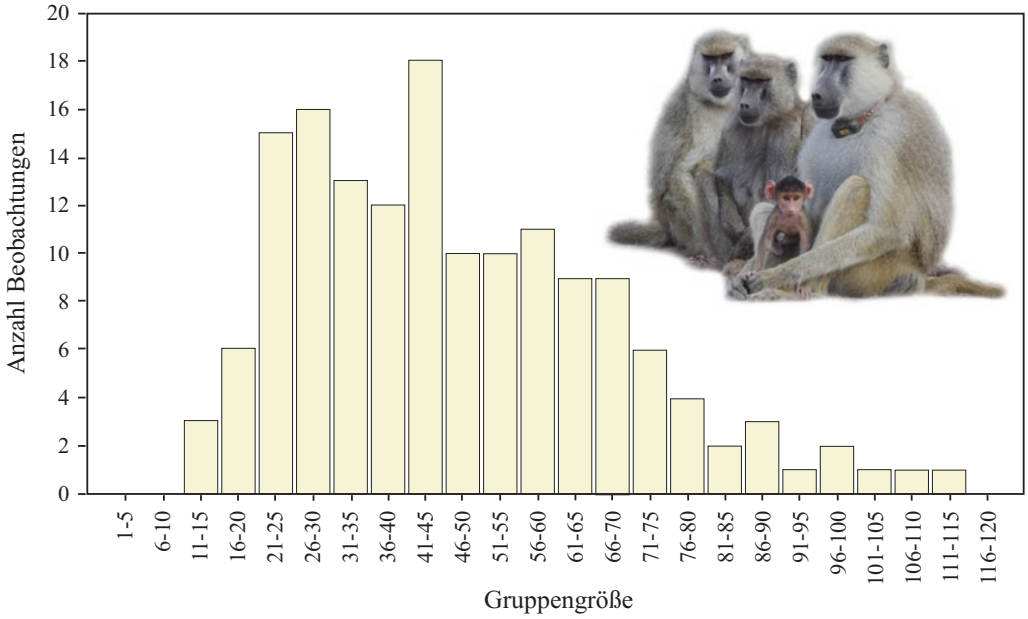


Abb. 13.10 Variation in der Gruppengröße. Wie in diesem Beispiel von Savannenpavianen kann die Gruppengröße durchaus um den Faktor 10 variieren. (Nach Markham und Gesquiere 2017). (Quelle Savannenpaviane: Elizabeth Archie)

in Gruppen optimaler Größe leben, da die Vorstellung von Optimalität zwischen Individuen variiert und Gruppen eigentlich optimaler Größe nicht stabil sind, weil sie für Immigranten attraktiv sind. Daher variieren Gruppen massiv in ihrer Größe (Abb. 13.10).

Gruppenzusammensetzung Die sexuellen Strategien von Männchen und Weibchen können ebenfalls einen Einfluss auf die Zusammensetzung einer Gruppe haben. Männchen in bisexuellen Gruppen sollten daran interessiert sein, den Zugang zu Weibchen mit möglichst wenigen Rivalen teilen zu müssen (► Abschn. 9.3). Männchen, die eine Gruppe von Weibchen monopolisieren, können mit einem höheren Fortpflanzungserfolg rechnen, als wenn sie den Zugang zu diesen Weibchen mit Rivalen teilen müssen. Die Frage, ob eine Gruppe ein oder mehrere Männchen enthält, ist daher von grundlegender Bedeutung für die Fortpflanzungsstrategien beider Geschlechter (Carnes et al. 2011). Die Zahl der Weibchen in Gruppen mit einem Männchen ist variabel; im Durchschnitt können es bei Primaten bis zu sechs sein, in Einzelfällen aber auch mehr. Solche **Haremsgruppen** finden sich unter anderem auch bei manchen Fledermäusen und Unpaarhufern. Auch wenn keine Monopolisierung durch ein Männchen stattfindet, ist aufgrund der letalen Konsequenzen der Konkurrenz zwischen Männchen das sekundäre Geschlechterverhältnis vieler Gruppen zu Gunsten der Weibchen verschoben (Kappeler 2017).

Weibchen könnten aber ein Interesse daran haben, mehr Männchen in der Gruppe zu haben, als für die Männchen optimal ist; d. h., es besteht ein sexueller Konflikt (► Abschn. 8.4). Das wäre zu erwarten, weil Weibchen so mehr Auswahl bei der Partnerwahl haben und weil

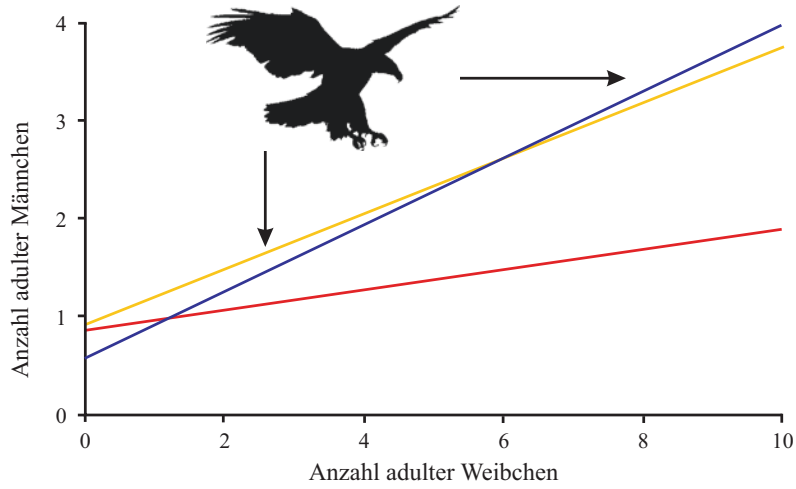


Abb. 13.11 Gruppenzusammensetzung von arborealen Primaten. Regressionsgeraden für die Beziehung zwischen der Zahl der Weibchen und Männchen pro Gruppe. Asiatische Langurengruppen *(rot)*, die keinen affenfressenden Adlern ausgesetzt sind, enthalten im Durchschnitt ein Männchen weniger als Colobus- *(blau)* und Brüllaffengruppen *(gelb)*. (Adler: © Gaëtan GUINÉ/Pixabay)

sie ihnen als mögliche Koalitionspartner, als Helfer bei der Jungenaufzucht oder als zusätzliche Wachposten bei der Räuberentdeckung nützlich sein können. Bei eigentlich paarlebenden Heckenbraunellen *(Prunella modularis)* haben die Weibchen beispielsweise ein Interesse an einem zusätzlichen Männchen, das sich an der Jungenfürsorge beteiligt, wohingegen Männchen ein zusätzliches Weibchen bevorzugen, mit dem sie eine zweite Brut beginnen können (Davies 1985). Als Ergebnis dieses Konflikts finden sich bei Heckenbraunellen sowohl Paare, Trios mit zwei Männchen oder Weibchen als auch Gruppen aus zwei Paaren (s. auch Abb. 13.3).

Bei Primaten scheinen Weibchen diesen Konflikt häufig zu gewinnen. Van Schaik und Hörstermann (1994; Abb. 13.11) verglichen die Gruppenzusammensetzung von asiatischen Schlankaffen, afrikanischen Stummelaffen und südamerikanischen Brüllaffen, allesamt ähnlich große Blattfresser, die in Gruppen aus fünf bis zehn Tieren mit mehreren Männchen und Weibchen leben. Basierend auf Hinweisen, dass Männchen bessere Wachposten sind, sagten sie voraus, dass Weibchen daran interessiert sein sollten, bei stärkerem Räuberdruck mehrere Männchen in der Gruppe zu haben. In Asien, wo keine affenfressenden Adler vorkommen, enthalten die Gruppen im Durchschnitt tatsächlich ein Männchen weniger als in Südamerika und in den Teilen Afrikas, in denen solche Adler vorkommen. In verschiedenen Taxa werden also von beiden Geschlechtern unterschiedliche Faktoren bei der Findung ihrer Interessen bewertet, und Männchen und Weibchen können diese Interessen unterschiedlich gut durchsetzen.

In manchen Fällen existieren Gruppen, die nur Mitglieder eines Geschlechts enthalten. In Arten, in denen Männchen Gruppen von Weibchen monopolisieren, schließen sich junge Männchen und solche ohne Zugang zu Weibchen oder Territorien zu **Junggesellengruppen** *(bachelor groups)* zusammen. Diese Gruppen bilden sich vorwiegend zur Verringerung des Prädationsrisikos und sind durch gegenseitige Toleranz

Abb. 13.12 Springböcke *(Antidorcas marsupialis)* leben in getrenntgeschlechtlichen Herden, die sich zu saisonalen Wanderungen zusammenschließen und dann Aggregationen von Tausenden von Individuen bilden. (Quelle: Peter Kappeler)

gekennzeichnet, die sich deutlich von der intensiven Konkurrenz zwischen Männchen unterscheidet, die ausbricht, wenn einer der Junggesellen den gestürzten Haremshalter ablösen will.

Bei vielen Huftieren, aber auch bei einigen anderen Säugetieren, Vögeln und Fischen bilden die Geschlechter mit Ausnahme der Paarungszeit getrennte Gruppen (Abb. 13.12). Die Ursachen dieser **sexuellen Segregation** sind noch wenig verstanden und unterscheiden sich vermutlich zwischen Arten. Diese Arten sind aber interessant, weil sie aufzeigen, dass Männchen und Weibchen aus unterschiedlichen Gründen (getrennte) Gruppen bilden können (Schneider und Kappeler 2016). Erklärungen für Ungulaten fokussieren auf deren sexuellen Dimorphismus. Demnach unterscheiden sich die größeren Männchen von den Weibchen in Bezug auf ihr Prädationsrisiko und ihren Nahrungsbedarf, so dass die Geschlechter getrennte Mikrohabitate bevorzugen, um so ihren unterschiedlichen Aktivitätsbudgets nachzukommen (Ruckstuhl und Neuhaus 2002).

13.2.3 Abwanderung und Philopatrie

Natürliche Populationen sind in der Regel in diskrete soziale Untereinheiten organisiert. Für Individuen kann es aus ökologischen oder sozialen Gründen vorteilhaft oder notwendig sein, zwischen Untereinheiten zu wandern. Neben der Abwanderung vom Geburtsort *(natal dispersal)* können anschließend weitere Wanderungen *(secondary dispersal)* erfolgen. Da sowohl Abwanderung als auch der Verbleib im Geburtsgebiet **(Philopatrie)** mit Vor- und Nachteilen behaftet sind, hat die Entscheidung, zu bleiben oder zu wandern, nachhaltige Konsequenzen für den individuellen Überlebens- und Fortpflanzungserfolg. Ein Verständnis der

ultimaten Ursachen von Philopatrie und Abwanderung ist daher grundlegend für die Analyse von Sozialsystemen. Da Inzuchtvermeidung und Konkurrenz bzw. Kooperation mit Verwandten wichtige Komponenten der Vor- und Nachteile beider Strategien darstellen, kommt der Fähigkeit der Verwandtenerkennung in diesem Zusammenhang eine wichtige proximate Bedeutung zu (Perrin und Lehmann 2001).

Philopatrie ist aus mehreren Gründen vorteilhaft. Tiere, die in ihrem Geburtsgebiet verbleiben, befinden sich in vertrautem Gebiet mit bekannten Fress-, Schutz- und Schlafplätzen. Sie erhöhen auch die Größe ihrer Geburtsgruppe und profitieren von allen Vorteilen des Lebens in größeren Gruppen. Philopatrische Individuen können gegebenenfalls auch das elterliche Territorium erben, und sie können mit Verwandten interagieren, wodurch sie im Fall von kooperativen Verhaltensweisen auch ihre inklusive Fitness erhöhen. Philopatrie erhöht aber auch das Inzuchtrisiko (Perrin und Mazalov 1999). Außerdem ist Konkurrenz um Ressourcen oder Paarungspartner mit Verwandten unausweichlich (Perrin und Lehmann 2001), so dass Aggression durch Eltern oder andere Residente manchmal eine proximate Ursache des Abwanderns darstellt.

Natale und sekundäre **Abwanderungen** sind mit offensichtlichen Risiken und Nachteilen verbunden. Bei der Wanderung wird zusätzliche Energie verbraucht und in unbekanntem Terrain kann es schwierig sein, Nahrung, Wasser und Schutzplätze zu finden. Allein wandernde Tiere haben ein erhöhtes Risiko, Räubern zum Opfer zu fallen, und sie können bei der Immigration mit Aggression und Verletzungen rechnen. Manche Tiere verzögern daher ihre Emigration *(delayed dispersal)*, bis sie in guter körperlicher Verfassung sind oder bis andere (verwandte) Individuen sie begleiten. Durch Abwanderung können aber auch die Risiken und Kosten der Inzucht vermieden werden, und es ist möglich, in Gruppen oder Gebiete mit zahlreicheren Paarungsgelegenheiten oder besseren Ressourcen zu wechseln.

Bei den meisten Tierarten ist die Entscheidung, philopatrisch zu sein oder abzuwandern, an das **Geschlecht** gekoppelt, wobei die Abwanderungsdistanz von Körpergröße und ökologischer Spezialisierung abhängt (Stevens et al. 2014). Bei Vögeln sind Männchen in der Regel philopatrisch, wohingegen Männchen bei den meisten Säugetieren das abwandernde Geschlecht sind (Greenwood 1980). Diese Geschlechtsunterschiede werden letztendlich mit dem jeweils dominierenden Paarungssystem in Verbindung gebracht. Die meisten Vögel sind paarlebend und territorial, so dass Männchen Vorteile aus der Übernahme eines elterlichen Territoriums beziehen oder es einfacher ist, in einem bekannten Gebiet ein eigenes Territorium zu etablieren. Ökologische Faktoren, wie die Sättigung eines Habitats mit Territorien, können außerdem die Kosten des Abwanderns erhöhen. Bei Arten mit kooperativer Jungenfürsorge wird zudem angenommen, dass Männchen, die bleiben und helfen, dadurch zusätzliche Vorteile der Philopatrie erfahren (Green und Hatchwell 2018). Wenn Männchen erst einmal philopatrisch sind, werden Weibchen gezwungen abzuwandern, um Inzucht zu vermeiden, und sie könnten zusätzlich dadurch profitieren, dass sie so mehrere Männchen begutachten können, bevor sie sich für einen Territoriumsbesitzer entscheiden.

Bei der Mehrzahl der Säugetiere existiert dagegen weibliche Philopatrie in Kombination mit männlicher Emigration (Clutton-Brock und Lukas 2012; ◘ Tab. 13.4). Die meisten Säugetiere besitzen zudem ein polygynes Paarungssystem, welches dadurch charakterisiert ist, dass der Fortpflanzungserfolg der Männchen durch den Zugang zu paarungsbereiten Weibchen limitiert ist und dass Männchen sich nicht direkt an der Jungenaufzucht beteiligen. Im Laufe der Evolution

Tab. 13.4 Ausschlaggebende Vor- und Nachteile der Philopatrie und des Abwanderns für die Mehrzahl der männlichen und weiblichen Säugetiere

	Weibchen		Männchen	
	Bleiben	**Abwandern**	**Bleiben**	**Abwandern**
Kosten		Prädation Aggression	Inzucht Fortpflanzungskonkurrenz	Prädation Aggression
Vorteile	Effiziente Ressourcennutzung			Mehr Fortpflanzungsgelegenheiten

haben daher solche Männchen die meisten Nachkommen und Gene hinterlassen, die befruchtete Weibchen verlassen und sich auf die Suche nach weiteren Paarungspartnerinnen begeben. Weil Weibchen keine Hilfe bei der Jungenaufzucht erwarten können und ihr momentaner Fortpflanzungserfolg nicht durch zusätzliche Paarungen erhöht werden kann, ist der Fortpflanzungserfolg der Weibchen primär durch Zugang zu Nahrungsressourcen, deren Energie in Schwangerschaft und Laktation investiert wird, begrenzt. Da die Effizienz der Nahrungssuche und -aufnahme durch Vertrautheit mit einem Gebiet erhöht werden sollte, wird angenommen, dass Weibchen einen größeren Vorteil durch das Verbleiben in einem vertrauten Gebiet erfahren als Männchen. Sobald es einen kleinen Anfangsvorteil für weibliche Philopatrie gibt, kann er dadurch verstärkt werden, dass miteinander verwandte Weibchen gemeinsam Ressourcen gegen Nachbargruppen verteidigen (Wrangham 1980).

Obwohl es für Männchen auch vorteilhaft sein könnte, in einem ihnen vertrauten Gebiet zu bleiben, können sie durch Umherwandern mehr potentiellen Paarungspartnerinnen begegnen. Diese Abwanderungstendenz der Männchen wird weiterhin dadurch verstärkt, dass Männchen aufgrund der intensiven Fortpflanzungskonkurrenz aus einer Gruppe vertrieben werden und daher mehrmals im Leben die soziale Einheit wechseln. Sobald dieser Geschlechtsunterschied im Migrationsverhalten tendenziell etabliert ist, wird männliches Abwanderungsverhalten auch durch die Inzestvermeidung residenter Weibchen in der Geburtsgruppe gefördert (Höner et al. 2007). Das für Säugetiere typische Muster der weiblichen Philopatrie und männlichen Abwanderung kann also dadurch erklärt werden, dass Weibchen relativ höhere Vorteile des Bleibens und Männchen relativ höhere Vorteile des Abwanderns haben (Matthison et al. 2019). Die Kosten der Emigration sind vermutlich für beide Geschlechter ähnlich.

Können die Faktoren in dieser Kosten-Nutzen-Analyse auch den seltenen, umgekehrten Fall männlicher Philopatrie und weiblicher Emigration bei Säugetieren erklären? Bei äthiopischen Wölfen *(Canis simensis)* sind Männchen beispielsweise philopatrisch, weil Habitatsättigung ihr Abwandern verhindert (Sillero-Zubiri et al. 1996). Männchen können auch philopatrisch sein, weil sie wichtige Ressourcen verteidigen, um damit Weibchen anzulocken (Nagy et al. 2007). Die wichtigsten Nahrungsressourcen der betreffenden Arten sind von einer solchen Qualität oder so in Raum und Zeit verteilt, dass deren gemeinsame Verteidigung nicht möglich oder nicht ökonomisch ist, so dass die typischen Vorteile der weiblichen Philopatrie reduziert sind. Außerdem kann lokale Ressourcenkonkurrenz mit der Mutter die Abwanderung von Töchtern fördern (Le Galliard et al. 2006). Weibchen können unter bestimmten Bedingungen auch abwandern, um Konkurrenz um Ressourcen mit residenten Verwandten zu vermeiden, oder um sich einem Männchen

anzuschließen, das sie effizient vor fremden, potentiell infantizidalen Männchen schützen kann. Schließlich wandern junge Weibchen auch ab, um Inzucht mit ihren Vätern zu vermeiden, wenn dominante Männchen eine lange Residenzzeit haben (Dechmann et al. 2007).

13.3 Paarungssysteme

Arten und Populationen unterscheiden sich darin, wie adulte Männchen und Weibchen Zugang zu Geschlechtspartnern erlangen, mit wie vielen Mitgliedern des anderen Geschlechts sie sich pro Fortpflanzungszyklus verpaaren und wie die Qualität und Dauer zwischengeschlechtlicher Beziehungen sind. Diese Variabilität lässt sich kategorisieren und als unterschiedliche Paarungssysteme beschreiben. Deren Unterteilung erfolgt anhand von Geschlechtsunterschieden in der Varianz des Reproduktionserfolgs, wobei die Varianz die durchschnittliche Abweichung vom Mittelwert beschreibt. Tatsächlicher Fortpflanzungserfolg lässt sich aber nur mit relativ aufwändigen genetischen Methoden bestimmen, so dass die Einteilung meist nach Verhaltensbeobachtungen des „Wer-mit-wem-wie-oft?" erfolgt. Kategorien der sozialen Organisation schränken dabei zwar die jeweils möglichen Paarungssysteme ein (z. B. ist Monogamie bei gruppenlebenden Arten unwahrscheinlich; aber s. Pardo et al. 2016), dafür bei paarlebenden Arten sehr wahrscheinlich, doch es gibt keine automatischen 1:1-Beziehungen, so dass diese beiden Komponenten eines Sozialsystems klar getrennt werden sollten (Kappeler 2019).

13.3.1 Diversität der Paarungssysteme

Die Vielfalt der Paarungssysteme kann in vier Kategorien eingeteilt werden: Monogamie, Polyandrie, Polygynie und Polygynandrie (◘ Tab. 13.5). Die nichtmonogamen Paarungssysteme werden auch als Polygamie zusammengefasst. Diese Klassifizierungen basieren auf der Anzahl der Geschlechtspartner, berücksichtigen aber oftmals nur die Perspektive eines Geschlechts (in der Regel die männliche). Wenn aber beispielsweise ein Meisen-Weibchen außer mit ihrem sozialen Partner auch noch mit einem benachbarten, ebenfalls verpaarten Männchen kopuliert, handelt es sich aus Sicht des Weibchens um Polyandrie, aus Sicht des ersten Männchens um Monogamie und aus Sicht des Nachbarn um Polygynie. Diese Kategorien repräsentieren daher das jeweils häufigste Muster innerhalb eines Geschlechts und kaschieren demzufolge die interindividuelle Variabilität aufgrund des schwelenden sexuellen Konflikts über die Art des bevorzugten Paarungssystems (► Abschn. 9.6).

◘ **Tab. 13.5** Definition der grundlegenden Kategorien von Paarungssystemen über die Anzahl der Partner von Männchen und Weibchen

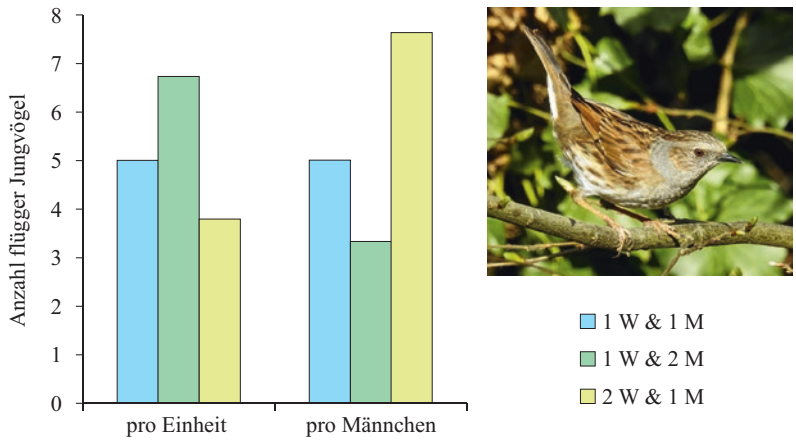
Paarungssystem	Anzahl Paarungspartner	
	von Männchen	von Weibchen
Monogamie	1	1
Polyandrie	1	>1
Polygynie	>1	1
Polygynandrie	>1	>1

(1) Monogamie Ein Männchen und ein Weibchen bilden eine exklusive Fortpflanzungseinheit für einen oder mehrere Fortpflanzungszyklen. Wenn sich Paare nur für jeweils einen Fortpflanzungszyklus bilden und danach ein Partnerwechsel stattfindet, handelt es sich um serielle Monogamie. Da beide Geschlechter identischen Fortpflanzungserfolg haben, unterscheiden sie sich nicht in der Varianz ihres Fortpflanzungserfolgs. Aufgrund der

in den meisten Fällen höheren potentiellen Fortpflanzungsraten der Männchen ist Monogamie nur zu erwarten, wenn der Fortpflanzungserfolg beider Geschlechter mit diesem Paarungssystem am höchsten ist oder wenn Polygamie durch verschiedene Zwänge verhindert wird. Trotzdem existieren monogame Arten in allen großen Tiergruppen (Mock und Fujioka 1990); bei Vögeln ist Monogamie das häufigste Paarungssystem.

Die ultimaten und proximaten Ursachen von Monogamie sind im Wesentlichen mit denen des Paarlebens identisch (► Abschn. 13.2). Die Möglichkeit bzw. Notwendigkeit **biparentaler Jungenfürsorge** stellt die Erklärung für Monogamie bei der Mehrzahl der Arten, insbesondere bei Vögeln dar, aber auch bei manchen Fischen (DeWoody et al. 2000) und Säugetieren (Gubernick und Teferi 2000) ist dies die entscheidende Ursache. Die tatsächliche Bedeutung des männlichen Beitrags zur Jungenfürsorge konnte bei Heckenbraunellen aufgrund der bei dieser Art natürlichen Variabilität im Paarungssystem quantifiziert werden (◘ Abb. 13.13). Monogame Paare zogen im Durchschnitt 5,0 Junge auf. Mit der Hilfe zweier Männchen konnten polyandrische Weibchen im Durchschnitt mehr Junge aufziehen; der durchschnittliche Fortpflanzungserfolg der beiden Männchen lag aber unter dem ihrer monogamen Artgenossen. Genau umgekehrt war die Situation bei polygynen Gruppen. Trotz der Bedeutung der väterlichen Fürsorge existiert bei Vögeln daher auch ein sexueller Konflikt über die Maximierung des individuellen Fortpflanzungserfolgs.

Bei Säugetieren können Männchen neben direkter Beteiligung an der Jungenfürsorge auch zum erfolgreichen Überleben ihres Nachwuchses beitragen, indem sie ihn vor **Infantizid** schützen (van Schaik und Kappeler 1997). Monogamie existiert aber auch in Arten ohne väterliche Fürsorge und ist in diesen Fällen oft das Ergebnis zu hoher **Kosten der Polygynie.** Diese Kosten treten dann auf, wenn die Verteilung rezeptiver Weibchen in Raum und Zeit Männchen dazu zwingt, sich auf ein Weibchen zu beschränken. In diesen Fällen ist es für Männchen vorteilhaft, ein Weibchen permanent zu bewachen, um so ein Mindestmaß an Fortpflanzungserfolg zu sichern. Bei manchen Arten ist es für Männchen aber schwierig, rezeptive Weibchen zu bewachen, so dass es zu einem hohen Anteil Fremdvaterschaften kommen kann (► Box 13.3).

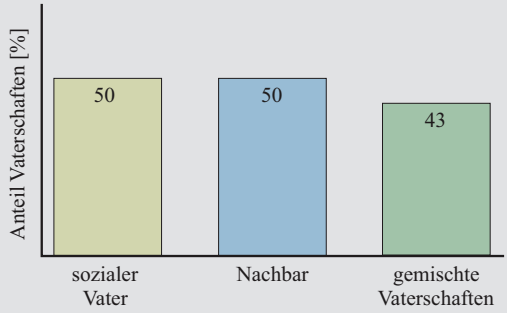


◘ **Abb. 13.13** Intraspezifische Variation im Paarungssystem und sexueller Konflikt bei Heckenbraunellen *(Prunella modularis)*. Bei verschiedenen Zusammensetzungen der Fortpflanzungseinheiten variiert der durchschnittliche Fortpflanzungserfolg beider Geschlechter. (Nach Davies und Houston 1986; Heckenbraunelle: © Kathy Büscher/Pixabay)

Box 13.3

Monogamie und Extra-Pair-Vaterschaft

- **Frage:** Gibt es bei paarlebenden Spitzhörnchen Vaterschaften durch fremde Männchen?
- **Hintergrund:** Monogamie ist bei Säugetieren selten (ca. 5 % der Arten). Spitzhörnchen *(Scandentia)* sind in dieser Hinsicht außergewöhnlich, da alle Mitglieder dieser Ordnung paarlebend sind. Bislang gab es keine genetischen Vaterschaftsuntersuchungen bei Spitzhörnchen.
- **Methode:** In zwei Populationen Großer Spitzhörnchen *(Tupaia tana)* wurden Tiere gefangen, besendert und Gewebeproben für genetische Vaterschaftsanalysen genommen. Pro Wurf werden zwei Jungtiere geboren.



- **Ergebnis:** Von 22 Jungtieren wurden 50 % nicht vom sozialen Vater gezeugt. In 3 von 7 komplett gefangenen Würfen lagen gemischte Vaterschaften vor, d. h., die beiden Jungen hatten verschiedene Väter.
- **Schlussfolgerung:** Die Mehrzahl der Jungtiere wird nicht vom sozialen Vater gezeugt. In den meisten Fällen handelte es sich bei den genetischen Vätern um Nachbarn der betreffenden Weibchen. Da Große Spitzhörnchen in *„dispersed pairs"* leben, also Männchen und Weibchen nicht permanent zusammen sind, ist dadurch das Bewachungspotential der Männchen entscheidend reduziert.

(Munshi-South 2007; Spitzhörnchen: © bifab/picture-alliance)

Natürlich kommt es auch durch aktive Entscheidungen der Weibchen zu Verpaarungen mit zusätzlichen Männchen. Da Vögel sehr mobil sind und häufig alleine auf Nahrungssuche gehen, sind Fremdverpaarungen relativ unbemerkt zu bewerkstelligen; vor allem wenn die Sichtverhältnisse dies zusätzlich erleichtern (Kempenaers und Schlicht 2010). Neben möglichen direkten Vorteilen durch Paarungen mit fremden Männchen können Weibchen vor allem Vorteile aus der erhöhten genetischen Vielfalt ihrer Jungen beziehen (► Abschn. 10.5). Sie nehmen dabei aber das Risiko in Kauf, dass ihre sozialen Partner bei der anschließenden Jungenaufzucht ihren Aufwand reduzieren (Suter et al. 2009). Bei monogamen Säugetieren mit hohem väterlichem Investment sind Fremdvaterschaften ebenfalls vergleichsweise selten (Huck et al. 2014). Trotzdem gibt es offenbar häufige Verlockungen zusätzlicher Vorteile von Verpaarungen außerhalb des aktuellen Paarverbunds, welche die Frage aufwerfen, warum kein kompletter Partnerwechsel angestrebt wird.

Solche „Scheidungen" finden in der Tat statt. Durch den Vergleich des Fortpflanzungserfolgs vor und nach der Scheidung haben Metanalysen der Daten von 64 Vogelarten gezeigt, dass die Scheidung durch relativ geringen Fortpflanzungserfolg ausgelöst wird und dass vor allem Weibchen sich in der nächsten Beziehung diesbezüglich deutlich verbessern (Culina et al. 2015). Umgekehrt erzielen Paare (von Blaufußtölpeln, *Soula nebouxii*), die besonders lange zusammenbleiben, dadurch ebenfalls Vorteile, da sie unabhängig von ihrem Alter und ihrer Bruterfahrung früher brüten, mehr Eier legen und mehr flügge Junge produzieren (Sánchez-Macouzet et al. 2014).

(2) Polyandrie Ein Weibchen verpaart sich mit mehreren Männchen und jedes dieser Männchen verpaart sich nur mit diesem einen Weibchen. Da Weibchen um Männchen konkurrieren und sich daher nicht alle Weibchen gleichermaßen erfolgreich fortpflanzen, ist die Varianz im Fortpflanzungserfolg der Weibchen größer (Kvarnemo und Simmons 2013). Polyandrie ist in der Regel mit **obligater männlicher Jungenfürsorge** verbunden und aufgrund der typischen Geschlechterrollen theoretisch nur selten zu erwarten (► Abschn. 8.3). Polyandrische Arten werden deshalb aus historischen Gründen auch als Arten mit umgekehrten Geschlechterrollen *(sex role reversal)* bezeichnet. Der Begriff der Polyandrie wird häufig auch angewandt, um die direkten und indirekten Vorteile von Mehrfachverpaarungen für den weiblichen Fortpflanzungserfolg zu untersuchen (► Abschn. 10.6). Aus Sicht der Weibchen existieren hauptsächlich Vorteile der Polyandrie; lediglich die Kopulationen selbst können manchmal mit Kosten verbunden sein. Da sich die Männchen der betreffenden Arten aber auch mehrfach verpaaren können, handelt es sich dabei nicht notwendigerweise um polyandrische Paarungssysteme. **Klassische Polyandrie,** d. h. solche mit väterlicher Brutfürsorge, ist auf Fische, Vögel und einige Säugetiere beschränkt (Andersson 2005).

Bei Arten mit klassischer Polyandrie können Weibchen Zugang zu mehreren Männchen auf zwei Arten bewerkstelligen. Bei Blatthühnchen (*Jacana jacana,* ◘ Abb. 13.14) und anderen Arten

◘ **Abb. 13.14** Blatthühnchen *(Jacana jacana)* sind die am besten untersuchte Art mit Ressourcenverteidigungspolyandrie. (© Denis Doukhan/Pixabay)

mit **Ressourcenverteidigungspolyandrie** verteidigt ein Weibchen ein Territorium, in dem sich bis zu vier Männchen befinden, denen sie Eier in ihre Nester legt und die Aufzucht der Jungen überlässt (Emlen et al. 1998). Bei dieser Art ist bemerkenswert, dass ein hoher Anteil der Jungen nicht vom brütenden Männchen gezeugt wurde. Auch beim Grillkuckuck *(Centropus grillii)* kümmern sich Männchen exklusiv um die Gelege, obwohl ein relativ hoher Anteil der Eier von fremden Männchen befruchtet wurde (Safari und Goymann 2018). Bei Prärieläufern *(Actitis macularia)* betreiben manche ältere Weibchen auch **Männchenverteidigungspolyandrie**, indem sie untereinander um Zugang zu Männchen kämpfen und diese verteidigen (Oring et al. 1994). Die Vorteile jeglicher Form von Polyandrie für Männchen liegen noch ziemlich im Dunkeln. Zwar gibt es Hypothesen darüber, wie väterliche Jungenfürsorge und weibliche Strategien koevoluiert sein könnten (Andersson 2005), aber warum Männchen diese Entwicklung mitgemacht haben, ist nicht bekannt. Insgesamt sind polyandrische Paarungssysteme daher immer labil, und Polyandrie tritt häufig innerhalb von Populationen fakultativ zu Monogamie oder sogar zu Polygynie und Polygynandrie auf.

(3) Polygynie Ein Männchen paart sich mit mehreren Weibchen, wobei die betreffenden Weibchen sich nur mit diesem einen Männchen paaren. In polygynen Paarungssystemen sind manche Männchen per Definition von der Fortpflanzung ausgeschlossen, so dass die Varianz im Fortpflanzungserfolg der Männchen größer ist. In einem polygynen Paarungssystem können erfolgreiche Männchen ihren Fortpflanzungserfolg maximieren, so dass Polygynie für Männchen immer vorteilhaft ist, wenn ihre Beteiligung an der Jungenaufzucht nicht essentiell ist. Polygyne Arten sind daher durch intensive Konkurrenz zwischen Männchen charakterisiert. Polygynie kann in solitären Arten entstehen, wenn Männchen die Streifgebiete von zwei oder mehr Weibchen kontrollieren oder aber wenn Weibchen in Gruppen leben, die ökonomisch verteidigt werden können.

Dementsprechend werden zwei Hauptformen der Polygynie unterschieden. **Weibchenverteidigungspolygynie** liegt dann vor, wenn ein Männchen eine Gruppe von Weibchen erfolgreich verteidigt und monopolisiert (◘ Abb. 13.15). Die Weibchen können dabei aus ökologischen Gründen Gruppen bilden oder sie können sich von sich aus um ein Männchen scharen. Weibliche Nördliche See-Elefanten *(Mirounga angustirostris)* versammeln sich beispielsweise an geeigneten Stränden mit gutem Nahrungsangebot und geringem Prädationsrisiko, wo sie von einzelnen Männchen monopolisiert werden (Hoelzel et al. 1999). Bei Thomas-Languren *(Presbytis thomasi)* bilden sich dagegen Gruppen von Weibchen um ein Männchen, das ihren Nachwuchs vor Infantizid durch fremde Männchen schützen soll. Kranke und alte Männchen werden von den Weibchen umgehend verlassen (Steenbeek 2000). Aus männlicher Sicht wird die Anzahl der monopolisierbaren Weibchen durch deren Verteilung im Raum bzw. deren Gruppengröße bestimmt. Zudem hat die Synchronität ihrer Fortpflanzungsaktivität einen unabhängigen Einfluss auf das männliche Monopolisierungspotential (Carnes et al. 2011). Für Weibchen sollte in diesem Paarungssystem vor allem die Qualität des Männchens von Bedeutung sein, da sie im Wesentlichen indirekte Vorteile aus der Verpaarung mit einem bestimmten Männchen erzielen können.

Wenn Weibchen aus verschiedenen Gründen nicht von einzelnen Männchen monopolisiert werden können, haben diese unter bestimmten Voraussetzungen die Möglichkeit, für Weibchen wichtige

Abb. 13.15 Mantelpaviane *(Papio hamadryas)* leben in Gruppen, in denen einzelne Männchen Zugang zu mehreren Weibchen verteidigen. (© Günther Lohmeyer/Pixabay)

Ressourcen zu kontrollieren und sich exklusiv mit den Weibchen zu verpaaren, die diese Ressourcen nutzen. Solche **Ressourcenverteidigungspolygynie** ist dann möglich, wenn entscheidende Ressourcen wie Nahrung oder Nistplätze so geklumpt vorkommen, dass sie ökonomisch zu verteidigen sind, oder wenn es Heterogenität in der Habitatqualität gibt. Die meisten Untersuchungen zur Ressourcenverteidigungspolygynie wurden an Vögeln durchgeführt, aber sie kommt auch bei manchen Insekten und Fischen vor. Für Männchen ist dieses Paarungssystem in jedem Fall lohnenswert.

Ob sich Weibchen auf diese Form der Polygynie einlassen, wird von einem Klassiker der Verhaltensökologie beschrieben: dem **Polygynie-Schwellenmodell** (Orians 1969). Wenn es demnach Qualitätsunterschiede zwischen den von Männchen verteidigten Territorien gibt, können sich Weibchen zwischen einem guten Territorium mit einem bereits verpaarten Männchen und einem schlechteren Territorium mit einem noch unverpaarten Männchen entscheiden (Abb. 13.16). Demnach nimmt der weibliche Fortpflanzungserfolg einerseits mit der Qualität des Territoriums zu, wird aber andererseits durch das Teilen des Territoriums mit anderen Weibchen reduziert. Daher ist der Fortpflanzungserfolg von sekundären Weibchen (die ein schon verpaartes Männchen wählen) unabhängig von der Habitatsqualität immer geringer als der von primären Weibchen. Wenn nun der Unterschied in der Territoriumsqualität zwischen einem verpaarten und einem unverpaarten Männchen größer ist als der Unterschied im Fortpflanzungserfolg unter diesen beiden Bedingungen, wenn also die Polygynieschwelle überschritten wird, ist für Weibchen die polygyne Alternative vorteilhafter.

Eine Annahme dieses Modells über die proximate Umsetzung besteht darin, dass Weibchen mehrere Territorien begutachten, bevor sie sich für eines davon entscheiden. Eine Studie an Drosselrohrsängern *(Acrocephalus arundinaceus)* zeigte, dass Weibchen nach ihrer Ankunft aus den Winterquartieren tatsächlich zwischen drei und elf Territorien besichtigen und sich dann innerhalb eines Tages für eines davon entscheiden.

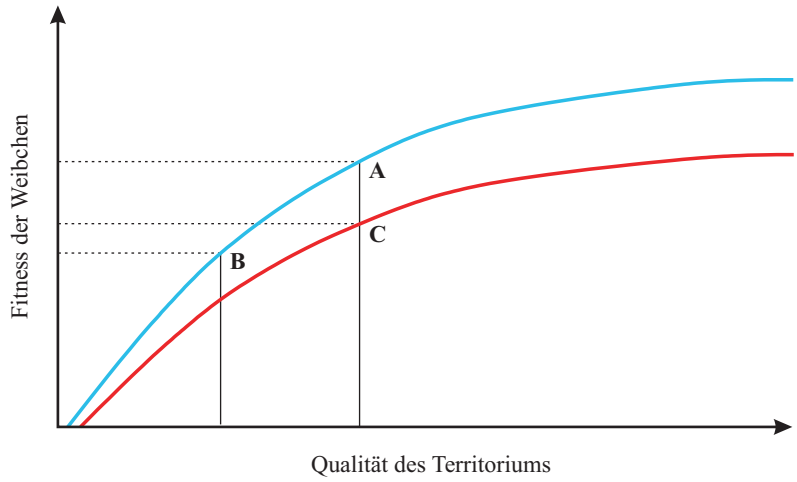


Abb. 13.16 Das Polygynie-Schwellenmodell sagt voraus, wann Weibchen Polygynie akzeptieren und sich mit einem bereits verpaarten Männchen assoziieren sollten. Die Situation, in der ein Territorium nur ein Weibchen enthält, ist durch die *blaue* Linie dargestellt. Die *rote Linie* repräsentiert die Situation, in der zwei Weibchen ein Territorium nutzen. Wenn ein Weibchen die Wahl zwischen zwei Territorien gleicher Qualität hat, sollte sie dasjenige wählen, das kein anderes Weibchen enthält (**A**). Wenn jedoch die Wahl zwischen einem schlechteren, freien Territorium (**B**) und einem besseren, aber schon besetzten Territorium (**C**) besteht, kann der Fitnessgewinn auf einem besetzten Territorium größer sein. In diesem Fall sollte ein Weibchen die Polygynieschwelle überschreiten und sich für das besetzte Territorium entscheiden

Entsprechend den Vorhersagen dieses Modells kehrten Weibchen zu schon besichtigten Territorien zurück und ließen sich auch als sekundäre Weibchen nieder, obwohl noch freie Territorien vorhanden waren (Bensch und Hasselquist 1992). Rotschulterstärlingen *(Agelaius phoeniceus),* denen man gleichzeitig ein unverpaartes Männchen in einem schlechteren Territorium und ein bereits verpaartes Männchen in einem besseren Territorium anbietet, entscheiden sich ebenfalls mit überwältigender Mehrheit für das bessere Territorium – und nicht für das Männchen (Pribil und Searcy 2001).

Welche **Kosten der Polygynie** entstehen für Weibchen und durch welche Faktoren werden sie kompensiert? Wenn Männchen keinen Beitrag zur Brutpflege leisten, können sich aus dem reduzierten Ressourcenzugang für die Weibchen Nachteile ergeben. Bei Arten mit väterlicher Jungenfürsorge sind Aggression zwischen Weibchen und die geteilte väterliche Fürsorge die bedeutsamsten Kosten der Polygynie für sekundäre Weibchen. Hier haben sekundäre Weibchen sogar oft einen geringeren Fortpflanzungserfolg als monogame Weibchen. Wenn keine unverpaarten Männchen zur Verfügung stehen, kann ein Weibchen vor der Entscheidung stehen, sich polygyn oder überhaupt nicht zu verpaaren; in diesem Fall müssen sie die Kosten der Polygynie akzeptieren. Manche Weibchen lassen sich auch mit einem bereits verpaarten Männchen ein, weil sie von ihm getäuscht werden bzw. weil sie nicht zwischen verpaarten und unverpaarten Männchen unterscheiden können. Schließlich sind manche Weibchen deshalb polygyn verpaart, weil sie andere Weibchen nicht vertreiben können.

(4) Polygynandrie Sowohl Männchen als auch Weibchen paaren sich mehrmals mit verschiedenen Individuen. Dieses

Abb. 13.17 Beim Birkhuhn *(Tetrao tetrix)* versammeln sich mehrere Männchen auf einer Balzarena *(links)*, wo die attraktivsten Hähne mehrere Hühner anlocken. (Quelle: Anni Hämäläinen)

Paarungssystem wird auch als **Promiskuität** bezeichnet. Dabei ist die Varianz im männlichen Fortpflanzungserfolg ebenfalls größer. Dieses Paarungssystem findet sich bei solitären und gruppenlebenden Arten. Hier sind Männchen allerdings nicht in der Lage, mehrere Weibchen oder für sie wichtige Ressourcen zu monopolisieren. Väterliche Fürsorge ist in den meisten Fällen nicht vorhanden. In promisken Paarungssystemen überschneiden sich daher geringes männliches Monopolisierungspotential und Bestrebungen zur Maximierung der männlichen Verpaarungsrate mit den Vorteilen multipler Verpaarungen der Weibchen. Aufgrund multipler Paarungen kommt es zu intensiver Spermienkonkurrenz (► Abschn. 9.4).

Bei Arten, bei denen mehrere Männchen und Weibchen zusammenleben, verpaaren sich die Weibchen mit mehreren Männchen, welche Kopulationen durch Rivalen nicht verhindern können. Hier bilden Männchen typischerweise Rangordnungen aus, und dominante Männchen verpaaren sich häufiger oder bewachen Weibchen in Zeiten, in denen Fertilisationen am wahrscheinlichsten sind, so dass der Fortpflanzungserfolg zugunsten der dominanten Männchen verschoben ist. Bei Arten mit hohem Infantizidrisiko können die Weibchen durch zahlreiche Verpaarungen mit allen Männchen die Vaterschaft effektiv verschleiern (► Abschn. 9.5).

Unter dem Überbegriff der Polygynandrie können außerdem zwei spezifische Paarungssysteme unterschieden werden. Wenn Weibchen räumlich weit verstreut und mehr oder weniger gleichzeitig paarungsbereit sind, ist es für Männchen vorteilhaft, Weibchen zu suchen und sich nach der Kopulation rasch auf die Suche nach weiteren Weibchen zu machen, um so die Begegnungsrate mit Weibchen im Laufe der kurzen Paarungszeit zu maximieren. Es kommt also zu einer Art Wettsuchen zwischen den Männchen. Aus männlicher Perspektive wird dieses Paarungssystem als **opportunistische Polygynie** *(scramble competition polygyny)* bezeichnet. Da sich Weibchen aber in der Regel auch mit mehreren Männchen verpaaren, handelt es sich trotzdem um ein promiskes Paarungssystem. Opportunistische Polygynie ist unter anderem bei Lemuren (*Mirza coquereli:* Kappeler 1997) beobachtet worden.

Auf einem **Lek** (Balzarena) verteidigen Männchen einen kleinen Balzplatz, den Weibchen nur zur Paarung aufsuchen (Abb. 13.17). Weibchen können sich dabei ein- oder mehrfach verpaaren. Diese kleinen Territorien sind manchmal nur wenige Quadratmeter groß und enthalten keine für die Weibchen wichtigen Ressourcen. Dafür sind die

Orte so ausgewählt, dass die Sichtbarkeit für Weibchen erhöht und das Prädationsrisiko trotzdem möglichst gering ist (Alonso et al. 2012). Da Männchen auf Leks weder Ressourcen noch Brutfürsorge anbieten, sind Leks geeignete Modelle, um die indirekten Vorteile der weiblichen Partnerwahl zu untersuchen. Obwohl dieses Paarungssystem nur bei ca. 35 Vogelarten vorkommt, erhalten Leks daher viel empirisches und theoretisches Interesse. Leks kommen außerdem bei Insekten und allen anderen Wirbeltieren vor (Widemo und Owens 1995).

Leks könnten deshalb entstanden sein, weil Weibchen sehr viel Zeit an diesen Stellen *(hotspots)* verbringen oder weil Weibchen zu attraktiven Männchen *(hotshots)* angezogen werden und subordinate Männchen dort eine Gelegenheit haben, als Satelliten (► Abschn. 9.2) zu kopulieren. Wenn rezeptive Weibchen sexuell belästigt werden und deshalb von Männchen wegwandern, können Ansammlungen von mehreren Männchen sich gegenseitig Weibchen „zuschieben" und Weibchen verbleiben so insgesamt länger an diesem Ort (*Black-Hole*-Hypothese). Insbesondere bei Ungulaten ist diese Form der sexuellen Belästigung und Lekbildung weit verbreitet (Bro-Jørgensen 2003).

Weibchen könnten die Männchen theoretisch auch zur Lekbildung zwingen, um so im direkten Vergleich die besten Gene wählen zu können (Kokko 1997). Innerhalb eines Leks gibt es besonders attraktive Positionen, um welche die Männchen erbittert kämpfen, da Weibchen eine Präferenz für Männchen an solchen arbiträren Stellen (oft in der Mitte des Leks) haben (Bro-Jørgensen 2002). Diese Männchen haben sich in der Konkurrenz zwischen Männchen durchgesetzt, und Weibchen können durch entsprechende Präferenzen die genetischen Grundlagen dieses Erfolgs an ihre Nachkommen weitergeben. Als Konsequenz kann die Varianz im Fortpflanzungserfolg zwischen den Männchen eines Leks extrem hoch sein.

Aus der Diversität von Paarungssystemen lassen sich zwei übergreifende Schlussfolgerungen festhalten. Erstens ist es notwendig, sowohl zwischen sozialer Organisation und Paarungssystem als auch zwischen Paarungs- und Fortpflanzungssystem zu unterscheiden. Einerseits schränken bestimmte demographische Konstellationen die möglichen Paarungssysteme ein; sie legen sie aber nicht fest. So sind neben Extra-Pair-Vaterschaften bei paarlebenden Arten auch Vaterschaften von Nichtgruppenmitgliedern bei gruppenlebenden Arten relativ häufig (Isvaran und Clutton-Brock 2007). Andererseits ist aus Beobachtungen des „Wer-mit-wem?" in den meisten Fällen nicht möglich, auf das Fortpflanzungssystem zu schließen. Immer wenn Weibchen sich mehrfach verpaaren, kann der Fortpflanzungserfolg der Männchen im einen Extremfall zufällig zwischen ihnen verteilt sein oder im anderen Extremfall auf ein Männchen konzentriert sein. Zweitens ist es aufgrund der ökologischen Heterogenität und des ständig schwelenden sexuellen Konflikts nicht überraschend, dass Paarungssysteme nicht nur zwischen nah verwandten Arten variieren, sondern dass es diesbezüglich auch innerhalb von Arten Variabilität in Raum und Zeit gibt. So können innerhalb lokaler Populationen Monogamie und Polygynie koexistieren (z. B. Wong et al. 2008), Polyandrie existiert häufig gleichzeitig mit allen anderen Paarungssystemen, und bei vielen Vögeln wird Monogamie durch ein latentes EPC-Risiko überschattet.

13.3.2 Konsequenzen

Verschiedene Paarungssysteme haben mindestens drei wichtige Konsequenzen für die Biologie einer Art. Erstens beeinflusst das Paarungssystem die Übertragungsraten

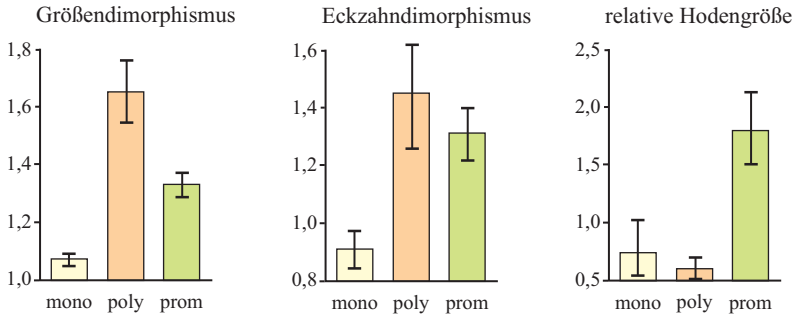


Abb. 13.18 Konsequenzen verschiedener Paarungssysteme für das Maß an Sexualdimorphismus in der Körper- und Eckzahngröße sowie die relative Hodengröße bei anthropoiden Primaten. Monogame *(gelb)*, polygyne *(orange)* und promiske *(grün)* Arten weisen charakteristische Merkmalskombinationen auf. Für polyandrische Arten gibt es diesbezüglich zu wenige Daten. Y-Achse: Maß an Sexualdimorphismus (Männchen/Weibchen) bzw. relative Hodengröße (mm^3/kg)

von **Geschlechtskrankheiten.** Zahlreiche Pathogene haben sich auf Übertragung durch Kopulationen spezialisiert und führen zu Sterilität oder anderen Beeinträchtigungen, so dass dadurch – insbesondere für Weibchen – Selektion zugunsten von Monogamie entsteht (Thrall et al. 2000). Einerseits beeinflusst das Risiko der Übertragung von Geschlechtskrankheiten das Paarungsverhalten von Individuen, andererseits steuert ihr Verhalten aber auch die weitere Ausbreitung dieser Pathogene. Das mit verschiedenen Paarungssystemen und -strategien verbundene Risiko der Übertragung von Geschlechtskrankheiten hat zudem auch Auswirkungen auf das jeweilige Immunsystem. So haben Primaten mit promiskuitiven Paarungssystemen höhere Dichten an weißen Blutkörperchen und damit eine verbesserte Immunkompetenz als monogame Arten (Nunn et al. 2000).

Verschiedene Paarungssysteme haben auch **morphologische Konsequenzen** (Abb. 13.18). Bei monogamen Arten unterscheiden sich die Geschlechter weder in der Körpergröße noch in anderen morphologischen Merkmalen in auffälliger Weise. Bei ihnen liegt daher kein Sexualdimorphismus vor. Da es auch theoretisch keine Spermienkonkurrenz gibt, sind die Hoden der Männchen vergleichsweise klein. Bei polygynen Arten spielt Größe und Stärke eine wichtige Rolle bei der Verteidigung von Weibchen oder Ressourcen. Dementsprechend sind Männchen teilweise doppelt so groß wie Weibchen, und sie können zudem noch Waffen besitzen (Abb. 13.19). Wenn

Abb. 13.19 Goldene Stumpfnasen *(Rhinopithecus roxellana)* repräsentieren eine polygyne Primatenart mit ausgeprägtem Sexualdimorphismus. (Quelle: Peter Kappeler)

sie Weibchen erfolgreich monopolisieren, gibt es auch nur ein geringes Risiko der Spermienkonkurrenz, und die Hoden dieser Männchen sind daher relativ klein. Bei promisken Arten gibt es sowohl präkopulatorische Konkurrenz um den Zugang zu Weibchen als auch intensive Spermienkonkurrenz, so dass diese Arten durch moderaten Sexualdimorphismus und vergleichsweise große Hoden charakterisiert sind. Bei polyandrischen Arten konkurrieren die Weibchen um Männchen und sind tatsächlich auch häufig größer als diese. Diese bei Säugetieren in mehreren Ordnungen bestätigten Muster fallen bei Vögeln ganz ähnlich aus (Dunn et al. 2001). Artunterschiede im **Sexualdichromatismus** (Männchen und Weibchen sind unterschiedlich gefärbt) sind bei Vögeln nicht mit dem Maß an Sexualdimorphismus, sondern positiv mit der Häufigkeit von Extra-Pair-Vaterschaften korreliert (Owens und Hartley 1998).

Schließlich haben unterschiedliche Paarungssysteme wichtige Konsequenzen für die **genetische Struktur** der sozialen Einheiten, da sich die Anzahl der Reproduzierenden, ihre Verwandtschaftsbeziehungen sowie ihr individueller Fortpflanzungserfolg in verschiedenen Paarungssystemen unterscheiden (Ross 2001). Außerdem beeinflussen auch die räumlichen Bewegungen von Individuen die Verteilung von Genen innerhalb und zwischen Gruppen oder anderen Fortpflanzungseinheiten. So führen Philopatrie und verzögerte Abwanderung dazu, dass Verwandte mit abstammungsidentischen Allelen räumlich geklumpt auftreten. Unter diesen Bedingungen sind wichtige Voraussetzungen für die Entstehung von kooperativen Verhaltensweisen zwischen Verwandten geschaffen.

Die genetisch einfachsten sozialen Einheiten sind Familiengruppen mit monogamen Eltern bzw. Kolonien mit einer einmalig verpaarten Königin. Im Vergleich zu promisken Arten können monogame Familiengruppen reduzierte genetische Diversität aufweisen. Bei Arten mit mehreren reproduzierenden Weibchen erhöht sich die genetische Variabilität zwischen Nachkommen, und deren durchschnittlicher Verwandtschaftskoeffizient wird reduziert (Heinze und Keller 2000). Wenn sich mehrere Männchen in einer sozialen Einheit fortpflanzen, hängt die genetische Diversität der Nachkommen davon ab, ob die Weibchen sich monandrisch oder polyandrisch verpaaren und wie stark der *reproductive skew* zwischen Männchen ausgeprägt ist.

Der Verwandtschaftsgrad zwischen sich reproduzierenden Individuen desselben Geschlechts bestimmt auch den Verwandtschaftsgrad zwischen Matrilinien bzw. Patrilinien innerhalb einer Gruppe (Rossiter et al. 2005). Auf der Populationsebene interagiert das Paarungssystem zudem mit der sozialen Organisation bei der Verteilung von genetischer Diversität über die verschiedenen räumlich-hierarchischen Ebenen, d. h. innerhalb von Gruppen, zwischen benachbarten Gruppen, zwischen nicht unmittelbar benachbarten Gruppen usw. (Richardson et al. 2002).

13.4 Zusammenfassung

Überleben, Fortpflanzung und Jungenaufzucht finden nicht in einem sozialen Vakuum statt. Vielmehr sind Tiere in vielfältiger Weise dabei aufeinander angewiesen oder konkurrieren miteinander um dieselben Ressourcen. Individuen verschiedener Arten können ihre inklusive Fitness in unterschiedlichen sozialen Konstellationen am besten maximieren. Die Diversität der resultierenden Sozialsysteme kann in vier Komponenten zerlegt werden. Soziale Organisation beschreibt die demographische Struktur und

Kohäsion von sozialen Einheiten, bei denen sich solitäre, paarlebende und gruppenlebende Arten unterscheiden lassen. Die Evolution des Gruppenlebens stellt einen herausragenden Schritt der Evolution dar. Die Vielzahl an Gruppenformen unterscheiden sich u. a. in ihrer Größe, Permanenz und dem Vorkommen individueller Erkennung. Verschiedene Paarungssysteme beschreiben, mit wie vielen Partnern sich Männchen und Weibchen im Mittel verpaaren. Auf dieser Ebene wird entschieden, welche Gene letztendlich in die nächste Generation kommen. Dem Verständnis der Ursachen und Konsequenzen verschiedener Paarungssysteme kommt deshalb eine besondere evolutionäre Bedeutung zu.

Literatur

Alonso JC, Álvarez-Martínez JM, Palacín C (2012) Leks in ground-displaying birds: hotspots or safe places? Behav Ecol 23:491–501

Andersson M (2005) Evolution of classical polyandry: three steps to female emancipation. Ethology 111:1–23

Aureli F, Schino G (2019) Social complexity from within: how individuals experience the structure and organization of their groups. Behav Ecol Sociobiol 73:6

Aureli F et al. (2008) Fission-fusion dynamics: new research frameworks. Curr Anthropol 49:627–654

Bensch S, Hasselquist D (1992) Evidence for active choice in a polygynous warbler. Anim Behav 44:301–311

Boomsma JJ (2013) Beyond promiscuity: mate-choice commitments in social breeding. Philos Trans R Soc Lond B 368:20120050

Borries C, Larney E, Lu A, Ossi K, Koenig A (2008) Costs of group size: lower developmental and reproductive rates in larger groups of leaf monkeys. Behav Ecol 19:1186–1191

Boucherie PH, Loretto M-C, Massen JJM, Bugnyar T (2019) What constitutes "social complexity" and "social intelligence" in birds? Lessons from ravens. Behav Ecol Sociobiol 73:12

Bried J, Pontier D, Jouventin P (2003) Mate fidelity in monogamous birds: a re-examination of the Procellariiformes. Anim Behav 65:235–246

Bro-Jørgensen J (2002) Overt female mate competition and preference for central males in a lekking antelope. Proc Natl Acad Sci USA 99:9290–9293

Bro-Jørgensen J (2003) No peace for estrous topi cows on leks. Behav Ecol 14:521–525

Brown CR (2016) The ecology and evolution of colony-size variation. Behav Ecol Sociobiol 70:1613–1632

Carnes LM, Nunn CL, Lewis RJ (2011) Effects of the distribution of female primates on the number of males. PLoS One 6:e19853

Clutton-Brock TH, Lukas D (2012) The evolution of social philopatry and dispersal in female mammals. Mol Ecol 21:472–492

Clutton-Brock TH, Gaynor D, Mcilrath GM, MacColl ADC, Kansky R, Chadwick P, Manser MB, Skinner JD, Brotherton PN (1999) Predation, group size and mortality in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. J Anim Ecol 68:672–683

Couzin ID (2006) Behavioral ecology: social organization in fission-fusion societies. Curr Biol 16:R169–171

Culina A, Radersma R, Sheldon BC (2015) Trading up: the fitness consequences of divorce in monogamous birds. Biol Rev 90:1015–1034

Dammhahn M, Kappeler PM (2005) Social system of *Microcebus berthae,* the world's smallest primate. Int J Primatol 26:407–435

Davies NB (1985) Cooperation and conflict among dunnocks, *Prunella modularis,* in a variable mating system. Anim Behav 33:628–648

Davies NB, Hartley IR (1996) Food patchiness, territory overlap and social systems: an experiment with dunnocks *Prunella modularis*. J Anim Ecol 65:837–846

Davies NB, Houston AI (1986) Reproductive success of dunnocks *Prunella modularis* in a variable mating system. II. Conflict of interest among breeding adults. J Anim Ecol 55:139–154

Dechmann DKN, Kalko EKV, Kerth G (2007) All-offspring dispersal in a tropical mammal with resource defense polygyny. Behav Ecol Sociobiol 61:1219–1228

Deegener P (1918) Die Formen der Vergesellschaftung im Tierreiche. Veit & Comp, Leipzig

DeWoody JA, Fletcher DE, Wilkins SD, Nelson WS, Avise JC (2000) Genetic monogamy and biparental care in an externally fertilizing fish, the largemouth bass *(Micropterus salmoides)*. Proc R Soc Lond B 267:2431–2437

Dunn PO, Whittingham LA, Pitcher TE (2001) Mating systems, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds. Evolution 55:161–175

Emlen ST, Oring LW (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. Science 197:215–223

Emlen ST, Wrege PH, Webster MS (1998) Cuckoldry as a cost of polyandry in the sex-role-reversed wattled jacana, *Jacana jacana*. Proc R Soc London B 265:2359–2364

Fischer J, Farnworth MS, Sennhenn-Reulen H, Hammerschmidt K (2017) Quantifying social complexity. Anim Behav 130:57–66

Geffen E, Gompper ME, Gittleman JL, Luh HK, Macdonald DW, Wayne RK (1996) Size, life-history traits, and social organization in the Canidae: a reevaluation. Am Nat 147:140–160

Green JP, Hatchwell BJ (2018) Inclusive fitness consequences of dispersal decisions in a cooperatively breeding bird, the long-tailed tit *(Aegithalos caudatus)*. Proc Natl Acad Sci USA 115:12011–12016

Greenwood PJ (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. Anim Behav 28:1140–1162

Gubernick DJ, Teferi T (2000) Adaptive significance of male parental care in a monogamous mammal. Proc R Soc Lond B 267:147–150

Heinze J, Keller L (2000) Alternative reproductive strategies: a queen perspective in ants. Trends Ecol Evol 15:508–512

Heymann EW, Buchanan-Smith HM (2000) The behavioural ecology of mixed-species troops of callitrichine primates. Biol Rev 75:169–190

Hobson EA, Ferdinand V, Kolchinsky A, Garland J (2019) Rethinking animal social complexity measures with the help of complex systems concepts. Anim Behav 155:287–296

Hoelzel AR, Le Boeuf BJ, Reiter J, Campagna C (1999) Alpha-male paternity in elephant seals. Behav Ecol Sociobiol 46:298–306

Höner OP, Wachter B, East ML, Streich WJ, Wilhelm K, Burke T, Hofer H (2007) Female mate-choice drives the evolution of male-biased dispersal in a social mammal. Nature 448:798–801

Huck M, Fernandez-Duque E, Babb P, Schurr T (2014) Correlates of genetic monogamy in socially monogamous mammals: insights from Azara's owl monkeys. Proc R Soc Lond B 281:20140195

Ims RA (1988) Spatial clumping of sexually receptive females induces space sharing among male voles. Nature 335:541–543

Isvaran K, Clutton-Brock TH (2007) Ecological correlates of extra-group paternity in mammals. Proc R Soc Lond B 274:219–224

Janson CH, Goldsmith ML (1995) Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks. Behav Ecol 6:326–336

Johnson DDP, Kays R, Blackwell PG, Macdonald DW (2002) Does the resource dispersion hypothesis explain group living? Trends Ecol Evol 17:563–570

Kapheim KM (2019) Synthesis of Tinbergen's four questions and the future of sociogenomics. Behav Ecol Sociobiol 73:186

Kappeler PM (1997) Intrasexual selection in *Mirza coquereli:* evidence for scramble competition polygyny in a solitary primate. Behav Ecol Sociobiol 41:115–127

Kappeler PM (2017) Sex roles and adult sex ratios: insights from mammalian biology and consequences for primate behaviour. Philos Trans R Soc Lond B 372:20160321

Kappeler PM (2019) A framework for studying social complexity. Behav Ecol Sociobiol 73:13

Kappeler PM, Fichtel C (2012) Female reproductive competition in *Eulemur rufifrons:* eviction and reproductive restraint in a plurally breeding Malagasy primate. Mol Ecol 21:685–698

Kappeler PM, Pozzi L (2019) Evolutionary transitions towards pair living in non-human primates as stepping stones towards more complex societies. Sci Adv 5:eaay1276

Kelley JL, Morrell LJ, Inskip C, Krause J, Croft DP (2011) Predation risk shapes social networks in fission-fusion populations. PloS One 6:e24280

Kempenaers B, Schlicht E (2010) Extra-pair behaviour. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 359–411

Kerth G, Perony N, Schweitzer F (2011) Bats are able to maintain long-term social relationships despite the high fission-fusion dynamics of their groups. Proc R Soc Lond B 278:2761–2767

Koch F, Signer J, Kappeler PM, Fichtel C (2016) Intergroup encounters in Verreaux's sifakas *(Propithecus verreauxi):* who fights and why? Behav Ecol Sociobiol 70:797–808

Kokko H (1997) The lekking game: can female choice explain aggregated male displays? J Theoret Biol 187:57–64

Kokko H, Morrell LJ (2005) Mate guarding, male attractiveness, and paternity under social monogamy. Behav Ecol 16:724–731

Komers PE, Brotherton PNM (1997) Female space use is the best predictor of monogamy in mammals. Proc R Soc Lond B 264:1261–1270

Korb J (2010) Social insects, major evolutionary transitions and multilevel selection. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 179–211

Korb J, Buschmann M, Schafberg S, Liebig J, Bagnères A-G (2012) Brood care and social

evolution in termites. Proc R Soc Lond B 279:2662–2671
Kramer J, Meunier J (2019) The other facets of family life and their role in the evolution of animal sociality. Biol Rev 94:199–215
Krause J, Ruxton GD (2002) Living in groups. Oxford Univ Press, Oxford
Kvarnemo C, Simmons LW (2013) Polyandry as a mediator of sexual selection before and after mating. Philos Trans R Soc Lond B 368:20120042
Le Galliard J-F, Gundersen G, Andreassen HP, Stenseth NC (2006) Natal dispersal, interactions among siblings and intrasexual competition. Behav Ecol 17:733–740
Lehtonen J (2016) Multilevel selection in kin selection language. Trends Ecol Evol 31:752–762
Leu ST, Bashford J, Kappeler PM, Bull CM (2010) Association networks reveal social organization in the sleepy lizard. Anim Behav 79:217–225
Lukas D, Clutton-Brock TH (2013) The evolution of social monogamy in mammals. Science 341:526–530
Markham AC, Gesquiere LR (2017) Costs and benefits of group living in primates: an energetic perspective. Philos Trans R Soc Lond B 372:20160239
Mathews LM (2002) Tests of the mate-guarding hypothesis for social monogamy: does population density, sex ratio, or female synchrony affect behavior of male snapping shrimp. Behav Ecol Sociobiol 51:426–432
Matocq MD, Lacey EA (2004) Philopatry, kin clusters, and genetic relatedness in a population of woodrats *(Neotoma macrotis)*. Behav Ecol 15:647–653
Mattison SM, Shenk MK, Thompson ME, Borgerhoff Mulder M, Fortunato L (2019) The evolution of female-biased kinship in humans and other mammals. Philos Trans R Soc Lond B 374:20190007
McEachern MB, Eadie JM, Van Vuren DH, Ecology Graduate Group (2007) Local genetic structure and relatedness in a solitary mammal, *Neotoma fuscipes*. Behav Ecol Sociobiol 61:1459–1469
Mock DW, Fujioka M (1990) Monogamy and long-term pair bonding in vertebrates. Trends Ecol Evol 5:39–43
Moffett MW (2012) Supercolonies of billions in an invasive ant: what is a society? Behav Ecol 23:925–933
Møller AP (2000) Male parental care, female reproductive success, and extrapair paternity. Behav Ecol 11:161–168
Morrison RE, Groenenberg M, Breuer T, Manguette ML, Walsh PD (2019) Hierarchical social modularity in gorillas. Proc R Soc Lond B 286:20190681
Munshi-South J (2007) Extra-pair paternity and the evolution of testis size in a behaviorally monogamous tropical mammal, the large treeshrew *(Tupaia tana)*. Behav Ecol Sociobiol 62:201–212
Nagy M, Heckel G, Voigt CC, Mayer F (2007) Female-biased dispersal and patrilocal kin groups in a mammal with resource-defence polygyny. Proc R Soc Lond B 274:3019–3025
Nunn CL, Gittleman JL, Antonovics J (2000) Promiscuity and the primate immune system. Science 290:1168–1170
Orians GH (1969) On the evolution of mating systems in birds and mammals. Am Nat 103:589–603
Oring LW, Reed JM, Alberico JAR (1994) Mate acquisition tactics in polyandous spotted sandpipers *(Actitis macularis):* the role of age and experience. Behav Ecol 5:9–16
Owens IPF, Hartley IR (1998) Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? Proc R Soc Lond B 265:397–407
Pardo LM, Riveros MP, Fuentes JP, Rojas-Hernández N, Veliz D (2016) An effective sperm competition avoidance strategy in crabs drives genetic monogamy despite evidence of polyandry. Behav Ecol Sociobiol 70:73–81
Peckre L, Kappeler PM, Fichtel C (2019) Clarifying and expanding the social complexity hypothesis for communicative complexity. Behav Ecol Sociobiol 73:11
Perrin N, Lehmann L (2001) Is sociality driven by the costs of dispersal or the benefits of philopatry? A role for kin-discrimination mechanisms. Am Nat 158:471–483
Perrin N, Mazalov V (1999) Dispersal and inbreeding avoidance. Am Nat 154:282–292
Pribil S, Searcy WA (2001) Experimental confirmation of the polygyny threshold model for red-winged blackbirds. Proc R Soc Lond B 268:1643–1646
Pruitt JN, Goodnight CJ (2014) Site-specific group selection drives locally adapted group compositions. Nature 514:359–362
Pulliam HR, Caraco T (1984) Living in groups: is there an optimal group size? In: Krebs JR, Davies NB (Hrsg) Behavioural ecology: an evolutionary approach. Blackwell, Oxford, S 122–147
Richardson BJ, Hayes RA, Wheeler SH, Yardin MR (2002) Social structures, genetic structures and dispersal strategies in Australian rabbit *(Oryctolagus cuniculus)* populations. Behav Ecol Sociobiol 51:113–121
Rifkin JL, Nunn CL, Garamszegi LZ (2012) Do animals living in larger groups experience greater parasitism? A meta-analysis. Am Nat 180:70–82

Ross KG (2001) Molecular ecology of social behaviour: analyses of breeding systems and genetic structure. Mol Ecol 10:265–284

Rossiter SJ, Ransome RD, Faulkes CG, Le Comber SC, Jones G (2005) Mate fidelity and intra-lineage polygyny in greater horseshoe bats. Nature 437:408–411

Rubenstein DR, Abbot P (2017) The evolution of social evolution. In: Rubenstein DR, Abbot P (Hrsg) Comparative social evolution. Cambridge Univ Press, Cambridge, S 1–18

Ruckstuhl KE, Neuhaus P (2002) Sexual segregation in ungulates: a comparative test of three hypotheses. Biol Rev 77:77–96

Rudolph K, Fichtel C, Schneider D, Heistermann M, Koch F, Daniel R, Kappeler PM (2019) One size fits all? Relationships among group size, health, and ecology indicate a lack of an optimal group size in a wild lemur population. Behav Ecol Sociobiol 73:132

Safari I, Goymann W (2018) Certainty of paternity in two coucal species with divergent sex roles: the devil takes the hindmost. BMC Evol Biol 18:110

Sánchez-Macouzet O, Rodríguez C, Drummond H (2014) Better stay together: pair bond duration increases individual fitness independent of age-related variation. Proc R Soc Lond B 281:20132843

Schneider TC, Kappeler PM (2016) Gregarious sexual segregation: the unusual social organization of the Malagasy narrow-striped mongoose *(Mungotictis decemlineata)*. Behav Ecol Sociobiol 70:913–926

Schradin C, Pillay N (2005) Intraspecific variation in the spatial and social organization of the African striped mouse. J Mammal 86:99–107

Schradin C, Pillay N, Bertelsmeier C (2019) Social flexibility and environmental unpredictability in African striped mice. Behav Ecol Sociobiol 73:94

Schülke O, Kappeler PM (2003) So near and yet so far: territorial pairs but low cohesion between pair-partners in a nocturnal lemur, *Phaner furcifer*. Anim Behav 65:331–343

Sillero-Zubiri C, Gottelli D, Macdonald DW (1996) Male philopatry, extra-pack copulations and inbreeding avoidance in Ethiopian wolves *(Canis simensis)*. Behav Ecol Sociobiol 38:331–340

Socias-Martínez L, Kappeler PM (2019) Catalyzing transitions to sociality: ecology builds on parental care. Front Ecol Evol 7:160

Steenbeck R (2000) Infanticide by males and female choice in wild Thomas's langurs. In: van Schaik CP, Janson CH (Hrsg) Infanticide by males and its implications. Cambridge Univ Press, Cambridge, S 153–177

Stevens VM et al. (2014) A comparative analysis of dispersal syndromes in terrestrial and semi-terrestrial animals. Ecol Lett 17:1039–1052

Suter SM, Bielańska J, Röthlin-Spillmann S, Strambini L, Meyer DR (2009) The cost of infidelity to female reed buntings. Behav Ecol 20:601–608

Taborsky M, Taborsky B (2015) Evolution of genetic and physiological mechanisms of cooperative behaviour. Curr Opin Behav Sci 6:132–138

Thrall PH, Antonovics J, Dobson AP (2000) Sexually transmitted diseases in polygynous mating systems: prevalence and impact on reproductive success. Proc R Soc Lond B 267:1555–1563

Traulsen A, Nowak MA (2006) Evolution of cooperation by multilevel selection. Proc Natl Acad Sci USA 103:10952–10955

van Schaik CP (1983) Why are diurnal primates living in groups? Behaviour 87:120–144

van Schaik CP, Hörstermann M (1994) Predation risk and the number of adult males in a primate group: a comparative test. Behav Ecol Sociobiol 35:261–272

van Schaik CP, Kappeler PM (1997) Infanticide risk and the evolution of male-female association in primates. Proc R Soc Lond B 264:1687–1694

VanderWaal KL, Wang H, McCowan B, Fushing H, Isbell LA (2014) Multilevel social organization and space use in reticulated giraffe *(Giraffa camelopardalis)*. Behav Ecol 25:17–26

Wcislo WT, Danforth BN (1997) Secondarily solitary: the evolutionary loss of social behavior. Trends Ecol Evol 12:468–474

Weiss MN, Franks DW, Croft DP, Whitehead H (2019) Measuring the complexity of social associations using mixture models. Behav Ecol Sociobiol 73:8

Widemo F, Owens IPF (1995) Lek size, male mating skew and the evolution of lekking. Nature 373:148–151

Wilkinson GS et al (2019) Kinship, association, and social complexity in bats. Behav Ecol Sociobiol 73:7

Williams GC (1966) Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thoughts. Princeton Univ Press, Princeton

Wittemyer G, Douglas-Hamilton I, Getz WM (2005) The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. Anim Behav 69:1357–1371

Wong MYL, Munday PL, Buston PM, Jones GP (2008) Monogamy when there is potential for polygyny: tests of multiple hypotheses in a group-living fish. Behav Ecol 19:353–361

Wrangham RW (1980) An ecological model of female-bonded primate groups. Behaviour 75:262–300

Wrangham RW, Gittleman JL, Chapman CA (1993) Constraints on group size in primates and carnivores: population density and day-range as assays of exploitation competition. Behav Ecol Sociobiol 32:199–209

Wynne-Edwards VC (1962) Animal dispersion in relation to social behaviour. Oliver & Boyd, Edinburgh

Sozialsstruktur

Rotstirnmakis besitzen eine komplexe Sozialstruktur. (Quelle: Arpat Ozgul)

© Springer-Verlag GmbH Deutschland, ein Teil von Springer Nature 2020
P. M. Kappeler, *Verhaltensbiologie,* https://doi.org/10.1007/978-3-662-60546-2_14

Inhaltsverzeichnis

14.1 Kommunikation – 413
14.1.1 Signale und Modalitäten – 414
14.1.2 Ehrlichkeit – 416
14.1.3 Bedeutung – 416
14.1.4 Signalfunktion – 418

14.2 Koordination – 419

14.3 Beziehungen und Netzwerke – 423

14.4 Konkurrenz – 426
14.4.1 Konkurrenz und Sozialstruktur – 427
14.4.2 Mechanismen der Konfliktlösung – 428

14.5 Kooperation – 432

14.6 Kognition – 438
14.6.1 Ökologische Kognition – 439
14.6.2 Soziale Kognition – 440
14.6.3 Evolution von Kognition – 442

14.7 Kultur – 443

14.8 Zusammenfassung – 445

Literatur – 445

14

Die Individuen einer Art interagieren nicht zufällig mit ihren Artgenossen. Diese Interaktionen beinhalten den Austausch von Aktionen und oder Signalen. Der Austausch von Signalen wird als Kommunikation bezeichnet und stellt einen wichtigen Beitrag zur Etablierung von sozialen Beziehungen, aber auch zum allgemeinen Austausch von Information zwischen Individuen, dar. Eine zusätzliche Funktion von Signalen besteht in der Koordination der Aktivitäten der Mitglieder einer sozialen Einheit miteinander. Die emergenten Strukturen von kooperativen und kompetitiven Interaktionen beschreiben die Eckpfeiler der Sozialstruktur. Da verschiedene Arten sich in ihrer Fähigkeit unterscheiden, Kommunikationssignale und andere Sinnesreize aufzunehmen, zu verarbeiten und ihr Verhalten daran auszurichten, kommen kognitiven Fähigkeiten eine wichtige erklärende Rolle bei der Analyse von Sozialstrukturen zu. Darüber hinaus existieren innerhalb von Arten manchmal variable Muster an sozialen Strukturen und anderen Verhaltensweisen, die als kulturelle Merkmale gedeutet werden. Diesen Themen widmet sich dieses Kapitel.

Abb. 14.1 Ein Großteil der Kommunikation zwischen Tieren erfolgt durch den Austausch von chemischen, akustischen und visuellen Signalen, hier illustriert durch einen markierenden Katta, brüllenden Löwen und balzenden Bienenfresser. (Quelle Katta: Ai Kuribayashi, Löwe: © Alexas Fotos/Pixabay, Bienenfresser: © Nghang Vũ/Pixabay)

14.1 Kommunikation

Soziale Interaktionen basieren zum Großteil auf dem Austausch von Signalen in Form von Lauten, Gerüchen, Bewegungen, Vibrationen, elektrischen Impulsen und visuellen Mustern (Abb. 14.1). Wenn mit Hilfe eines Signals Information von einem Sender an einen Empfänger übertragen wird und der Empfänger als Reaktion darauf sein Verhalten oder seine Physiologie verändert, findet **Kommunikation** statt. Es ist dabei bedeutsam, dass der Transfer von Information mit Vorteilen für den Sender und Empfänger verbunden ist und das Signal für diesen Zweck selektiert wurde (Dall et al. 2005). Information, die ein Tier aus seiner belebten oder unbelebten Umwelt bezieht, um Unsicherheit zu reduzieren und sein Verhalten zu modifizieren, die aber nicht für den Zweck der Kommunikation selektiert wurde, wird dagegen als Reiz *(cue)* bezeichnet (Danchin et al. 2004). Wenn Signale oder Reize zum Vorteil des Empfängers ausgebeutet werden, handelt es sich um Lauschen *(eavesdropping)*. Räuber belauschen beispielsweise Reize ihrer Beute, um sie zu lokalisieren (Halfwerk et al. 2014), oder Pavianmännchen erkennen an der Distanz zwischen den Rufen von bestimmten Männchen und Weibchen, ob diese sich noch in einer Paarungsassoziation befinden (Crockford et al. 2007).

Manche Beutetiere wechseln bei ihrer Kommunikation daher auf „private Kanäle“, die von ihren Räubern nicht wahrgenommen werden können. Manche Signale, wie die Ortungslaute von Fledermäusen oder Delphinen, dienen der Autokommunikation, können aber auch von Zuschauern *(bystander)* der eigenen Art belauscht werden, die daraus Informationen über Identität und Geschlecht des Senders extrahieren können (Knörnschild et al. 2012). Wenn die Kommunizierenden ihr Signalverhalten aufgrund der Anwesenheit eines Zuschauers modifizieren, handelt es sich um einen Zuschauereffekt *(audience effect)*. Aufgrund dieser Eigenschaften stellt Kommunikation den Kitt dar, der tierische Gesellschaften mit ihrer Vielschichtigkeit zusammenhält und Individuen wichtige Mechanismen an die Hand gibt, ihre Fitness zu maximieren.

Tab. 14.1 Vergleich der Eigenschaften von Signalen in verschiedenen Modalitäten

Signale	Olfaktorisch	Akustisch	Optisch	Vibratorisch	Elektrisch
Produktionskosten	Gering	Hoch	Gering	Hoch	Hoch
Reichweite	Weit	Weit	Gering	Gering	Gering
Überwindung Hindernisse	Gut	Gut	Schlecht	Schlecht	Gut
Flexibilität	Gering	Hoch	Variabel	Hoch	Hoch
Persistenz	Hoch	Gering	Variabel	Gering	Gering

14.1.1 Signale und Modalitäten

Da Eigenschaften und Übertragung von Signalen mit verschiedenen physiologischen, sozialen und ökologischen Kosten und Nutzen verbunden sind, existieren verschiedene Optimierungskriterien für Signalsysteme. Die Art und Menge der übertragenen Information variiert zudem erheblich, je nach Funktion und Struktur eines Signals. Tiere produzieren Signale in verschiedenen Modalitäten, die sich in wichtigen Merkmalen unterscheiden (Tab. 14.1). Daher sind manche Signale für bestimmte Funktionen besser geeignet als andere.

Die stammesgeschichtlich ältesten Signale im Tierreich sind **chemische Stoffe,** die mit Geruchs- oder Geschmacksrezeptoren wahrgenommen werden. Sowohl Stoffwechselabfallprodukte (Urin, Kot), Moleküle an der Körperoberfläche als auch von spezifischen Drüsen hergestellte Substanzen dienen dabei als Signale (Pheromone). Viele dieser bioaktiven Moleküle werden durch die Aktivität von Bakterien modifiziert oder sogar erst aktiviert. Die Kosten ihrer Herstellung sind daher in der Regel vergleichsweise gering. Chemische Signale können über größere Entfernungen wirken und physikalische Hindernisse überwinden. Sie können im Wasser, an Land und in der Luft eingesetzt werden. Sie haben den Vorteil, dass sie nach dem Ausbringen länger an einem Ort persistieren als der Sender selbst und von mehreren Empfängern nacheinander wahrgenommen werden können, aber sie sind in Bezug auf Änderungen der Signalhäufigkeit sehr träge. Die Modulation von Information kann über Änderung der Signalhäufigkeit oder Zusammensetzung erfolgen. Wenn chemische Signale auf Stoffwechselprodukten basieren oder diese enthalten, handelt es sich um ehrliche Signale.

Laute werden von Tieren auf vielfältige Weise erzeugt und mit fast ebenso vielen unterschiedlichen Organen wahrgenommen. Die Produktion von Lauten ist für den Sender vergleichsweise aufwändig und energetisch kostspielig. Durch Veränderung der Frequenz und Amplitude ist eine sehr flexible Modulation dieser Signale möglich. Außerdem kann über die Häufigkeit und Dauer der Lautproduktion sowie durch variablen Einsatz und Kombination von Einzelelementen ein Höchstmaß an Flexibilität und Informationsübertragung gewährleistet werden. Der Einsatz von Lauten erfordert daher permanente neuronale Kontrolle und Anpassung an die soziale Situation (Fichtel und Manser 2010). Die Reichweite von Lauten ist sowohl in der Luft als auch im Wasser groß, aber die Nachhaltigkeit dieser Signale ist minimal.

Visuelle Signale können in permanente Zustände und diskrete Ereignisse unterteilt werden. Bestimmte Merkmale eines Senders, wie seine Größe oder Färbung, senden permanent Informationen an seine soziale Umwelt. Andere Signale basieren dagegen auf kurzen Bewegungen oder Präsentationen. Da sie in jedem

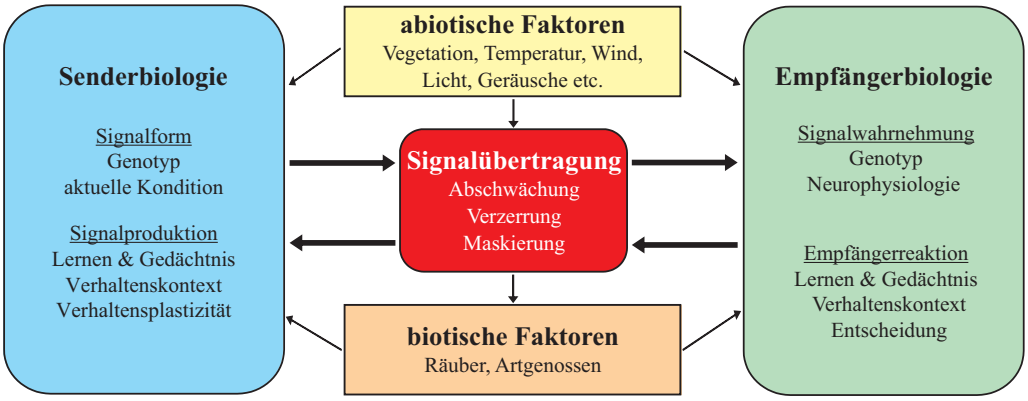


Abb. 14.2 Kommunikation beinhaltet und beeinflusst zahlreiche Merkmale von Sender und Empfänger sowie der unbelebten und sozialen Umwelt. (Nach Patricelli und Hebets 2016)

Fall Sichtkontakt zwischen Sender und Empfänger erfordern, erlauben sie die beste individuelle Zuordnung aller Signale. Allerdings ist ihre Reichweite dafür beschränkt, und für viele Tiere ist ihr erfolgreicher Einsatz auf den Tag beschränkt. Körpergröße und bunte oder extravagante Ornamente sind ehrliche Hinweise auf bestimmte Eigenschaften des Senders, sie können dafür aber nicht kurzfristig moduliert werden. Sensorische und neuronale Prozesse haben einen starken Einfluss darauf, welche visuellen Signale wahrgenommen und erkannt werden können (Schaefer 2010).

Vor dem Hintergrund der verschiedenen Vor- und Nachteile einzelner Signale sind drei Aspekte bemerkenswert: Erstens werden physische Merkmale von Signalen dahingehend optimiert, dass ihre Übertragung unter widrigen Umweltbedingungen maximiert wird. Außerdem können Empfänger ihre Fähigkeit, Signale unterschiedlicher Qualität zu bewerten, optimieren (Naguib und Wiley 2001). Zweitens werden Signale im Lauf der Evolution durch Ritualisierung optimiert. Dabei werden sie verstärkt, wiederholt und immer stereotyper und damit für den Empfänger eindeutiger. Drittens können durch die Kombination von Signalen die Wahrscheinlichkeit der Wahrnehmung erhöht und neue Bedeutungen generiert werden (Johnstone 1996).

Die **Übertragung** eines Signals kann in mehrere Schritte untergliedert werden, an denen Selektion unabhängig ansetzen kann (Abb. 14.2). Ob überhaupt ein Signal produziert wird, hängt zunächst von der Verfassung und Motivation des Senders ab. Die Struktur eines Signals ist stark von morphologischen Vorgaben, wie z. B. der Körpergröße und aktuellen Verfassung des Senders, beeinflusst. Bei der eigentlichen Übertragung zum Empfänger sind je nach Signal verschiedene abiotische Umweltfaktoren bedeutsam, die mit der Struktur des Signals interagieren. Der Empfang eines Signals durch einen Empfänger hängt von der perzeptuellen und kognitiven Verarbeitung des Signals ab. Danach erfolgt im zentralen Nervensystem die Wahrnehmung und Klassifizierung der kodierten Information. Der Bewertung dieser Information durch kognitive Prozesse folgt schließlich die Entscheidung des Empfängers für eine bestimmte Reaktion, die von Kontext und Erfahrung abhängt. Signale können auch von Artgenossen belauscht werden, und Produktion sowie Reaktion können von Zuschauern beeinflusst werden.

14.1.2 Ehrlichkeit

Ein entscheidendes Kriterium bei der Bewertung des Einsatzes und der Funktion von Signalen betrifft deren Ehrlichkeit. In der klassischen Ethologie wurde Kommunikation als kooperative Interaktion betrachtet, die dem effektiven Informationstransfer dient. Kommunikation zwischen Artgenossen wird demnach durch „konspiratives Flüstern" bewerkstelligt (Johnstone 1998). Vor dem Hintergrund der Einsicht, dass es Interessenskonflikte zwischen Individuen gibt, haben Dawkins und Krebs (1978) den einflussreichen Vorschlag gemacht, dass Signale die wichtigste Möglichkeit von Tieren darstellen, das Verhalten anderer zu ihrem Vorteil zu manipulieren. Da in diesem Kontext auch unehrliche Signale eingesetzt werden könnten, gibt es Selektion auf Empfänger, ehrliche und unehrliche Signale zu unterscheiden. Das vorhergesagte Ergebnis ist ein evolutionäres Wettrennen, das zur Entwicklung von immer stärker übertriebenen Signalen führt.

Empfänger können auf die Ehrlichkeit von Signalen setzen, weil manche Signale nicht gefälscht werden können. So ist zum Beispiel die Grundfrequenz der Rufe von Erdkröten *(Bufo bufo)* negativ mit der Körpergröße korreliert, so dass andere die Größe eines rufenden Männchens verlässlich einschätzen können (Davies und Halliday 1978). Ein zweiter Grund, warum Signale ehrlich sein können, besteht darin, dass es sehr teuer und aufwändig ist, ein unehrliches Signal zu produzieren *(costly signalling theory);* speziell weil unehrliche Signale nicht gefälscht werden können *(index hypothesis)* (Biernaski et al. 2014). Dabei könnte Ritualisierung den Prozess darstellen, durch den Signale ihre Ehrlichkeit gewinnen und behalten (Zahavi 1979).

Bei Haussperlingen *(Passer domesticus)* sind beispielsweise die Größe des männlichen Brustflecks und die Stoffwechselrate positiv mit dem Testosterontiter korreliert (Buchanan et al. 2001). Zwänge durch die Limitierung neuronalen Speicherplatzes könnten auch dazu beitragen, dass Vogelgesang ehrlich bleibt, da die Größe und Variabilität des Gesangsrepertoires als ehrliche Signale betrachtet werden (Gil und Gahr 2002). Soziale Kosten in Form von Aggression gegenüber entdeckten Betrügern stellen einen weiteren Mechanismus zur Aufrechterhaltung der Ehrlichkeit von Signalen dar. So besitzen Gallische Feldwespen *(Polistes dominula)* ein schwarz-gelbes Gesichtsmuster, das mit dem individuellen Dominanzstatus korreliert. In Konflikten zwischen Wespen mit experimentell veränderten Mustern erhielten Betrüger deutlich mehr Aggression von Dominanten als Kontrollen (Tibbetts und Dale 2004). Trotz starker Selektion auf die Ehrlichkeit von Signalen können Tiere Artgenossen durch den Einsatz von Signalen täuschen, aber unehrliche Signale sollten nur mit geringer Frequenz eingesetzt werden. Der Gabelschwanzdrongo *(Dicrurus adsimilis)* hat eine Lösung für dieses Problem gefunden: Drongos ahmen die Alarmrufe von anderen Vogelarten, mit denen sie assoziiert sind, nach und stehlen das Futter der geflohenen Opfer. Indem sie ihre falschen Alarmrufe für eine bestimmte Art ständig leicht modifizieren, erschweren sie nämlich ihren Opfern, ihnen auf die Schliche zu kommen (Flower et al. 2014).

14.1.3 Bedeutung

Wie wissen Tiere, welches Signal sie wann produzieren müssen bzw. welche Bedeutung ein empfangenes Signal hat (Rendall et al. 2009)? Sowohl auf der Sender- als auch auf der Empfängerseite spielen genetische Kontrolle und Lernen eine entscheidende Rolle (► Kap. 12). Die Produktion der meisten Signale basiert auf genetischer Information. Prinzipiell lässt sich das angeborene Repertoire an Signalen durch

Aufzucht in Isolation ermitteln. Neugeborene oder frisch geschlüpfte Individuen sind häufig in der Lage, zumindest manche artspezifischen Signale zu produzieren. Die Produktion von Signalen ist auch vom Entwicklungszustand abhängig und erfolgt erst, wenn die zur Produktion notwendigen Strukturen vollständig entwickelt sind. So gibt es beispielsweise olfaktorische Signale, die von Säugetieren erst mit Beginn der Geschlechtsreife erzeugt werden können. Manche Signale sind so stereotyp, dass sie von Beginn an in ein und derselben Form produziert werden (Hammerschmidt et al. 2000), wohingegen andere langsam im Laufe der Individualentwicklung in die endgültige Version „kristallisieren".

Die einzige große Ausnahme im Tierreich in Bezug auf die genetische Grundlage der Signalproduktion stellt der Vogelgesang dar. Wenn Singvögel Gesangselemente unter dem Einfluss von Artgenossen oder deren Signale modifizieren, handelt es sich um **Produktionslernen** (Janik und Slater 2000). Manchmal können existierende Signale auch in einem neuen Kontext eingesetzt werden und dort eine neue Bedeutung annehmen, was als **Gebrauchslernen** bezeichnet wird. Primaten können ihre funktional referentiellen Alarmrufe beispielsweise relativ früh produzieren, müssen aber den korrekten Einsatz lernen (Fichtel 2008). Die Struktur von eigentlich stereotypen Signalen kann unter anderem durch Änderung des sozialen Umfeldes (Rukstalis et al. 2003), des emotionalen Zustandes des Senders (Fichtel et al. 2001), seines Reproduktions- (Semple und McComb 2000) und Dominanzstatus (Fischer et al. 2004), seines Alters (Osada et al. 2003) und seiner Immunkompetenz (Rantala et al. 2002) sowie durch die Dringlichkeit der Bedrohung durch Räuber (Manser 2001) modifiziert werden. Bei akustischen Signalen sind auch populationsspezifische Modifikationen von Signalstrukturen bekannt, die als Dialekte bezeichnet werden (Wright und Wilkinson 2001).

Signale können auch durch Kombinationen einzelner Elemente neue Bedeutungen annehmen. Solche syntaktischen Fähigkeiten wurden unter anderem bei gruppenlebenden Elsterdros *(Turdoides bicolor)* nachgewiesen, die zwei Vokalisationen mit unterschiedlicher Bedeutung zu einer Sequenz kombinieren, deren Bedeutung sich logisch aus der Kombination der jeweils einzelnen Funktionen ergibt (Engesser et al. 2016). Ein milder Alarmruf und ein Rekrutierungsruf aus dem Kontext der Gruppenkoordination werden hier in Kombination geäußert, um Artgenossen in einer gefährlichen Situation zu rekrutieren; z. B. um einen Räuber zu mobben. Auch Empfänger (Japanische Meise, *Parus minor*) zeigen unterschiedliche Reaktionen auf abgespielte Lautsequenzen mit experimentell veränderten Abfolgen der einzelnen Elemente (Suzuki et al. 2017). Bei vielen anderen Arten erscheinen die Sequenzen akustischer Signale aber so zufällig kombiniert zu sein, dass man aus ein paar aufeinanderfolgenden Elementen das nächste nicht vorhersagen kann (Kershenbaum et al. 2014).

Auf der Seite der Empfänger gibt es ebenfalls zahlreiche Hinweise auf ein angeborenes Erkennen von artspezifischen Signalen. Bei Roten Ernteameisen *(Pogonomyrmex barbatus)* modifizieren Arbeiterinnen beispielsweise ihre nächste Aufgabe in Abhängigkeit von verschiedenen Kohlenwasserstoffmolekülen, die sie auf der Körperoberfläche von Artgenossen perzipieren (Greene und Gordon 2003), und bei Honigbienen *(Apis mellifera)* wird durch Kontakt mit der „Königinnensubstanz" die eigene Fortpflanzung unterdrückt (Moritz et al. 2000). Die Bedeutung von Signalen wird aber auch von Anfang an gelernt. So können frisch geschlüpfte Lachmöwen *(Larus ridibundus)* ihre Eltern beim Anflug auf das Nest unter Hunderten von anderen Erwachsenen am Ruf erkennen und

schon vor deren Landung mit Betteln beginnen (Charrier et al. 2001). In manchen Kommunikationssystemen gibt es aber hinreichend Flexibilität, so dass ein existierendes Signal in seiner Bedeutung mit einem neuen Kontext assoziiert werden kann, wie z. B. ein Alarmruf von Coquerel-Sifakas (*Propithecus coquereli,* Fichtel und Kappeler 2011). Außerdem gibt es Hinweise von Vögel- und Primatenstudien, dass die Bedeutung heterospezifischer Signale (Alarmrufe) gelernt werden kann (Fichtel 2004). Tiere können also aus der Integration von Information, die in Signalen enthalten ist, mit dem jeweiligen sozialen Zusammenhang des Signalaustauschs bedeutungsvolle Informationen in zahlreichen Kontexten gewinnen (Seyfarth und Cheney 2017).

14.1.4 Signalfunktion

Viele Signale haben eine ganz spezifische Funktion. Das Bombykol-Molekül des Seidenspinners (*Bombyx mori;* ► Abschn. 9.3) ist eines der extremsten Beispiele dafür. Andere Signale werden dagegen in so großer Zahl und unterschiedlicher Kombination abgegeben, dass die Funktion eines einzelnen Elements, wie z. B. eine Strophe im Gesang einer Amsel, nicht erkennbar ist. Die verschiedenen Modalitäten unterscheiden sich auch darin, wie dynamisch Signale ausgetauscht werden können (Todt und Naguib 2000) oder wie gezielt sie an einen bestimmten Empfänger adressiert werden können (Kappeler 1998). Schließlich können in vielen Situationen mehrere Signale miteinander kombiniert und gleichzeitig abgegeben werden (multimodale Kommunikation, Peckre et al. 2019). So erkennen Jamaikanische Anolen *(Anolis grahami)* Mitglieder der eigenen Art an der Farbe der ausstülpbaren Hautfalte an der Kehle und der Frequenz, mit der sie präsentiert wird (Macedonia et al. 2013). Umgekehrt können einzelne Signale zahlreiche Informationen enthalten. So enthalten Hautabstriche von Antarktischen Seebären *(Arctocephalus gazella)* Informationen über Koloniemitgliedschaft, Verwandtschaft und Heterozygotiegrad (Stoffel et al. 2015). Es stellt sich auch die Frage, ob die Diversität von Signalen einer Art in verschiedenen Modalitäten synergistisch zusammenwirkt oder sich ergänzt. Bei der größten Familie der Singvögel *(Thraupidae)* ist die Diversität der visuellen und akustischen Signale, die hauptsächlich im sexuellen Kontext eingesetzt werden, aber nicht miteinander korreliert (Mason et al. 2014). Trotzdem lassen sich Funktionen der meisten Signale den großen, evolutionär bedeutsamen funktionalen Kontexten zuordnen.

Bei der **Nahrungssuche** dient Kommunikation (Stichwort: Bienentanz, Ameisenstraße, Futterrufe) dem Austausch von Information über die Lage von Futterquellen. Das Kennzeichnen und Verteidigen von Territorien dient in vielen Fällen auch primär der Ressourcensicherung. Im Kontext der **Räubervermeidung** spielen Alarmrufe eine wichtige Rolle dabei, Artgenossen vor Raubfeinden zu warnen, und unterschiedliche Alarmrufe können zu adaptiven Verhaltensänderungen der Empfänger führen (Rauber und Manser 2017). Außerdem kommunizieren Tiere mit besonders auffälligen oder kryptischen Signalen mit ihren potentiellen Räubern. Kommunikation spielt im Kontext der **sexuellen Selektion** eine entscheidende Rolle bei mehreren Prozessen. Signale dienen dazu, potentielle Paarungspartner der eigenen Art zu erkennen und Verwandte zu vermeiden. Bei der Konkurrenz zwischen Mitgliedern eines Geschlechts spielen Signale neben der individuellen Erkennung eine herausragende Rolle bei der Etablierung von Dominanzbeziehungen oder Paarungsterritorien (Sheehan und Bergman 2015). Die Partnerwahl basiert bei vielen Tieren auf Signalen, die Information

über die Qualität des Senders enthalten. Bei der **Brutfürsorge** erfolgen sowohl die Erkennung der Jungen als auch Konflikte über elterliche Investition durch den Austausch von Signalen. Die Erkennung und Diskriminierung von Individuen, die in vielen dieser Kontexte bedeutsam ist, basiert ebenfalls auf Signalen.

14.2 Koordination

Gruppen von Tieren unterscheiden sich in ihrer Größe (von wenigen Individuen bis zu mehr als 10 Mio.), Zusammensetzung, Permanenz und Kohäsion. Da die meisten Vorteile des Gruppenlebens darauf basieren, dass die Gruppenmitglieder zusammen sind, hat die Kohäsion einer Gruppe oberste Priorität. Um die Kohäsion einer Gruppe zu gewährleisten, müssen aber die Aktivitäten und Bewegungen der einzelnen Gruppenmitglieder miteinander koordiniert werden, da es Interessenskonflikte zwischen individuellen Bedürfnissen oder Präferenzen gibt (Conradt und Roper 2003). Wenn eine Primatengruppe nach einer Rast zu einer Futterquelle aufbricht, ein Vogelschwarm einen Futterplatz verlässt oder ein Bienenvolk ein neues Nest sucht, verlieren diejenigen Individuen, die sich der Entscheidung der Gruppe nicht anschließen, zumindest temporär die Vorteile des Gruppenlebens. In jedem Fall müssen aber Verhaltensmechanismen existieren, mit deren Hilfe Entscheidungen auf der Gruppenebene unter anderem darüber herbeigeführt werden, welche Aktivitäten ausgeführt werden, wann andere Aktivitäten aufgenommen werden, wohin sich eine Gruppe bewegt, und wann eine Gruppenbewegung beendet ist. Wer sollte diese Entscheidungen am besten wie treffen?

Eine optimale **Gruppenentscheidung** sollte auf dem Vergleich der Informationen, die allen Gruppenmitgliedern zur Verfügung stehen, beruhen und dabei alle individuellen Bedürfnisse berücksichtigen, um so zwischen zwei oder mehr Alternativen zu entscheiden. Je nachdem, ob es Interessenskonflikte zwischen Individuen gibt oder nicht und ob die Kommunikation innerhalb der Gruppe alle Individuen erreicht oder lokal ist, sind unterschiedliche Entscheidungstypen zu erwarten (Conradt und Roper 2005).

Diese **Mechanismen der Entscheidungsfindung** auf Gruppenebene stellen das Kernstück sozialer Kommunikation dar. Die größten Gruppen bestehen aus Tausenden oder sogar Millionen von anonymen Individuen. Ihre Aggregationen werden von externen Faktoren oder gemeinsamen Zielen zusammengehalten, so dass es in Bezug auf den Gruppenzusammenhalt keine Interessenskonflikte zwischen Individuen gibt. Zudem ist es unmöglich, mit mehr als ein paar Nachbarn zu kommunizieren. Fisch- und Vogelschwärme oder wandernde Herden von Großsäugern gehören in diese Kategorie (◘ Abb. 14.3). Deren Zusammenhalt sowie die geordnete Bewegung des gesamten Schwarmes oder der Herde werden dabei durch einfache Regeln der Selbstorganisation, wie „halte einen bestimmten Abstand zu deinem Nachbarn ein“, koordiniert (Couzin et al. 2005).

Wenn eher passive Signale, wie individuelles Blicken, Ausrichten oder Bewegen in eine bestimmte Richtung, Grundlage einer Entscheidung sind, wird die Entscheidung über ein **Quorum** gefällt: Sobald eine Mindestanzahl an Individuen eine bestimmte Handlung ausübt oder favorisiert, wird diese von allen Gruppenmitgliedern übernommen. So richten sich Büffel vor einer anstehenden Gruppenbewegung in eine bestimmte Richtung aus, und sobald eine bestimmte Anzahl sich für eine Richtung entschieden hat, geht die ganze Herde los (Prins 1996). Ähnlich machen es Honigbienen, die in einen neuen Stock umziehen (Seeley und Visscher 2004), oder afrikanische Wildhunde, die sich gemeinsam in Bewegung setzen (Walker et al. 2017).

Abb. 14.3 Koordination der Gruppenbewegung eines Schwarms von Staren *(Sturnus vulgaris)*. Die koordinierten Bewegungen entstehen durch Selbstorganisation. (© Jaesub Kim/Pixabay)

Bei Gruppen kleinerer Größen geht man davon aus, dass jedes Individuum den globalen Überblick über die gesamte Gruppe hat, d. h. dass alle Mitglieder sich kennen und miteinander kommunizieren können. In diesen Gruppen kann man zwei Typen von Gruppenentscheidungen unterscheiden. Bei **kombinierten Entscheidungen** *(combined decisions)* trifft jedes Individuum selbständig eine Wahl zwischen verschiedenen Optionen, ohne dabei eine gemeinsame Entscheidung herbeiführen zu wollen. Dabei kann die individuelle Entscheidung vom Verhalten von Artgenossen abhängen. Das kombinierte Ergebnis der individuellen Entscheidungen betrifft aber die Gruppe als Ganzes (Conradt und Roper 2005). Die Organisation der Arbeitsteilung bei eusozialen Insekten oder die dynamische Untergruppenbildung bei Arten mit einer sozialen Organisation vom Fission-Fusion-Typ (temporäres Aufspalten und Wiedervereinigen von Untergruppen einer sozialen Einheit) – wie Bechsteinfledermäuse *(Myotis bechsteinii)* – könnten Beispiele für diesen Prozess darstellen (Kerth 2010). Da man bei Tieren aber nur schwer untersuchen kann, ob Individuen wirklich beabsichtigen, eine Gruppenentscheidung zu treffen, ist die praktische Unterscheidung zwischen Konsensentscheidungen und kombinierten Entscheidungen problematisch (Pyritz et al. 2011).

Im Unterschied dazu wählen bei einer **Konsensentscheidung** *(consensus decision)* alle Gruppenmitglieder gemeinsam eine Aktion mit der Vorgabe, einen Konsens zu erreichen. Die gemeinsame Entscheidung bedeutet nicht notwendigerweise, dass sich alle an der Entscheidungsfindung beteiligen, sondern dass die Entscheidung von allen getragen wird. Diese Art von Entscheidungen betreffen in der Regel Gruppenbewegungen oder gemeinsame Aktivitäten, wie z. B. kooperatives Jagen von Schimpansen oder Delphinen. Handelt es sich um eine partizipative Konsensentscheidung *(shared decision)*, wird sie von den meisten oder allen Gruppenmitgliedern

gemeinsam getroffen. Dabei kann der Einfluss aller Individuen gleich sein, oder manche der Tiere haben mehr oder weniger Einfluss darauf. Einzelentscheidungen *(unshared decisions)* werden dagegen von einem Tier *(leader)* oder einer kleinen Minderheit der Individuen getroffen. Diese beiden Möglichkeiten beschreiben natürlich nur die Eckpunkte eines Kontinuums, aber die Unterscheidung ist heuristisch hilfreich.

Ob eine Entscheidung eine Gruppen- oder Einzelentscheidung ist, hängt von mindestens drei Faktoren ab: Erstens gibt es einen Trade-off zwischen der Güte einer Entscheidung und der dafür notwendigen Zeit. Wenn wenig Zeit zur Verfügung steht, sollte man das Verhalten des am besten informierten Individuums kopieren (Laland 2004). Wenn Zeit nicht limitiert ist, können unter Einbeziehung von möglichst vielen Tieren bessere Entscheidungen getroffen werden, z. B. wenn Ameisen sich für ein neues Nest entscheiden müssen (Franks et al. 2009). Zweitens kommt es darauf an, wie die Information verteilt ist und auf welcher Kenntnis die gemeinsame Entscheidung basiert. Haben alle Individuen dieselbe Information und ist die Information zu 100 % korrekt? Wann sollte man besser einem Individuum vertrauen, das verlässliche Informationen zu haben scheint, und wann sollte man besser individuelle Informationen sammeln (Couzin 2009)? Eine Minderheit von informierten Individuen kann tatsächlich die Bewegungen der ganzen Gruppe kontrollieren (Reebs 2000). Schließlich ist entscheidend, ob es interindividuelle Interessenskonflikte gibt oder nicht. Diese Konflikte existieren in Situationen, in denen Gruppen zwischen sich gegenseitig ausschließenden Aktivitäten (z. B. Ruhen oder Weiterziehen) oder zwischen verschiedenen Orten entscheiden müssen, da nicht alle Individuen identische Präferenzen haben sollten. Bei Bechsteinfledermäusen entscheidet so das Ausmaß interindividueller Interessenskonflikte über die Beschaffenheit potentieller Schlafhöhlen darüber, ob eine gemeinsame Entscheidung zustande kommt (Fleischmann et al. 2013).

Wenn es Konflikte zwischen Individuen über gemeinsame Ziele gibt, sollte jedes Individuum versuchen, seine Interessen durchzusetzen. Wer sich im Extremfall als einziger Anführer durchsetzt, hängt von einer Reihe von Faktoren ab (King et al. 2009). So können Entscheidungen einzelner Gruppenmitglieder auf verschiedenen intrinsischen Merkmalen der betreffenden Individuen basieren. Entsprechende Modellierungen haben vorhergesagt, dass Unterschiede in der Motivation, die beispielsweise auf verschiedene Hungerzustände zurückgehen können, bestimmen können, wer die Initiative bei gemeinsamen Entscheidungen übernimmt (Rands et al. 2003). Auch Unterschiede in Temperament und Persönlichkeit können eine Rolle spielen (Johnstone und Manica 2011): Bei Stichlingen sind beispielsweise wagemutige Individuen häufiger Anführer als zögerliche (Harcourt et al. 2009). Bei manchen Arten (z. B. Paviane) übernehmen dominante Tiere eine Führungsrolle, jedoch nicht, weil sie andere zwingen können, ihnen zu folgen (King et al. 2008). Schließlich können manche Individuen auch einen Informationsvorsprung besitzen, den sie einsetzen, um eine ungeteilte Entscheidung durchzusetzen. Alte Elefantenkühe kennen beispielsweise aufgrund ihrer einmaligen Erfahrung Wasserstellen, die unter seltenen Extrembedingungen überlebenswichtig sein können, und leiten ihre Gruppe dort hin (Foley et al. 2008; ◘ Abb. 14.4). Generell gibt es zwischenartliche Variation darin, wie viele Gruppenmitglieder als Anführer fungieren können und ob sie Vorteile aus dieser Position beziehen, wie effektiv sie darin sind und wer in verschiedenen Kontexten anführt (Strandburgh-Peshkin et al. 2018).

Neben den genannten Entscheidungsmechanismen können auch einfache Regeln oder basale Verhaltensmechanismen den Zusammenhalt von sozialen

Abb. 14.4 Alte erfahrene Elefantenkühe übernehmen die Anführerschaft ihrer Herde, wenn sie einen wichtigen Informationsvorsprung besitzen. (© cocoparisienne/Pixabay)

Gruppen gewährleisten. So wechseln sich Paare von Stichlingen, denen unterschiedliche Futterplätze beigebracht wurden, darin ab, wer das nächste gemeinsame Ziel bestimmt (Harcourt et al. 2010). Des Weiteren findet man zum Beispiel bei Schafen (*Ovis aries;* Pillot et al. 2011) einen mimetischen Effekt: Durch Beibehalten eines bestimmten Abstandes zum nächsten Nachbarn wird die Gruppenkohäsion auch bei abrupten Bewegungen beibehalten. So erfolgt die Koordination innerhalb einer Paviangruppe ebenfalls auf lokaler Ebene innerhalb der Gruppe, wo Gruppenentscheidungen oder Kompromisse über die gemeinsame Richtung getroffen werden (Strandburg-Peshkin et al. 2015). Diese Studien unterstreichen auch Morgans Regel der Parsimonie: Selbst bei hochentwickelten sozialen Säugetieren mit relativ großen Gehirnen können komplexe Verhaltensweisen durch einfache Mechanismen erklärt werden.

Koordination ist nicht nur in Gruppen notwendig, sondern die Mitglieder eines Paares koordinieren auch viele ihrer Aktivitäten. Bei Vögeln mit biparentaler Jungenfürsorge wäre beispielsweise zu erwarten, dass Eltern sich beim Brüten abwechseln und ihre Fütterungsbesuche koordinieren. Tatsächlich findet eine Koordination der Brutaktivität nach unterschiedlichsten Mustern statt (Bulla et al. 2016). Je mehr sich Eltern beim Füttern synchronisieren, umso höher ist die Fütterungsrate und umso geringer das Prädationsrisiko für die Nestlinge (Bebbington und Hatchwell 2016). Wie sich zwei Individuen bei der Fortbewegung koordinieren, wurde in eleganten Experimenten mit Brieftauben untersucht (Biro et al. 2006). Wenn man Individuen, die mehrfach vom selben Ort aufgelassen wurden, so dass sie eine individuell präferierte Route für die Heimkehr zum Schlag entwickelten, zu zweit auflässt, gab es unterschiedliche Muster der Koordination, die von Unabhängigkeit über Kompromiss bis zur Führung durch eines der Tiere variierten (Abb. 14.5). In größeren Gruppen von Tauben bilden sich spontan hierarchische Muster aus, die auf der Verteilung

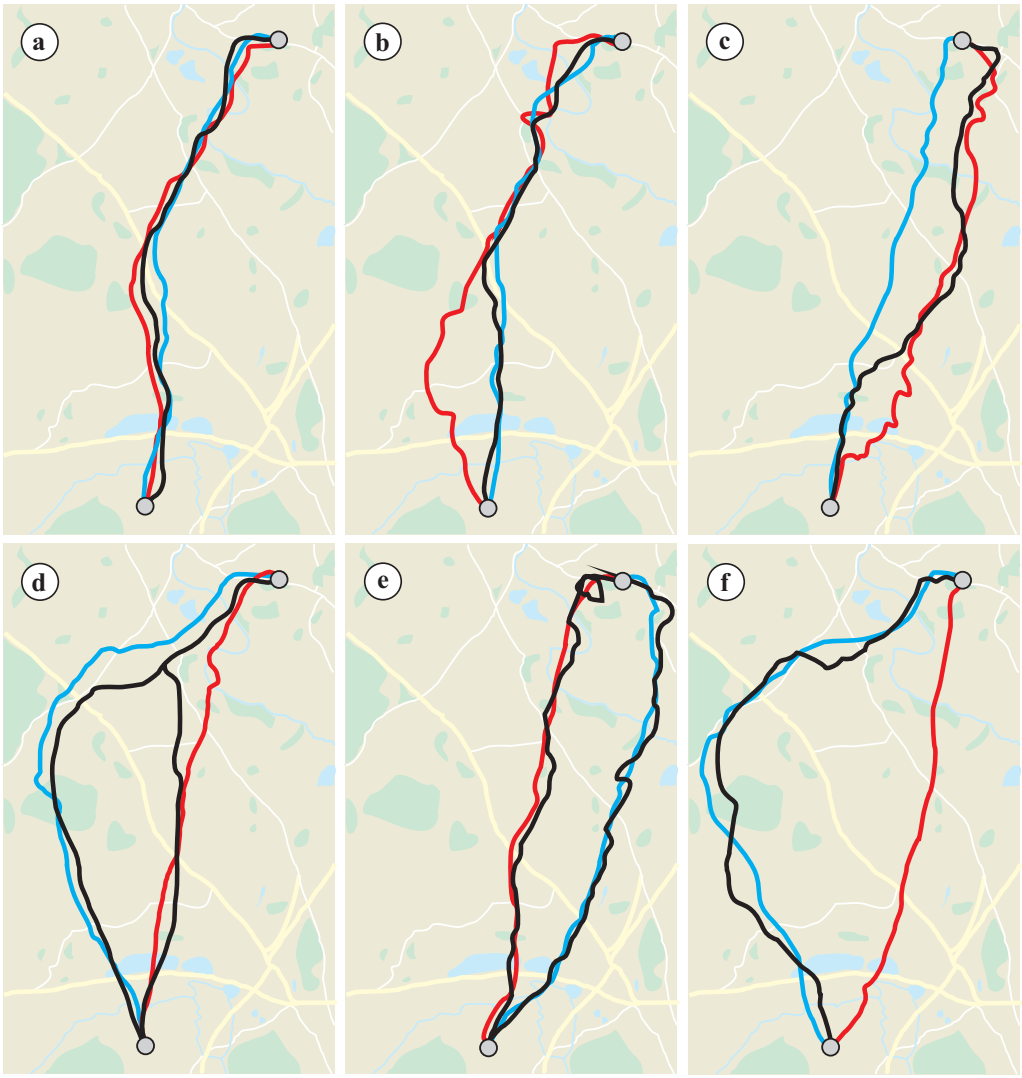


Abb. 14.5 Koordination zwischen Brieftauben. Zwei Individuen (*blau* und *rot*) finden in den meisten Fällen unterschiedliche, individuelle Routen zwischen einem Auflassplatz und ihrem Schlag. Wenn sie gemeinsam aufgelassen werden *(schwarz)*, können sie zusammen fliegen (**a**), zunächst der gemeinsamen und dann einer von beiden Routen folgen (**b**), einer und dann der anderen Route folgen (**c**), zunächst gemeinsam und dann getrennt (**d**) oder gleich getrennt fliegen (**e**), oder sie fliegen gemeinsam eine der beiden Routen (**f**). (Nach Biro et al. 2006)

der Führungsrollen in den paarweisen Flügen basiert (Nagy et al. 2010). Interessanterweise ist diese Hierarchie völlig unabhängig von der Dominanzhierarchie zwischen denselben Individuen im Kontext der Nahrungskonkurrenz (Nagy et al. 2013).

14.3 Beziehungen und Netzwerke

Wenn sich Tiere individuell erkennen und dieselben Individuen regelmäßig miteinander interagieren, kann man über die Bewertung der Häufigkeit und der Art

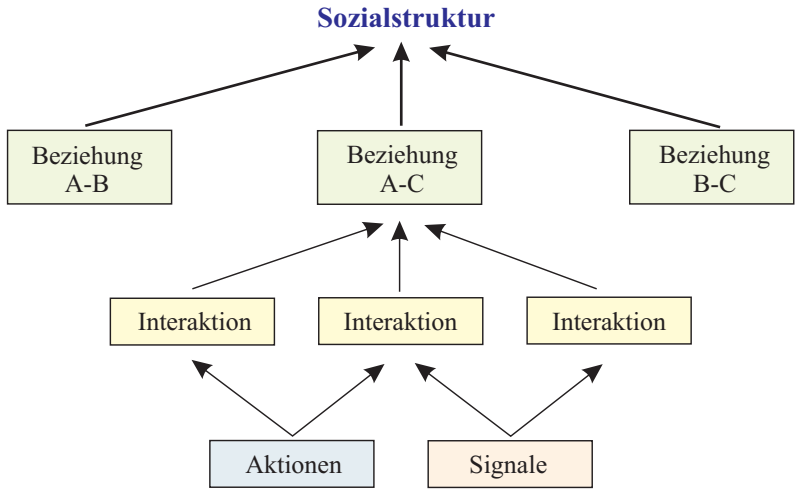


Abb. 14.6 Hierarchie der Sozialstruktur. Aktionen und Signale sind die operationalisierbaren Grundelemente des Verhaltens, deren Austausch zwischen Individuen (A, B, C usw.) als Interaktionen beobachtet werden kann. Aus der Häufigkeit und Qualität der Interaktionen lassen sich die sozialen Beziehungen einzelner Dyaden (A-B, A-C, B-C) ermitteln. Die Gesamtbetrachtung aller dyadischen Beziehungen innerhalb einer sozialen Einheit beschreibt deren Sozialstruktur

ihrer Interaktionen Rückschlüsse über ihre soziale Beziehung ziehen. Aus den Merkmalen der Beziehungen zwischen allen Individuen einer sozialen Einheit kann deren **soziale Struktur** charakterisiert werden (Abb. 14.6).

Soziale Beziehungen können nicht direkt beobachtet werden. Vielmehr handelt es sich um ein virtuelles Konstrukt, das durch die Summe und Art der Interaktionen zwischen zwei Individuen definiert ist. Es gilt also, eine Verbindung zwischen einzelnen Verhaltensweisen und deren Integration über die Zeit herzustellen. Demnach lässt sich aus wiederholten Interaktionen die soziale Beziehung zwischen zwei Mitgliedern einer Gruppe (Dyade) bestimmen. Dabei können verschiedene Aspekte einer Beziehung berücksichtigt werden (Silk et al. 2013). So lassen sich dyadische Beziehungen u. a. in Bezug auf die Häufigkeit, Diversität, Symmetrie und Grundstimmung der Interaktionen sowie ihre Spannung, Vorhersagbarkeit und Stabilität charakterisieren (Abb. 14.7). Da manche Interaktionen nicht unabhängig voneinander sind – z. B. Häufigkeit von Assoziation und *grooming* – wurde ein Index *(Composite Sociality Index)* entwickelt, der die relativen Häufigkeiten verschiedener affinitiver Interaktionen zueinander in Beziehung setzt, und anhand dessen Dyaden mit besonders (un-)freundlichen Beziehungen identifiziert werden können. Zusätzliche Indices existieren, um beispielsweise die Anzahl, Diversität und Differenzierung von Sozialbeziehungen auszudrücken (Fischer et al. 2017).

Die Analyse dyadischer Sozialbeziehungen kann mit Hilfe von Methoden der Sozialen Netzwerktheorie auf die Ebene der Gruppe erweitert werden. Diese Methode bietet den Vorteil, dass Daten über verschiedenste Interaktionstypen gleichermaßen analysiert werden können (Krause et al. 2007; Abb. 14.8). Dabei repräsentieren in einer Netzwerkanalyse Knoten *(nodes)* einzelne Individuen, die durch Kanten *(edges)* verbunden sind. Auf dieser Grundlage können emergente Dimensionen der

selten	**Häufigkeit**	häufig
niedrig	**Diversität**	hoch
niedrig	**Symmetrie**	hoch
feindlich	**Grundstimmung**	freundlich
angespannt	**Spannung**	entspannt
gering	**Vorhersagbarkeit**	hoch
instabil	**Stabilität**	stabil

Abb. 14.7 Die wichtigsten Dimensionen von Sozialbeziehungen. (Nach Silk et al. 2013)

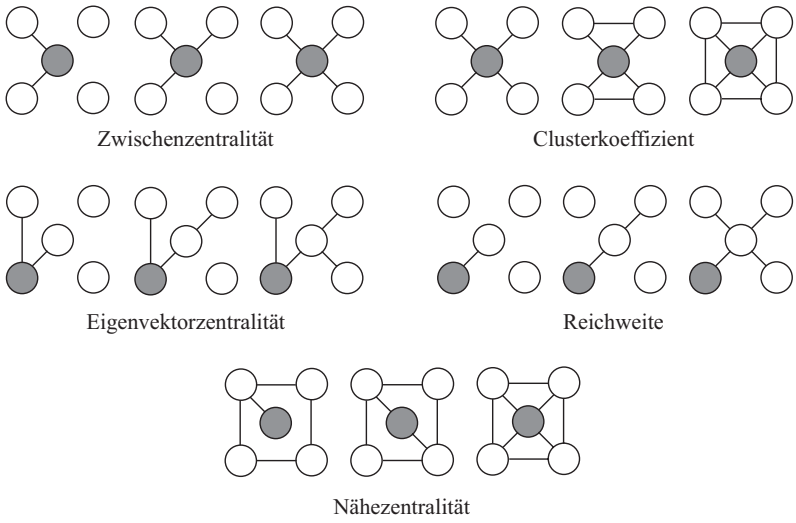


Abb. 14.8 Mit sozialen Netzwerkstatistiken lassen sich auch indirekte soziale Beziehungen quantifizieren. Die gebräuchlichsten dieser Maße sind hier jeweils für drei hypothetische Netzwerke dargestellt, wobei die jeweiligen Werte für ein hypothetisches Fokustier *(grau)* von links nach rechts zunehmen. (Nach Brent 2015)

Sozialstruktur quantifiziert werden: Gradzentralität *(degree)* drückt aus, mit wie vielen anderen Individuen ein Tier in direktem Kontakt ist; Zwischenzentralität *(betweenness)* beschreibt die Anzahl der kürzesten Verbindungen zwischen zwei Individuen, die durch einen bestimmten Knoten durchgehen; Nähezentralität *(closeness centrality)* beschreibt die Summe der Kantenlängen zwischen einem Individuum und allen anderen Gruppenmitgliedern; Eigenvektorzentralität *(eigenvector centrality)* stellt die Anzahl und Qualität der Partner eines Individuums dar, wobei deren Qualität über die Anzahl ihrer Partner definiert ist; Dichte *(density)* drückt das Verhältnis der vorhandenen Beziehungen zur maximale möglichen Anzahl aus; ein Clusterkoeffizient *(clustering coefficient)* beschreibt den Anteil

der Partner eines Individuums, die ihrerseits direkt miteinander verbunden sind (Brent 2015).

Warum Individuen bestimmte Verhaltensweisen miteinander austauschen, kann konzeptionell auf zwei Arten analysiert werden: Erstens haben langfristige Beobachtungen bei manchen Arten Hinweise darauf ergeben, dass bestimmte Individuen enge soziale Bindungen *(social bonds)* ausbilden, d. h., sie investieren differenziell in soziale Beziehungen mit bestimmten Individuen (Silk 2007). Die (physiologischen) Korrelate solcher Bindungen wurden bei Graugänsen *(Anser anser)* in beispielhaftem Detail untersucht (Kotrschal et al. 2010). Dass soziale Bindungen auch Konsequenzen für die Fitness haben, wurde bei Pavianen gezeigt, wo Weibchen mit intensiveren Bindungen (d. h. höherem CS-Index) mehr Junge durchbringen (Silk et al. 2003) und länger leben (Silk et al. 2010). Dass es sich dabei nicht unbedingt um das Ergebnis von Verwandtenselektion handeln muss, hat u. a. eine Studie an männlichen Assam-Makaken *(Macaca assamensis)* gezeigt. Diese sind nicht miteinander verwandt, bilden aber in Form von gegenseitiger Unterstützung bei Auseinandersetzungen Bindungen aus, welche wiederum erlauben, den zukünftigen Dominanzranges vorherzusagen (Schülke et al. 2010). Da Dominanzrang positiv mit Paarungserfolg korreliert ist, haben diese Bindungen potentiell auch Fitnesskonsequenzen. Bei paarlebenden Arten gibt es Hinweise auf die Existenz von **Paarbindungen** *(pair bonds)*, die durch emotionale und physiologische Merkmale beschreibbar sind, und bei Trennung der Paarpartner zu Stressreaktionen führen (Walum und Young 2018). Diese Mechanismen sind stammesgeschichtlich alt und können selbst bei Fischen nachgewiesen werden (Laubu et al. 2019).

Zweitens versuchen Individuen nach der **biologischen Marktheorie** ihren Netto-Gewinn aus kooperativen und kompetitiven Interaktionen zu maximieren (Noë und Hammerstein 1994). Demnach stellen bestimmte Verhaltensweisen Waren *(commodities)* dar, deren Wert beim Austausch zwischen Individuen durch Angebot und Nachfrage bestimmt wird. Individuen unterscheiden sich darin, wie viel Kontrolle sie über einzelne Waren besitzen. Sie wählen ihre Tauschpartner frei, wobei angenommen wird, dass die Interaktion mit einem bestimmten Partner einen höheren Gewinn erbringt als dieselbe Interaktion mit einem zufälligen Partner. Dadurch entsteht Konkurrenz zwischen Individuen darüber, als Tauschpartner gewählt zu werden. Aktuelle Verfügbarkeit und Marktwert, und nicht soziale Bindungen, bestimmen demnach im Wesentlichen Interaktionsmuster in sozialen Netzwerken (Henzi et al. 2009). Mit diesem Konzept kann unter anderem erklärt werden, warum Pavianmütter *(Papio ursinus)* in Gruppen mit wenigen Jungen länger gegroomt werden als solche in Gruppen mit vielen Jungen (Henzi und Barrett 2002), warum Putzerfische *(Labroides dimidiatus)* zufriedene Kunden haben (Bshary und Schäffer 2002) und warum Gallische Feldwespen *(Polistes dominula)* weniger Futter ins Nest ihrer Königin eintragen, wenn es in der Nachbarschaft mehr Gelegenheiten für eigene Fortpflanzung gibt (Grinsted und Field 2017).

14.4 Konkurrenz

Interessenskonflikte zwischen Individuen über die Maximierung ihrer inklusiven Fitness sind eine unvermeidliche Konsequenz des Lebens in Gruppen. Wie bereits ausführlich besprochen, konkurrieren Individuen ständig um Nahrung, um oder mit Fortpflanzungspartnern oder um elterliche Fürsorge. Im Rahmen dieser Konflikte versuchen Individuen, das Verhalten anderer zu ihren Gunsten zu manipulieren. Der Ausgang

dieser Konflikte wird meist durch Asymmetrien in der individuellen Wettbewerbsfähigkeit bestimmt, welche zur Ausbildung von Dominanzbeziehungen führen. Durch ritualisierte Dominanzbeziehungen werden Konflikte zwar proximat entschärft, aber die Ursachen der Konflikte nicht beseitigt. Konkurrenz und Konflikt verursachen daher zentrifugale soziale Kräfte, die eine Auflösung von Gruppen fördern. Gerade wenn das Leben in Gruppen durch ökologische Zwänge erzwungen wird, ist zu erwarten, dass soziale Mechanismen zur Konfliktlösung entstanden sind, welche die Kosten der Konkurrenz reduzieren.

14.4.1 Konkurrenz und Sozialstruktur

Tiere setzen aggressive und/oder submissive Verhaltensweisen und Signale ein, um Zugang zu einer lohnenswerten Ressource zu bekommen. Wenn dieselben Individuen sich individuell erkennen und regelmäßig interagieren, ist es vorteilhaft, Dominanzbeziehungen zu etablieren, um so die Häufigkeit von potentiell riskanten Kämpfen zu reduzieren. Wenn dies nicht der Fall ist, können Verletzungen und daraus resultierende Mortalität sehr hoch sein (Lee et al. 2019). Wenn Dominanzbeziehungen existieren, treten agonistische Interaktionen auch auf, um diese zu bestätigen oder gegebenenfalls umzukehren. Die Summe der dyadischen Beziehungen bilden sich auf der Gruppenebene in Form von Dominanzhierarchien ab, welche ein herausragendes Merkmal der sozialen Struktur darstellen. Die Hierarchien können strikt linear sein, wobei ein Alpha-Tier alle anderen dominiert und ein Omega-Tier von allen anderen dominiert wird, aber es kann auch komplexere, intransitive Muster geben, so dass z. B. Individuum A Tier B dominiert und dieses wiederum Tier C, aber C seinerseits A dominiert. Es existieren standardisierte Maße für die resultierende Steilheit einer Hierarchie (de Vries et al. 2006) sowie für deren dynamische Aktualisierung aufgrund von Erfolg und Misserfolg in rezenten Interaktionen (*elo-rating:* Albers und de Vries 2001). Solche selbstorganisierten Prozesse erklären beispielsweise die Dynamik der Dominanzhierarchie in einer Paviangruppe (Franz et al. 2015).

Bei manchen Arten werden Dominanzhierarchien auch dadurch geprägt, dass zwei oder mehr Individuen sich gegenseitig gegen einen Dritten unterstützen. Bei diesen **Koalitionen** kann man unterscheiden, ob die Intervention zugunsten des Gewinners oder Verlierers einer dyadischen Auseinandersetzung erfolgt, ob dadurch der *Status quo* stabilisiert oder in Frage gestellt wird (van Schaik et al. 2006). Der individuelle Rang, und damit die langfristige Dynamik der Dominanzhierarchie, sind bei männlichen Säugetieren oft labiler, da der Kreis der Konkurrenten sich durch Zu- und Abwanderung ständig ändert und die körperliche Kampfeskraft im Laufe des Lebens nachlässt (z. B. bei Dohlen: Verhulst et al. 2014). Im Gegensatz dazu gibt es Beispiele von Dominanzhierarchien von Weibchen, die nicht an individuelle Attribute gekoppelt sind, sondern durch Konventionen stabilisiert werden. Bei etlichen Altweltaffen und Tüpfelhyänen dominieren nämlich Mütter ihre Töchter, welche sich in umgekehrter Altersreihenfolge in die Hierarchie eingliedern (Strauss und Holekamp 2019). Beziehungen zwischen solchen Matrilinien sind auch über Jahrzehnte stabil und werden durch entsprechende Koalitionen verfestigt.

Das jeweilige **kompetitive Regime** einer Gruppe oder Population wird von Eigenschaften der Nahrungsressourcen wie deren Größe, räumliche Verteilung und Verteidigbarkeit bestimmt und hat zwei distinkte Komponenten: Ausbeutungs- und Interferenzkonkurrenz (► Abschn. 6.3). Beide Formen der Konkurrenz können

sowohl innerhalb als auch zwischen Gruppen auftreten. Innerhalb von Gruppen werden die Rahmenbedingungen möglicher kompetitiver Regimes von drei Variablen moduliert: Philopatrie, Nepotismus und Despotismus, aus deren Kombination sich vier realistische Fälle konstruieren lassen (Sterck et al. 1997). In Residenten-Nepotisten-Gruppen sind die Weibchen philopatrisch, unterstützen ihre Verwandten und kooperieren mit ihnen, und sie haben despotische Dominanzbeziehungen als Folge intensiver Interferenzkonkurrenz innerhalb der Gruppe. In Emigranten-Egalitaristen-Gruppen wechseln die Weibchen zwischen Gruppen, bilden keine agonistischen Allianzen und kooperieren auch nicht in anderen Kontexten miteinander; außerdem existieren keine stabilen, linearen Dominanzhierarchien aufgrund der vorherrschenden schwachen Ausbeutungskonkurrenz innerhalb der Gruppe. Wenn die Nahrungskonkurrenz zwischen Gruppen intensiv ist, kommt es dagegen zur Bildung von Residenten-Egalitaristen-Gruppen, die durch weibliche Philopatrie sowie das Fehlen von Dominanzbeziehungen und kooperativem Verhalten charakterisiert sind. Wenn schließlich die Nahrungskonkurrenz sowohl innerhalb als auch zwischen Gruppen ausgeprägt ist, bilden sich tolerante Residenten-Nepotisten-Gruppen, die durch weibliche Philopatrie, klare Dominanzbeziehungen, kooperatives Verhalten und Toleranz der Dominanten gegenüber den Subordinaten charakterisiert sind.

Konkurrenz um Ressourcen und Paarungsgelegenheiten existiert auch zwischen Gruppen derselben Art. Je nach Intensität der Konkurrenz und der Art der Ressourcen, um die konkurriert wird, kommt es zu mehr oder weniger starken Überlappungen der Streifgebiete benachbarter Gruppen. Die Verteidigung des eigenen Gebiets kann über Signale, wie Vokalisationen oder Duftmarkierungen, oder in Form von direkten Konfrontationen erfolgen (Willems und van Schaik 2015). Die gemeinsame Verteidigung eines Gebiets erfordert ein Höchstmaß an Koordination und Kooperation zwischen den Gruppenmitgliedern. Die Wahrscheinlichkeit, eine Auseinandersetzung mit einer Nachbargruppe zu gewinnen, sollte dabei vor allem von der Gruppengröße abhängen; größere Gruppen sollten kleineren überlegen sein. Zudem kann es eine Rolle spielen, wo die Auseinandersetzung stattfindet: Bei manchen Arten nimmt die Wahrscheinlichkeit, die Nachbargruppe in die Flucht zu jagen, mit dem Abstand vom Kernbereich des eigenen Gebiets ab (Koch et al. 2016a). Schließlich können die Kosten der Auseinandersetzung mit einer Nachbargruppe beträchtlich sein, so dass es Anreize für ein kollektives Handlungsproblem gibt: Ein Individuum, das sich bei den Kämpfen mit Nachbargruppen vornehm zurückhält, kann zwar trotzdem die Vorteile der erfolgreichen Verteidigung in Anspruch nehmen, schwächt aber damit auch die Kampfkraft der eigenen Gruppe (Crofoot und Gilby 2012).

14.4.2 Mechanismen der Konfliktlösung

Die Art und Weise, wie Konflikte zwischen Gruppenmitgliedern verhindert, abgemildert oder gelöst werden, ist noch vergleichsweise wenig verstanden. Die Kosten von Konflikten zwischen Verwandten und guten Bekannten sind in vielen Fällen abgemildert, z. B. bei territorialen Auseinandersetzungen von Seychellen-Rohrsängern (Bebbinton et al. 2017). Vertreibung der Rivalen stellt auch eine mögliche Lösung dar. Bei Erdmännchen werden Weibchen vom dominanten reproduzierenden Weibchen temporär aus der Gruppe vertrieben (Dubuc et al.

2017); Streifenmangusten (*Mungos mungo,* Thompson et al. 2017) werden *en masse,* weibliche Rotstirnmakis (*Eulemur rufifrons,* Kappeler und Fichtel 2012) einzeln von ihren nahen Verwandten permanent aus der Gruppe verjagt, wenn diese eine bestimmte Größe erreicht hat. Bei Anemonenfischen *(Amphirion percula)* reicht die Drohung mit Vertreibung, um Konflikte zu befrieden (Rueger et al. 2018).

Für vier weitere Mechanismen der Konfliktlösung (Bestechung, Zwang, Bestrafung und Versöhnung) gibt es auch mehrere Hinweise. Für niederrangige Tiere kann durch die Benachteiligung in Konkurrenzsituationen ein Selektionsdruck entstehen, die Gruppe zu verlassen, um anderswo ihre Situation zu verbessern. Wenn Dominante in größeren Gruppen mehr vom Gruppenleben profitieren, sollte es in ihrem Interesse liegen, dass die Subordinaten bleiben. Das heißt, bei der Lösung von Konflikten zwischen Dominanten und Subordinaten gehen auch individuelle Kosten-Nutzen-Bilanzen der Dominanten mit ein, so dass Konflikte nicht einfach despotisch gelöst werden können. Daher ist es denkbar, dass es zwischen den Beteiligten zu Kompromissen kommt, bei denen Dominante von ihnen gewünschtes Verhalten bei Subordinaten durch Zugeständnisse auslösen. Vereinbarungen zwischen Individuen zur Vermeidung eskalierender Konflikte können auf einem Belohnungssystem mit reziprokem Altruismus beruhen, das man als **Bestechung** bezeichnen kann. Diese Anreize bestehen meist in der Gewährung von limitierten Fortpflanzungsmöglichkeiten, da es allen Beteiligten bei Konflikten letztendlich um deren Maximierung geht. Diese Anreize werden als Bleibe- und Friedensanreize *(stay and peace incentives)* bezeichnet und wurden bislang vor allem bei eusozialen Arten im Rahmen von Reproductive-Skew-Problemen dokumentiert (► Abschn. 9.3).

Mit Belästigung *(harassment)* und Bestrafung *(punishment)* stehen prinzipiell zwei Verhaltensmechanismen zur Verfügung, mit deren Hilfe das Verhalten von Artgenossen durch **Zwang** manipuliert wird. Durch sexuelle Belästigung oder Nötigung können beispielsweise Männchen Weibchen zu Kopulationen veranlassen; ein für die Weibchen nachteiliges oder kostenträchtiges Verhalten, das aber den Männchen nützt. Durch die für die Beteiligten unterschiedlichen Interessen und Zwänge sind die Voraussetzungen für einen Zermürbungskrieg zwischen den Geschlechtern gegeben. Es geht dabei um die Frage, ob die Männchen mit der Belästigung aufhören, bevor die Weibchen nachgeben, oder umgekehrt. Der Ausgang dieses Konflikts hängt vor allem von den Weibchen ab, da die Männchen in der Regel größere potentielle Nutzen und geringere Kosten haben. Es ist daher nicht verwunderlich, dass es in den meisten Fällen zu erzwungenen Kopulationen kommt und Männchen auf diese Weise diesen Konflikt zu ihren Gunsten entscheiden (Clutton-Brock und Parker 1995).

Im Fall von Belästigung gibt es zunächst für beide Beteiligten Kosten, die aber für Dominante später auf Kosten der Subordinaten mehr als ausgeglichen werden. Im Fall der **Bestrafung** kompliziert sich die Situation durch eine zusätzliche Interaktion. Hier gibt es zunächst eine Situation oder Interaktion, die dem Subordinaten nützt und dem Dominanten schadet. Dieser reagiert darauf mit der eigentlichen Bestrafung, die für beide mit Kosten verbunden ist, wobei die Kosten für Subordinate aber viel größer sind. Diese boshafte Interaktion hat zur Folge, dass die Wahrscheinlichkeit, mit welcher Subordinate die für Dominante nachteilige Aktion wiederholen, stark reduziert wird (Clutton-Brock und Parker 1995). Damit entsteht Dominanten durch Bestrafung ein Gewinn oder zumindest kein weiterer

Abb. 14.9 Weibliche Mantelpaviane werden vom Männchen ihres Harems bestraft, wenn sie sich einem fremden Männchen zu weit nähern. (© Kittisuper/Getty Images/iStock)

Verlust. Belästigung und Bestrafung führen also zu derselben Reaktion des Opfers. Sie unterscheiden sich aber darin, dass Belästigung für Dominante mit größeren Kosten verbunden ist als Bestrafung, da Letztere oft schon mit Drohungen funktioniert, besonders bei wiederholten Interaktionen. Außerdem kann die Wirkung von Bestrafung theoretisch durch einen Zuschauereffekt potenziert werden.

Es gibt einige Beispiele für den Einsatz von Bestrafung in verschiedenen Kontexten. Aggressive Interaktionen zwischen jungen Blaufußtölpeln *(Sula nebouxii)* wurden beispielsweise in dieser Weise interpretiert (Drummond et al. 2003). Bei der Ameise *Dinoponera quadriceps* lässt das Alpha-Weibchen Herausforderinnen durch andere Arbeiterinnen bestrafen, indem sie die Rivalin mit einer Substanz markiert, die bei den anderen Koloniemitgliedern Aggression auslöst (Monnin et al. 2002). Bei Mantelpavianen werden Weibchen, die sich zu weit von ihrem Haremshalter entfernen, von ihm mit einem Nackenbiss zurückgetrieben (Kummer 1968; Abb. 14.9).

Es gibt auch Beispiele für Täuschung zwischen Artgenossen, bei der falsche Signale ausgesendet oder erwartete Verhaltensweisen unterlassen werden. Beim australischen Prachtstaffelschwanz *(Malurus cyaneus)* bleiben bis zu drei subadulte Männchen bei einem Brutpaar und helfen bei der Revierverteidigung und beim Füttern ihrer Geschwister. Das brütende Männchen ist dominant über alle anderen, und aggressive Interaktionen sind normalerweise sehr selten. Mulder und Langmore (1993) haben Helfer zu verschiedenen Phasen des Fortpflanzungszyklus gefangen und für 24 h festgehalten. Wenn dies außerhalb der Paarungszeit geschah, wurden die Helfer am nächsten Tag wieder problemlos in die Gruppe aufgenommen. Während der Paarungs-, Brut- und Futterphase wurden aber mehr

Abb. 14.10 Bei Schimpansen kommt es bald nach Aggressionen überzufällig häufig zu affiliativen Interaktionen zwischen den ehemaligen Kontrahenten, die funktional als Versöhnung wirken. (Quelle: David Watts)

als die Hälfte der heimkehrenden Helfer vom adulten Männchen minutenlang gejagt und attackiert. Dieses Verhalten kann als Bestrafung der Abwesenheit interpretiert werden, da dem dominanten Männchen dadurch erhebliche Kosten entstehen. Zusätzliche Beobachtungen zeigten nämlich, dass die Fütterungsaktivität der Helfer die Fütterungsrate des Männchens, aber nicht die des Weibchens reduziert (Mulder et al. 1994). Wenn Männchen mehr Zeit mit Füttern verbringen müssen, haben sie weniger Zeit für andere Aktivitäten, vor allem Paarungen mit Nachbarinnen, die in dieser Zeit sehr häufig und erfolgreich sind, was wiederum die Bestrafung erklärt.

Die aus Konflikten und Aggressionen stammenden Spannungen zwischen Individuen können schließlich auch durch **Versöhnung** *(reconciliation)* nach Konflikten beseitigt werden. Nach einer agonistischen Interaktion zwischen zwei Individuen kann sich die Wahrscheinlichkeit für weitere Aggression zwischen den Kontrahenten erhöhen, und der Empfänger von Aggression kann ökologische und physiologische Kosten in Form von reduzierter Nahrungsaufnahme, Verdrängung in Randbereiche der Gruppe, Verletzungen oder emotionaler Erregung erfahren. In dieser Situation können affiliative Interaktionen zwischen ehemaligen Gegnern diese negativen Effekte abmildern. Bei Schimpansen *(Pan troglodytes)* wurde erstmals beobachtet, dass ehemalige Gegner sich nicht vermeiden, sondern häufig unmittelbar nach einem Konflikt zusammen kommen und sich groomen oder umarmen (de Waal und van Roosmalen 1979; Abb. 14.10). Diese Interaktionen werden funktional als Versöhnung interpretiert. Eine signifikante Erhöhung der Häufigkeit solcher freundlichen Interaktionen in den ersten Minuten nach Konflikten, im Vergleich zu Kontrollsituationen ohne vorausgehende Aggression zwischen denselben Tieren, wurde mittlerweile bei zahlreichen Arten nachgewiesen (Aureli et al. 2002).

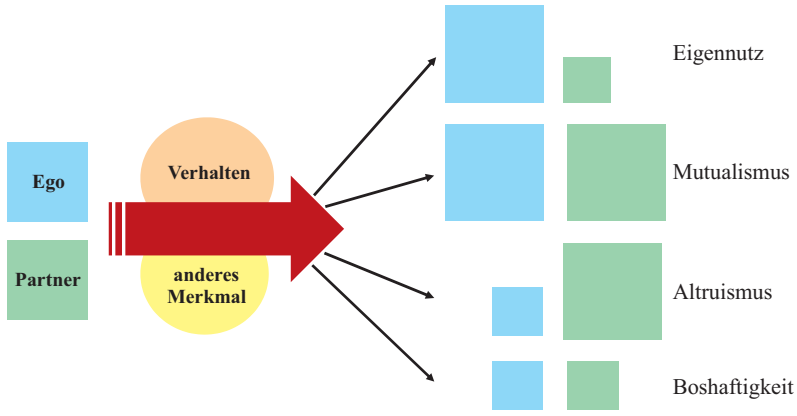
Dass Versöhnung auch tatsächlich als solche funktioniert, zeigten Vergleiche

der Häufigkeiten, mit denen sich Opfer von Aggression nach einem Konflikt selbst kratzen. Dieses Verhalten ist ein Indikator für innere Anspannung. Nach Versöhnungen sind diese Raten deutlich geringer als nach Konflikten ohne Versöhnung. Nach Versöhnung steigt auch die Toleranz zwischen früheren Kontrahenten messbar an. Allerdings werden nie 100 % der Konflikte von Versöhnung gefolgt, so dass Merkmale der individuellen Beziehung betrachtet werden müssen, um diese Variabilität zu verstehen.

14.5 Kooperation

Evolution durch natürliche Selektion basiert primär auf der Bewertung von interindividuellen Unterschieden in kompetitiven Fähigkeiten, da diejenigen Individuen, die Artgenossen beim Wettbewerb um Ressourcen und Paarungspartner übertreffen, eine höhere Fitness erzielen als weniger erfolgreiche Individuen. Es ist daher zunächst verwunderlich, dass es auch Verhaltensweisen gibt, die anderen Artgenossen Vorteile verschaffen. Diese Verhaltensweisen lassen sich in Bezug auf ihre Konsequenzen für die direkte Fitness von Akteur und Empfänger klassifizieren (◘ Abb. 14.11). Wenn ein Tier einem anderen hilft und dadurch im Durchschnitt dessen direkte Fitness erhöht, handelt es sich per Definition um **Kooperation.** Wenn durch das Helfen für den Akteur Kosten entstehen, handelt es sich um **Altruismus;** wenn die beiden Individuen miteinander verwandt sind, spricht man von **Nepotismus.** Wenn Interaktionen mit gegenseitigem Nutzen verbunden sind oder es sich um Kooperation zwischen Mitgliedern verschiedener Arten handelt, ist es **Mutualismus** (West et al. 2007). Verhaltensweisen, welche die Fitness von beiden reduzieren, werden als **Boshaftigkeit** bezeichnet.

Kooperation kann in Form einzelner Verhaltensweisen auftreten, sich aber auch in langfristigen Taktiken oder anderen Merkmalen manifestieren. Neben dem Verzicht auf eigene Fortpflanzung liefern Alarmrufe, agonistische Koalitionen, gegenseitiges Lausen, Teilen von Nahrung sowie gemeinsames Jagen und Verteidigen von Ressourcen oder Territorien die bekanntesten Beispiele für kooperatives Verhalten (◘ Abb. 14.12). Drei Prozesse erklären, wie Kooperation im Laufe der Evolution entstehen konnte: Verwandtenselektion, reziproker Altruismus und Mutualismus. Sie bauen, zumindest bei Wirbeltieren, allesamt auf genetische,



◘ **Abb. 14.11** Fitnesskonsequenzen von Verhaltensweisen und anderen Merkmalen. Vier Typen von Interaktionen, durch welche die Fitness eines Akteurs (symbolisch durch die Größe der Quadrate dargestellt) und seines Partners durchschnittlich verändert werden. Altruismus und Mutualismus können als Kooperation zusammengefasst werden

Abb. 14.12 Beispiele für kooperatives Verhalten. Pferde beim Groomen, Alarmruf eines Ziesels, Futterteilen bei Sittichen, gemeinsame Jagd von Wölfen. (Pferde: © Alexas Fotos/Pixabay, Ziesel und Sittiche: © Jaesub Kim/Pixabay, Wölfe: © Jonny Lindner/Pixabay)

neurobiologische und endokrinologische Mechanismen, die stammesgeschichtlich konserviert sind (Taborsky und Taborsky 2015). Die daraus resultierende, Kooperation zugrunde liegende Verhaltenstendenz wird als **Prosozialität** bezeichnet.

Wenn altruistisches Verhalten zwischen verwandten Tieren auftritt, kann es durch **Verwandtenselektion** erklärt werden (Hamilton 1964). Bei Verhaltensweisen, durch deren Konsequenzen Verwandten geholfen wird, fallen die daraus resultierenden Vorteile, gewichtet nach dem jeweiligen Verwandtschaftskoeffizienten, auch indirekt auf den Altruisten zurück und können dessen Kosten mehr als kompensieren (Hamiltons Regel, ▶ Abschn. 11.3). Da Verwandte häufig zusammenleben und daher viele Interaktionen zwischen Verwandten stattfinden, ist es nicht verwunderlich, dass sich darunter auch viele nepotistische Interaktionen befinden. Man kann daraus aber umgekehrt nicht schließen, dass alle Interaktionen zwischen Verwandten nepotistisch sind; Verwandte konkurrieren sehr wohl auch miteinander (West et al. 2002)! Außerdem können Verwandte auch Mutualismus oder Reziprozität an den Tag legen, so dass kooperatives Verhalten zwischen Verwandten nicht automatisch als Hinweis auf das Wirken von Verwandtenselektion angesehen werden kann.

Reproduktiver Altruismus in eusozialen Gesellschaften und anderen Helfersystemen liefert herausragende Beispiele dafür, dass altruistisches Verhalten durch Verwandtenselektion entsteht und stabilisiert werden kann (▶ Abschn. 11.4). Alarmrufe stellen ein anderes Beispiel dafür dar, dass Tiere Risiken und Kosten auf sich nehmen, wenn sie dadurch Verwandten einen Vorteil verschaffen können (▶ Abschn. 6.3). Über die Prozesse, die zur Gesamtfitness in diesen Kontexten beitragen, gibt es eine anhaltende Kontroverse. Mathematische, genetische

Tab. 14.2 Das Gefangenendilemmaspiel. Jeder der beiden Spieler hat die Wahl, mit dem anderen zu kooperieren oder ihn zu betrügen. Wenn beide kooperieren, werden beide belohnt (R: *Reward*). Wenn beide betrügen, werden beide bestraft (P: *Punishment*). Wenn Spieler 1 kooperiert und Spieler 2 betrügt, wird Spieler 1 maximal bestraft (S: *Sucker's payoff*). Wenn Spieler 1 betrügt und Spieler 2 kooperiert, wird Spieler 1 maximal belohnt (T: *Temptation to cheat*). Wenn T > R > P > S, dann sollte keiner kooperieren, obwohl die Belohnung dafür, wenn sie es beide tun, größer ist, als wenn beide betrügen

		Spieler 2	
		Kooperation	Betrügen
Spieler 1	Kooperation	**R**	**S**
	Betrügen	**T**	**P**

und konzeptionelle Kritik an Hamilton's Ungleichung (z. B. Nowak et al. 2017) wurde zumindest zwischenzeitlich ausgeräumt. Es wurde nämlich klargestellt, dass Gesamtfitness sowohl den eigenen Fortpflanzungserfolg – aber inklusive des Beitrags von Verwandten! – als auch die Effekte auf den Fortpflanzungserfolg von Verwandten, gewichtet durch den Verwandtschaftskoeffizienten, beinhaltet (Frommhage und Jennions 2019). Die Vorteile, die ein Akteur aus der Interaktion mit Verwandten bezieht, wurden davor zumeist ignoriert, obwohl eines der sich fortpflanzenden Tiere bei kooperativen Brütern seine Fitness (natürlich) darüber definiert, dass ihm geholfen wird; ohne die Hilfe wäre seine Fitness gleich null.

Wichtige proximate Grundlage für Verwandtenselektion ist die Fähigkeit, Verwandte zu erkennen (► Abschn. 10.2), wobei Verwandtenerkennung und Nepotismus auch unabhängig voneinander entstehen können (Mateo 2002). In Primatengruppen, in denen zahlreiche Verwandte unterschiedlichsten Grades zusammenleben und Individuen daher unterschiedliche Verwandtschaftskoeffizienten erkennen und berücksichtigen müssen, scheint ein r von 0,125 eine kritische Schwelle darzustellen, jenseits derer Altruismus nur selten auftritt (Chapais et al. 2001).

Kooperation zwischen nicht miteinander verwandten Tieren stellt ein größeres Erklärungsproblem dar. Trivers (1971) schlug vor, dass Kooperation zwischen Nichtverwandten durch **reziproken Altruismus** (Reziprozität) erklärt werden kann, wenn die Beteiligten regelmäßig miteinander interagieren und dabei die Rollen des Altruisten und Empfängers getauscht werden. Durch die Reziprozität werden die Kosten langfristig durch die Vorteile mehr als kompensiert. Dieser Mechanismus der Kooperation ist besonders bei langlebigen Tieren zu erwarten, da es bei ihnen im Verlauf des Lebens mehr Gelegenheiten für reziproke Interaktionen gibt. Stabile Gruppenzusammensetzung und individuelles Erkennen sind die anderen Voraussetzungen von Reziprozität. Im Unterschied zu Mutualismus existiert bei Reziprozität eine zeitliche Verzögerung zwischen dem „Geben" und „Nehmen".

Reziprozität ist Inhalt zahlreicher theoretischer Untersuchungen im Rahmen des **Gefangenendilemmas** *(prisoner's dilemma);* einem bekanten spieltheoretischen Modell. Dabei handelt es sich um eine hypothetische Situation, in der zwei Individuen (Spieler) die Wahl haben, miteinander zu kooperieren oder den anderen zu betrügen; sprich Kooperation zu verweigern. Dabei sind die Vor- und Nachteile beider Strategien so gewichtet, dass es für beide vorteilhaft ist, zu betrügen, wenn es nur eine Interaktion gibt (*one shot game,* Tab. 14.2). Wenn es allerdings wiederholte Interaktionen gibt *(iterated game),* kann es aufgrund von Reziprozität zu stabiler Kooperation kommen. Die in diesem Fall evolutionär stabile Strategie (ESS; ► Abschn. 1.4) besteht darin,

im ersten Schritt zu kooperieren und in allen folgenden Runden den vorhergehenden Zug des Gegenübers zu kopieren. Diese Strategie des „Wie du mir, so ich dir" wurde als *„tit for tat"* bekannt (Axelrod und Hamilton 1981).

Wenn die künstliche Situation dieses Spiels so angepasst wird, dass biologisch relevante Variablen wie Langlebigkeit oder Mobilität der Beteiligten berücksichtigt werden, können damit Vorhersagen über das Auftreten von Kooperation gemacht werden (Bshary 2010). Das größte Problem mit dem Versuch, Kooperation zwischen Tieren mit dem wiederholten Gefangenendilemma zu erklären, besteht darin, dass es nur einen Aspekt einer Interaktion berücksichtigt, nämlich Entscheidungen in Abhängigkeit vom Verhalten anderer in früheren Interaktionen. Dieser Mechanismus kann unter bestimmten experimentellen Bedingungen durchaus zum Tragen kommen; so groomen Ratten *(Rattus norvegicus)* diejenigen Artgenossen mehr, von denen sie selbst mehr gegroomt wurden (Schweinfurth et al. 2017). Unter natürlichen Bedingungen bleibt aber außer Acht, dass sich potentielle Interaktionspartner in ihrer Bereitschaft zu kooperieren unterscheiden und dass die Verteilung von Vor- und Nachteilen flexibel sein kann. Außerdem scheinen Tiere die Kosten und Nutzen bestimmter Leistungen situationsbedingt der Nachfrage anzupassen. Um Kosten und Nutzen jeder einzelnen Handlung zu bewerten, sind keine hochentwickelten kognitiven Fähigkeiten vonnöten. Stattdessen scheinen Tiere sich in diesem Zusammenhang auf einfache emotionsbasierte Mechanismen zu verlassen (Brosnan und de Waal 2003) oder durch Drohungen andere zur Kooperation zu zwingen (Cant 2011).

Beispiele für Reziprozität im Tierreich sind selten, so dass viele Beispiele von Kooperation zwischen Nichtverwandten eher durch innerartlichen Mutualismus oder durch Manipulation erklärt werden können (Clutton-Brock 2009). Außerdem ist der Verwandtschaftsgrad zwischen den Beteiligten nicht immer bekannt, so dass Verwandtenselektion nicht ausgeschlossen werden kann. Beim reziproken Austausch von Blutmahlzeiten zwischen Vampirfledermäusen *(Desmodus rotundus)* profitieren jeweils diejenigen Tiere, die in einer Nacht selbst keine oder zu wenig Nahrung gefunden haben, auf Kosten der Blutspender. Vampire, die ein großes soziales Netzwerk von verwandten und nichtverwandten „Blutsbrüdern" haben, sind daher am besten gegen Änderungen der Koloniezusammensetzung abgesichert (Carter et al. 2017).

Es ist auch nicht notwendigerweise davon auszugehen, dass identische Verhaltensweisen ausgetauscht werden, was den praktischen Nachweis von Reziprozität erheblich erschwert. Zwergmangusten *(Helogale parvula)*, die viel Zeit als Wachposten für die ganze Gruppe investiert haben, werden beispielsweise am Ende des Tages von den anderen Gruppenmitgliedern mehr gegroomt (Kern und Radford 2018). Es ist außerdem in manchen Fällen schwierig, auszuschließen, dass dem Helfer tatsächlich Kosten entstehen und dass es sich nicht vielleicht doch um Mutualismus handelt. So entfernen sich beispielsweise Impalas *(Aepyceros melampus)* abwechselnd Ektoparasiten durch *grooming*, wobei sich die jeweils kurzen Groomingereignisse rasch abwechseln (Hart und Hart 1992). Durch diesen kurzen Abstand zwischen den Rollenwechseln nähert sich dieser Austausch de facto innerartlichem Mutualismus an.

Die einfachste evolutionäre Erklärung für Verhaltensweisen, die anderen einen Vorteil bescheren, besteht darin, dass der Akteur dadurch gleichzeitig selbst einen Vorteil erfährt. In diesem Sinn kann zum Beispiel das Leben in Gruppen als innerartlicher **Mutualismus** betrachtet werden, da alle Gruppenmitglieder gleichermaßen Vorteile daraus beziehen. Diese Vorteile können auch als Nebenproduktmutualismus auftreten, bei dem ein Individuum eigentlich nur den eigenen Vorteil im Sinn hat. Australische Winkerkrabben *(Uca mjoebergi)* helfen

beispielsweise ihren Nachbarn bei der Revierverteidigung, wodurch das Risiko reduziert wird, dass ein neuer, stärkerer Nachbar dessen Platz und möglicherweise einen Teil des eigenen Territoriums einnimmt (Backwell und Jennions 2004). Wenn Mutualismus zwischen Mitgliedern verschiedener Arten auftritt, kann Verwandtenselektion als Erklärung ausgeschlossen werden. Ein klassisches Beispiel dafür liefern Putzerfische *(Labroides dimidiatus),* die sich von den Ektoparasiten ihrer „Kunden" ernähren. Dabei können die Putzer auch betrügen, indem sie stattdessen Schleim von der Körperoberseite ihrer Kunden fressen. Die Kunden wehren sich gegen diesen Betrug dadurch, dass sie Putzer bevorzugen, die sie beim Kooperieren beobachtet haben (Bshary und Grutter 2006; ◘ Abb. 14.13).

Nicht nur Mutualismus, sondern alle Formen der Kooperation teilen das Problem, dass kooperierende Tiere durch selbstsüchtige Artgenossen ausgebeutet werden können. Zum einen entstehen Gelegenheiten zum **Betrügen** durch den Zeitverzug zwischen wiederholten Interaktionen, die auf Reziprozität basieren. Nachdem ein Tier Empfänger einer kooperativen Handlung wurde, kann es entweder seine Verpflichtung zur Reziprozität nicht einhalten oder weniger geben, als es selbst erhalten hat. Außerdem besteht bei mutualistischen Verhaltensweisen das Risiko, dass „Trittbrettfahrer" *(free-riders)* zwar die Leistungen von Artgenossen annehmen, selber aber nichts beitragen. Aus diesem Verhalten ergibt sich ein kollektives Handlungsproblem *(collective action problem),* d. h., es existiert ein Anreiz, andere die Kosten alleine tragen zu lassen und trotzdem die Vorteile in Anspruch zu nehmen. Dieses Problem besteht z. B. in Bezug auf individuelle Beiträge zur Territoriumsverteidigung, an der sich oft nicht alle Gruppenmitglieder beteiligen (Koch et al. 2016b).

Weibliche Hausmäuse, die in einem gemeinsamen Nest ihre Jungen versorgen, können das Risiko erkennen, von einer Partnerin mit einem größeren Wurf an Jungen ausgenutzt zu werden (weil beide alle Jungen gleichermaßen säugen), und gründen mit dieser seltener ein gemeinsames

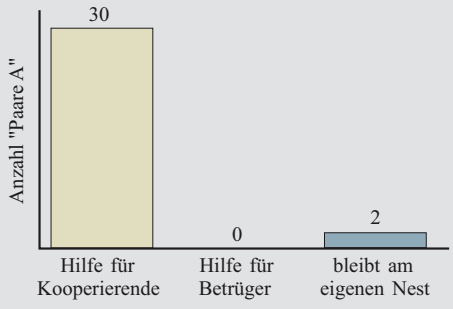
◘ **Abb. 14.13** Die Interaktionen zwischen Putzerfischen (hier: *Labroides phthirophagus*) und ihren Kunden (hier: *Arothron hispidus*) liefern ein Beispiel für interspezifischen Mutualismus. (Quelle: Redouan Bshary)

Nest (Ferrari et al. 2016). Löwinnen, die sich bei der gemeinsamen, riskanten Reviererverteidigung permanent vornehm zurückhalten, werden von ihren Gruppengenossinnen allerdings nicht dafür bestraft (Heinsohn und Packer 1995). Scheinbar betrügerischen Trauerschnäppern wird aber in Zukunft die Kooperation verweigert (► Box 14.1), und scheinbar „faule“ Buntbarsche *(Neolamprologus pulcher)*, denen die Möglichkeit, sich an der kooperativen Jungenfürsorge zu beteiligen, experimentell verwehrt wurde, wurden anschließend von den Dominanten bestraft (Fischer et al. 2014). Generell scheint Kooperation häufig durch Zwang durchgesetzt zu werden, indem Partner entsprechend gewählt oder manipuliert werden (Ågren et al. 2019).

Box 14.1

Reziproker Altruismus beim Hassen

- **Frage:** Kann das gemeinsame Hassen (► Abschn. 7.3) eines Raubfeindes durch reziproken Altruismus erklärt werden?
- **Hintergrund:** Wenn zwei Tiere kooperieren und gemeinsam hassen, können sie einen Räuber eher vertreiben. Wird das erste Individuum aber nicht durch andere unterstützt, hat es ein erhöhtes Mortalitätsrisiko. Benachbarte Tiere befinden sich daher in dieser Situation in einem „Gefangenendilemma“
- **Methode:** In einer Population von Trauerschnäppern *(Ficedula hypoleuca)* wurden Nistkästen so angebracht, dass jeweils drei Paare (A, B und C; 44 Replikate) in unmittelbarer Nähe lebten. Paar A wurde ein (ausgestopfter) Räuber präsentiert, nachdem Paar B weggesperrt wurde. In allen 41 Versuchen half Paar C beim Hassen der Räuberattrappe. Eine Stunde später, nachdem Paar B wieder frei war, wurden gleichzeitig Attrappen am Nest von Paar B und C präsentiert. Die Reaktion von Paar A auf die „Hilferufe“ von Paar B und C wurde protokolliert.



- **Ergebnis:** In 30 von 32 Fällen unterstützte Paar A das Hassen von Paar C. In 2 Versuchen blieb Paar A am eigenen Nest; in keinem Fall wurde Paar B unterstützt.
- **Schlussfolgerung:** Die Reaktion der Tiere in der Rolle von Paar A kann nur unter Einbeziehung der zuvor erbrachten Kooperation (bzw. deren vermeintlicher Verweigerung) erklärt werden. Gemeinsames Hassen basiert auf reziproken Altruismus nach dem „Wie du mir, so ich dir“-Prinzip.

(Krams et al. 2008; Quelle Trauerschnäpper: Andreas Klein)

14.6 Kognition

Alle Tiere nehmen ökologische und soziale Informationen aus ihrer Umwelt auf, verarbeiten und speichern diese und machen sie zur Grundlage zukünftigen Handelns (Shettleworth 2001). Die dabei beteiligten kognitiven Prozesse gehen aber über angeborene heuristische Regeln und assoziatives Lernen hinaus, die ebenfalls Reaktionen auf bestimmte Reize steuern können, indem sie auch in der Abwesenheit relevanter Stimuli ablaufen. Damit zusammenhängende Phänomene und Prozesse, wie Aufmerksamkeit, Kategorisierung, mentale Repräsentation, Lernen, Gedächtnis und Problemlösung, treten in praktisch allen Verhaltensdomänen auf. Um die permanente Flut an Reizen in verschiedensten Modalitäten verarbeiten zu können, kommen zusätzliche kognitive Prozesse zum Tragen. So können Zebrafinken beispielsweise das kontinuierliche Farbspektrum kategoriell perzipieren, d. h., sie kategorisieren eine Spannbreite an Rottönen als „rot“ (Caves et al. 2018), und durch Kompression können Individuen aufgrund gemeinsamer Merkmale klassifiziert (z. B. „Weibchen, die höherrangig sind als ich“) und mit adäquaten Verhaltensweisen adressiert werden (Hobson et al. 2019). Aufgrund der Diversität dieser Prozesse gibt es aber keine allgemeine Definition von Kognition (Bayne et al. 2019).

Proximate Aspekte kognitiver Leistungen wurden traditionell von Schülern des Behaviorismus und der vergleichenden Tierpsychologie (► Abschn. 1.3) bearbeitet. Unter dem integrativen Einfluss der Verhaltensökologie wurde aber auch damit begonnen, Fragen nach dem Anpassungswert dieser Verhaltensweisen zu untersuchen. Dabei haben sich zwei Schwerpunkte herausgebildet, die sich mit Fragen der ökologischen bzw. sozialen Kognition beschäftigen und versuchen, interspezifische Variation in kognitiven Fähigkeiten und relativer Gehirngröße zu erklären.

Da verschiedene Tierarten sich offenkundig in ihren kognitiven Leistungsfähigkeiten unterscheiden, sind drei Vorbemerkungen von Bedeutung: Zum einen ist zwischen spezifischen kognitiven Leistungen zu unterscheiden, die sich aufgrund von **spezifischen Selektionskräften** entwickelt haben. Arten, die Nahrungsverstecke anlegen, haben beispielsweise ausgezeichnete räumliche kognitive Fähigkeiten (Emery und Clayton 2001). In anderen Verhaltensdomänen fallen diese Tiere aber nicht unbedingt durch außergewöhnliche kognitive Leistungen auf. Zum anderen unterscheiden sich verschiedene Taxa in ihren kognitiven Leistungen aufgrund der **Limitationen ihrer zentralen Nervensysteme**. Primaten besitzen neben Walen und Elefanten die relativ größten und leistungsfähigsten Gehirne. Ihre kognitiven Fähigkeiten werden dementsprechend allgemein hoch eingeschätzt (Hart et al. 2008). Auch innerhalb der Primaten korreliert die Häufigkeit, mit der Fälle von dokumentiertem sozialem Lernen, Werkzeuggebrauch und Erfindungen bekannt sind, mit der absoluten und relativen Gehirngröße verschiedener Arten (Reader und Laland 2002). Vergleichbare komplexe kognitive Fähigkeiten sind aber auch unabhängig von der absoluten Gehirngröße mehrfach unabhängig entstanden, z. B. bei Rabenvögeln (Emery und Clayton 2004). Von daher fokussiert die vergleichende Forschung auf diesem Gebiet nicht mehr darauf, herauszufinden, ob eine bestimmte Art bestimmte herausragende kognitive Fähigkeiten hat oder nicht, sondern auf grundlegende Prinzipien, welche die Evolution von kognitiven Fähigkeiten erklären.

Schließlich ist zu betonen, dass kognitive Leistungen weder mit Bewusstsein gleichzusetzen sind noch Bewusstsein voraussetzen. Vielmehr scheinen für uns beeindruckende kognitive Leistungen vor allem mit der **Flexibilität** der Verhaltensreaktionen zusammenzuhängen.

Diese Fähigkeit lässt sich u. a. durch Versuche ermitteln, in denen zunächst die Wahl eines von zwei Reizen belohnt wird, bevor in einer zweiten Versuchsphase dann der andere Reiz gewählt werden muss. Individuen und Arten unterscheiden sich darin, wie rasch sie dieses Umkehrlernen vollziehen, aber die Größe und Komplexität des zentralen Nervensystems scheint dabei Variation zwischen Arten nicht zu erklären, da sowohl winzige Frösche, wie Baumsteiger (*Dendrobates auratus,* Liu et al. 2016) als auch Hummeln (Loukola et al. 2017) erstaunliche Verhaltensflexibilität an den Tag legen.

14.6.1 Ökologische Kognition

Eine Reihe von ökologischen Problemen verlangt kognitive Leistungen zu deren erfolgreicher Lösung. Viele dieser Lösungen werden durch individuelles oder soziales Lernen vermittelt (► Abschn. 12.3). So lernen Tiere mit Hilfe unterschiedlicher Mechanismen, gefährliche Räuber zu meiden oder Zugang zu Nahrung zu erlangen. Manche Säuger und Vögel benutzen selbst hergestellte Werkzeuge, um Zugang zu begehrter Nahrung zu erlangen, wobei Geradschnabelkrähen *(Corvus moneduloides)* ihre aufwändig hergestellten Stöckchen verstecken und wiederbenutzen (Klump et al. 2015), was mehrere kognitive Fähigkeiten erfordert.

Besondere räumliche Kognition wird bei Arten benötigt, die externe Nahrungsspeicher anlegen, die zu einem späteren Zeitpunkt genutzt werden (*caching;* Raby und Clayton 2010). Kiefernhäher *(Nucifraga columbiana)* verstecken beispielsweise bis zu 33.000 Kiefernsamen, die bis zu 11 Monate später gefressen werden. Tiere, die solche Speicher anlegen, müssen daher über ein sehr gutes räumliches Gedächtnis verfügen. Westliche Buschhäher (*Aphelocoma californica,* ◘ Abb. 14.14) wissen nicht nur, wo ihre Verstecke sind, sondern auch, was sie dort wann versteckt haben (Clayton und Dickinson 1998); sie besitzen in dieser Hinsicht ein episodisches Gedächtnis. Auf die Fähigkeit, die zeitliche Information zu verarbeiten, wurde geschlossen, weil die Buschhäher verderbliche Larven vor unverderblichen Erdnüssen aus ihren Verstecken holen.

◘ **Abb. 14.14** Das Überleben von Westlichen Buschhähern *(Aphelocoma californica)* hängt wesentlich davon ab, dass sie in Speichern versteckte Nahrung wiederfinden. In diesem Zusammenhang haben sie mehrere überragende kognitive Leistungen entwickelt. (© SweetyMommy/Getty Images/iStock)

Das Anlegen von Nahrungsspeichern birgt auch das Problem, dass diese Verstecke von Schmarotzern (*scroungers*) ausgeräumt werden können. In einem Experiment konnten Buschhäher Futter verstecken, wenn ein Dominanter, ein Subordinater, ihr Partner oder niemand zuschaute. Wenn sie drei Stunden später wieder Zugang zu ihren Verstecken hatten, verlegten sie vor allem das Futter in andere Verstecke, welches sie gespeichert hatten, als der Dominante ihnen zuschauen konnte (Dally et al. 2006). Dieses Umschichten zwischen verschiedenen Speichern wird nur

von Tieren gemacht, die beobachtet wurden und die schon einmal selbst Futter stibitzt haben (Emery und Clayton 2001).

Eine ähnliche kognitive Leistung vollbringen Tiere, die in ihrem Streifgebiet räumliche Informationen über die Lage wichtiger Ressourcen für deren optimale Nutzung effizient verarbeiten. Neben verschiedenen Orientierungsleistungen (► Abschn. 5.2) kommt in diesem Zusammenhang auch die Fähigkeit, sich anhand von kognitiven Karten zu orientieren, zum Tragen. Diese Fähigkeit ist insbesondere dann vorteilhaft, wenn Ressourcen in ihrer Qualität variieren und die Tiere Informationen über deren relative Lage besitzen. So haben Erdmännchen eine räumliche Vorstellung davon, wo sich die nächste von über tausend Erdhöhlen befindet, die sie bei Gefahr aufsuchen (Manser und Bell 2004). Die Fähigkeit, sich von jedem Punkt aus mit einem Karten-ähnlichen räumlichen Gedächtnis gezielt in seinem Streifgebiet zu bewegen, besitzen neben Primaten (Lührs et al. 2009) aber auch Honigbienen (Menzel et al. 2005), was die ökologische Bedeutung und nicht die Komplexität der neuronalen Grundlage dieser Leistung betont. Diese Interpretation wird auch dadurch unterstützt, dass diese Insekten ebenfalls in der Lage sind, einfache Additions- und Subtraktionsaufgaben zu lösen (Howard et al. 2019); eine Fähigkeit, die vielleicht bei der Bewertung mehrere Komponenten von Blüten hilfreich ist.

14.6.2 Soziale Kognition

Das Leben in permanenten Gruppen stellt Tiere vor eine Reihe sozialer Probleme, deren Lösungen ebenfalls besondere kognitive Fähigkeiten begünstigen. Dabei ist zunächst noch einmal zu betonen, dass soziale Komplexität nicht automatisch mit Gruppengröße korreliert ist, sondern dass zusätzlich Details der sozialen Struktur dafür ausschlaggebend sind (► Abschn. 13.1). Gegenseitige Unterstützung in agonistischen Interaktionen zwischen Verwandten, Koalitionen zwischen Nichtverwandten, Aufrechterhaltung von engen Beziehungen, Versöhnung nach Konflikten und taktische Täuschung von Artgenossen setzen besondere kognitive Fähigkeiten zur Verarbeitung von sozialer Information voraus bzw. machen diese vorteilhaft. Außerdem können verschiedene Arten von sozialen Interaktionen miteinander verrechnet werden, so dass eine aufwändige Buchführung darüber notwendig ist, wie man mit wem wann interagiert hat. Diese Typen sozialer Beziehungen sind insofern vergleichsweise einfach, da sie ein Individuum selbst einbeziehen. Wenn diese Informationen über Beziehungen zwischen Dritten gesammelt werden, also darüber, wer wann was mit welchem anderen Individuum gemacht hat, erhöht sich die Komplexität der sozialen Information, die verarbeitet werden muss, noch einmal. Die Fähigkeit, diese Fülle an sozialen Informationen zu verarbeiten, wird auch als **soziale** oder **Machiavelli'sche Intelligenz** bezeichnet (Byrne 1996).

Eine Grundvoraussetzung für die Entwicklung sozialer Kognition ist das individuelle Erkennen von Artgenossen. Damit einher geht auch die Fähigkeit, dyadenspezifische Informationen über Dominanz- oder Verwandtschaftsbeziehungen wahrzunehmen und zu behalten. So können Amerikanische Hummer *(Homarus americanus)* sich bis zu zwei Wochen lang daran erinnern, gegen wen sie einen Kampf verloren haben (Karavanich und Atema 1998). Diese Fähigkeiten erklären einen Großteil der Variabilität in sozialen Interaktionen, also wer mit wem konkurriert oder kooperiert. Dass Tiere sich auch selbst erkennen, wurde bislang nur in Spiegelversuchen mit Menschenaffen, Delphinen und Elefanten gezeigt (Plotnik et al. 2006; ◘ Abb. 14.15).

Abb. 14.15 Die Fähigkeit, sich selbst im Spiegel zu erkennen, fehlt den allermeisten Tieren wie auch diesem Schopfmakaken *(Macaca nigra)*. (Quelle: Antje Engelhardt)

Abb. 14.16 Paviane können allein aus den Droh- und Unterwürfigkeitslauten, die kämpfende Tiere ausstoßen, Informationen über Rang und Verwandtschaftsbeziehung der Kontrahenten extrahieren. (Quelle: Ryne Palombit)

In bestimmten Situationen kann es aber auch vorteilhaft sein, soziale Informationen über andere Dyaden zu erkennen, zu verfolgen und zu verwerten. So kopieren beispielsweise manche Tiere die Partnerwahl von anderen Individuen (► Abschn. 9.3). Zwischen anderen Gruppenmitgliedern existieren auch Verwandtschafts- und Dominanzbeziehungen, die beispielsweise Pavianen *(Papio cynocephalus)* bekannt sind (Abb. 14.16). Bergman et al. (2003) haben dies gezeigt, indem sie eine Kombination von Droh- und Unterwürfigkeitslauten von Weibchen aus verschiedenen Matrilinien kombiniert einer Paviangruppe über versteckte Lautsprecher vorgespielt und die Reaktion der Tiere als Blickdauer zum Lautsprecher gemessen haben. Wenn man auf diese Art und Weise eine Interaktion simuliert, in der ein niederrangiges Weibchen den Drohlaut und das höherrangige Weibchen den Unterwürfigkeitslaut abgibt, zeigen die Paviane in Abhängigkeit der Matrilinienzugehörigkeit der Beteiligten unterschiedliche Reaktionen. Auf solche experimentellen Umkehrungen der realen Dominanzverhältnisse innerhalb einer Matrilinie gibt es nämlich eine deutlich stärkere Reaktion als auf die Kontrollsituation, in der die normalen Dominanzbeziehungen vorgespielt werden. Wenn man nun eine Umkehrung der Dominanzbeziehungen zwischen Mitgliedern verschiedener Matrilinien simuliert, bekommt man eine deutlich stärkere Reaktion als im ersten Experiment. Das heißt, Pavian-Weibchen sind in der Lage, andere Individuen gleichzeitig und unabhängig von einander sowohl nach ihrem Rang als auch nach ihrer matrilinialen Zugehörigkeit einzuordnen. Raben *(Corvus corax)* besitzen diese Fähigkeit nicht nur in Bezug auf Mitglieder der eigenen, sondern auch benachbarter Gruppen (Massen et al. 2014).

Schwarzkehlmaulbrüter *(Astatotilapia burtoni)*, kleine afrikanische Cichliden, können sogar aus Beobachtungen von Kämpfen anderer **transitive Rückschlüsse** über Dominanzbeziehungen zwischen Individuen ziehen, die sie nicht haben kämpfen sehen. Wenn sie also in einem Kampf A gegen B und B gegen C gewinnen sehen, können sie daraus schließen, dass A auch C überlegen ist (Grosenick et al. 2007). In ähnlicher Weise können Nacktschnabelhäher *(Gymnorhinus cyanocephalus)* ihren eigenen Dominanzstatus zu Fremden einschätzen, die sie bei Interaktionen mit bekannten Individuen

zuvor beobachtet haben (Paz-y-Mino et al. 2004).

Schließlich könnten Individuen auch Vorteile daraus beziehen, wenn sie sich in andere Tiere hineinversetzen und deren Motivationen und Absichten vorhersagen könnten, wenn sie also eine **Theory of Mind** besitzen (Emery und Clayton 2009). Ein offensichtlicher Zugang zum Wissen anderer besteht darin, deren Blick zu folgen *(gaze following)*. In Experimenten mit Altwelt- und Menschenaffen, bei denen einem Individuum Futter gezeigt wurde, konnte beobachtet werden, dass ein Artgenosse dem Blick des ersten Tieres folgte (Tomasello et al. 1998). Dass Schimpansen aus der mentalen Perspektive von Artgenossen relevante Information beziehen, wurde in einem Experiment gezeigt, bei dem zwei Tiere um eine Belohnung konkurrierten, die vom Subordinaten, aber nicht vom Dominanten gesehen werden konnte. In dieser Situation wählte das subordinate Tier immer diejenige von zwei Belohnungen, die das dominante Tier nicht sehen konnte (Hare et al. 2001). Da allerdings nicht auszuschließen ist, dass die Subordinaten in solchen Experimenten nur auf subtile Reize, die vom Dominanten ausgehen, reagieren, kontrollierten Bugnyar et al. (2016) in einem Experiment mit Raben für diese Möglichkeit, indem sie den visuellen Kontakt zwischen zwei Tieren kontrollierten. Raben in benachbarten Käfigen, die durch ein „Schlüsselloch" visuell verbunden waren, versteckten ihr Futter schneller, als wenn kein visueller Kontakt zwischen ihnen bestand, obwohl die Präsenz eines Artgenossen nebenan nur durch das Abspielen von dessen Lauten simuliert wurde. Raben können sich also in ihre Artgenossen hineinversetzen.

14.6.3 Evolution von Kognition

Ökologische und soziale Probleme stellen also die Triebfedern für die Evolution kognitiver Fähigkeiten dar. Obwohl diese Probleme allgegenwärtig sind, existiert auf drei Ebenen Variabilität im Ausmaß kognitiver Fähigkeiten. Erstens unterscheiden sich Mitglieder verschiedener Arten darin, ob oder wie gut sie spezifische Probleme lösen können. Solche interspezifischen Vergleiche der Performanz haben evolutionäre Untersuchungen kognitiver Fähigkeiten lange dominiert (Thornton und Lukas 2012). Solche Unterschiede werden durch Korrelationen mit der durchschnittlichen Gehirngröße erklärt. So wird z. B. die Fähigkeit von Raubtieren, eine Problembox erfolgreich zu öffnen, sehr gut von der jeweiligen Gehirngröße einer Art vorhergesagt (Benson-Amram et al. 2016). Hier stellt sich sofort die Frage, warum sich Arten dann in ihrer Gehirngröße unterscheiden. Sowohl die Gruppengröße (**Hypothese sozialer Intelligenz;** Dunbar und Shultz 2017) als auch die Beschaffenheit der Nahrungsressourcen (**Hypothese ökologischer Intelligenz;** De Casien et al. 2017) erklären interspezifische Variation in der Gehirngröße. Da größere Gehirne im Unterhalt teuer und mit erhöhter Sterblichkeit assoziiert sind (Kotrschal et al. 2019), können sie aber nicht beliebig vergrößert werden.

Zweitens evolvieren kognitive Fähigkeiten, indem Selektion entsprechende Unterschiede zwischen Individuen bewertet. Demnach ist zu erwarten, dass Individuen mit überdurchschnittlichen kognitiven Fähigkeiten – egal ob in spezifischen Domänen oder in Form eines generellen Intelligenzfaktors – auch überdurchschnittlich länger leben und/oder sich erfolgreicher fortpflanzen als andere Artgenossen. Bei Australischen Elstern *(Cracticus tibicen)* waren Individuen aus größeren Gruppen besser beim Lösen von vier experimentellen Aufgaben (räumliches Lernen, Umkehrlernen, assoziatives Lernen und Impulsivkontrolle), und Weibchen, die in diesen Tests besser abschnitten, hatten durchschnittlich mehr Gelege pro Jahr, die

mehr flügge Junge enthielten und zudem besser überlebten (Ashton et al. 2018). Da die Performanz in verschiedenen kognitiven Tests nicht immer korreliert und die ökologische Relevanz etlicher Tests nicht offensichtlich ist, existiert bei anderen Arten aber bislang kein einheitliches Muster über den Zusammenhang zwischen Kognition und Fitness (Huebner et al. 2018).

Schließlich sind Individuen nicht von Beginn ihres Lebens an mit einem Satz ausgereifter kognitiver Fähigkeiten ausgestattet. Stattdessen tauchen unterschiedliche Fähigkeiten in bestimmten Phasen der Individualentwicklung auf. Wie diese Entwicklung durch die Faktoren beeinflusst wird, die die prä- und postnatale Individualentwicklung des Verhaltens im Allgemeinen formen (► Kap. 12), ist noch wenig bekannt, da Tiere dafür idealerweise mehrfach im Leben unter kontrollierten Bedingungen getestet werden müssen. Lernen und Erfahrung spielen dabei aber sicher eine wichtige Rolle. Die Australischen Elstern aus verschiedenen Gruppen unterschieden sich beispielsweise im Alter von 100 Tagen noch nicht in ihrer Performanz; nach 200 und 300 Tagen waren aber diejenigen aus größeren Gruppen besser (Ashton et al. 2018). In diesem Fall wurde die kognitive Entwicklung also durch das Aufwachsen in größeren Gruppen gefördert.

14.7 Kultur

Innerhalb von Arten können bestimmte Verhaltensweisen zwischen benachbarten Gruppen oder Populationen variieren. Diese Heterogenität kann mehrere Generation oder noch länger andauern, und die betreffenden Verhaltensweisen werden innerhalb von Populationen und zwischen Generationen durch verschiedene Formen des sozialen Lernens (► Abschn. 12.3) – nicht genetisch! – weitergegeben. Damit existiert ein Mechanismus zur **kulturellen Weitergabe von Information,** der Einfluss auf den Verlauf von Evolution nehmen kann (Whiten et al. 2017). Diese Weitergabe kann vertikal erfolgen, indem Junge von ihren Eltern lernen. Wenn sich Informationen oder Verhaltensweisen unter Gleichaltrigen ausbreiten, handelt es sich um horizontale Weitergabe. Wenn der Transfer zwischen Generationen stattfindet, aber nicht auf Interaktionen zwischen Eltern und Nachkommen beruht, liegt oblique Transmission vor. So kann es zur Ausbildung von lokalen **Traditionen,** also zur Ausbreitung von distinkten Verhaltensweisen kommen, die von mehreren Individuen gezeigt und durch soziales Lernen weiterverbreitet werden (Fragaszy und Perry 2003).

Die Entdeckung eines jungen Japan-Makaken *(Macaca fuscata),* dass man mit Sand verunreinigte Süßkartoffeln mit Meerwasser abwaschen kann, hat sich in seiner Gruppe ausgebreitet (Kawamura 1959) und liefert ein inzwischen klassisches Beispiel für kulturelle Weitergabe einer neuen Verhaltensweise im Tierreich (◘ Abb. 14.17). Der letztendlich dadurch motivierte Vergleich von 39 Verhaltensweisen zwischen sechs Schimpansenpopulationen zeigte, dass jede Population ein einzigartiges

◘ **Abb. 14.17** Japan-Makaken einer lokalen Population haben von einem Tier gelernt, dass gewaschene Süßkartoffeln besser schmecken als sandige. Dieses Verhalten hat sich rasch in der Population ausgebreitet. (Quelle: Tetsuro Matsuzawa)

Muster dieser Verhaltensweisen besitzt und sich daher in mehreren Merkmalen über Jahre und Jahrzehnte unterscheiden (Whiten et al. 1999). So verwenden beispielsweise nur die Schimpansen in zwei dieser Populationen Steine als Werkzeuge, um damit Nüsse zu knacken. Inzwischen sind zahlreiche weitere Beispiele für die Innovation und Transmission von neuen Verhaltensweisen durch soziales Lernen von Insekten bis hin zu Walen in unterschiedlichen Verhaltenskontexten dokumentiert (Aplin 2016). So können auf diese Weise beispielsweise neue Nahrungsquellen erschlossen werden, aber auch die jährlichen saisonalen Wanderungen können auf diese Art und Weise etabliert werden; zumindest bei Dickhornschafen *(Ovis canadensis)* und Elchen (*Alces alces,* Jesmer et al. 2018).

Damit existiert ein Mechanismus, mit dem Tiere rasch auf neue Probleme oder Gelegenheiten reagieren können. Am Anfang steht dabei eine **Innovation,** oft nur durch ein einzelnes Individuum, wodurch es zur Lösung eines neuen Problems oder zu einer neuen Lösung für ein bekanntes Problem kommt (Tebbich et al. 2016). Durch einen der zahlreichen Mechanismen des sozialen Lernens kommt es anschließend zur Übertragung **(Transmission)** dieses Verhaltens auf andere Artgenossen. Wie schnell und effektiv diese Ausbreitung funktionieren kann, zeigte ein Experiment mit Kohlmeisen, denen Futterstationen angeboten wurden, die auf eine von zwei Arten geöffnet werden konnten. Nachdem einer Meise beigebracht wurde, wie man an das Futter gelangen kann, hatten wenige Wochen später 75 % der Mitglieder einer Population die Lösung gelernt (Aplin et al. 2015). Die Geschwindigkeit und Richtung der Übertragung einer neuen Verhaltensweise kann durch soziale Faktoren beeinflusst werden; so breitete sich in einer Schimpansenpopulation eine neue Technik zur Wasseraufnahme mit Hilfe von Moos hauptsächlich entlang von Verwandtschaftslinien aus (Lamon et al. 2017). Die Übertragung funktioniert aber nur, wenn beim Kopieren der neuen Verhaltensweise nur wenige Fehler gemacht werden. Bei Sumpfammern *(Melospiza georgiana)* wurde der Kopierfehler beim Gesangslernen in der Tat mit weniger als 2 % quantifiziert (Lachlan et al. 2018).

Die anschließende **Etablierung** der neuen Verhaltensweise in einer Population kann durch verschiedene Mechanismen gefördert werden. Wenn damit eine unmittelbare Belohnung verbunden ist, sollte dies zu einer raschen Ausbreitung führen. Süßkartoffeln, die nicht mehr sandig und dafür sogar etwas gesalzen sind, schmecken mutmaßlich besser, und Meisen, die lernen, den Deckel von Milchflaschen zu öffnen, kommen so an den oben schwimmenden Rahm (Aplin et al. 2013). Interessanterweise gibt es neben innovativen auch konservative Individuen, die eine einmal gelernte erfolgreiche Lösung nicht mehr ändern. So erwarben alte männliche Japan-Makaken das Kartoffelwaschen als Letzte oder gar nicht, und grüne Meerkatzen *(Chlorocebus aethiops),* denen unterschiedlich gefärbtes Popcorn angeboten wurde, von dem Popcorn einer Farbe ungenießbar gemacht wurde, behielten ihre gelernte Präferenz auch bei, wenn anschließend genießbares Popcorn beider Farben angeboten wurde (van de Waal et al. 2013). Schließlich gibt es auch die Tendenz, das Verhalten der Mehrheit der Gruppenmitglieder zu übernehmen (**Konformität:** Whiten 2019a), die zur Ausbreitung und Etablierung einer neuen Verhaltensweise beiträgt. So lernten die Kohlmeisen nur die in ihrer Subpopulation verbreitete Technik, um an das Futter zu gelangen, obwohl beide Techniken verfügbar und gleich schwierig (Tür nach links oder rechts schieben) waren. Diese konformistische Tendenz kann durch die einfache Regel entstehen, das Verhalten der Mehrheit zu kopieren. So kopierten *Drosophila*-Weibchen, die mehrere Artgenossinnen bei Kopulationen

mit unterschiedlich gefärbten (pink oder grün) Männchen beobachten konnten, anschließend bei der eigenen Partnerwahl die Entscheidung der Weibchen, die sie am häufigsten beobachteten (Danchin et al. 2018). Wenn sie Kopulationen mit drei pinkfarbenen und drei grünen Männchen sahen, hatten sie keine eigene Präferenz, aber wenn sie beispielsweise drei pinkfarbene und zwei grüne Männchen sahen, wählte die Mehrheit der Test-Weibchen anschließend ein pinkfarbenes Männchen.

Wenn mehrere Traditionen in verschiedenen Verhaltensdomänen vorliegen, wird weithin akzeptiert, dass es gerechtfertigt ist, von **Kultur** bei Tieren zu sprechen (Whiten 2019b). Da nicht jegliche horizontale oder vertikale Weitergabe von Information automatisch zu Kultur führt, ist dieses Phänomen vor allem bei Taxa zu erwarten, die durch Beobachtung lernen und intelligent genug sind, besondere Neuerungen zu erfinden (van Schaik 2010). Die Besonderheit menschlicher Kultur besteht darin, dass sie kumulativ ist, dass also eine Verhaltenstechnik oder ein Werkzeug sukzessive verbessert wird, aber dafür gibt es bislang nur wenige Beispiele aus dem Tierreich (Mesoudi und Thornton 2018). So konnte man zeigen, dass in kleinen Gruppen von Brieftauben, die mehrfach vom selben Ort aufgelassen wurden, sich die Effizienz des Heimkehrvermögens verbessert, wenn man bei jedem Auflassen ein Gruppenmitglied durch eine neue Taube ersetzt. Schon nach wenigen „Generationen" war die Performanz dieser Gruppen mit der Möglichkeit zur kumulativen Verbesserung deutlich höher als diejenige stabiler Gruppen (Sasaki und Biro 2017).

Kultur generiert schließlich auch die Möglichkeit für Interaktionen mit genetischer Evolution. Durch Kultur kann beispielsweise die Intensität von Selektion unter verschiedenen Bedingungen verändert werden, neue Selektionskräfte entstehen oder die populationsgenetische Struktur verändert werden (Whitehead et al. 2019). In jedem Fall sollte daher die bekannte kulturelle Diversität bei Artenschutzbemühungen berücksichtigt werden, um das komplette Verhaltensrepertoire einer Art zu erhalten (Brakes et al. 2019).

14.8 Zusammenfassung

Die vielfältigen Interaktionen zwischen Artgenossen generieren unterschiedliche Sozialstrukturen. Neben direkten Interaktionen stellt der Austausch von Signalen den herausragenden Mechanismus zur Ausbildung von sozialen Beziehungen dar. Kommunikation hat zudem in allen fitnessrelevanten Verhaltenskontexten eine entscheidende funktionale Bedeutung. Die Vielfalt sozialer Beziehungen manifestiert sich besonders in den zahlreichen Facetten der sozialen Konkurrenz und Kooperation. Wie sich Tiere auf Gruppenebene koordinieren, ist eine der spannendsten neuen Fragen der Verhaltensbiologie. Zum Teil hoch spezialisierte kognitive Leistungen sind als Anpassungen an ökologische und soziale Herausforderungen mehrfach unabhängig entstanden. Kulturelle Variation zwischen Populationen erhöht die innerartliche Diversität der Sozialsysteme, ermöglicht rasche Anpassungen an neue Situationen oder Probleme und basiert auf effizienter, nichtgenetischer Weitergabe von Information.

Literatur

Ågren JA, Davies NG, Foster KR (2019) Enforcement is central to the evolution of cooperation. Nat Ecol Evol 3:1018–1029

Albers PCH, de Vries H (2001) Elo-rating as a tool in the sequential estimation of dominance strengths. Anim Behav 61:489–495

Aplin LM (2016) Understanding the multiple factors governing social learning and the diffusion of innovations. Curr Opin Behav Sci 12:59–65

Aplin LM, Sheldon BC, Morand-Ferron J (2013) Milk bottles revisited: social learning and individual variation in the blue tit, *Cyanistes caeruleus*. Anim Behav 85:1225–1232

Aplin LM, Farine DR, Morand-Ferron J, Cockburn A, Thornton A, Sheldon BC (2015) Experimentally induced innovations lead to persistent culture via conformity in wild birds. Nature 518:538–541

Ashton BJ, Ridley AR, Edwards EK, Thornton A (2018) Cognitive performance is linked to group size and affects fitness in Australian magpies. Nature 554:364–367

Aureli F, Cords M, van Schaik CP (2002) Conflict resolution following aggression in gregarious animals: a predictive framework. Anim Behav 64:325–343

Axelrod R, Hamilton WD (1981) The evolution of cooperation. Science 211:1390–1396

Backwell PRY, Jennions MD (2004) Coalition among male fiddler crab. Nature 430:417

Bayne T et al (2019) What is cognition? Curr Biol 29:R608–R615

Bebbington K, Hatchwell BJ (2016) Coordinated parental provisioning is related to feeding rate and reproductive success in a songbird. Behav Ecol 27:652–659

Bebbington K, Kingma SA, Fairfield EA, Dugdale HL, Komdeur J, Spurgin LG, Richardson DS (2017) Kinship and familiarity mitigate costs of social conflict between Seychelles warbler neighbors. Proc Natl Acad Sci USA 114:E9036–E9045

Benson-Amram S, Dantzer B, Stricker G, Swanson EM, Holekamp KE (2016) Brain size predicts problem-solving ability in mammalian carnivores. Proc Natl Acad Sci USA 113:2532–2537

Bergman TJ, Beehner JC, Cheney DL, Seyfarth RM (2003) Hierarchical classification by rank and kinship in baboons. Science 302:1234–1236

Biernaskie JM, Grafen A, Perry JC (2014) The evolution of index signals to avoid the cost of dishonesty. Proc R Soc Lond B 281:20140876

Biro D, Sumpter DJT, Meade J, Guilford T (2006) From compromise to leadership in pigeon homing. Curr Biol 16:2123–2128

Brakes P et al (2019) Animal cultures matter for conservation. Science 363:1032–1034

Brent LJN (2015) Friends of friends: are indirect connections in social networks important to animal behaviour? Anim Behav 103:211–222

Brosnan SF, de Waal FBM (2003) Monkeys reject unequal pay. Nature 425:297–299

Bshary R (2010) Cooperation between unrelated individuals – a game theoretic approach. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 213–240

Bshary R, Grutter AS (2006) Image scoring and cooperation in a cleaner fish mutualism. Nature 441:975–978

Bshary R, Schäffer D (2002) Choosy reef fish select cleaner fish that provide high-quality service. Anim Behav 63:557–564

Buchanan KL, Evans MR, Goldsmith AR, Bryant DM, Rowe LV (2001) Testosterone influences basal metabolic rate in male house sparrows: a new cost of dominance signalling? Proc R Soc Lond B 268:1337–1344

Bugnyar T, Reber SA, Buckner C (2016) Ravens attribute visual access to unseen competitors. Nat Commun 7:10506

Bulla M et al (2016) Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. Nature 540:109–113

Byrne RW (1996) Machiavellian intelligence. Evol Anthropol 5:172–180

Cant MA (2011) The role of threats in animal cooperation. Proc R Soc Lond B 278:170–178

Carter GG, Farine DR, Wilkinson GS (2017) Social bet-hedging in vampire bats. Biol Lett 13:20170112

Caves EM, Green PA, Zipple MN, Peters S, Johnsen S, Nowicki S (2018) Categorical perception of colour signals in a songbird. Nature 560:365–367

Chapais B, Savard L, Gauthier C (2001) Kin selection and the distribution of altruism in relation to degree of kinship in Japanese macaques *(Macaca fuscata)*. Behav Ecol Sociobiol 49:493–502

Charrier I, Mathevon N, Jouventin P, Aubin T (2001) Acoustic communication in a black-headed gull colony: how do chicks identify their parents. Ethology 107:961–974

Clayton NS, Dickinson A (1998) Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. Nature 395:272–274

Clutton-Brock TH (2009) Cooperation between non-kin in animal societies. Nature 462:51–57

Clutton-Brock TH, Parker GA (1995) Punishment in animal societies. Nature 373:209–216

Conradt L, Roper TJ (2003) Group decision-making in animals. Nature 421:155–158

Conradt L, Roper TJ (2005) Consensus decision making in animals. Trends Ecol Evol 20:449–456

Couzin ID (2009) Collective cognition in animal groups. Trends Cogn Sci 13:36–43

Couzin ID, Krause J, Franks NR, Levin SA (2005) Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. Nature 433:513–516

Crockford C, Wittig RM, Seyfarth RM, Cheney DL (2007) Baboons eavesdrop to deduce mating opportunities. Anim Behav 73:885–890

Crofoot MC, Gilby IC (2012) Cheating monkeys undermine group strength in enemy territory. Proc Natl Acad Sci USA 109:501–505

Dall SRX, Giraldeau L-A, Olsson O, McNamara JM, Stephens DW (2005) Information and its use by animals in evolutionary ecology. Trends Ecol Evol 20:187–193

Dally JM, Emery NJ, Clayton NS (2006) Food-caching western scrub-jays keep track of who was watching when. Science 312:1662–1665

Danchin E, Giraldeau L-A, Valone TJ, Wagner RH (2004) Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. Science 305:487–491

Danchin E et al (2018) Cultural flies: conformist social learning in fruitflies predicts long-lasting mate-choice traditions. Science 362:1025–1030

Davies NB, Halliday TR (1978) Deep croaks and fighting assessment in toads *Bufo bufo*. Nature 274:683–685

Dawkins R, Krebs JR (1978) Animal signals: information or manipulation? In: Krebs JR, Davies NB (Hrsg) Behavioural ecology: an evolutionary approach. Blackwell, Oxford, S 282–309

De Casien AR, Williams SA, Higham JP (2017) Primate brain size is predicted by diet but not sociality. Nat Ecol Evol 1:0112

de Vries H, Stevens JMG, Vervaecke H (2006) Measuring and testing the steepness of dominance hierachies. Anim Behav 71:585–592

de Waal FBM, van Roosmalen A (1979) Reconciliation and consolation among chimpanzees. Behav Ecol Sociobiol 5:55–66

Drummond H, Rodríguez C, Vallarino A, Valderrábano C, Rogel G, Tobón E (2003) Desperado siblings: uncontrollably aggressive junior chicks. Behav Ecol Sociobiol 53:287–296

Dubuc C, English S, Thavarajah N, Dantzer B, Sharp SP, Spence-Jones HC, Gaynor D, Clutton-Brock TH (2017) Increased food availability raises eviction rate in a cooperative breeding mammal. Biol Lett 13:20160961

Dunbar RIM, Shultz S (2017) Why are there so many explanations for primate brain evolution? Philos Trans R Soc Lond B 372:20160244

Emery NJ, Clayton NS (2001) Effects of experience and social context on prospective caching strategies by scrub jays. Nature 414:443–446

Emery NJ, Clayton NS (2004) The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. Science 306:1903–1907

Emery NJ, Clayton NS (2009) Comparative social cognition. Annu Rev Psychol 60:87–113

Engesser S, Ridley AR, Townsend SW (2016) Meaningful call combinations and compositional processing in the southern pied babbler. Proc Natl Acad Sci USA 113:5976–5981

Ferrari M, Lindholm AK, König B (2016) A reduced propensity to cooperate under enhanced exploitation risk in a social mammal. Proc R Soc Lond B 283:20160068

Fichtel C (2004) Reciprocal recognition of sifaka *(Propithecus verreauxi verreauxi)* and redfronted lemur *(Eulemur fulvus rufus)* alarm calls. Anim Cogn 7:45–52

Fichtel C (2008) Ontogeny of conspecific and heterospecific alarm call recognition in wild Verreaux's sifakas *(Propithecus verreauxi verreauxi)*. Am J Primatol 70:127–135

Fichtel C, Kappeler PM (2011) Variation in the meaning of alarm calls in Verreaux's and Coquerel's sifakas *(Propithecus verreauxi, P. coquereli)*. Int J Primatol 32:346–361

Fichtel C, Manser MB (2010) Vocal communication in social groups. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 29–54

Fichtel C, Hammerschmidt K, Jürgens U (2001) On the vocal expression of emotion. A multi-parametric analysis of different states of aversion in the squirrel monkey. Behaviour 138:97–116

Fischer J, Kitchen DM, Seyfarth RM, Cheney DL (2004) Baboon loud calls advertise male quality: acoustic features and their relation to rank, age, and exhaustion. Behav Ecol Sociobiol 56:140–148

Fischer S, Zöttl M, Groenewoud F, Taborsky B (2014) Group-size-dependent punishment of idle subordinates in a cooperative breeder where helpers pay to stay. Proc R Soc Lond B 281:20140184

Fischer J, Farnworth MS, Sennhenn-Reulen H, Hammerschmidt K (2017) Quantifying social complexity. Anim Behav 130:57–66

Fleischmann D et al (2013) Female Bechstein's bats adjust their group decisions about communal roosts to the level of conflict of interests. Curr Biol 23:1658–1662

Flower TP, Gribble M, Ridley AR (2014) Deception by flexible alarm mimicry in an African bird. Science 344:513–516

Foley C, Pettorelli N, Foley L (2008) Severe drought and calf survival in elephants. Biol Lett 4:541–544

Fragaszy DM, Perry S (2003) The biology of traditions: models and evidence. Cambridge Univ Press, Cambridge

Franks NR, Dechaume-Moncharmont F-X, Hanmore E, Reynolds JK (2009) Speed versus accuracy in decision-making ants: expediting politics and policy implementation. Philos Trans R Soc Lond B 364:845–852

Franz M, McLean E, Tung J, Altmann J, Alberts SC (2015) Self-organizing dominance hierarchies in

a wild primate population. Proc R Soc Lond B 282:20151512
Fromhage L, Jennions MD (2019) The strategic reference gene: an organismal theory of inclusive fitness. Proc R Soc Lond B 286:20190459
Gil D, Gahr M (2002) The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. Trends Ecol Evol 17:133–141
Greene MJ, Gordon DM (2003) Cuticular hydrocarbons inform task decisions. Nature 423:32
Grinsted L, Field J (2017) Market forces influence helping behaviour in cooperatively breeding paper wasps. Nat Commun 8:13750
Grosenick L, Clement TS, Fernald RD (2007) Fish can infer social rank by observation alone. Nature 445:429–432
Halfwerk W, Jones PL, Taylor RC, Ryan MJ, Page RA (2014) Risky ripples allow bats and frogs to eavesdrop on a multisensory sexual display. Science 343:413–416
Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. J Theor Biol 7:1–52
Hammerschmidt K, Newman JD, Champoux M, Suomi SJ (2000) Changes in rhesus macaque ‚coo' vocalizations during early development. Ethology 106:873–886
Harcourt JL, Ang TZ, Sweetman G, Johnstone RA, Manica A (2009) Social feedback and the emergence of leaders and followers. Curr Biol 19:248–252
Harcourt JL, Sweetman G, Manica A, Johnstone RA (2010) Pairs of fish resolve conflicts over coordinated movement by taking turns. Curr Biol 20:156–160
Hare B, Call J, Tomasello M (2001) Do chimpanzees know what conspecifics know? Anim Behav 61:139–151
Hart BL, Hart LA (1992) Reciprocal allogrooming in impala, *Aepyceros melampus*. Anim Behav 44:1073–1083
Hart BL, Hart LA, Pinter-Wollman N (2008) Large brains and cognition: where do elephants fit in? Neurosci Biobehav Rev 32:86–98
Heinsohn R, Packer C (1995) Complex cooperative strategies in group-territorial African lions. Science 269:1260–1262
Henzi SP, Barrett L (2002) Infants as a commodity in a baboon market. Anim Behav 63:915–921
Henzi SP, Lusseau D, Weingrill T, van Schaik CP, Barrett L (2009) Cyclicity in the structure of female baboon social networks. Behav Ecol Sociobiol 63:1015–1021
Hobson EA, Ferdinand V, Kolchinsky A, Garland J (2019) Rethinking animal social complexity measures with the help of complex systems concepts. Anim Behav 155:287–296
Howard SR, Avarguès-Weber A, Garcia JE, Greentree AD, Dyer AG (2019) Numerical cognition in honeybees enables addition and subtraction. Sci Adv 5:eaav0961
Huebner F, Fichtel C, Kappeler PM (2018) Linking cognition with fitness in a wild primate: fitness correlates of problem-solving performance and spatial learning ability. Philos Trans R Soc Lond B 373:20170295
Janik VM, Slater PJB (2000) The different roles of social learning in vocal communication. Anim Behav 60:1–11
Jesmer BR et al. (2018) Is ungulate migration culturally transmitted? Evidence of social learning from translocated animals. Science 361:1023–1025
Johnstone RA (1996) Multiple displays in animal communication: ‚backup signals' and ‚multiple messages'. Philos Trans R Soc Lond B 351:329–338
Johnstone RA (1998) Conspirational whispers and conspicuous displays: games of signal detection. Evolution 52:1554–1563
Johnstone RA, Manica A (2011) Evolution of personality differences in leadership. Proc Natl Acad Sci USA 108:8373–8378
Kappeler PM (1998) To whom it may concern: the transmission and function of chemical signals in *Lemur catta*. Behav Ecol Sociobiol 42:411–421
Kappeler PM, Fichtel C (2012) Female reproductive competition in *Eulemur rufifrons:* eviction and reproductive restraint in a plurally breeding Malagasy primate. Mol Ecol 21:685–698
Karavanich C, Atema J (1998) Individual recognition and memory in lobster dominance. Anim Behav 56:1553–1560
Kawamura S (1959) The process of sub-culture propagation among Japanese macaques. Primates 2:43–60
Kern JM, Radford AN (2018) Experimental evidence for delayed contingent cooperation among wild dwarf mongooses. Proc Natl Acad Sci USA 115:6255–6260
Kershenbaum A, Bowles AE, Freeberg TM, Jin DZ, Lameira AR, Bohn K (2014) Animal vocal sequences: not the Markov chains we thought they were. Proc R Soc Lond B 281:20141370
Kerth G (2010) Group decision-making in animal societies. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 241–265
King AJ, Douglas CMS, Huchard E, Isaac NJB, Cowlishaw G (2008) Dominance and affiliation mediate despotism in a social primate. Curr Biol 18:1833–1838
King AJ, Johnson DDP, Van Vugt M (2009) The origins and evolution of leadership. Curr Biol 19:R911–R916

Klump BC, van der Wal JEM, St Clair JJH, Rutz C (2015) Context-dependent ‚safekeeping' of foraging tools in New Caledonian crows. Proc R Soc Lond B 282:20150278

Knörnschild M, Jung K, Nagy M, Metz M, Kalko E (2012) Bat echolocation calls facilitate social communication. Proc R Soc Lond B 279:4827–4835

Koch F, Signer J, Kappeler PM, Fichtel C (2016a) The role of the residence-effect on the outcome of intergroup encounters in Verreaux's sifakas. Sci Rep 6:28457

Koch F, Signer J, Kappeler PM, Fichtel C (2016b) Intergroup encounters in Verreaux's sifakas *(Propithecus verreauxi):* who fights and why? Behav Ecol Sociobiol 70:797–808

Kotrschal K, Scheiber IBR, Hirschenhauser K (2010) Individual performance in complex social systems: the greylag goose example. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 121–148

Kotrschal A, Corral-Lopez A, Kolm N (2019) Large brains, short life: selection on brain size impacts intrinsic lifespan. Biol Lett 15:20190137

Krams I, Krama T, Igaune K, Mänd R (2008) Experimental evidence of reciprocal altruism in the pied flycatcher. Behav Ecol Sociobiol 62:599–605

Krause J, Croft DP, James R (2007) Social network theory in the behavioural sciences: potential applications. Behav Ecol Sociobiol 62:15–27

Kummer H (1968) Social organization of hamadryas baboons: a field study. Univ of Chicago Press, Chicago

Lachlan RF, Ratmann O, Nowicki S (2018) Cultural conformity generates extremely stable traditions in bird song. Nat Commun 9:2417

Laland KN (2004) Social learning strategies. Learn Behav 32:4–14

Lamon N, Neumann C, Gruber T, Zuberbühler K (2017) Kin-based cultural transmission of tool use in wild chimpanzees. Sci Adv 3:e1602750

Laubu C, Louâpre P, Dechaume-Moncharmont F-X (2019) Pair-bonding influences affective state in a monogamous fish species. Proc R Soc Lond B 286:20190760

Lee C-Y, Pike DA, Tseng H-Y, Hsu J-Y, Huang S-L, Shaner P-JL, Liao C-P, Manica A, Huang W-S (2019) When males live longer: resource-driven territorial behavior drives sex-specific survival in snakes. Sci Adv 5:eaar5478

Liu Y, Day LB, Summers K, Burmeister SS (2016) Learning to learn: advanced behavioural flexibility in a poison frog. Anim Behav 111:167–172

Loukola OJ, Perry CJ, Coscos L, Chittka L (2017) Bumblebees show cognitive flexibility by improving on an observed complex behavior. Science 355:833–836

Lührs M-L, Dammhahn M, Kappeler PM, Fichtel C (2009) Spatial memory in the grey mouse lemur *(Microcebus murinus)*. Anim Cog 12:599–609

Macedonia JM, Clark DL, Riley RG, Kemp DJ (2013) Species recognition of color and motion signals in *Anolis grahami:* evidence from responses to lizard robots. Behav Ecol 24:846–852

Manser MB (2001) The acoustic structure of suricates' alarm calls varies with predator type and the level of response urgency. Proc R Soc Lond B 268:2315–2324

Manser MB, Bell MB (2004) Spatial representation of shelter locations in meerkats, *Suricata suricatta*. Anim Behav 68:151–157

Mason NA, Shultz AJ, Burns KJ (2014) Elaborate visual and acoustic signals evolve independently in a large, phenotypically diverse radiation of songbirds. Proc R Soc Lond B 281:20140967

Massen JJM, Pašukonis A, Schmidt J, Bugnyar T (2014) Ravens notice dominance reversals among conspecifics within and outside their social group. Nat Commun 5:3679

Mateo JM (2002) Kin-recognition abilities and nepotism as a function of sociality. Proc R Soc Lond B 269:721–727

Menzel R et al (2005) Honey bees navigate according to a map-like spatial memory. Proc Natl Acad Sci USA 102:3040–3045

Mesoudi A, Thornton A (2018) What is cumulative cultural evolution? Proc R Soc Lond B 285:20180712

Monnin T, Ratnieks FLW, Jones GR, Beard R (2002) Pretender punishment induced by chemical signalling in a queenless ant. Nature 419:61–65

Moritz RFA, Simon UE, Crewe RM (2000) Pheromonal contest between honeybee workers *(Apis mellifera capensis)*. Naturwissenschaften 87:395–397

Mulder RA, Langmore NE (1993) Dominant males punish helpers for temporary defection in superb fairy-wrens. Anim Behav 45:830–833

Mulder RA, Dunn PO, Cockburn A, Lazenby-Cohen KA, Howell MJ (1994) Helpers liberate female fairy-wrens from constraints on extra-pair mate choice. Proc R Soc Lond B 255:223–229

Naguib M, Wiley RH (2001) Estimating the distance to a source of sound: mechanisms and adaptations for long-range communication. Anim Behav 62:825–837

Nagy M, Ákos Z, Biro D, Vicsek T (2010) Hierarchical group dynamics in pigeon flocks. Nature 464:890–893

Nagy M, Vásárhelyi G, Pettit B, Roberts-Mariani I, Vicsek T, Biro D (2013) Context-dependent

hierarchies in pigeons. Proc Natl Acad Sci USA 110:13049–13054
Noë R, Hammerstein P (1994) Biological markets: supply and demand determine the effect of partner choice in cooperation, mutualism and mating. Behav Ecol Sociobiol 35:1–11
Nowak MA, McAvoy A, Allen B, Wilson EO (2017) The general form of Hamilton's rule makes no predictions and cannot be tested empirically. Proc Natl Acad Sci USA 114:5665–5670
Osada K, Yamazaki K, Curran M, Bard J, Smith BP, Beauchamp GK (2003) The scent of age. Proc R Soc Lond B 270:929–933
Patricelli GL, Hebets EA (2016) New dimensions in animal communication: the case for complexity. Curr Opin Behav Sci 12:80–89
Paz-y-Mino G, Bond AB, Kamil AC, Balda RP (2004) Pinyon jays use transitive inference to predict social dominance. Nature 430:778–781
Peckre L, Kappeler PM, Fichtel C (2019) Clarifying and expanding the social complexity hypothesis for communicative complexity. Behav Ecol Sociobiol 73:11
Pillot M-H, Gautrais J, Arrufat P, Couzin ID, Bon R, Deneubourg JL (2011) Scalable rules for coherent group motion in a gregarious vertebrate. PLoS One 6:e14487
Plotnik JM, de Waal FBM, Reiss D (2006) Self-recognition in an Asian elephant. Proc Natl Acad Sci USA 103:17053–17057
Prins HHT (1996) Ecology and behaviour of the African buffalo: social inequality and decision making. Chapman and Hall, London
Pyritz LW, King AJ, Sueur C, Fichtel C (2011) Reaching a consensus: terminology and concepts used in coordination and decision-making research. Int J Primatol 32:1268–1278
Raby CR, Clayton NS (2010) The cognition of caching and recovery in food-storing birds. Adv Stud Behav 41:1–34
Rands SA, Cowlishaw G, Pettifor RA, Rowcliffe JM, Johnstone RA (2003) Spontaneous emergence of leaders and followers in foraging pairs. Nature 423:432–434
Rantala MJ, Jokinen I, Kortet R, Vainikka A, Suhonen J (2002) Do pheromones reveal male immunocompetence? Proc R Soc Lond B 269:1681–1685
Rauber R, Manser MB (2017) Discrete call types referring to predation risk enhance the efficiency of the meerkat sentinel system. Sci Rep 7:44436
Reader SM, Laland KN (2002) Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. Proc Natl Acad Sci USA 99:4436–4441
Reebs SG (2000) Can a minority of informed leaders determine the foraging movements of a fish shoal? Anim Behav 59:403–409
Rendall D, Owren MJ, Ryan MJ (2009) What do animal signals mean? Anim Behav 78:233–240
Rueger T, Barbasch TA, Wong MYL, Srinivasan M, Jones GP, Buston PM (2018) Reproductive control via the threat of eviction in the clown anemonefish. Proc R Soc Lond B 285:20181295
Rukstalis M, Fite JE, French JA (2003) Social change affects vocal structure in a callitrichid primate *(Callithrix kuhlii)*. Ethology 109:327–340
Sasaki T, Biro D (2017) Cumulative culture can emerge from collective intelligence in animal groups. Nat Commun 8:15049
Schaefer HM (2010) Visual communication: evolution, ecology, and functional mechanisms. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 3–28
Schülke O, Bhagavatula J, Vigilant L, Ostner J (2010) Social bonds enhance reproductive success in male macaques. Curr Biol 20:2207–2210
Schweinfurth MK, Stieger B, Taborsky M (2017) Experimental evidence for reciprocity in allogrooming among wild-type Norway rats. Sci Rep 7:4010
Seeley TD, Visscher PK (2004) Quorum sensing during nest-site selection by honeybee swarms. Behav Ecol Sociobiol 56:594–601
Semple S, McComb K (2000) Perception of female reproductive state from vocal cues in a mammal species. Proc R Soc Lond B 267:707–712
Seyfarth RM, Cheney DL (2017) The origin of meaning in animal signals. Anim Behav 124:339–346
Sheehan MJ, Bergman TJ (2015) Is there an evolutionary trade-off between quality signaling and social recognition? Behav Ecol 27:2–13
Shettleworth SJ (2001) Animal cognition and animal behaviour. Anim Behav 61:277–286
Silk JB (2007) The adaptive value of sociality in mammalian groups. Philos Trans R Soc Lond B 362:539–559
Silk JB, Alberts SC, Altmann J (2003) Social bonds of female baboons enhance infant survival. Science 302:1231–1234
Silk JB, Beehner JC, Bergman TJ, Crockford C, Engh AL, Moscovice LR, Wittig RM, Seyfarth RM, Cheney DL (2010) Strong and consistent social bonds enhance the longevity of female baboons. Curr Biol 20:1359–1361
Silk JB, Cheney DL, Seyfarth RM (2013) A practical guide to the study of social relationships. Evol Anthropol 22:213–225
Sterck EHM, Watts DP, van Schaik CP (1997) The evolution of female social relationships in non-human primates. Behav Ecol Sociobiol 41:291–309
Stoffel MA, Caspers BA, Forcada J, Giannakara A, Baier M, Eberhart-Phillips L, Müller C,

Hoffman JI (2015) Chemical fingerprints encode mother-offspring similarity, colony membership, relatedness, and genetic quality in fur seals. Proc Natl Acad Sci USA 112:E5005–E5012

Strandburg-Peshkin A, Farine DR, Couzin ID, Crofoot MC (2015) Shared decision-making drives collective movement in wild baboons. Science 348:1358–1361

Strandburg-Peshkin A, Papageorgiou D, Crofoot MC, Farine DR (2018) Inferring influence and leadership in moving animal groups. Philos Trans R Soc Lond B 373:20170006

Strauss ED, Holekamp KE (2019) Social alliances improve rank and fitness in convention-based societies. Proc Natl Acad Sci USA 116:8919–8924

Suzuki TN, Wheatcroft D, Griesser M (2017) Wild birds use an ordering rule to decode novel call sequences. Curr Biol 27:2331–2336.e3

Taborsky M, Taborsky B (2015) Evolution of genetic and physiological mechanisms of cooperative behaviour. Curr Opin Behav Sci 6:132–138

Tebbich S, Griffin AS, Peschl MF, Sterelny K (2016) From mechanisms to function: an integrated framework of animal innovation. Philos Trans R Soc Lond B 371:20150195

Thompson FJ, Marshall HH, Vitikainen EIK, Young AJ, Cant MA (2017) Individual and demographic consequences of mass eviction in cooperative banded mongooses. Anim Behav 134:103–112

Thornton A, Lukas D (2012) Individual variation in cognitive performance: developmental and evolutionary perspectives. Philos Trans R Soc Lond B 367:2773–2783

Tibbetts EA, Dale J (2004) A socially enforced signal of quality in a paper wasp. Nature 432:218–222

Todt D, Naguib M (2000) Vocal interactions in birds: the use of song as a model in communication. Adv Stud Behav 29:247–296

Tomasello M, Call J, Hare B (1998) Five primate species follow the visual gaze of conspecifics. Anim Behav 55:1063–1069

Trivers RL (1971) The evolution of reciprocal altruism. Q Rev Biol 46:35–47

van de Waal E, Borgeaud C, Whiten A (2013) Potent social learning and conformity shape a wild primate's foraging decisions. Science 340:483–485

van Schaik CP (2010) Social learning and culture in animals. In: Kappeler PM (Hrsg) Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer, Heidelberg, S 623–653

van Schaik CP, Pandit SA, Vogel ER (2006) Toward a general model for male-male coalitions in primate groups. In: Kappeler PM, van Schaik CP (Hrsg) Cooperation in primates and humans: mechanisms and evolution. Springer, Heidelberg, S 151–171

Verhulst S, Geerdink M, Salomons HM, Boonekamp JJ (2014) Social life histories: jackdaw dominance increases with age, terminally declines and shortens lifespan. Proc R Soc Lond B 281:20141045

Walker RH, King AJ, McNutt JW, Jordan NR (2017) Sneeze to leave: African wild dogs *(Lycaon pictus)* use variable quorum thresholds facilitated by sneezes in collective decisions. Proc R Soc Lond B 284:20170347

Walum H, Young LJ (2018) The neural mechanisms and circuitry of the pair bond. Nat Rev Neurosci 19:643–654

West SA, Pen I, Griffin AS (2002) Cooperation and competition between relatives. Science 296:72–75

West SA, Griffin AS, Gardner A (2007) Evolutionary explanations for cooperation. Curr Biol 17:R661–R672

Whitehead H, Laland KN, Rendell L, Thorogood R, Whiten A (2019) The reach of gene-culture coevolution in animals. Nat Commun 10:2405

Whiten A (2019a) Conformity and over-imitation: an integrative review of variant forms of hyper-reliance on social learning. Adv Stud Behav 51:31–75

Whiten A (2019b) Cultural evolution in animals. Annu Rev Ecol Evol Syst 50:27–48

Whiten A, Goodall J, McGrew WC, Nishida T, Reynolds V, Sugiyama Y, Tutin CE, Wrangham RW, Boesch C (1999) Cultures in chimpanzees. Nature 399:682–685

Whiten A, Ayala FJ, Feldman MW, Laland KN (2017) The extension of biology through culture. Proc Natl Acad Sci USA 114:7775–7781

Willems EP, van Schaik CP (2015) Collective action and the intensity of between-group competition in nonhuman primates. Behav Ecol 26:625–631

Wright TF, Wilkinson GS (2001) Population genetic structure and vocal dialects in an Amazon parrot. Proc R Soc Lond B 268:609–616

Zahavi A (1979) Ritualisation and the evolution of movement signals. Behaviour 72:77–81

Serviceteil

Tierverzeichnis – 455

Stichwortverzeichnis – 461

© Springer-Verlag GmbH Deutschland, ein Teil von Springer Nature 2020
P. M. Kappeler, *Verhaltensbiologie*, https://doi.org/10.1007/978-3-662-60546-2

Stichwortverzeichnis

A

Aal 101
Accipiter nisus 140
Acinonyx jubatus 357
Acrocephalus
– *arundinaceus* 399
– *schoenobaenus* 245
– *sechellensis* 301, 312
Actitis
– *hypoleuca* 232
– *macularia* 398
Adeliepinguin 357
Adler 390
Aedes albopictus 115
Aegolius funereus 70
Aepyceros melampus 435
Agaonidae 302
Agelaius phoeniceus 400
Ailuropoda melanoleuca 60
Albatross 377
Alces alces 25, 444
Alpen-Murmeltier 209
Alpheus angulatus 379
Alytes 285
Amazonkärpfling 339
Amblyrhynchus cristatus 195, 242
Ameise 69, 90, 358, 421, 430
Ammophila 309
Amphirion percula 429
Amsel 85, 95, 204
Anas platyrhynchos 126, 298
Anelosimus studiosus 372
Anemonenfisch 429
Anguilla rostrata 101
Anis 306
Anole, jamaikanische 418
Anolis
– *grahami* 418
– *sagrei* 141, 142
Anser
– *anser* 426
– *indicus* 98
Anseriformes 306
Antechinus stuartii 261
Anthozoa 144
Anubispavian 220
Aphelocoma
– *californica* 439
– *coerulescens* 312
Apis mellifera 72, 84, 91, 417
Arctocephalus gazella 418
Assam-Makake 344, 426
Astatotilapia burtoni 441
Atrax 144
Azurbischof 245

B

Bahama-Anolis 142
Bankivahuhn 343
Bathyergidae 307
Baumammer 342
Baumsteiger 439
Bechsteinfledermaus 70, 386, 420, 421
Bechstein-Fledermaus 70
Berberaffe 358
Bergziege 112
Beuteltier 287
Biene 132, 149, 358
Birkhuhn 232
Bitterling 245
Blasenlaus 307
Blattella germanica 234
Blatthühnchen 397
Blaubuschhäher 119
Blaufußtölpel 397, 430
Blaukehlchen 258
Blaukiemen-Sonnenbarsch 284
Blaumeise 48, 73, 85, 239, 258, 295, 354
Blutbrustpavian 217
Bohnenkäfer, vierfleckiger 263
Bombus terrestris 94
Bombyx mori 198, 418
Bonobo 215
Branta leucopsis 338
Braunkopf-Kuhstärling 304
Breitfußbeutelmaus 261
Breitkopfotter 143
Brieftaube 92, 422, 445
Brüllaffe 390
Buchfink 85
Büffel 419
Bufo
– *bufo* 416
– *calamita* 194
Buntbarsch 437
Buschhäher, westlicher 439

C

Caenorhabditis elegans 172
Calidris mauri 232
Callicebus nigrifrons 156
Callitrichidae 264
Callosobruchus maculatus 263
Calonectris leucomelas 296
Canis
– *lupus* 140
– *simensis* 393
Capreolus capreolus 346
Caprimulgidae 86
Cataglyphis fortis 95, 96
Cavia 282
– *aperea* 296, 344
Centrolenidae 345
Centropus grillii 286, 398
Cervus
– *canadensis* 140
– *elaphus* 50, 108, 206
Ceryle rudis 312, 314
Chamaeleo calyptratus 204
Chamäleon 50, 91, 147, 376
– Jemenchamäleon 204
– Labord's 50
Charadrius alexandrinus 232
Chironex fleckeri 144
Chlorocebus pygerythrus 156
Chorfrosch 229
Chorthippus albomarginatus 230
Chrysemys picta 343
Cichliden 196, 227, 228, 259
Clethrionomys rufocanus 375
Clunio marinus 86
Corvus 108
– *corax* 123, 441
– *corone* 123
– *moneduloides* 439
Cracticus tibicen 442
Crinia georgiana 196
Crocuta crocuta 144, 299, 303, 347, 393
Crotalidae 144
Crotalus oreganus 142
Crotophaga major 306
Cryptomys damarensis 264
Cuculus canorus 234, 304
Cunningham-Kusu 232
Curculionidae 307
Cyanistes caeruleus 48, 73, 85, 354

Cyanocitta cristata 119
Cycnia tenera 150
Cyrtodiopsis dalmanni 249

D

Damaraland-Graumull 264, 358
Danaus plexippus 101, 131
Danio rerio 346
Dendrobates auratus 439
Dendrobatidae 149
Desmodus rotundus 435
Dickhornschaf 39, 101, 444
Dicrurus adsimilis 416
Dinoponera quadriceps 430
Diomedea exulans 358
Dipodomys spectabilis 261
Diptera 283
Dohle 427
Drosophila 175, 181, 182, 280, 329, 343, 444
– *melanogaster* 83, 84, 109, 172, 181, 244
– *serrata* 250
– *simulans* 261
Drosselrohrsänger 399
Dungfliege 210, 228
Dungkäfer 196, 216
Dunkellaubsänger 253

E

Eidechse 141, 279
Eistaucher 40, 46
Elapidae 144
Elch 25, 101, 444
Elefant 62, 71, 386, 421
Elefantenkuh 43
Elephas maximus 43
Elster, australische 442
Elsterdro 417
Elsterdrosslinge 153
Ente 182, 353
Entenvögel 306
Eptesicus fuscus 150
Erdkröte 416
Erdmännchen 155, 156, 264, 316, 357, 428, 440
Erithacus rubecula 41, 85
Ernteameise, rote 417
Eulamprus quoyii 260
Eulemur rufifrons 61, 82, 429
Euplectes 238
Euprymna tasmanica 212

F

Falco tinnunculus 73
Feigenwespe 132, 302
Feldgrille 253
– Mittelmeerfeldgrille 233
Feldheuschrecke 230
Feldwespe, gallische 265, 267, 416, 426
Feuerwanze 149
Ficedula hypoleuca 437
Fisch, elektrischer 252
Fledermaus 44, 68, 71, 86, 95, 100, 132, 150
Flohkrebs 246
Florida-Buschhäher 312
Flughund, ägyptischer 244
Fringilla coelebs 85
Frosch 238, 243, 381
Fruchtfliege 172, 175, 181
Fukomys damarensis 358
Furcifer labordi 50

G

Gabelschwanz-Drongo 416
Galapagos-Fink 353
Galapagos-Meerechse 195, 242
Gallinula mortierii 318
Galllaus 309
Gallus gallus 123, 217, 246
Gambusia holbrooki 151, 246
Gartenrotschwanz 99
Gasterosteus aculeatus 122, 126, 157, 177, 240, 254, 347
Gavia immer 40, 46
Gazella thomsonii 152
Gazelle 100
Geburtshelferkröte 285
Geier 381
Gelbbauchmolch
– Rauhhäutiger 176
Geospiza 353
Gepard 357
Geradschnabelkrähe 439
Gespenstschrecke 168
Giftnatter 144
Giraffa camelopardalis 386
Giraffe 386
Glühwürmchen 198
Gnu 100
Gobiusculus flavescens 220
Goldhamster 214, 234, 343
Gorilla 18, 44, 386
Gorilla gorilla 44, 215
Grasfrosch 142, 345
Graufischer 312, 314
Graugans 352, 426
Graumull 264, 358
Graurötelmaus 375
Grille 230, 242
Grillkuckuck 286, 398
Großes Mausohr 95
Grubenotter 144
Gryllus
– *bimaculatus* 233
– *campestris* 253
– *lineaticeps* 242
Guiraca caerulea 245
Guppy 241, 249, 255, 263
– Trinidad 51
Gymnorhinus cyanocephalus 441

H

Hanuman-Langur 218
Harpobittacus nigriceps 262
Hausmaus 85, 220, 236, 257, 317, 436
– algerische 121
Hausrotschwanz 99, 286
Haussperling 264, 290, 416
Heckenbraunelle 110, 213, 260, 264, 375, 390, 395
Helogale parvula 435
Hemilepistus reaumuri 284
Heuschrecke 212
Hirundo rustica 98, 255
Homarus americanus 440
Honigbiene 72, 84, 91, 92, 96, 417, 419, 440
Hoplocephalus bungaroides 143
Huhn 123, 217, 246, 357
– Tasmanisches 318
Hummel 94, 121, 132, 439
Hummer s. auch Stachelhummer
– amerikanischer 440
Hyalella 246
Hydrophiidae 144
Hydrozoa 144
Hyla
– *gratinosa* 241
– *versicolor* 257
Hymenoptera 284, 302, 307, 308

I

Impala 435

J

Jacana jacana 397
Japan-Makake 443
Jemenchamäleon 204

K

Kaktuskäfer 200
Kammspinne 144
Kampfläufer 193
Kängururatte 261
Kap-Borstenhörnchen 156
Kardinalfisch 298
Karibu 100
Kaskadenfrosch 199
Katta 256
Kellerassel 90
Kiefernhäher 439
Klapperschlange 142
Knallkrebs 379
Knochenfisch 279
Knödelkalmar 212
Knorpelfisch 279, 284
Kobus ellipsiprymnus 155
Kohlmeise 47, 49, 73, 89, 115, 129, 140, 239, 338, 347, 354, 444
Kolibri 59, 132
Königspython 285
Krabbenspinne, gehöckerte 146
Krähe 108
Krallenaffe 264
Kreuzkröte 194
Krokodil 285
Kuckuck 234
– europäischer 304
Kudu, großer 61
Kuhstärling 305
Küstenseeschwalbe 98

L

Labroides dimidiatus 426, 436
Lachmöwe 22, 417
Lachs 50, 101, 353
Lamprologus callipterus 196
Lampyridae 198
Larus
– *delawarensis* 296
– *novaehollandiae* 231
– *ridibundus* 22, 417
Lasiurus borealis 150
Laubfrosch 241
– grauer 257
Laupala 230
Leiocephalus carinatus 141
Lemur 401
Lemur catta 256
Lepomis macrochirus 284
Lepus americanus 139
Libelle 212
Liostenogaster flavolineata 309
Locusta migratoria 62
Löwe 242, 437
Luchs, kanadischer 139
Luscinia svecica 258
Lycaon pictus 145, 301
Lynx lynx 139

M

Macaca
– *assamensis* 344, 426
– *fuscata* 443
– *mulatta* 347, 357
– *sylvanus* 358
Magicicada spp. 50, 242
Makake 358
Malurus cyaneus 314, 430
Mandrill 68
Mandrillus sphinx 68, 205
Mantelpavian 386, 430
Marcusenius pongolensis 252
Marmota marmota 63, 209
Marsupialia 286
Mauereidechse, adriatische 112
Maus s. auch Breitfußbeutel-, Haus-, Pinsel-, Prärie wühl-, Rötel-, Striemengras-, Wühlmaus 220, 256, 295, 342, 343, 346
Mausmaki 44
– grauer 242
Meerassel 193
Meeresmücke 86
Meeresschildkröte 101
Meerkatze, grüne 156
Meerschweinchen 282, 296, 344, 346
Megalopta genalis 309
Mehlschwalbe 303
Meise 394
– japanische 417
Melospiza
– *georgiana* 444
– *melodia* 67, 342
Mesocricetus auratus 214, 234, 343
Microcebus murinus 44, 59, 242
Microtus
– *agrestis* 44
– *ochrogaster* 318
Mink 70
Mirounga
– *angustirostris* 398
– *leonina* 202
Mirza coquereli 401
Mistkäfer 200
– afrikanischer 94, 95
Molch 142
Molothrus ater 304
Monarchfalter 101, 131
Mönchsgrasmücke 99, 109, 291
Monotremata 286
Moskitofisch 151, 246
Mücke 90
Mufflon 110
Mungos mungo 264, 429
Murmeltier 63
Mus
– *musculus* 85, 220, 318
– *spretus* 121
Mustela vision 70
Myodes glareolus 219
Myotis
– *bechsteinii* 70, 386, 420
– *myotis* 95

N

Nacktmull 307, 309
Nacktschnabelhäher 441
Narnia femorata 200
Nectarinia reichenowi 28
Nektarvögel 28
Neolamprologus pulcher 437
Nephila plumipes 210
Nesseltiere 144
Nicrophorus 284
– *vespilloides* 280
Nucifraga columbiana 439

O

Ochotona princeps 111
Odorrana tormota 199
Oleanderbärenspinner 150
Oncorhynchus 101
– *mykiss* 46
– spp. 50
Onthophagus 196, 200
– *taurus* 216
Opossum 71
Orang-Utan 182, 194, 209, 215
Oreamnos americanus 112
Otospermophilus beecheyi 142
Ovis

– *aries* 201, 215, 422
– *canadensis* 39, 444
– *gmelini* 110

P

Pan
– *paniscus* 215
– *troglodytes* 49, 123, 183, 211, 215, 242, 357, 431
Panda 60
Panorpa vulgaris 244
Panthera leo 242
Papio
– *anubis* 220
– *cynocephalus* 70, 156, 232, 349, 441
– *hamadryas* 386
– *ursinus* 426
Paracerceis sculpta 193
Paradiesvogel 204
Paramecium 174
Parus
– *major* 47, 49, 73, 89, 115, 129, 140, 296, 347, 354
– *minor* 417
Passer
– *domesticus* 264, 290, 416
– *petronia* 291
Passeriformes 353
Pavian 70, 156, 265, 413, 421, 422, 426, 427, 441
– Savannenpavian 232, 264
Pavo cristatus 164
Pelodiscus sinensis 63
Pemphigidae 307
Periparus ater 354
Perisoreus infaustus 108
Peromyscus
– *boylii* 110
– *polionotus* 220
Pfau 164
Pfeifhase 111
Pfeilgiftfrosch 149
Phasmatodea 146
Philomachus pugnax 193
Phoenicurus
– *ochruros* 99, 286
– *phoenicurus* 99
Phoneutria 144
Photuris 199
Phylloscopus fuscatus 253
Physalaemus 238
– *pustulosus* 381
Physeter macrocephalus 386
Pieris napi 182
Pinselmaus 110
Plazentalia 287
Podarcis melisellensis 112
Poecile atricapillus 156
Poecilia
– *formosa* 339
– *reticulata* 51, 241, 249
Pogonomyrmex barbatus 417
Polistes dominula 265, 267, 309, 416, 426
Pongo 194, 215
– *abelii* 182
– *pygmaeus* 209
Porcellio 90
Possum 301
Pottwal 386
Prachtstaffelschwanz 430
Prärieläufer 398
Präriewühlmaus 318
Presbytis
– *entellus* 218
– *thomasi* 398
Propithecus
– *coquereli* 418
– *verreauxi* 82
Prunella
– *modularis* 110, 213, 375, 390
– *vulgaris* 260, 264
Pseudacris 229
Pterapogon kauderni 298
Ptilonorhynchus violaceus 242
Pundamilia
– *nyererei* 227, 228
– *pundamilia* 227, 228
Putzerfisch 426, 436
Pygoscelis adeliae 357
Pyrrhocoridea 149
Python regius 285

R

Rabe 123, 441, 442
Rabenkrähe 123
Rabenvögel 438
Rädertierchen 171
Rana temporaria 142
Rangifer tarandus 300
Rapsweißling 182
Ratte 343, 346, 347, 351, 355, 435
Rattus norvegicus 435
Rauchschwalbe 98, 255
Rauhfußkauz 70
Regenbogenforelle 46
Reh 346
Reismehlkäfer 171
Rentier 83, 300
Rhabdomys pumilio 231, 383
Rhesusaffe 347, 357
Rhinopithecus roxellana 318
Rhodeus sericeus 245
Ringschnabelmöwe 296
Rötelmaus 219
Rothirsch 50, 108, 201, 206, 253
Rotkehlchen 41, 85
Rotschenkelfrosch 196
Rotschnabelmöwe 231
Rotschulterstärling 400
Rotstirnmaki 61, 82, 429
Rousettus aegyptiacus 244
Rüsselkäfer 307

S

Sandgräber 307, 311
Savannenpavian 349
Scandentia 396
Scarabaeus
– *satyrus* 94
– *zambesianus* 95
Scathophaga stercoraria 210
Schabe 234, 236
Schaf s. auch Dickhorn-, Soay-, Wildschaf 422
Schilfrohrsänger 245
Schimpanse 49, 123, 183, 211, 215, 242, 357, 431, 442–444
Schizocosa 242
Schlange 59
Schlankaffe 390
Schnappgrundel 220
Schneeschuhhase 139
Schnepfenvogel 98
Schwammgarnele 307, 309
Schwarzkehlmaulbrüter 441
Schwarzkopfmeise 156
Schwebfliege 149
Schwein 303
Schweißbiene 309
Schwertträger 238
Schwirrammer 109
Scolopacidae 98
Seebär, antarktischer 418
See-Elefant 202
– nördlicher 398
Seenadel 264, 284
Seepferdchen 178, 264, 284
Seeschlange 144
Seidenlaubvogel 242
Seidenspinne 210
Seidenspinner 198, 418
Semnopithecus entellus 218
Sepsis 228

Seychellen-Rohrsänger 301, 312, 315, 428
Sifaka
– Coquerel 418
– Verreauxs 82
Silberfuchs 333
Silurus glanis 144
Singammer 67, 342
Singvögel 353
Skorpion 357
Skorpionsfliege 244, 262
Soayschaf 201
Soula nebouxii 397
Sperber 140
Spinnmilbe 302
Spitzhörnchen, großes 396
Spizella
– *arborea* 342
– *passerina* 109
Springaffe 156
Springspinne 279
Stabheuschrecke 146
Staffelschwanz, blauer 314
Star 73, 91, 253, 291
Steinsperling 291
Sterna paradisea 98
Stichling 122, 126, 157, 177, 240, 244, 254, 347, 421, 422
Stielaugenfliege 249
Stockente 126, 298
Strandflohkrebs 94
Strandläufer 264
– arktischer 232
Streifengans 98
Streifenmanguste 429
Streifenmungo 264
Striemengrasmaus 231, 236, 383
Strumpfbandnatter 142
Stummelaffe 390
Stumpfnasen, goldene 318
Sturnus vulgaris 73, 91, 253, 291
Sula nebouxii 430
Sumpfammer 444
Suricata suricatta 155, 156, 264, 316
Sus scrofa 303
Sylvia atricapilla 99, 109, 291
Synalpheus 307
Syngnathus typhle 178
Syntomeida epilais 150
Syrphidae 149

T

Taeniopygia guttata 49, 255, 290, 298, 335
Talitrus 94
Tannenmeise 354
Tannenzapfenechse 379
Taricha 142
– *granulosa* 176
Taube 355
Taufliege 83, 244
Termite 309, 310
Tetranychus urticae 302
Tetrao tetrix 232
Thamnophis sirtalis 142
Theropithecus gelada 217
Thomas-Langur 398
Thomisus onustus 146
Thomson-Gazelle 152
Thripse 307, 309
Thysanoptera 307
Tiergesellschaft 376
Tigermücke, asiatische 115
Tigerspinner 150
Tiliqua rugosa 379
Tintenfisch 147
Totengräber 280, 284
Toxeus magnus 279
Tragelaphus strepsiceros 61
Trauerschnäpper 437
Tribolium castaneum 171
Trichosurus
– *cunninghami* 232
– *vulpecula* 301
Trochilidae 59
Tunnelspinne 144
Tupaia tana 396
Tüpfelhyäne 144, 299, 303, 347, 393
Turdoides bicolor 153, 417
Turdus merula 85, 95, 204
Turmfalke 73

U

Uca mjoebergi 435
Unglückshäher 108
Uperoleia laevigata 243

V

Vampirfledermaus 435
Vermivora 230
Viper 144
Viperidae 144
Vulpes vulpes 333

W

Wal 44, 100
Waldlaubsänger 230
Wanderalbatross 358
Wanderheuschrecke 62
Wapitihirsch 140
Wasserbock 155
Wasserfloh 168
Weichschildkröte, chinesische 63
Weißgesicht-Sturmtaucher 295
Weißwangengans 338
Wels 144
Wespe 149, 309
Wildhund 145, 301, 419
Wildschaf 215
Winkerkrabbe 435
Witwenvogel 238
Wolf 140, 358, 393
Wolfspinne 242
Wühlmaus 44
Würfelqualle 144
Wüstenameise 95–97
Wüstenassel 284

X

Xerus inauris 156
Xiphophorus 238

Z

Zebra 100, 386
Zebrafink 49, 242, 255, 258, 290, 298, 335, 438
Zebrafisch 346
Ziege 354
Ziegenmelker 86
Zierschildkröte 343
Ziesel, kalifornischer 142
Zikade 242
Zweiflügler 283
Zwergmanguste 435
Zykade 50

Stichwortverzeichnis

A

Abortion 217
Abwanderung 113, 391
– Geschlecht 392
Abwanderungsmöglichkeit, limitierte 232
Abwehrmechanismus
– chemischer 131
– induzierbarer 142
Adaptation s. Anpassung
Adoption 318
Aggregation 381
Aggression, direkte 128
Alarm
– Pheromon 155
– Ruf 155
– Signal 155
Allel 35
Allokationsproblem 39
Allomaternal nursing 318
Alloparenting 317
Allostasis 65
Altern 357
Altruismus 293, 306, 432
– reproduktiver 306, 307, 433
– reziproker 434, 437
Anemochorie 132
Anisogamie 169, 173
– Evolution 174
– Konsequenzen 174
Anpassung 35, 373
Ansitzjäger 143
Aposematismus, Evolution 148
Art
– Bildung 112
– Erkennung 226
– kommunale 309
– quasisoziale 309
– semisoziale 309
– subsoziale 309
– Vergleiche 29
Artificial selection s. Selektion, künstliche
Asexualität 167
Asymmetrie, fluktuierende (FA) 255
Aufnahmeregel 19, 20
Aufzeichnungsregel 19, 20
Ausbeutungskonkurrenz 124, 427, 428
Aussterben 141
Autökologie 115
Automimikry 149
Autotomie 151

B

Bachelor group s. Junggesellen-Gruppe
Balzarena s. Lek
Batemans Prinzipien 175, 176
Bedürftigkeit
– ehrliche 295
– Signal 295
Befruchtung
– externe 197
– interne 197
Behaviorismus 12
Belästigung 429
– sexuelle 182
Belastung, allostatische 66
Benefits 293
Beschützer 219, 246
Best male 240
Best-Man-Hypothese 171
Best of N 240
– Taktik 241
Bestäubung 132
Bestechung 429
Bestrafung 429
Bet-hedging 261
Betrug 436
Bettelverhalten 296
Beute 138
– Strategien 145
– Typ 117
Bewachung von Weibchen 215
Bienentanz 123
Bindung, soziale 426
Biodiversität 112
Black-Hole-Hypothese 402
Bleibe- und Friedensanreiz 429
Boshaftigkeit 432
Brautgeschenk 244
Bruce-Effekt 217
Brut
– Fürsorge 419
– Parasitismus 304
  – innerartlicher 306
  – interspezifischer 304
  – intraspezifischer 306
– Pflege 52, 281
– Reduktion 304
By-product mutualism 317

C

Caching 439
Central place forager 72
Chase-away-Selektion 181
Collective action problem s. Kollektivhandlungsproblem
Combined decisions s. Entscheidung, kombinierte
Communal
– breeding 317
– care s. Fürsorge, gemeinsame
– decision s. Gruppenentscheidung
Composite Sociality Index 424
Concession model s. Konzessionsmodell
Conditioned stimulus s. Reiz, bedingter
Consensus decision s. Konsensusentscheidung
Contagion s. Stimmungsübertragung
Contest competition s. Interferenzkonkurrenz
Costly signalling theory 416
Costs 293
Counter shading s. Konterschattierung
Crook, John 9
Cryptic female choice s. Partnerwahl, kryptische Weibchenwahl
Cue s. Reiz

D

Dämmerungsaktivität 81
Darmmikrobiom 349
Darwin, Charles 11
Darwin'scher Dämon 39
Datenaufzeichnung, Methoden und Hilfsmittel 20
Dear enemy phenomenon s. Lieber-Feind-Effekt
Dekoration 146
Demographie 42
Despotismus 428
Developmental constraints models 349
Diapause 88
Dishabituation 355

Dispersal
– delayed 392
– natal 391
– secondary 391
Dispersed pairs 396
Display s. Kommunikationssignal
Domestikation 332, 334
Dominanz 206
– Beziehung 206, 427
– Rang 207
Dringlichkeitsruf 156
Drive-Gen 292
Dyade 206

E

Eavesdropping s. Lauschen
Ecological-Constraints-Hypothese 387
Effekt
– elterlicher 342
– epigenetische Veränderungen (Mütter) 343
– intrauteriner 344
– Mütter 343
– Umweltbedingungen (Mütter) 343
– Väter 343
– phylogenetischer 44
Einzelgängerisch s. Solitär
Einzelgängertum, Evolution 376
Eltern-Kind-Konflikt 281, 292
– differentielles Investment 297
– Evolution 292
– geschlechtsspezifisches Investment 298
– Mechanismen 295
– Ursachen 294
Emigranten-Egalitaristen-Gruppe 428
Emulation 357
Energie 59
– Aufnahmerate 116
– Effizienz 72
– Gesamteffizienz 73
– Kontrolle 74
– Speicher
– externer 74
– interner 74
Entfernungsmessung 93
Entscheidung, kombinierte 420
Entscheidungfindung (Mechanismen) 419
Entwicklung, pränatale 328
Entwöhnung 346
– Konflikt 296
Erdmagnetfeld 101
Ereignis 18
Erfahrung 110
Ethoendokrinologie 10
Ethogramm 19
Ethologie
– klassische 13
– kognitive 10
Eusozialität 307, 308
– nicht-genetische Faktoren 309
– ohne Haplodiploidie 310
– Verwandtenselektion 308
Evolution 34
Evolutionsbiologie 34
Exaptation 35
Experiment 21
Extra-pair
– copulation (EPC) 242, 258
– paternity 286
– Vaterschaft 396
– young (EPY) 258

F

Feeding patch s. Futterplatz
Fekundität 43, 220, 244, 281
Female-Bonding-Hypothese 375
Female-Spacing-Hypothese 379
Fertilisation 282
Fertilität 243
Filial imprinting s. Nachfolgeprägung
Fisher-Muller-Theorie 171
Fisher-Prozess 247, 428
– Bedeutung 416
– Ehrlichkeit 416
– freilaufender Prozess 247
– genetische Kovarianz 247
– Koevolutionsmodell 247
– Kognition
– Evolution 442
– ökologische 439
– soziale 440
– Konkurrenz 427
– Modalitäten 414
– Sozialstruktur 427
– Verbindung genetischer Grundlagen 249
– weibliche Präferenz 248
Fitness 35, 51
– direkte 35, 292
– Gesamtfitness 22, 293
– Gewinn 312
– indirekte 35, 292
– inklusive 36
– Konsequenz 388
Flucht 152
Fortpflanzung 162
– agametische 168
– asexuelle 167
– Teilung 168
– Aufwand
– Evolution 46
– Verhalten 49
– Biologie 167
– Erfolg 174, 175, 232
– Varianz 165
– erste 42
– Alter 42, 46
– Körpergröße 43
– getrenntgeschlechtliche 170
– iteropare 297
– Komponente 52
– Konkurrenz, Verdrängungskonkurrenz 199
– nullipare 317
– Physiologie, Zwänge 214
– potentielle Rate 177
– saisonales Muster 88
– sexuelle 169
– Nachteile 170
– Strategie 191
– alternative 192, 193
– flexible 178
– geschlechtsspezifische 176, 192
– konditionale 193
– sexuell selektierte 218
– System 402
– Taktik 190, 191
– verzögerte 43
Frage 5
Fragmentierung 114
Free-rider 436
Fressverhalten 118
Fürsorge
– Amphibien 284
– biparentale 282
– elterliche 278
– evolutionäre Übergänge 282
– gemeinsame 317
– geschlechtsspezifische 282
– Knochenfische 284
– Kompensation 289
– mütterliche 279
– Reptilien 285
– Säugetiere 286
– uniparentale 282
– Vögel 285
Futterplatz 116

G

Gameten
– Eier 174
– Spermien 174
Gaze following 442
Gebrauchslernen 417
Geburt
– Größe 346
– Zeitpunkt 345, 346
Gedächtnis, episodisches 439
Gefangenendilemma 434
Gegenselektion 131
Gelegegröße 47
– maximale 48
– optimale 47
Gen 35, 328
– pleiotropes 334
– selbstsüchtiges 292
Genital
– mechanische Passgenauigkeit 230
– Morphologie 215
Genomic imprinting s. Prägung, genomische
Genotyp 40, 328
Gesangsprägung 353
Geschlecht
– Bestimmung 172
– Determination (genetische Mechanismen) 172
– fundamentaler Unterschied 174
– Krankheiten 403
– Reife 347
– sekundäre Merkmale 165
Geschlechterrolle 173, 178
– traditionelle 173, 176
– umgekehrte 178, 220
Geschlechterverhältnis 183, 298
– adultes 184
– gespaltenes 308
– operationales 186
Geschlechtswechsel 169
Geschwister
– Konflikt 303
– Tötung 303
Gesellschaft 381
– Fission-Fusion-Gesellschaft 386
Gezeitenrhythmus 85
Giftapparat 144
Gonochorie s. Fortpflanzung, getrenntgeschlechtliche
Grenzertragstheorem 28
Grooming s. Lausen
Grundregel des wissenschaftlichen Arbeitens 21
Gruppe 381
Gruppenbildung 156
Gruppenentscheidung 419
Gruppengröße 386
– optimale 380, 386
Gruppenleben
– evolutionäre Ursprünge 384
– Nachteile 382–384
– Verdünnungseffekt 382
– Vorteile 382
Gruppenmitglieder, Unterschiede 388
Gruppenselektion 37, 371
Gruppenzusammensetzung 389
Guard 194, 196
Gute Gene 247, 251
– Modelle 251
Gynogenese 170

H

Habitat
– Präferenz 109
– Sättigung 314
– Sink-Habitat 111
– Source-Habitat 111
– Wahl 106
  – anthropogene Einflüsse 113
  – Konsequenzen 111
  – Mechanismen 108
Habituation 354
Haldanes Regel 227
Hamiltons Regel 433
Hamiltons Ungleichung 293, 434
Hamilton-Zuk-Hypothese 251
Handicap 204
– Hypothese 204, 251
– offenbarendes (revealing) 254
– strategisches 254
Handling time s. Nahrungswahl, Bearbeitungszeit
Haplodiploidie 170, 307
Harassment s. Belästigung
Haremsgruppe 389
Hassen 151, 437
Haupthistokompatibilitätskomplex 235
– Gen 256
Heinroth, Oskar 12
Helfer 218
– am Nest 311, 317
– bei Säugetieren 316
– Formen 317
– genetische Vorteile 311
– Kosten 312
– ökologischer und Life-History-Zwänge 314
– primärer 311, 312
– sekundärer 311
– Systeme 311
– Vor- und Nachteile 317
Herbivorie 118
– Evolution 130
Heritabilität 42, 332, 333, 339
Hermaphrodit 169
Heterosiseffekt 257
Himmelskompass 95
Hodengröße
– innerartliche Variabilität 215
– zwischenartliche Variation 215
Home range s. Streifgebiet
Homöostasis 58
Honest signalling of need s. Bedürftigkeit, ehrliche
Hormon
– Aktivität, Regulation 340
– Wirkung 340
– Wirkungsweise 341
Hotshot 402
Hotspot 402
Huhn 334
Hummer 440
Hybridisierung 229

I

Imitation 357
Immunkompetenz 403
Inaktivität 88
Incentive
– peace 267
– staying 267
Inclusive fitness s. Fitness, Gesamtfitness
Index hypothesis 416
Infantizid 217–219, 264, 395
– Hypothese 380
Information, vier Arten von 19
Inklinationskompass 95
Intelligenz
– Hypothese
  – ökologische 442
  – soziale 442
– Machiavelli'sche 440
– soziale 440
Intensivlandwirtschaft 114
Interaktion 412
Interferenzkonkurrenz 124, 199, 375, 427, 428
Interlokuskonflikt 180
Intralokuskonflikt 179
Investment
– elterliches 177, 288, 347
– Qualitätsunterschiede 298
– terminales 297

Inzestvermeidung 231
Inzucht
– Depression 231
– Risiko 232
Isogamie 169, 174
Isolation
– präzygotische 227
– reproduktive 227, 228
Iteroparie 46

J

Jagd
– kooperative 144
– Vorteile 144
– Kosten-Nutzen-Analyse 145
Junggesellen-Gruppe 390
Jungtiere
– Aufzucht 276
– gemeinsame 318
– kooperative 309
– Fürsorge
– biparentale 379, 395
– männliche 397

K

Kampf- oder Flucht-Syndrom 65
Kandidatengen 332
Kannibalismus 218
– sexueller 182
Karotinoid 204
Karte, kognitive 440
Kaspar-Hauser-Experiment 332
Kathemeralität 81
Kin selection s. Verwandten-selektion
Kindstötung s. Infantizid
Kinese s. auch Klino-, Ortho-kinese 90
Klimawandel 114
Klinokinese 90
Klinotaxis 90
Koalition 427
Koevolution, mutualistische 181
Kognition 438
– soziale, transitive Rückschlüsse 441
Kollektivhandlungsproblem 129, 436
Kommunikation 123, 413
– multimodale 418
Kommunikationssignal 128, 228, 265
Kompass s. auch Himmels-, Inklinations-, Magnet-, Mond-, Sonnen-, Sternenkompass 92
Konditionierung
– Beobachtungskonditionierung 357
– klassische 355
– operante 355
– Verstärkung 355
Konduktion 62
Konflikt s. auch Eltern-Kind-, Entwöhnungs-, Geschwister-, Interlokus-, Intralokus-, Mutter-Fötus-Konflikt
– Bewältigung 290
– intragenomischer 295
– Lösung, Mechanismus 428
– sexueller 166, 179, 288
– zwischen Dominanten und Subordinaten 266
Konglobation 381
Konkurrenz s. auch Ausbeutungs-, Fortpflanzungs-, Interferenz-, Nahrungs-, Partner-, Ressourcen-, Spermien-, Verdrängungskonkurrenz 426
– innerartliche 109
– interspezifische 108
– intraspezifische 109
– Machtasymmetrie 267
– Mechanismen 264
– postkonzeptionelle 217
– postkopulatorische 212
– Umweltfaktoren 266
– Verwandtschaftsgrad 266, 267
– zwischen Weibchen 263
Konsensusentscheidung 420
– shared decision 420
– unshared decision 421
Konterschattierung 147
Konvektion 62
Konzessionsmodell 266
Kooperation 306, 432
Kopulation
– Anzahl 211
– Dauer 210
Kopulationsverhalten 209
Kosten-Nutzen-Analyse 22
Kosten-Nutzen-Verhältnis 293
Krypsis 146
Kultur 443
– Transmission 444
– Weitergabe 443

L

Lack-clutch 48
Laktation 286
– Amenorrhoe 219
Lauschen 413
Lausen 67, 431
Leben
– Fortpflanzungserfolg, Varianz 201
– Laufgeschwindigkeiten 44
Lebensdauer 50
Lebenszyklus 37
Lek 193, 401
Lernen s. auch Gebrauchs-, Produktionslernen 352
– assoziatives 356
– individuelles 121, 352, 354, 439
– soziales 101, 110, 352, 356, 439, 443
– lokale Verstärkung 356
Lernmuster 109
Lieber-Feind-Effekt 129
Life History 38, 167, 278
– Evolution 40
– Merkmale 42
– genetische Basis 42
– phylogenetische Geschichte 42
– postnatale Entwicklung 345
– Problem 47
– Strategie 192
– Theorie 297
Local
– enhancement s. Lernen, soziales, lokale Verstärkung
– mate competition s. Partnerkonkurrenz, lokale
– resource competition s. Ressourcenkonkurrenz, lokale
– resource enhancement 301
Lorenz, Konrad 13, 352
Lotterie-Prinzip 213
Luminosität 86
Lunarperiodik 86

M

Magnetkompass 95, 101
Major histocompatibility complex (MHC) s. Haupthistokompatibilitätskomplex
Männchen 169
– Produktion, Kosten 171
– Verteidigungspolyandrie 398
Markttheorie, biologische 426
Mate
– copying 241, 356
– desertion s. Partner, Verlassen
– guarding 215, 246, 379
Meiose 292

Menotaxis 91
Merkmal
– Gruppenselektion 371
– reproduktive Verschiebung 229
Mikrohabitatnutzung 108
Mimese 146
Mimikry
– akustische 150
– Automimikry 149
– Bates'sche 149
– Evolution 151
– Müller'sche 149
Mismatch 344
Mixed-species groups 385
Mobbing s. auch Hassen 356
Mobilität 198
Modell, korrelatives 207
Mondkompass 94
Monogamie 394
– serielle 394
Monopolisierung 199
Monopolisierungspotential 199
Mortalität 50
– intrinsische 50
– Rate 315
– Wahrscheinlichkeit 200
Muller's ratchet 171
Multilevel
– selection s. Merkmalsgruppenselektion
– societies 386
Mutter-Fötus-Konflikt 295
Mutualismus 317, 432, 435
– Tier-Pflanze 132

N

Nachfolgeprägung 352
Nachkommenzahl 46, 298
Nachtaktivität 81
Nährstoffgehalt 118
Nahrung 51, 59
– Aufnahmerate 126
– Generalisten 118
– Konkurrenz 123, 130
  – Dominanzbeziehungen 127
  – kompetitives Regime 124
  – Konsequenzen 125
  – ultimate Aspekte 124
– Pyramide 118
– Qualität
  – Energiegehalt 25
  – Nährstoffe 26
– Spezialisten 118
– Suche 119, 418
  – Gedächtnisleistung 120
  – Informationszentrum 123
  – kognitive Aspekte 119
  – ökologische Aspekte 122
  – operante Konditionierung 119
  – optimale Wiederkehrzeit 120
  – solitäre 376
  – soziale Aspekte 123
  – Suchstrategie 120
  – Suchzeit 117
  – trapline foraging 120
  – Verteilung der Nahrung 120
– Vorräte 120
– Wahl 115
  – Bearbeitung (Aufwand und Zeit) 116
  – optimale 116
  – Profitabilität 117
  – Verfügbarkeit der Nahrung 117
– Zusammensetzung 119
Nahrungsspeicher 439
Nature 338
Navigation 91
– allothetische 96
– Karte 91
  – kognitive 96
– Vektornavigation 96
Nebenprodukt-Mutualismus 435
Nepotismus 306, 428, 432
Nervensystem, zentrales (Limitationen) 438
Nest, gemeinsames 318
Nestflüchter 49, 281, 286
Nesthocker 49, 281, 286, 346
Netto-Energiegewinn 73
Neuroethologie 10
Nische 109
Nötigung, sexuelle 182
Nuptial gift s. Brautgeschenk
Nurture 338
Nutzen-Kosten-Bilanz 22

O

Observational conditioning s. Konditionierung, Beobachtungskonditionierung
One shot game 434
Optimal-Group-Size-Hypothese 387
Optimalitätsmodell 25, 26, 72
Organisation
– Form s. auch Gruppe, Paar, solitär 375
– soziale 9, 345, 368, 369, 373
  – Evolution 371
  – ökologische Bedingungen 348
Orientierung
– idiothetische 96
– räumliche 89, 91
– Reize 89
– zeitliche 80
Ornament 203, 246
– akustisches 205, 252
– Ehrlichkeit 204
– elektrisches 252
– männliches 246
  – Fisher-Prozess 247
  – Gute-Gene-Modelle 247
  – Indikator der genetischen Qualität 251
  – Kompatibilität 247
– olfaktorisches 255
– Qualität 252
– visuelles 253
– weibliches 264
  – Funktion in der Partnerwahl 265
Orthokinese 90
Ortstreue 89
Oviparie 279
Ovoparie 46
Ovoviviparie 280
– Evolution 280
Ovulation 214
– induzierte 214
– spontane 214

P

Paar 377
– disperses 378
– Leben 377
  – Ursachen 378
– permanentes 377
– serielles 377
Paarbindung 426
Paarung
– Experimente 212
– heterospezifische 227
– Partner, Qualität von Männchen 239
– Taktik 195
Paarungserfolg 175, 207
Paarungssystem s. auch Monogamie, Polyandrie, Polygynandrie, Polygynie 370, 394
– Diversität 394
– Konsequenzen 402
  – genetische 404

– morphologische 403
Pace-of-life syndroms 337
Pair bond s. Paarbindung
Paradigma der Ökologie 108
Parasit 67
– Befall 205
– Resistenz 251
Parasitismus 108
Parental
– care s. Fürsorge, elterliche
– effort 288
– input 288
Parthenogenese 168
Partner
– Konkurrenz
– Dominanz 206
– lokale 302
– Verlassen 291
– Verteidigung 199
– Wahl 220, 353
– direkte Vorteile 243
– Erfahrung 242
– Erhebungstaktik 239
– genetische Kompatibilität 257
– indirekte Vorteile 246
– Mechanismen 236
– Präexistenz von Präferenzen 238
– Qualität von Männchen 243
– Selektivität 242
– sensorische Ausbeutung 238
– sensorische Empfindlichkeit 238
– sequentiell hierarchische Eingrenzung 240
– Suchkosten 240
Partnerfindung, Sensorik 197
Partnersuche 198
Patch 28
Paternity s. P-Wert
Pathogen 67
Pathogenbelastung 246
Pavlov, Ivan 12, 355
Pay-to-stay-Hypothese 312
Periodik, circannuale 87
Persönlichkeit 110, 336
Pfadintegration 96, 97
Phänotyp 40
– Plastizität 42
Pheromon 198, 414
Philopatrie 391, 428
– Geschlecht 392
Photoperiode 88
Plastizität 339
– phänotypische 113
Playback-Experiment 153
Pleiotropie 328, 330
Polarisationsmuster 95
Polaritätskompass 95
Polyandrie s. auch Männchenverteidigungs-, Ressourcenverteidigungspolyandrie 179, 211, 259, 397, 398
– direkte Vorteile 260
– indirekte Vorteile 261
– klassische 397
– Konsequenz 261
– kooperative 318
Polyethismus, zeitlicher 358
Polygenie 328
Polygynandrie 401
Polygynie s. auch Ressourcenverteidigungs-, Weibchenverteidigungspolygynie 202, 398
– Kosten 395, 400
– opportunistische 401
– Schwellenmodell 399
Polymorphismus 330
Populationsdynamik 140
Prädation 108, 138
– Evolution 138
– Oszillation
– gekoppelte 139
– synchronisierte 139
– Rate 140
– Risiko 122, 127, 140
– Selektionsdruck 138
Prädator 138
Präferenz, Funktion 237
Prägung s. auch Nachfolge-, Gesangsprägung 238, 352
– genomische 295, 342
– sexuelle 238, 353
Prägungsmuster 109
Predictive adaptive response (PAR)
– externe 344
– Hypothese 349
– interne 344
Predictive models 349
Priority-of-Access-Modell 208
Prisoner's dilemma s. Gefangenendilemma
Probleme, vier 34, 51
Produktionslernen 417
Programmieren, lineares 25
Promiskuität 177, 401
Prosozialität 433
Protandrie 169
Protogynie 169
Proxies 37
Psychologie, vergleichende 8
Punishment s. Bestrafung
P-Wert 212
– P_1-Wert 212, 216
– P_2-Wert 212, 216

Q

Quantitative trait loci s. Regionen eines quantitativen Merkmals
Queen policing 308
Quorum 419

R

Radiation 62
Raffle principle 213
Rapid Eye Movements (REM) 71
– Schlaf 71
Räuber 138
– Beute-System 139
– Druck 140
– Strategien 143
– Vermeidung 51, 418
– Verwirrung 157
Reaktionserleichterung 356
Reconciliation s. Versöhnung
Red-Queen-Hypothese 171, 172
Regime, kompetitives 427
Regionen eines quantitativen Merkmals 332
Regression, phylogenetische (PGLS) 30
Reinforcement s. Verstärkung
Reiz 413
– bedingter 355
– unbedingter 355
– Verstärkung 356
Rekombination, Kosten 170
Rekonstruktion, anzestrale 30
Reproductive skew 208, 316, 317, 429
– Modelle 310
Reproduktion, eigene 310
Resident
– Egalitaristen-Gruppe 428
– Nepotisten-Gruppe 428
Resorption von Embryonen 217
Response facilitation s. Reaktionserleichterung
Ressource
– Dispersionshypothese 374
– Konkurrenz 218
– lokale 301
– Quantität 128
– Verteilung 374
Ressourcenverteidigungshypothese 379

Ressourcenverteidigungspolyandrie 398
Ressourcenverteidigungspolygynie 399
Restraint model s. Zurückhaltungsmodell
Reziprozität 434
Rhythmus s. auch Gezeitenrhythmus 81
– circadianer 81
– circalunar 81
– circannual 81
– circatidal 81
– endogener 80
Ritualisierung 416
Romanes, George 12
Ruf, funktional referentieller 156
Runaway s. Fisher-Prozess, freilaufender Prozess
Rüsselkäfer 307

S

Samenausbreitung 132
Sampling tactic s. Erhebungstaktik
Satellit 194, 402
Schlaf 69
Schlafplatz 70
Schlüssel-und-Schloss-Hypothese 215, 230
Schmarotzer 439
Schreckstoff 155
Schwellenwert 194
Schwesterart, allopatrische 229
Scramble competition s. Ausbeutungs-, Fortpflanzungs-Verdrängungskonkurrenz
– polygyny s. Polygynie, opportunistische
Scroungers s. Schmarotzer
Segregation, sexuelle 391
Seilziehmodell 266
Selbstmedikation 119
Selective sweeps 334
Selektion s. auch Chase-away-, Gegen-, Gruppen-, Gute-Gene-, Merkmalsgruppen-, Prädations-, Verwandtenselektion 113
– Form 36
– frequenzabhängige 192
– Genselektion 37
– Gruppenselektion 37
– Individualselektion 37
– intersexuelle 166, 226
– intrasexuelle 166, 190
– künstliche 36, 165
– natürliche 34, 36, 164, 165, 372
– sexuelle 36, 164, 372, 418
  – evolutionäre Grundlagen 164
  – Gelegenheit 165
  – Hypothese 230
  – postkopulatorische 262
– spezifische Kräfte 438
– Typen 36
– Verwandtenselektion 36
Selfish genes 292
Semelparie 46
Seneszenz 357
Sensitivierung 354
Sensory bias s. Partnerwahl, sensorische Empfindlichkeit
Sensory drive 227
Sentinel calls s. Wächterlaute
Sex
– allocation theory 299
– determining region of Y-gene 340
– role reversal 264, 397
Sexual
– coercion s. Nötigung, sexuelle
– harassment s. Belästigung, sexuelle
Sexualdichromatismus 404
Sexualdimorphismus 203, 403
– umgekehrter 203
Sexy sons 247
Sibling scramble competition 295
Siblizid 303
Signal 414
– akustisches 199, 414
– chemisches 155, 414
– ehrliches 206, 251, 252
– elektrisches 414
– Funktion 418
– Laute 414
– olfaktorisches 414
– optisches 414
– phylogenetisches 30
– Übertragung 415
– vibratorisches 414
– visuelles 198, 414
Silver-Spoon-Effekt 344
Simulationsmodell 29
Sit-and-wait predators s. Ansitzjäger
Sneak 194, 195
Social
– bond s. Bindung, soziale
– queuing 266
Solitär 376
– genetische Struktur 377
Solitary foraging s. Nahrungssuche, solitäre
Sonnenkompass 92, 101
Sozialstruktur 370
– Koordination 419, 424
Sozialsystem 326, 368, 412
– Komponenten 369
Sozialverhalten, Genetik 335
Soziobiologie 10
Sozioökologie 373
– Modell 373
  – geschlechtsspezifische Determinanten 375
Spermium 174
– Konkurrenz 179, 209, 211, 401, 403, 404
  – Mechanismus 212
– Morphologie (Variabilität) 216
– Verdrängung 213
Spieltheorie, evolutionäre 24
Spielverhalten 346
Split sex ratios 308
Stay and peace incentives s. Bleibe- und Friedensanreiz
Sternenkompass 94
Stimmungsübertragung 356
Stimulus enhancement s. Reizverstärkung
Stoffwechsel 59
Strategie, evolutionär stabile (ESS) 24, 434
– gemischte ESS 25
Stratifikation 212
Streifgebiet 128
Stress 64
– akuter 65
– chronischer 66
– soziale Stressoren 66
Struktur, soziale 370
Suchjäger 143
Suchmuster 119
Synchronität 379
Synökologie 115
Systemmodell 26

T

Tagaktivität 81
Taktik 24
Tangled-Bank-Hypothese 171
Tarnmuster 146
Taxis s. auch Klino-, Meno-, Mnemo-, Telotaxis 90
Teaching s. Unterrichten

Telotaxis 91
Template 233
Territorialität 128
– floater 128
– Qualität der Ressource 128
– temporäre 127
Territorium
– optimale Größe 26
– Qualität 245
– Verteidigung 27
Theory of Mind 442
Thermoregulation 61, 63
Threshold rule 240
Tinbergen, Nikolaas 13
Tinbergens vier Fragen 5
„Tit-for-tat" s. „Wie-du-mir-so-ich-dir"
Top-down Methode 334
Trade-off 39, 42, 122, 216
Tradition 443
Trait group selection s. Merkmalsgruppenselektion
Transactional model s. Transaktionsmodell
Transaktionsmodell 266
Trinken 61
Trivers-Willard-Hypothese 299
Tropotaxis 90
Tug-of-war model s. Seilziehmodell
Turnover 315

U

Uhr
– circadiane
– – Maskierungseffekt 84
– – Schrittmacher 83
– circannuale 88
– circatidale 86
– innere 83
Unconditioned stimulus s. Reiz, unbedingter
Ungenießbarkeit 147
Ungleichverteilung, reproduktive 208, 266
Unterrichten 357
Urbanisierung 113

V

Varianz, additive genetische 42
Vaterqualität 245
Vaterschaft
– Sicherheit 284
– Test 219
– Verschleierung 219
Verdünnungseffekt 154, 157
Verdunstung 63
Verhalten 4
– Anpassung 5
– Beobachtung 18
– Darmmikrobiom 349
– Entwicklung 5, 327
– Etablierung 444
– Flexibilität 337, 438
– Gene 328
– Geschlecht 339
– Innovation 444
– Konformität 444
– Konsequenz 18
– molekulargenetische Grundlage 328
– pathologisches 218
– phylogenetischer Ursprung 5
– Plastizität 337
– proximate Ursachen 5
– Seneszenz 357
– Strategie 23
– Struktur 18
– submissives 206
– ultimate Funktion 5
Verhaltenphysiologie 10
Verhaltensbiologie
– Geschichte 8
– klassische Methoden 18
– moderne Konzepte 22
Verhaltensgenetik 10, 332, 334
Verhaltensökologie 9
Verhaltenssyndrom 335, 336
Versöhnung 431
Verstärkung 228
Verteidigung, gemeinsame 157
Verteilung, ideal freie (IFV) 125
Verwandtenerkennung
– Bekanntheit 236
– direkte 235
– Inzestvermeidung 234
– Phänotyp-Abgleich 234
– räumliche Information 234
Verwandtenselektion 36, 293, 306, 308, 375, 433
Verwandtschaftskoeffizient *(r)* 35, 292
Vigilanz 152
Viviparie 46, 279, 280
– Evolution 280
Vogelzug
– energetische Kosten 98
– Evolution 98
von Frisch, Karl 13
von Uexküll, Jakob 13

W

Wachsamkeit 152, 246, 382
– geteilte 153, 154
– Kosten 154
– Verhalten 154
– visuelle 152
Wächterlaute 153
Waffe 200
Wanderung 88, 98, 100
– proximate Kontrolle 99
Wärmeerzeugung 64
Warnfärbung 147
Warnruf 152
Warnsignal 151
War of attrition s. Zermürbungskrieg
Wasserhaushalt 61
Watson, John 12
Wehrhaftigkeit 147
– mechanischer Schutz 151
Weibchen 169
– Verteidigungspolygynie 398
Weibchenwahl 228
– kryptische 231
Wettbewerbsfähigkeit 127
Wettrennen, evolutionäres 67, 130, 138, 304, 416
– Gegenstrategie 141
– Strategie 141
Whitman, Charles 12
„Wie-du-mir-so-ich-dir" 435, 437
Wiederverpaarungsrate, optimale 179
Wilson, Edward 10
Winterschlaf 88
Winterstarre 88
Within-pair young (WPY) 258
Worker policing 308
Wurfgröße 346

Z

Zeitgeber 80
Zermürbungskrieg 182, 429
Zielermittlung, phylogenetische 31
Zoochorie 132
Zugunruhe 99
– Erblichkeit 100
– genetische Basis 100
Zurückhaltungsmodell 266
Zustand 19
Zwang 429
Zwitter s. Hermaphrodit

Springer

springer.com

Willkommen zu den Springer Alerts

Unser Neuerscheinungs-Service für Sie: aktuell | kostenlos | passgenau | flexibel

Mit dem Springer Alert-Service informieren wir Sie individuell und kostenlos über aktuelle Entwicklungen in Ihren Fachgebieten.

Jetzt anmelden!

Abonnieren Sie unseren Service und erhalten Sie per E-Mail frühzeitig Meldungen zu neuen Zeitschrifteninhalten, bevorstehenden Buchveröffentlichungen und speziellen Angeboten.

Sie können Ihr Springer Alerts-Profil individuell an Ihre Bedürfnisse anpassen. Wählen Sie aus über 500 Fachgebieten Ihre Interessensgebiete aus.

Bleiben Sie informiert mit den Springer Alerts.

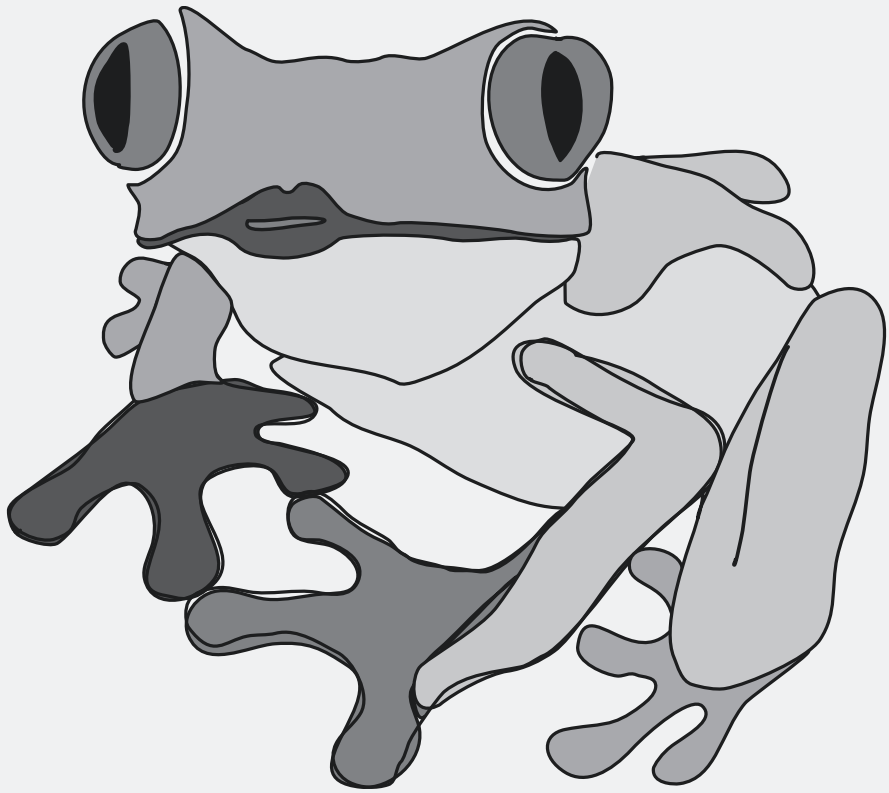
Mehr Infos unter: springer.com/alert

Part of SPRINGER NATURE

A82259 | Image: © Molnia / Getty Images / iStock

Springer Spektrum

springer-spektrum.de



Die neue Springer Lehrbuchplattform für dein Biologiestudium

Mit Karteikarten, Prüfungsfragen und Videos für Bachelor- und Masterstudium

- Viel unterwegs, wenig am Schreibtisch?
- Kurz vor der Prüfung und noch keinen Überblick?
- Noch nicht das passende Lehrbuch gefunden?

Kein Problem, hier findet ihr einen Überblick über unser Lehrbuchprogramm, Lernkarten zu den einzelnen Lehrbüchern, ein umfangreiches Lexikon, Quizfragen, interessante, thematisch passende Youtube-Videos, unsere Facebook News und vieles mehr. Und für Dozenten gibt es jede Menge Materialien für die Lehre.

lehrbuch-biologie.springer.com

Part of SPRINGER NATURE