



bio
biologie

Thomas M. Smith
Robert L. Smith

Ökologie

6., aktualisierte Auflage

Überlebens- und Reproduktionsmuster im Lebenszyklus eines Organismus (*life history patterns*)

8

8.1	Reproduktion kann sexuell oder asexuell erfolgen ...	219
8.2	Die sexuelle Fortpflanzung zeigt eine große Vielfalt .	220
8.3	Paarungssysteme beschreiben die Paarbildung von Männchen und Weibchen	223
8.4	Die Partnerwahl ist mit sexueller Selektion verbunden	225
8.5	Weibchen können Männchen nach der Ressourcenverfügbarkeit auswählen	227
8.6	Organismen investieren Zeit und Energie in die Reproduktion	228
8.7	Der Zeitpunkt der Reproduktion variiert von Art zu Art	229
8.8	Die elterliche Investition hängt von Anzahl und Körpergröße der Nachkommen ab	230
8.9	Die Anzahl der Nachkommen hängt vom Alter und der Körpergröße ab	231
8.10	Die Nahrungsverfügbarkeit beeinflusst die Anzahl der Nachkommen	232
8.11	Der Reproduktionsaufwand kann von der geographischen Breite abhängen	233
8.12	Die Habitatwahl beeinflusst den Reproduktionserfolg	235
8.13	Ökologische Strategien werden durch Umweltbedingungen beeinflusst	237
	Zusammenfassung	241
	Übungsfragen	242
	Literaturtipps	242

ÜBERBLICK



Eine Braunbärin (*Ursus arctos*) mit ihren drei Jungen. In der Regel bringt sie nach einer Tragzeit von sechs bis neun Monaten zwischen Januar und März ein bis vier Junge zur Welt, die mindestens zweieinhalb Jahre bei ihr bleiben. Weibchen können also höchstens alle vier Jahre trächtig werden.

Der Lebenszyklus eines Organismus umfasst die wichtigen Phasen Wachstum, Entwicklung und Fortpflanzung. Jede dieser Phasen ist durch spezifische morphologische, physiologische und verhaltensbiologische Anpassungsstrategien charakterisiert. Hierzu zählen Adaptationen an die vorherrschende abiotische Umwelt, wie sie in Kapitel 6 und 7 besprochen wurden. Von besonderer Bedeutung sind jedoch auch Anpassungen, die in Zusammenhang mit den Interaktionen anderer Organismen stehen – der biotischen Umwelt. Ohne Zweifel spielen dabei solche Anpassungen eines Organismus eine besonders große Rolle, die in Zusammenhang mit seiner Reproduktion stehen. Das Maß für den Reproduktionserfolg eines Organismus ist seine so genannte individuelle Fitness (siehe Kapitel 2). Der unterschiedliche Reproduktionserfolg einzelner Individuen und der Prozess der natürlichen Selektion legen dabei den Grundstein für die Evolution von Organismen.

Wenn der **Reproduktionserfolg** eines Organismus an seiner Fitness gemessen wird, der Anzahl von Nachkommen, die überleben und sich selbst wieder fortpflanzen können, dann ist auch leicht vorstellbar, dass jedes Individuum auf die Maximierung seiner Fitness

ausgerichtet sein muss. Eine Strategie wäre, sich so früh wie möglich nach der Geburt fortzupflanzen, sich kontinuierlich immer weiter zu vermehren und eine sehr große Zahl an Nachkommen zu produzieren, die fürsorglich aufgezogen und beschützt würden. Doch einen auf diese Weise „optimierten“ Organismus gibt es nicht, denn jedes Individuum hat nur einen begrenzten Ressourcenvorrat für die Bewältigung der verschiedenen Aufgaben. Je mehr Ressourcen für die Fortpflanzung eingesetzt werden, umso weniger stehen für andere Zwecke wie zum Beispiel für das Wachstum und die Entwicklung des Individuums selbst zur Verfügung. Sollte sich aus diesem Grund ein Organismus besser möglichst früh im Leben fortpflanzen oder die Fortpflanzung besser auf eine spätere Lebensphase verschieben? Sollte er seine Ressourcen eher in viele von der Körpermasse her kleine Nachkommen investieren oder besser in wenige, dafür aber größere Nachkommen? Organismen müssen also auch bei der Reproduktion Kompromisse (trade-offs) eingehen – ebenso wie bei der Aufrechterhaltung des Kohlenstoff-, Wasser- und Energiegleichgewichtes, welches schon in Kapitel 6 und 7 behandelt wurde. Diese Kompromisslösungen betreffen die Fortpflanzungsweise, das Alter

bei der Fortpflanzung, die Anzahl und Größe der Eizellen oder Samen, die Zahl der Jungtiere oder Samen sowie den Aufwand bei der Brutfürsorge und -pflege. Erzwungen werden diese Kompromisse durch die äußeren Rahmenbedingungen, zum Beispiel durch die begrenzten physiologischen Eigenschaften der Organismen, durch die zur Verfügung stehenden Energieres-

ourcen und die vorherrschenden abiotischen und biotischen Umweltbedingungen im jeweiligen Habitat. In diesem Kapitel werden wir diese „trade-offs“ analysieren und uns der Vielfalt der Anpassungsstrategien in einem Bereich widmen, der für die Kontinuität des Lebens auf unserem Planeten entscheidend ist: die Reproduktion.

Reproduktion kann sexuell oder asexuell erfolgen **8.1**

In Kapitel 2 wurde vorgestellt, wie bei der sexuellen Fortpflanzung der Individuen einer Art innerhalb einer Population durch Rekombination von Genen und Chromosomen eine genetische Variabilität unter den Individuen entsteht. Bei der **sexuellen** (geschlechtlichen, generativen) **Fortpflanzung** zweier diploider Individuen bildet jedes der beiden Geschlechter haploide Gameten aus (Ei- beziehungsweise Samenzellen mit einem einfachen reduzierten Chromosomensatz). Hieraus entsteht dann wieder durch Syngamie eine diploide Zelle, die Zygote, mit dem normalen doppelten Chromosomensatz. Aufgrund der riesigen Anzahl möglicher Neukombinationen ist bereits die Rekombination eine Hauptursache für die große genetische Variation bei den Nachkommen. Nimmt man an, dass ein Organismus über 10^4 frei rekombinierbare Genloci verfügt (bei Prokaryonten sind es eher weniger, bei Eukaryonten mehr) und jeder Locus zwei Allele aufweist und alle Allele gleich häufig auftreten, dann liegt die Anzahl genetisch verschiedener Gameten, die allein ein einzelnes Individuum erzeugen kann, bei 10^{3000} .

Nicht jede Fortpflanzung erfolgt jedoch (immer) sexuell. Viele Organismen sind auch in der Lage, sich **asexuell** (ungeschlechtlich, vegetativ) zu vermehren. Bei manchen ist nur eine ungeschlechtliche Fortpflanzung möglich. Bei der asexuellen Vermehrung entstehen Nachkommen, ohne dass daran Ei- und Samenzellen beteiligt sind. Auch wenn die Nachkommen morphologische Gestaltunterschiede aufweisen, so sind sie jedoch immer genetisch mit dem jeweiligen Elter identisch. So kann die Erdbeere (*Fragaria vesca*), die sich auch geschlechtlich fortpflanzen kann, Ausläufer (Stolonen) bilden (horizontale oberirdische Sprosse), aus denen Tochterindividuen mit eigenem vertikalen Spross und mit Wurzeln wachsen. Die

meisten Einzeller (Protozoa) vermehren sich ungeschlechtlich, zum Beispiel die Amöben (*Amoeba*). Auch das einzellige Pantoffeltierchen (*Paramecium*) oder das Wimpertier *Euplotes* können sich durch Teilung vegetativ verdoppeln, verfügen jedoch auch über eine sexuelle Fortpflanzungsweise (Konjugation und Autogamie). Zu den sowohl sexuell als auch asexuell sich fortpflanzenden Organismen zählt der zu den Hohltieren (Coelenterata) gehörende Süßwasserpolyp (*Hydra*). Er vermehrt sich vorwiegend vegetativ durch Knospung, indem er Tochterindividuen bildet, die als eigenständige Individuen abgeschnürt werden (► Abbildung 8.1). Oftmals wird ein Wechsel in der Reproduktionsweise (sexuell, asexuell) durch Änderungen der Umweltbedingungen verursacht. Süßwasserpolypen praktizieren in der wärmeren Jahreszeit eine sexuelle Vermehrung und produzieren Eier, die den Winter überdauern und aus denen im nächsten Frühjahr Jungtiere entstehen, die sich zunächst ebenfalls asexuell, dann aber wieder sexuell vermehren.

Eine besondere Form der Reproduktion ist die **eingeschlechtliche Fortpflanzung**, die Entstehung von Nachkommen aus unbefruchteten Eiern. Diese gibt es



Abbildung 8.1: Süßwasserpolypen (*Hydra*) vermehren sich ungeschlechtlich durch Knospung.

bei Insekten und zwar den Blattläusen (Aphidina), die Pflanzensaftsauger sind und bei denen auch viele Arten einen Wirtspflanzenwechsel durchführen. Im Frühjahr schlüpfen meist ungeflügelte Blattlausweibchen, die an der Hauptwirtspflanze Nahrung aufgenommen haben, aus ihren Wintereiern, in denen sie überdauerten. Diese Weibchen bilden durch **Parthenogenese** (griechisch *parthenos*, Jungfrau, lateinisch *genesis*, Entstehung; „Jungfernzeugung“) ungeflügelte und geflügelte Weibchen, ohne dass es bei diesen zu einer Befruchtung gekommen ist. Die geflügelten Weibchen schwärmen zu weiter entfernten Nebewirtspflanzen aus und reproduzieren sich auch weiter asexuell fort. Im Spätsommer kehren sie jedoch auf die Hauptwirtspflanze zurück und bilden dort geflügelte Männchen und Weibchen, die sich paaren. Die Weibchen legen dann wieder Eier, die überwintern. Da die Männchen Spermien mit nur einem X-Chromosom produzieren, entwickeln sich aus den Eiern im nächsten Frühjahr ausschließlich flügellose Weibchen, aus denen weiterhin Weibchen entstehen (► Abbildung 8.2).

Die beiden Formen, asexuelle und sexuelle Fortpflanzung, haben ihre Vor- und Nachteile. Bei der asexuellen Fortpflanzung entstehen Nachkommen, die mit der Elterngeneration genetisch vollständig identisch und im selben Umfang wie sie an die gegebenen Umweltbedingungen angepasst sind. Da alle Indivi-



Abbildung 8.2: Ungeflügelte adulte Blattlausweibchen und Blattlausjugendstadien (Nymphen) auf einem Lupinenblatt (*Lupinus*).

duen einer solchen Population zu einer Fortpflanzung in der Lage sind, bietet die asexuelle Vermehrung die Möglichkeit eines großen Populationswachstums. Der Preis hierfür ist jedoch der Verzicht auf eine genetische Rekombination und die damit verbundene Erhöhung der genetischen Variabilität der Nachkommen. Eine geringere genetische Variabilität der Individuen einer Population schränkt die Reaktionsmöglichkeiten auf eine veränderte Umweltsituation deutlich mehr ein, als dies bei einer sich sexuell fortpflanzenden Population der Fall ist. Bei ungünstigen Umweltveränderungen kann sich dies katastrophal auf die weitere Populationsentwicklung auswirken.

Im Gegensatz dazu führt die Durchmischung des genetischen Materials bei der sexuellen Reproduktion zu einer außerordentlich großen genetischen Variabilität. Jedes einzelne Individuum einer Population ist genetisch einzigartig. Diese hohe genetische Variabilität ermöglicht ein wesentlich breiteres Spektrum von Reaktionsmöglichkeiten auf eine veränderte Umweltsituation und erhöht die Wahrscheinlichkeit, dass einzelne Individuen größere Umweltveränderungen überleben können, um ein Vielfaches. Doch auch diese Strategie hat ihren Preis. Jedes Individuum kann nur die Hälfte seines Genmaterials an die nächste Generation weitergeben. Darüber hinaus sind spezielle Reproduktionsorgane erforderlich, die außer dieser Funktion keine weitere Bedeutung für das Überleben des Individuums haben. Die Produktion von Gameten (Ei- und Samenzellen), Partnersuche und Paarung erfordern viel Energie. Dabei wird der Reproduktionsaufwand nicht von beiden Geschlechtern in gleichem Umfang übernommen. Die weiblichen Eizellen sind viel größer und ihre Produktion benötigt einen weitaus höheren Energieaufwand als dies bei den männlichen Spermien der Fall ist. Wie wir in den nächsten Abschnitten sehen werden, hat dieser unterschiedliche Reproduktionsaufwand für Männchen und Weibchen auch besondere Auswirkungen auf ihre jeweiligen Fortpflanzungs- und Entwicklungsstrategien.

Die sexuelle Fortpflanzung zeigt eine große Vielfalt

8.2

Bei der sexuellen Fortpflanzung gibt es eine große Vielfalt an Möglichkeiten. Besonders häufig treten jeweils männliche und weibliche Individuen auf. Dieses Phänomen ist bei den meisten Tierarten realisiert. Bei den

Pflanzenarten sind die Verhältnisse recht kompliziert, sieht man von einzelnen Grünalgen ab. Die meisten von ihnen, so die Moose, Farn- und Samenpflanzen, durchlaufen einen komplizierten Generationswechsel zwischen einem Gametophyten mit den Fortpflanzungszellen und dem Sporophyten mit den Meiosporen. Bei den Samenpflanzen (Spermatophyta) ist der Gametophyt so stark reduziert, dass er nicht mehr in Erscheinung tritt. Der Sporophyt trägt entweder Mikrosporophylle (Staubblätter, Stamina) oder Makrosporophylle (Fruchtblätter, Karpelle). Höhere Pflanzenarten, bei denen staminate und karpellate Blüten auf verschiedenen Individuen (Sporophyten) einer Art gebildet werden, bezeichnet man als **diözisch** (zweihäusig). Beispiele hierfür sind die Weide (*Salix*), das Katzenpfötchen (*Antennaria dioica*), die Stechpalme (*Ilex*) oder die Brennnessel (*Urtica*) ▶ Abbildung 8.3a). Diözische Pflanzenarten besitzen somit „unvollständige“ Blüten; sie sind **diklin**.

Pflanzenarten können aber auch vollständige Blüten mit Staub- und Fruchtblättern ausbilden (*monokline Blüten*), wie dies zum Beispiel bei Lilien (*Lilium*) und beim Hahnenfuß (*Ranunculus*) der Fall ist (Abbildung 8.3b). Unterschiedliche Zeitpunkte in der Pol-

lenabgabe und der Narbenempfänglichkeit für die Pollenkörner reduzieren dabei, neben anderen Mechanismen, die Wahrscheinlichkeit einer Selbstbestäubung. Andere Pflanzenarten sind **monözisch-monoklin**; sie tragen staminate und karpellate Blüten an derselben Pflanze. Dies ist beispielsweise bei der Birke (*Betula*) und der Erle (*Alnus*) realisiert (Abbildung 8.3c). Die jeweilige Strategie der sexuellen Fortpflanzung kann bei der Besiedlung von Neuland von Vorteil oder von Nachteil sein. So können monokline Pflanzenarten oder solche, die **monözisch-diklin** sind, eine Selbstkompatibilität vorausgesetzt, einen neuen Lebensraum besiedeln, sich dort fortpflanzen und so eine neue Population begründen. Dies demonstrieren einige selbstbestäubende einjährige Pioniere, die Brachflächen kolonisieren, wie das Hirtentäschelkraut (*Capsella bursa-pastoris*), das Ackerstiefmütterchen (*Viola arvensis*), das Kleblabkraut (*Galium aparine*) oder das Greiskraut (*Senecio vulgaris*).

Bei manchen Tierarten werden vom selben Individuum Eier und Spermien gebildet. Man nennt sie **Hermaphroditen** (Zwitter). Beispiele sind die Plattwürmer (Plathelminthes), Lungenschnecken (Pulmonata) und Regenwürmer (*Lumbricus*) ▶ Abbildung 8.4).

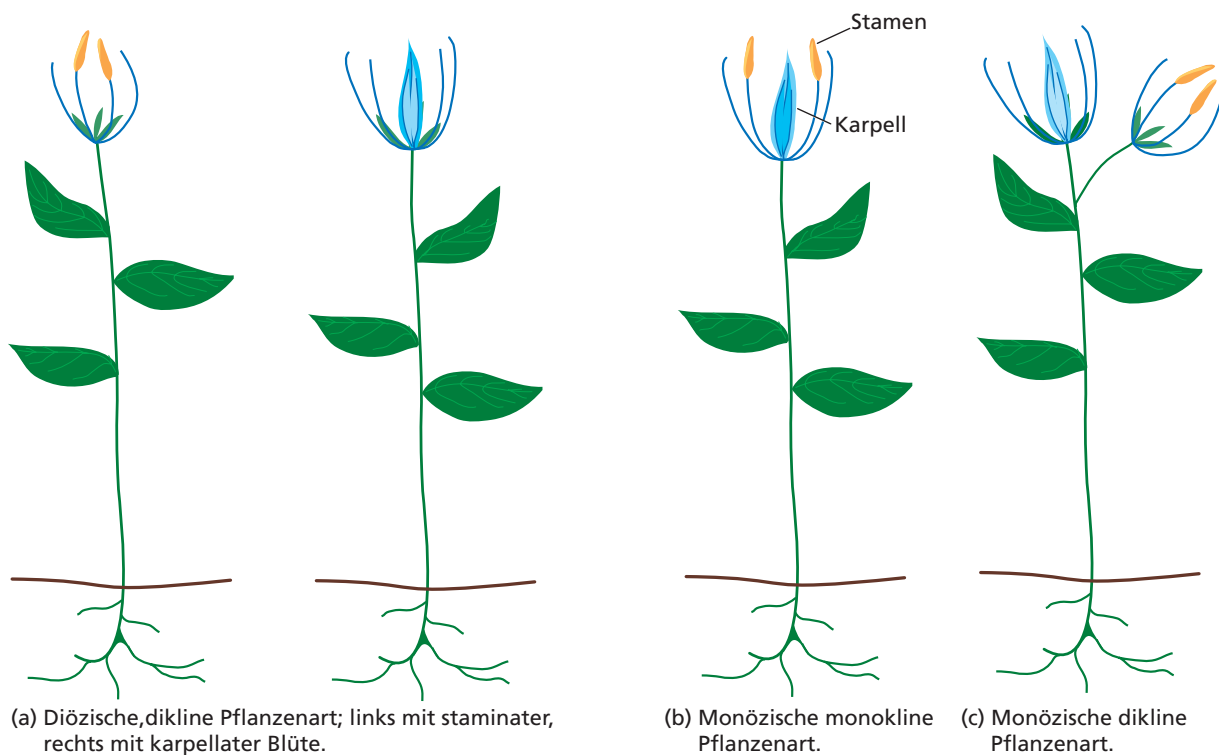


Abbildung 8.3: Diözische und monözische Pflanzen. (a) Diözische (zweihäusige) Pflanze mit einerseits nur staminaten, andererseits nur karpellaten Blüten (dikline Blüten). (b) Monözische (einhäusige) Pflanze mit vollständigen Blüten (monoklin). (c) Monözische Pflanze mit diklinen Blüten.



Abbildung 8.4: Hermaphroditische Regenwürmer (*Lumbricidae*) bei der Paarung.

Bei den Regenwürmern kommt es zu einem **Simultan-Hermaphroditismus**, Eier und Spermien werden gleichzeitig gebildet und es tritt eine gegenseitige Besamung ein. Eine solche Regenwurmpopulation kann demnach doppelt so viele Nachkommen hervorbringen wie eine, die sich nur aus eingeschlechtlichen Individuen zusammensetzen würde.

Bei anderen Tiergruppen tritt ein **Sukzedan- oder konsekutiver Hermaphroditismus** auf. Dies trifft für einige Weichtiere (*Mollusca*) und Stachelhäuter (*Echinodermata*) zu, die während des ersten Teils ihrer Individualentwicklung männlich und während des zweiten Teils weiblich sind. Die Bildung der Eier beziehungsweise Spermien erfolgt hier zeitlich nacheinander. Beim **proterandrigen Hermaphroditismus** sind zuerst die männlichen Genitalsysteme aktiv, wie zum Beispiel bei dem kleinen marinen Ringelwurm *Ophryotrocha puerilis* (*Polychaeta*), bei der ebenfalls marinen Pantoffelschnecke *Crepidula* sowie den Garnelen der Familie der *Pandalidae*. Bei dem **proterogynen Hermaphroditismus** ist es umgekehrt. Zuerst sind die weiblichen, dann die männlichen Genitalsysteme aktiv. Beispiele hierfür sind die Salpen (*Thaliacea*), filtrierende Planktontiere der warmen Meere, und einige Fischarten, zum Beispiel Vertreter der Zahnkärpflinge (*Cyprinodontidae*). Die Geschlechtsumwandlung findet normalerweise während des Wachstums oder im Reifestadium statt. Bei manchen Tierarten wird die Geschlechtsumwandlung auch durch das ins Ungleichgewicht geratene Geschlechterverhältnis einer Population ausgelöst. Bei einigen tropischen Meerestierarten, wie den Papageifischen (*Scaridae*, ► *Abbildung 8.5*), führt eine Entnahme von

Fischen des einen Geschlechts aus einer Population zu einer Geschlechtsumwandlung bei einem Teil der übrig gebliebenen Tiere. Die Lippfische (*Labridae*) der Art *Thalassoma bifasciatum* sind in ihrem Lebenszyklus zunächst Weibchen. Diese bilden Weibchenschwärme aus, die von einem Männchen geführt werden. Fängt man dieses heraus, so wird aus einem Weibchen der Gruppe wieder ein Männchen, das nun die Gruppe dominiert. Bei den Anemonenfischen (*Amphiprion*) ist es genau umgekehrt. Auch unter den Weichtieren (*Mollusca*) und Muscheln (*Bivalvia*) gibt es Arten, die ihr Geschlecht umwandeln können, wobei in der Regel aus einem Weibchen ein Männchen wird.

Ebenso gibt es bei Pflanzenarten **Proterandrie** und **Proterogynie**. Bei der Proterandrie reifen die Staubblätter vor den Narben, ein bei den meisten Angiospermenfamilien häufiger Fall. Bei der Proterogynie ist es hingegen umgekehrt. Sie ist seltener und tritt zum Beispiel beim Wegerich (*Plantago*) oder bei der Küchenschelle auf (*Pulsatilla vulgaris*, ► *Abbildung 8.6*).

Auch bei Pflanzenarten kann es zu einem jährlichen Wechsel von staminierten und karpellaten Blüten kommen. Ein Beispiel hierfür ist das Aronstabgewächs *Arisaema triphyllum* (*Araceae*), eine krautige Art der Waldgebiete des östlichen Nordamerikas (► *Abbildung 8.7*). Diese bringt zum Beispiel in einem Jahr nur staminate Blüten hervor, im darauffolgenden Jahr bildet sie einen vegetativen Spross und im Jahr darauf nur karpellate Blüten. Eine feste Reihenfolge wird da-



Abbildung 8.5: Papageifische (*Scaridae*) sind Korallenriffbewohner, die ihr Geschlecht umwandeln können. Wird ein großes dominantes Männchen aus einem Weibchenschwarm entfernt (experimentell oder durch einen Räuber), verwandelt sich innerhalb weniger Tage das größte Weibchen dieses Schwarms in ein Männchen und übernimmt die Führungsfunktion.



Abbildung 8.6: Die Küchenschelle (*Pulsatilla vulgaris*). Die Narben im Zentrum der Blüte reifen zuerst und sind für Fremdpollen empfänglich. In einem späteren Stadium öffnen sich die Staubbeutel (Proterogynie). Durch eine solche zeitliche Staffelung wird eine Selbstbestäubung vermieden.



Abbildung 8.7: Blütenstand von *Arisaema triphyllum*. Je nach Nährstoffverfügbarkeit werden die Blütenstände der zu den Aronstabgewächsen (Araceae) gehörenden *Arisaema triphyllum* staminat, karpellat oder es kommt zu einer Ausbildung eines vegetativen Sprosses. Die Einzelblüten sind zu einem Blütenstand vereinigt, der im oberen Bereich in einen stabartigen Kolben mündet. Der Blütenstand ist von einem großen Hochblatt umschlossen.

bei jedoch nicht eingehalten. Normalerweise folgt auf ein generatives immer ein vegetatives Stadium. Dieser Wechsel wird wahrscheinlich durch den hohen Energieaufwand ausgelöst, der bei der Bildung karpellater Blüten notwendig ist. Die einzelnen Pflanzenindividuen haben normalerweise nicht genügend Nährstoffe zur Verfügung, um mehrere Jahre hintereinander karpellate Blüten bilden zu können. Die Bildung von Pollen und Staubblättern erfordert zumeist einen weitaus geringeren energetischen Aufwand gegenüber der von Samenanlagen.

Paarungssysteme beschreiben die Paarbildung von Männchen und Weibchen

8.3

In einem mit Sträuchern bewachsenen Erdhügel am Waldrand hat ein Rotfuchspaar (*Vulpes vulpes*) eine tiefe Höhle gegraben. In dem Bau hält sich das Weibchen bei seinen Jungen auf. Vor dem Höhleneingang sind Federn und Knochen verstreut, die Reste der letzten Beutetiere, die das Männchen für seine Familie herbeigebracht hat. – Tief im Wald hat eine Rothirschkuh (*Cervus elaphus*) ihr Kalb in einem Farnbestand auf dem Waldboden versteckt. Der Hirschbulle ist nicht da und er weiß nichts von der Existenz seines Nachwuchses. Der einzige Kontakt des Hirschbullen zur Kuh bestand im vergangenen Herbst, als sie eines von mehreren Weibchen war, mit denen er sich während einiger Tage verpaarte.

Fuchs und Hirsch bilden die beiden Extreme so genannter **Paarungssysteme**, dem Paarungsverhalten von Männchen und Weibchen in einer Population. Die Struktur von Paarungssystemen reicht von der **Monogamie**, der Bildung einer dauerhaften Paarbeziehung zwischen *einem* Männchen und *einem* Weibchen, über die **Polygamie**, bei der sich ein Männchen mit mehreren Weibchen (*Polygynie*) oder ein Weibchen mit mehreren Männchen (*Polyandrie*) paart, bis hin zur **Promiskuität**, bei der sich sowohl das Männchen als auch das Weibchen mit mehreren Partnern des anderen Geschlechtes paart. Dabei besteht bei allen diesen polygamen Fällen keine Paarbindung.

Monogamie kommt am häufigsten bei Vögeln und seltener bei Säugetieren vor. Sie tritt auf bei verschiedenen Carnivoren, zum Beispiel Wildhunden (Schakale) und anderen Caniden, dem Rotfuchs (*Vulpes vulpes*) sowie einigen Nagetieren, wie zum Beispiel dem Biber (*Castor*) oder der Bismarckratte (*Ondatra zibethica*) sowie bei Huftieren (Klippspringer, *Oreotragus oreotragus*) oder Primaten (Gibbon, Hylobatidae). Monogamie gibt es überwiegend bei solchen Arten, bei denen die Kooperation beider Elternteile für eine erfolgreiche Aufzucht der Jungen unbedingt erforderlich ist. Die meisten Vogelarten sind nur für jeweils eine Brutperiode monogam, denn die Küken sind beim Schlüpfen völlig hilflos und brauchen Nahrung, Wärme und Schutz. Diese **Brutpflege** kann der Vater ebenso gut leisten wie die Mutter. Anstelle der Wahl einer neuen

Paarungspartnerin kann das Männchen seine individuelle Fitness dadurch besser steigern, indem es sich weiter um seine Nachkommenschaft kümmert. Ohne den Vater würden die Jungen, die seine Gene tragen, womöglich nicht überleben. Bei Säugetieren verhält es sich anders. Die Weibchen erzeugen Milch, um die Jungen zu ernähren. Hier können die Männchen in vielen Fällen oft nur wenig oder nichts zum Überleben der Nachkommenschaft beitragen. Daher ist es für sie von größerem Vorteil, sich mit so vielen Weibchen wie möglich zu paaren. Zu den Ausnahmen gehören Füchse, Wölfe und andere Hundartige, bei denen das Männchen die Weibchen und die Jungtiere mit Nahrung versorgt und das Revier verteidigt. Nach der Säugephase füttern beide Eltern die Jungtiere noch über eine bestimmte Zeitspanne mit hervorgewürgter Nahrung.

Monogamie hat jedoch noch eine andere Komponente. Bei zahlreichen monogamen Vogelarten „betrügen“ die Männchen oder die Weibchen, indem sie sich mit anderen Artgenossen paaren, obwohl sie das Brutgeschäft mit ihrem Hauptpartner aufrechterhalten und gemeinsam die Brut aufziehen. Durch das Eingehen außerpartnerschaftlicher Paarungskontakte kann das Weibchen seine individuelle Fitness erhöhen, indem es Nachkommen von zwei oder mehr Männchen aufzieht. Das Männchen erhöht seine Fitness, indem es Nachkommen mit verschiedenen Weibchen hat.

Polygamie bedeutet, dass ein Partner zwei oder mehrere Geschlechtspartner hat, die aber ihrerseits keine Kontakte zu anderen Geschlechtspartnern haben. Dabei kann es sich um ein Männchen und mehrere

Weibchen oder um ein Weibchen und mehrere Männchen handeln. Zwischen ihnen besteht eine Paarbindung. Das Tier (Männchen oder Weibchen), das mehrere Partner hat, beteiligt sich normalerweise nicht an der Jungenaufzucht. Von den elterlichen Pflichten befreit, kann es mehr Zeit und Energie in den Wettbewerb um weitere Partner und Ressourcen investieren. Je begrenzter und unvorhersagbarer solche Schlüsselressourcen wie Nahrung oder geeigneter Lebensraum sind, desto größer ist die Chance für das polygame Tier, die Ressourcen kontrolliert für seine verschiedenen Partner einzusetzen.

Die Zahl der Tiere des anderen Geschlechts, die ein einzelnes Tier für sich beanspruchen kann, hängt auch vom Grad der gemeinsamen Synchronisation in der Paarungsbereitschaft ab. Wenn beispielsweise die Weibchen einer Population nur kurzzeitig paarungsbereit sind, wie beim Weißwedelhirsch (*Odocoileus virginianus*), dann ist die Zahl der Tiere, die von einem Männchen an sich gebunden werden können, begrenzt. Rothirsche (*Cervus elaphus*) bemühen sich in der Brunft nicht, Dutzende von Weibchen um sich zu versammeln, sondern sie konzentrieren sich in der Regel immer nur auf eine Hirschkuh. Nach der Paarung trennt sich der männliche Hirsch wieder von der Kuh und sucht ein anderes paarungsbereites Weibchen. Im Gegensatz zum Weißwedelhirsch sind die Rothirschkühe sehr lange paarungsbereit. Die Zahl der Paarungen hängt hier von der Verfügbarkeit der paarungsbereiten Weibchen und der Anzahl der Rivalen ab, gegen die sich ein Männchen durchsetzen muss. Ähnlich verhält es sich beim Elch (*Alces alces*) (► Abbildung 8.8).



Abbildung 8.8: Brunftkampf zweier erwachsener Elchbullen (*Alces alces*).



Abbildung 8.9: Ein Beispiel für Polyandrie. Hier beschützt ein Männchen eines Afrikanischen Blaustirn-Blatthühnchens (*Actophilornis africanus*) seine Jungen. Nachdem das Weibchen die Eier gelegt hat, kümmert sich das Männchen um das Ausbrüten und um die Küken, während das Weibchen weitere Paarungspartner sucht.

Umwelt- und verhaltensbedingte Ursachen führen zu verschiedenen Typen der Polygamie. Bei **Polygynie** paart sich ein einzelnes Männchen mit zwei oder mehreren Weibchen. Bei **Polyandrie** paart sich ein einzelnes Weibchen mit zwei oder mehreren Männchen. Polyandrie ist insofern von Interesse, als sie eher die Ausnahme als die Regel darstellt. Am besten entwickelt ist dieses System bei drei Vogelfamilien: die Blatthühnchen (Jacanidae), eine Wattvogelfamilie der Subtropen und Tropen (► Abbildung 8.9), Wattretreter (Phalaropopidae), kleine nördlich verbreitete Wattvögel, und die Schnepfenvögel (Scolapacidae), die vorwiegend in den arktischen Gebieten der Nordhemisphäre beheimatet sind. Die Weibchen konkurrieren um die Männchen und verteidigen für diese die wichtigen Ressourcen. Wie bei der Polygynie hängt auch dieses Paarungssystem von der Ressourcenverfügbarkeit und von der Verteidigung der Ressourcen ab. Das Weibchen legt mehrere Gelege an, jedes mit einem anderen Männchen. Nach der Eiablage übernimmt das Männchen dann das Brutgeschäft und ist nicht mehr paarungsbereit.

Die Art und Weise und auch die evolutive Entstehung von Männchen-Weibchen-Beziehungen werden wesentlich durch die Umweltbedingungen beeinflusst, insbesondere durch die Verfügbarkeit und Verbreitung der Ressourcen und durch die Fähigkeit der Individuen, den Zugang zu diesen Ressourcen zu kontrollieren. Wenn sich das Männchen nicht an der Ernährung und am Schutz der Nachkommenschaft beteiligt und keine der verfügbaren Ressourcen verteidigt, dann hat auch das Weibchen keinen selektiven Vorteil von die-

sem Männchen. Analog wächst auch die individuelle Fitness des Männchens nicht, wenn es bei dem Weibchen bleibt. In einem homogenen Habitat mit einem gleichmäßigen Ressourcenangebot, wo nur geringe Unterschiede zwischen den einzelnen Revieren bestehen, bevorzugt die Selektion die Monogamie, denn die individuelle Fitness der Weibchen ist in allen Revieren mehr oder weniger gleich groß. Wenn jedoch der Lebensraum sehr inhomogen ist und einige Bereiche mehr Ressourcen bieten als andere, dann kann es zu einer starken intraspezifischen Konkurrenz kommen, wobei einige Männchen schlechtere Reviere einnehmen müssen. Dann wäre es für ein Weibchen vorteilhafter, sich mit einem anderen Weibchen und „dessen“ Männchen in einem Revier mit besserem Ressourcenangebot zusammenzutun, als alleine mit einem Männchen ein schlechtes Revier zu besetzen. Unter diesen Bedingungen würde die Selektion polygame Beziehungen bevorzugen, auch wenn das Männchen nur wenig zur Versorgung der Nachkommenschaft beitragen kann.

Die Partnerwahl ist mit sexueller Selektion verbunden

8.4

Das farbenprächtige Gefieder des Pfauenhahns (► Abbildung 8.10) stellte Charles Darwin vor ein schwieriges Problem. Die Schwanzfedern des Tieres sind sehr lang und behindernd; darüber hinaus ist ihr Wachstum mit beträchtlichen Kosten verbunden. Außerdem sind sie sehr auffällig für Raubfeinde und stören bei der Flucht vor Verfolgern. Wie konnte Darwin mit seiner Theorie der natürlichen Auslese (siehe Kapitel 2) die Evolution dieses Prachtkleids erklären? Welcher mögliche Vorteil könnte mit diesen Federn verbunden sein?

In seinem zweibändigen Werk *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*, das 1871 erschien (deutsche Ausgabe: *Die Abstammung des Menschen*, Stuttgart 1966), bemerkte Darwin, dass das üppige und oftmals auffällige Gefieder von Vögeln ebenso wie Hörner, Geweihe und die erhebliche Körpergröße polygamer Männchen mit der natürlichen Selektion unvereinbar zu sein schien. Um zu erklären, warum Männchen und Weibchen der gleichen Art sich oft erheblich in Körpergröße, Musterung und Farbe unterscheiden (dem so genannten **Sexualdimorphismus**), entwickelte Darwin die Theorie der sexuellen Selektion.



Abbildung 8.10: Das Pfauenmännchen (*Pavo cristatus*) wirbt um ein Weibchen, indem es ein Rad mit seinen Prachtfedern schlägt.

tion. Er schlug zwei Konzepte vor, um die Geschlechterunterschiede zu erklären: die intra- und die intersexuelle Selektion.

Bei der **intrasexuellen Selektion** konkurrieren die Männchen einer Art (beziehungsweise die Weibchen einer Art bei Polyandrie) untereinander um die meisten Paarungsmöglichkeiten. Das führt zur Herausbildung von ungewöhnlich ausgeprägten sekundären Geschlechtsmerkmalen wie eine erhebliche Körpergröße, gesteigerte Aggressivität und bedrohliche Organe wie ausladende Geweihe und Hörner (► Abbildung 8.11). Diese sekundären Geschlechtsmerkmale sollen einem Männchen durch optische und verhaltensbiologische Konkurrenzüberlegenheit den Zugang zu einem Geschlechtspartner erleichtern.

Über die **intersexuelle Selektion** wird die Attraktivität der Individuen des einen Geschlechts für die des anderen Geschlechts gesteigert. Ein Beispiel sind die exzessiven männlichen Prachtkleider bei Hühnervögeln (zum Beispiel der Blaue Pfau, *Pavo cristatus*; der Argusfasan, *Argusianus argus*) oder Paradiesvögeln (Paradisaeidae). Doch beeinflussen solche Merkmale wie bunte Färbung, umfangreiches Federkleid und Körpergröße tatsächlich die Auswahl von Männchen durch Weibchen der Art?

Marion Petrie von der englischen Universität Newcastle führte eine Reihe von Experimenten zur intersexuellen Selektion bei Pfauen (*Pavo cristatus*) durch. Sie maß die Schwanzfederlänge von Pfauenmännchen, die im Verlauf der Brutsaison von Weibchen ausgewählt worden waren. Sie fand heraus, dass Weibchen die Männchen mit den längeren Schwanzfedern signi-



Abbildung 8.11: Dieser Rothirschbulle (*Cervus elaphus*) signalisiert anderen Männchen die Bereitschaft zur Verteidigung seines Harems.

fikant bevorzugten. Dann entfernte sie einem Teil der von den Weibchen vorher ausgewählten Männchen einige lange Schwanzfedern und stellte fest, dass der verringerte Federschmuck zu einem geringeren Paarungserfolg führte. Bei den Schwanzfedern der Pfauen kommt es also tatsächlich auf Größe und Länge an.

Dennoch ist es nicht die Größe und die Farbenpracht des Federschmuckes allein, worauf es ankommt; vielmehr spielt es eine Rolle, welche Bedeutung er signalisiert. Der große und farbenprächtige Federschmuck macht das Männchen wesentlich auffälliger für Raubtiere und verringert auch in vielerlei anderer Hinsicht seine Überlebenschancen. Die Tatsache, dass ein Männchen mit diesen Nachteilen dennoch gut überleben kann, ist ein deutlicher Hinweis für seine Vitalität, Konkurrenzkraft und genetische Überlegenheit. Weibchen, die Männchen mit großen Schwanzfedern bevorzugen, haben Nachkommen mit Genen, die mit großer Wahrscheinlichkeit eine hohe Überlebensfähigkeit besitzen. Damit ist die treibende Kraft der Entwicklung von ungewöhnlich großen sekundären Geschlechtsmerkmalen die Selektion durch die Weibchen. Tatsächlich hatte in dem oben erwähnten Experiment der Nachwuchs von Pfauenweibchen aus der Paarung mit Männchen mit großen Schwanzfedern höhere Überlebens- und Wachstumsraten als der Nachwuchs der Weibchen, die sich mit Männchen mit kleineren Schwanzfedern gepaart hatten. Ein ähnlicher Mechanismus könnte bei der Auswahl von Vogel Männchen mit leuchtendem Federkleid vorliegen. Eine Hypothese besagt, dass nur gesunde und vitale Männchen ein besonders leuchtendes Gefieder

entwickeln. Bei einer Reihe von Arten gibt es Hinweise, dass die Männchen mit keiner oder nur einer geringen Parasiteninfektion ein Gefieder mit besonders großer Leuchtkraft haben. Weibchen, die Männchen auf der Grundlage der Leuchtkraft der Federn auswählen, suchen sich damit diejenigen aus, die besonders vital und krankheitsresistent sind, und erhöhen dadurch auch ihre individuelle Fitness (siehe Abschnitt 15.7).

Weibchen können Männchen nach der Ressourcenverfügbarkeit auswählen

8.5

Weibchen lassen zwei Hauptstrategien bei der Partnerwahl erkennen. Bei der gerade besprochenen sexuellen Selektion wählt das Weibchen seinen Partner anhand von Merkmalen wie ein besonders gut entwickeltes Gefieder oder aufgrund anderer morphologischer oder ethologischer Merkmale, die ihm Hinweise über die Vitalität und Qualität des Männchens als Paarungspartner liefern. Die zweite Strategie ist es, dass das Weibchen seine Wahl auf der Grundlage der **Ressourcensituation**, wie Habitatstruktur oder Nahrungssituation, trifft, was seine individuelle Fitness erhöhen könnte.

Für monogame Weibchen scheint das Hauptkriterium für die Partnerwahl der Erwerb einer bestimmten Ressource zu sein. Normalerweise handelt es sich dabei um einen qualitativ hochwertigen Lebensraum (siehe Abschnitt 11.9). Doch sucht das Weibchen auch das Männchen aus und akzeptiert das Revier, das er anbietet? Oder wählt sie das Revier aus und akzeptiert das Männchen, das ihr in dieses Revier gefolgt ist? Aus Labor- und Freilandexperimenten gibt es Hinweise, dass Singvogelweibchen ihre Wahl zum Teil aufgrund der Vielfalt der Gesänge der Männchen treffen. Die Weibchen der Kohlmeise (*Parus major*) zeigen sich dann für Männchen aufgeschlossener, wenn diese über einen besonders variantenreichen oder ausgeprägten Gesang verfügen. Unter Freilandbedingungen scheinen die Männchen des Schilfrohrsängers (*Acrocephalus schoenobaenus*) mit einem komplexeren Gesangsrepertoire die besseren Territorien zu besetzen. Der komplexere Gesang könnte also ein Hinweis sein, dass das Weibchen angelockt wird. Keine dieser Studien untersuchte bisher jedoch die individuelle

Fitness der Weibchen, die von diesen Männchen angezogen wurden.

Bei polygamen Arten ist die Situation wesentlich komplexer. Wenn die Weibchen mit einem Männchen auch gleichzeitig bestimmte Ressourcen erwerben, ist die Situation ähnlich wie bei den monogamen Beziehungen. So bevorzugen beispielsweise Weibchen polygamer Vogelarten besonders Männchen mit hochwertigen Revieren. In einem Revier mit einem überdurchschnittlichen Schutz für das Nest und einem Nahrungsüberfluss können Weibchen sich selbst dann reproduzieren, wenn sie das Territorium und das Männchen mit anderen Weibchen teilen müssen.

Wenn polygame Männchen keine Ressourcen mitbringen, dann hat das Weibchen scheinbar nur begrenzte Informationen, sich für ein Männchen zu entscheiden. Es könnte den Gewinner von Konkurrenzkämpfen auswählen – wie bei Dickhornschafen (*Ovis canadensis*), Elchen (*Alces alces*) (siehe Abbildung 8.8) und Robben (Pinnipedia). Es könnte aber auch seinen Partner aufgrund der Größe seines Balzschmuckes wählen oder einer anderen besonderen morphologischen Eigenschaft folgen, die Hinweise auf die genetische Überlegenheit und Vitalität liefert.

Auch bei einigen polygamen Arten fällt es auf den ersten Blick schwer, eine Wahlmöglichkeit auf Seiten der Weibchen zu erkennen. Bei Hirschen, Elchen und Robben übernimmt ein dominantes Männchen einen Harem weiblicher Tiere (Abbildung 8.11). Dennoch können auch hier die Weibchen eine gewisse Auswahl treffen. Eine ablehnende Haltung von Seeelefantenkühen (*Mirounga leonina*) gegenüber einem dominanten Männchen kann dazu führen, dass andere große und starke Männchen aus der Nähe angelockt werden. Diese werden dann versuchen, dem bisher dominanten Männchen seinen Rang streitig zu machen. Ein solches Verhalten stellt sicher, dass sich Weibchen nur mit dem in der Rangordnung am höchsten stehenden Männchen paaren.

In anderen Situationen scheinen die Weibchen eindeutig die Kontrolle über die Männchen zu haben. Männchen besitzen allein für sie ihren auffälligen Balzschmuck. Für werbende polygame Männchen kann ein solches Prachtkleid mit erheblichen Kosten verbunden sein. Aufgrund ihrer besonders großen optischen, aber verhaltensbiologischen Auffälligkeit, kombiniert mit einer gewissen Unaufmerksamkeit, können sie leicht zur Beute von Räubern werden. Ein besonders gutes Beispiel dafür, dass die Weibchen die

jenigen sind, die die Wahl treffen, findet sich bei den so genannten Arenavögeln. Dies ist bei den Paradiesvögeln (Paradisaeidae) der Fall, bei denen mehrere Männchen auf einem gemeinsamen Balzplatz ihre Pracht zur Schau stellen. Die Männchen haben dort sehr kleine Bereiche eingenommen, ohne besondere Ressourcen, und machen sich durch lebhaft optische und akustische Reize bei den Weibchen bemerkbar. Sie werden dann von mehreren Weibchen aufgesucht und paaren sich auch mit mehreren Weibchen. Am Nestbau oder an der Aufzucht der Jungen beteiligen sie sich jedoch nicht. Alle diese Merkmale dienen als sexuelles Signal. Zwischen den Männchen besteht eine starke Konkurrenz um die Aufmerksamkeit der Weibchen. Letztendlich bestimmt das Weibchen den Gewinner, indem es eines der Männchen als Paarungspartner auswählt. Obwohl nur wenige Tierarten auf diese Weise ihre Partner wählen, ist die Arenabalz dennoch in der Tierwelt weit verbreitet, neben den Vögeln im Übrigen auch bei Insekten, Fröschen und Säugetieren. Damit stellt die Arenabalz eine ungewöhnliche Möglichkeit für die Weibchen dar, unter den vielen werbenden Männchen einen Partner auszuwählen. Dort können dann zwar auch einzelne subdominante Männchen eine Paarungsgelegenheit finden. Dennoch ereignet sich auch hier die Mehrzahl der Paarungen mit nur einem kleinen Bruchteil der Männchen, die die höchsten Positionen in der Dominanzhierarchie einnehmen – eine Rangordnung, die sich schon zuvor noch unter Abwesenheit der Weibchen ausgebildet hat.

Organismen investieren Zeit und Energie in die Reproduktion

8.6

Organismen investieren ihre Energie in viele Aufgaben. Ein Teil der Energie geht zum Beispiel in das Wachstum, in den Betriebsstoffwechsel, die Nahrungsbeschaffung, die Revierverteidigung und in die Flucht vor Feinden. Ebenso muss auch für die Fortpflanzung Energie aufgewendet werden. Zeit und Energie, die für die Fortpflanzung bereitgestellt werden, kennzeichnen den **Reproduktionsaufwand** eines Organismus.

Je mehr Energie ein Organismus für seine Reproduktion benötigt, desto weniger bleibt ihm für Wachstum und Betriebsstoffwechsel. So haben beispielsweise sich reproduzierende Weibchen der Rollassel

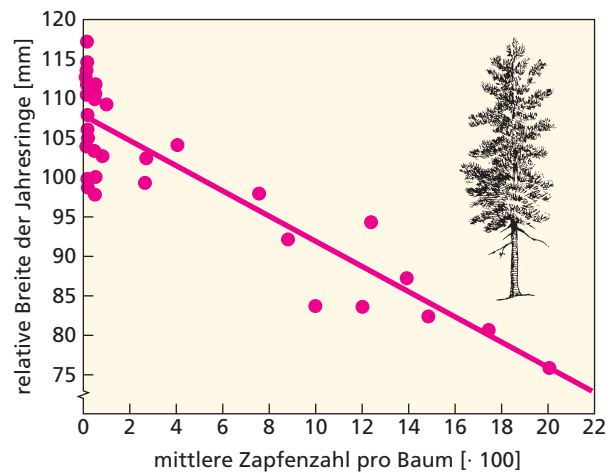


Abbildung 8.12: Douglasien (*Pseudotsuga menziesii*). Bei diesen Bäumen besteht eine negative Korrelation zwischen Reproduktionsaufwand (Zahl der produzierten Zapfen) und dem jährlichen Dickenwachstum des Baumes (bestimmt durch die Breite der Jahresringe) (nach Eis, 1965).

(*Armadillidium vulgare*) eine geringere Wachstumsrate als sich nicht reproduzierende Weibchen. Letztere investieren genauso viel Energie in das Wachstum wie Erstere in Wachstum und Reproduktion zusammen. Analog dazu gibt es eine negative Korrelation zwischen dem jährlichen Dickenwachstum und der Anzahl der gebildeten Zapfen bei der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) (► Abbildung 8.12). Je mehr Zapfen ein Baum produziert, desto enger sind seine Jahresringe. Wichtige Phasen im Lebenszyklus eines Organismus sind immer mit Kompromissen zwischen konkurrierenden Interessen verbunden. Durch eine Steigerung der Ressourceninvestition in die Reproduktion verringert der Organismus – Rollassel oder Douglasfichte – sein Wachstum, was wiederum Auswirkungen auf seine Konkurrenzfähigkeit beim Ressourcenerwerb, auf sein Überleben oder seine zukünftige Reproduktionsfähigkeit haben kann.

Die Energiemenge, die Organismen in die Reproduktion investieren, schwankt von Art zu Art. Mehrjährige krautige Pflanzenarten investieren 15 bis 20 Prozent ihrer Nettoenergieproduktion in die Fortpflanzung, einschließlich der ungeschlechtlichen Vermehrung zum Beispiel durch Ableger. Einjährige Pflanzenarten, die sich nur einmal fortpflanzen, verbrauchen hierfür 15 bis 30 Prozent und die Nutzpflanzen Mais und Gerste sogar 35 bis 40 Prozent. Bei der Berg- oder Waldeidechse (*Lacerta vivipara*) sind es 7 bis 9 Prozent der jährlich assimilierten Energie, bei den Weibchen des Allegheny-Bachsalamanders (*Desmognathus*

ochrophaeus) dagegen 48 Prozent der Energie, die für die Fortpflanzung gebraucht werden.

Zu den Investitionen eines Organismus in die Fortpflanzung gehört nicht nur die Produktion von Nachkommen, sondern auch deren Ernährung, Pflege und Schutz. Der gesamte Reproduktionserfolg bestimmt letztendlich die individuelle Fitness eines Individuums (siehe Kapitel 2). Diese wird jedoch nicht durch die im Laufe der Individualentwicklung eines Organismus hervorgebrachte Nachkommenzahl allein charakterisiert, sondern vielmehr durch die Zahl derjenigen Nachkommen, die bis zur eigenen Reproduktionsfähigkeit überleben. Sämtliche Faktoren – der Reproduktionsaufwand, der Zeitpunkt der Fortpflanzung, die Anzahl der Nachkommen, ihre Pflege und ihr Schutz – wirken zudem immer gemeinsam im Kontext der bestehenden Umweltbedingungen (siehe den Kasten *Quantitative Ökologie* auf Seite 234).

Der Zeitpunkt der Reproduktion variiert von Art zu Art

8.7

Zu welchem Zeitpunkt und wie viel Energie sollte ein Organismus in seine Reproduktion investieren? Eine Möglichkeit besteht darin, zunächst sämtliche zur Verfügung stehende Energie für das Wachstum, die Individualentwicklung und die Energiespeicherung zu investieren und erst danach alle Energie für die Reproduktion einzusetzen, worauf dann der Tod des Organismus folgt. Bei dieser Strategie opfert ein Organismus einige Zukunftschancen, indem er all seine Energie in eine einzige Reproduktionsphase konzentriert. Diese Reproduktionsweise nennt man **Semelparie** (einmalige Fortpflanzung).

Semelparie kommt bei den meisten Insekten und anderen Invertebraten vor, aber auch bei einigen Fischarten wie Lachsen (*Salmo salar*) und bei vielen Pflanzenarten. Semelparie ist eher die Strategie der kurzlebigen Organismen. Sie findet sich häufig bei ein- und zweijährigen Pflanzenarten und kommt auch bei einjährigen Bambusarten (*Phyllostachys*) vor, bei denen nach der Blüte die Halme meist absterben. Viele semelpare Pflanzenarten sind, wie etwa das Frühlingshungerblümchen (*Erophila verna*), klein, kurzlebig und kommen in nur zeitweise vorhandenen und oft gestörten Habitaten vor. Für sie würde es sich nicht auszahlen, sich mehrmals in ihrer Individualentwicklung fortzu-

pflanzen, denn die Chancen dafür wären zu gering. Sie erreichen ihre maximale individuelle Fitness, indem sie ihre gesamte Energie auf eine einzige Reproduktionsphase konzentrieren.

Andere semelpare Organismen sind jedoch auch langlebig und legen ihre Reproduktion auf ein spätes Entwicklungsstadium fest. Eintagsfliegen (Ephemoptera) können mehrere Jahre als Larve in einem Gewässer verbringen, bevor sie als ein für nur wenige Stunden bis Tage lebendes, ausschließlich der Reproduktion dienendes Imago das Wasser verlassen. In diesem Adultstadium nehmen sie keine Nahrung mehr auf; ihre Mundwerkzeuge sind verkümmert und ihr Darm dient nicht mehr der Verdauung, sondern wird beim Fliegen und zur Eiablage mit Luft gefüllt. Bestimmte Zikadenarten, so die in Nordamerika lebende *Magicicada septendecim*, verbringen 13 bis 17 Jahre im Boden, bevor sie als Imago den Boden verlassen. Die leeren Larvenhüllen sind dann in großen Massen zu finden. Die große Vielfalt ausgewachsener Zikaden bildet dann auch eine besonders attraktive Nahrungsquelle für Krähen, Möwen und andere Vögel. Manche Bambusarten blühen erst nach 100 bis 120 Jahren und dann nur ein einziges Mal. Sie produzieren eine riesige Samenmenge und sterben dann ab. Das auf Hawaii (Maui) auf Lavaschutt wachsende Silberschwert (*Argyroxiphium sandwicense*) lebt sieben bis 30 Jahre, bevor es einmal seinen großen Blütenstand ausbildet und dann abstirbt. Es bleibt solchen semelparen Arten nichts anderes übrig, als ihre individuelle Fitness durch eine besonders große Nachkommenschaft und spezifische Anpassungen möglichst zu erhöhen, denn sie können einen einmaligen Reproduktionsverlust nicht wieder ausgleichen.

Organismen, die während ihrer Lebenszeit zwei oder mehrere Reproduktionszyklen haben, bezeichnet man als **iteropar**. Iteroparie kommt bei den meisten Vertebraten und mehrjährigen krautigen Pflanzenarten, Strauch- und Baumarten vor. Bei ihnen stellt sich das Problem des günstigsten Zeitpunktes der Reproduktion früher oder später während ihrer Individualentwicklung. Jede der möglichen Optionen ist mit Vor- und Nachteilen verbunden. Frühe Reproduktion bedeutet weniger Wachstum, früheres Erreichen des Reifestadiums, geringere Überlebensrate und ein verringertes Potenzial für eine weitere Reproduktion. Eine spätere Reproduktion bedeutet stärkeres Wachstum, späteres Erreichen des Reifestadiums und eine höhere Überlebensrate, doch weniger Zeit für die Fortpflan-

zung. Damit also ein Organismus den höchstmöglichen Beitrag für zukünftige Generationen liefern kann, muss er die Vorteile einer frühen Reproduktion gegen die Chancen einer späteren Reproduktion abwägen, einschließlich der Gesamtkosten, die für die gesamte Nachkommenschaft und das eigene Überleben aufgewendet werden müssen.

Die elterliche Investition hängt von Anzahl und Körpergröße der Nachkommen ab **8.8**

Theoretisch können bei gleichem Reproduktionsaufwand entweder viele kleine oder wenige größere Nachkommen erzeugt werden. Die Zahl der Nachkommen beeinflusst jedoch dabei, wie viel in jeden einzelnen Nachkommen investiert werden kann. Bei einer großen Nachkommenschaft fällt diese Investition in einen einzelnen dieser Nachkommen nur gering aus. In solchen Fällen betreiben die Elterntiere auch nur wenig Brutfürsorge oder -pflege beziehungsweise die Mutterpflanze speichert in ihren Samen nur wenig Nährstoffe (► Abbildung 8.13). Solche Organismen bewohnen in der Regel gestörte Habitate, Lebensräume mit unvorhersehbaren Umweltschwankungen oder solche, wo die Möglichkeiten zur Brutpflege schwierig sind, wie

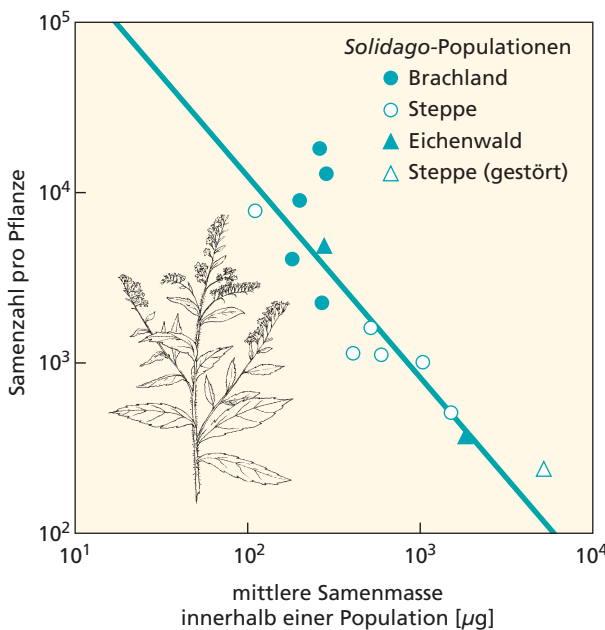


Abbildung 8.13: Negative Korrelation zwischen der mittleren Samenmasse und der Anzahl der Samen pro Pflanze. Dargestellt am Beispiel von Goldrutenpopulationen (*Solidago*) verschiedener Lebensräume (nach Werner und Platt, 1976).

das offene Meer. Nur durch eine gleichmäßige Verteilung der gesamten Investition auf so viele Nachkommen wie möglich, vergrößern diese Eltern ihre Chancen, dass wenigstens einige Nachkommen überleben und sich später selbst fortpflanzen können.

Eltern mit nur wenigen Nachkommen können hingegen den Überlebenserfolg jedes einzelnen von ihnen wesentlich vergrößern. Der dabei betriebene Energieaufwand hängt von der Anzahl der Nachkommen sowie von ihrer Größe und ihrem Entwicklungsgrad bei der Geburt ab. Der Nachwuchs schlüpft oft nackt, mit geschlossenen Augen und unfähig zur Fortbewegung, kommt also völlig hilflos zur Welt und benötigt intensive Zuwendung durch die Eltern im Nest. Diese Tiere nennt man **Nesthocker**. Hierzu gehören die Singvögel, zum Beispiel die Wanderdrossel (*Turdus migratorius*), und auch die baumbrütenden Störche (*Ciconia ciconia*) und unter den Säugetieren sind es beispielsweise Mäuse (Muridae) und Kaninchen (*Oryctolagus*). Bei anderen Tieren ist die Brut- oder Tragezeit länger und die Tiere sind bei der Geburt schon wesentlich weiter entwickelt. Bei nestflüchtenden Vogelarten existiert ein gut entwickeltes Daunenkleid und die Augen sind geöffnet. Bereits kurz nach der Geburt beziehungsweise nach dem Schlüpfen können sie sich gut fortbewegen, den Eltern folgen und selbstständig Nahrung aufnehmen. Man nennt sie daher **Nestflüchter**. Beispiele hierfür sind die Strauße (*Struthio camelus*), Hühnervögel wie das Haushuhn (*Gallus gallus*) und Truthühner (Meleagrididae) sowie Huftiere wie Zebbras, Rinder und Hirsche.

Der Umfang der **Brutpflege** ist von Art zu Art sehr unterschiedlich. Einige Fischarten wie der Kabeljau (*Gadus morhua*) legen Millionen Eier, die frei im Meerwasser treiben. Andere Fische wie die Buntbarsche (Cichlidae) betreiben Brutpflege von der Eiablage an. Sie bewachen die Brut in Nischen oder in selbst gebauten Nestern. Die Weibchen brüten dann die Eier in ihrem Maul aus, in dem die schwimmfähigen Jungfische in ihrer ersten Lebensphase sogar Schutz suchen. Bei Amphibien findet sich Brutpflege überwiegend bei tropischen Kröten (zum Beispiel *Dendrobates histrionicus*) und Fröschen (zum Beispiel bei der südamerikanischen Wabenkröte *Pipa americana*) sowie bei einigen Salamanderarten. Eine Ausnahme bei den Reptilien bilden die Krokodile. Sie bewachen ihr Gelege und schützen die geschlüpften Jungtiere über eine beträchtliche Zeitspanne. Auch bei Invertebraten zeigen sich höchst unterschiedliche elterliche Aktivi-

täten. Tintenfische (Cephalopoda), Krebstiere (Crustacea) wie Hummer (*Homarus*), Flusskrebse (Astacidae), Krabben (Brachyura) und einige Flohkrebse (Amphipoda) sowie einige Tausendfüßer (Myriapoda) bewachen und verteidigen ihre Gelege. Bei Invertebraten ist die Brutpflege bei sozialen Insekten am besten entwickelt, so bei Bienen, Wespen, Ameisen (Hymenoptera) sowie Termiten (Isoptera). Hier wird eine komplette Brutfürsorge beziehungsweise Brutpflege erbracht: Ernährung, Verteidigung, Wärmen und Kühlen bis hin zur Beseitigung der Exkremente. Unter *Brutfürsorge* versteht man alle Aktivitäten der Eltern-tiere, die ihren Nachkommen zugute kommen und die mit der Eiablage oder der Geburt abgeschlossen sind. *Brutpflege* hingegen umfasst alle Tätigkeiten danach.

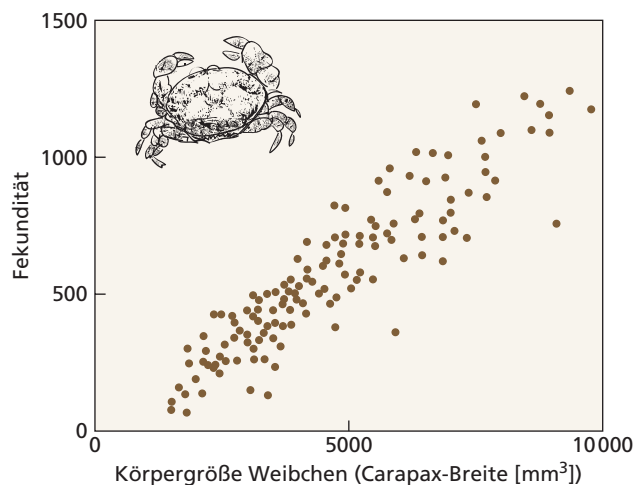
Die Anzahl der Nachkommen hängt vom Alter und der Körpergröße ab 8.9

Bei vielen Arten hängt die Anzahl der Nachkommen (*Fekundität*) vom Alter und von der Wuchshöhe einer Pflanze oder dem Alter und der Körpergröße eines Weibchens ab. Viele Pflanzenarten können immer weiter wachsen und zeigen ein **unbegrenzt**es Wachstum (wenn auch meist mit immer langsamerer Geschwindigkeit). Auch eine Reihe ektothermer Tiere (Fische, Reptilien, Amphibien und Wirbellose) hören im Gegensatz zu Vögeln, Säugetieren, Insekten und Spinnen

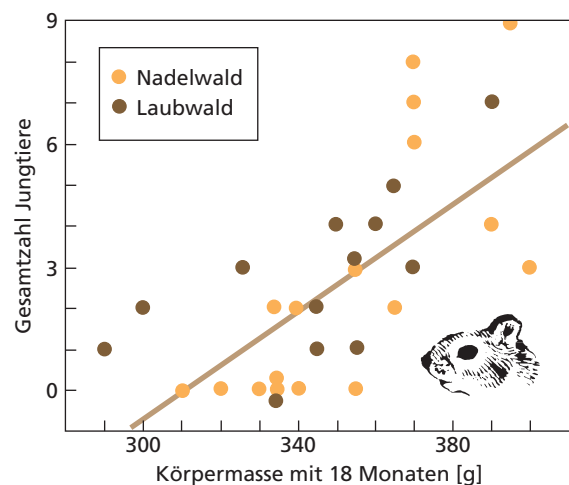
bei Erreichen des Adultstadiums mit dem Wachsen nicht auf.

Mehrjährige Pflanzenarten kommen erst zur Blüte, wenn sie eine gewisse Größe (und Blattfläche) entwickelt haben, die ihnen eine ausreichende Samenproduktion beziehungsweise einen bestimmten Fruchtansatz möglich macht. Auch viele zweijährige (bienn) Pflanzenarten, die an nährstoffarmen Standorten vorkommen, blühen erst im zweiten Jahr, wenn ihr Spross und ihre Blätter ausreichend entwickelt sind. Bei einjährigen (annuellen) Pflanzenarten besteht hingegen kein Zusammenhang zwischen der Größe einer Pflanze und dem Energieaufwand zur Samenproduktion. Dadurch führen unterschiedliche Größen bei einjährigen Pflanzenarten zu Unterschieden in der Anzahl der Samen. Kleine Pflanzen produzieren weniger Samen, auch wenn die Pflanzen den gleichen Prozentsatz ihrer Energie darauf verwenden wie größere.

Ein ähnlicher Zusammenhang besteht bei bestimmten poikilothermen Tierarten. Die Fekundität von Fischweibchen steigt mit ihrer Körpergröße und diese wiederum mit ihrem Alter. Da eine frühe Fekundität sowohl das Wachstum als auch den späteren Reproduktionserfolg einschränkt, haben Fische dann einen Selektionsvorteil, wenn sie ihre Geschlechtsreife verzögern, bis sie größer geworden sind. Die Fadenflossige Aelse (*Dorosoma cepedianum*), die zu den Heringen (Clupeidae) gehört, ist mit zwei Jahren geschlechtsreif und legt in diesem Alter durchschnittlich 59.000 Eier. Tiere, die ihre Geschlechtsreife um



(a)



(b)

Abbildung 8.14: Faktoren des Reproduktionserfolges. (a) Die jährliche Nachkommenschaft (Fekundität) weiblicher Krabben (*Heterozius rotundifrons*, beheimatet in Neuseeland) steigt mit der Körpergröße des Weibchens, gemessen an der Carapax-Breite (nach Jones, 1978). (b) Der gesamte Reproduktionserfolg (Nachkommenschaft während der gesamten Lebenszeit) beim Europäischen Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*) korreliert mit der Körpermasse während des ersten Winters als erwachsenes Tier (nach Wauters und Dhondt, 1989).

ein Jahr verzögern, legten dagegen etwa 379.000 Eier. Bei *Dorosoma cepedianum* werden nur 15 Prozent der Tiere mit zwei Jahren geschlechtsreif, 80 Prozent dagegen erst mit drei Jahren. Die Anzahl der Eier, die das Weibchen einer Unechten Karettschildkröte (*Caretta caretta*) produzieren und legen kann, wird durch ihre Körpergröße bestimmt. Ein ähnlicher Zusammenhang zwischen Körpergröße und der Anzahl der Eier besteht auch bei der Krabbenart *Heterozius rotundifrons* (Belliidae) in den Küstengewässern vor Neuseeland (► Abbildung 8.14a).

Auch bei einigen endothermen Tierarten besteht eine Korrelation zwischen Körpermasse und Fekundität. Schwerere Weibchen vermehren sich erfolgreicher und ihre Nachkommen überleben in größerer Zahl. So korreliert die Masse von 18 Monate alten Eichhörnchenweibchen (*Sciurus vulgaris*) in belgischen Wäldern positiv mit der Anzahl ihrer Nachkommen während ihrer gesamten Lebenszeit (► Abbildung 8.14b). Von den unter 300 g wiegenden Eichhörnchen vermehrten sich nur wenige.

Die Nahrungsverfügbarkeit beeinflusst die Anzahl der Nachkommen **8.10**

Die Nachkommenzahl spiegelt auch die Nahrungsverfügbarkeit eines Gebietes wider. Bei Arten mit unbegrenztem Wachstum kann sich die Versorgung mit Nahrung direkt auf die Körpergröße und damit auch auf den Reproduktionserfolg auswirken.

In Lebensräumen mit sehr großen Schwankungen in der Nahrungsversorgung können zeitweise mehr Nachkommen zur Welt kommen als letztendlich ernährt werden können. In einer solchen Situation kann es erforderlich sein, die Anzahl der Nachkommen zu verringern. Eine Möglichkeit ist das bei vielen Vogelarten verbreitete asynchrone Schlüpfen sowie der so genannte **Kainismus**.

Schlüpfen die Küken asynchron, das heißt mit einem Abstand von mehreren Tagen, können die älteren Geschwister bereits kräftiger um das Futter betteln und sich gegen jüngere durchsetzen. Dadurch bringen sie die Elterntiere dazu, die Rufe des jüngeren, kleineren Kükens zu ignorieren, das dadurch verhungert. So beginnt das Purpurgrackel-Weibchen (*Quiscalus quiscula*), eine in Südkanada bis östlich der Rocky Mountains verbreitete Art der Familie der Stärlinge

(Icteridae), bereits mit dem Brüten, bevor das aus fünf Eiern bestehende Gelege vollständig ist. Die zuletzt gelegten Eier sind schwerer und die daraus geschlüpften Küken wachsen sehr schnell. Bei Futtermangel werden diese Nachkömmlinge jedoch nicht gefüttert und verhungern, weil die älteren, schon größeren Geschwister kräftiger betteln und allein ernährt werden. Asynchrones Schlüpfen bevorzugt demnach die älteren Küken und sorgt dafür, dass auch unter schwierigen Bedingungen zumindest ein Teil der Brut überlebt.

In anderen Fällen werden schwächere Geschwister von älteren oder stärkeren getötet. Dieser so genannte „Kainismus“ ist bei einer ganzen Reihe von Vogelarten die Regel, darunter insbesondere bei Greifvögeln (zum Beispiel beim Schreiadler *Aquila pomarina*, Schelladler *Aquila clanga*, Kaffernadler *Aquila verreauxii*), ferner bei Reihern (Ardeidae), Tölpeln (Sulidae) und Raubmöwen (Stercorariidae). Das Weibchen legt normalerweise zwei Eier, möglicherweise zur Sicherung der Nachkommenschaft bei einer fehlgeschlagenen Befruchtung. Das jüngere oder das schwächere Küken wird dann von dem größeren schnellstmöglich getötet, so dass ihm dann daraufhin die ungeteilte Aufmerksamkeit seiner Eltern zukommt (► Abbildung 8.15). Nicht nur bei Vögeln ist ein solches Verhalten zu beobachten. Bestimmte parasitische Wespen (Schlupfwespen, Ichneumonidae) legen zwei oder mehr Eier in ein Beuteinsekt und die schlüpfenden Wespenlarven bekämpfen sich dann gegenseitig, bis nur noch eine überlebt.



Abbildung 8.15: Beispiel für Kainismus beim Maskentölpel (*Sula dactylatra*). Das größere der beiden Jungtiere tötet das kleinere. Die Eltern greifen dabei nicht ein.

Der Reproduktionsaufwand kann von der geographischen Breite abhängen

8.11

Vogelarten der gemäßigten Breiten haben größere Gelege als tropische Arten (► Abbildung 8.16) und Säugetierarten der höheren Breiten haben größere Würfe als solche in Äquatornähe. Ähnlich sieht es bei Eidechsen aus. Arten in niedrigen Breiten haben kleinere Gelege, reproduzieren sich in jüngerem Alter und werden auch nicht so alt wie Arten, die weiter nördlich beziehungsweise südlich vorkommen.

Auch bei Insekten wie der Milchkrautwanze (*Onco-peltus fasciatus*) korreliert der Reproduktionsaufwand mit dem Breitengrad. Bei den Individuen der gemäßigten Breiten und der Tropen sind die Dauer des Eistadiums bis zum Schlüpfen, die Schlupf- und Entwicklungsrate sowie der Zeitpunkt der Geschlechtsreife gleich. Dennoch legen die Wanzen der gemäßigten Breiten öfter und damit mehr Eier. Die Anzahl der Eier pro Gelege beträgt bei den tropischen Arten nur etwa 60 Prozent von denen in kühleren Breiten.

Auch bei Pflanzenarten lässt sich ein typisches Muster je nach geographischer Breite feststellen. So existieren beispielsweise in Nord- und Mittelamerika drei Rohrkolbenarten, wobei die ersten beiden auch in der Paläarktis vorkommen. Der Breitblättrige Rohrkolben (*Typha latifolia*) wächst in den verschiedensten Klimazonen vom Polarkreis bis zum Äquator. Der Schmalblättrige Rohrkolben (*T. angustifolia*) ist holarktisch verbreitet, die Rohrkolbenart *T. domingensis*, die in Chile vorkommt, beschränkt sich auf die äquatornahen Bereiche. Bei diesen drei Arten hängt die vegetative Vermehrung vom Klima ab. *T. angustifolia* und die nördlichen Populationen von *T. latifolia* beginnen früher und schneller mit ihrem Wachstum als *T. domingensis* und bringen eine größere Zahl Rhizome hervor. Die südlicheren Populationen weisen eine geringere Rhizombildung auf, diese sind dafür jedoch länger.

Welches sind die Gründe für eine solche **geographische Variation**? David Lack, ein englischer Ornithologe, formulierte die Hypothese, dass sich die Gelegegröße bei Vogelarten an die maximale Kükenzahl angepasst hätte, die die Eltern auch ernähren können. Damit wäre die Gelegegröße eine Anpassung an die Nahrungsverfügbarkeit einer bestimmten Region. Ar-

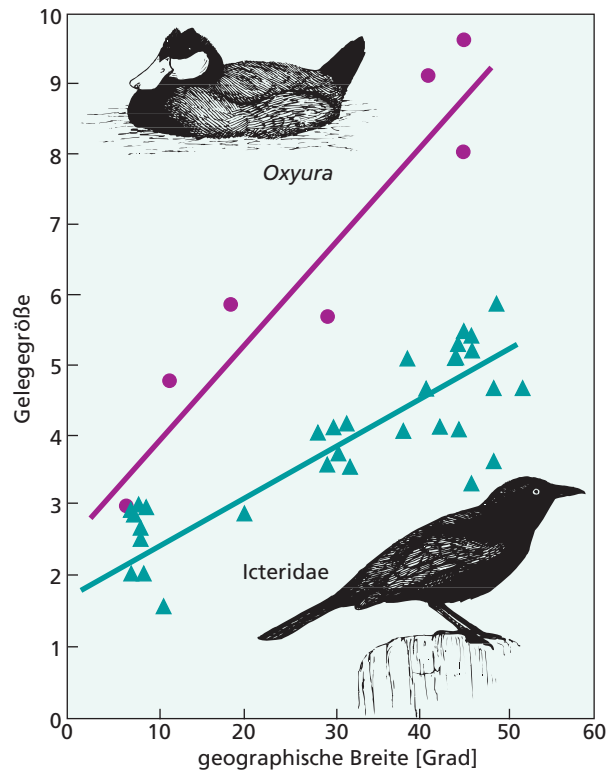


Abbildung 8.16: Beziehung zwischen Gelegegröße und dem Vorkommen nach geographischer Breite bei verschiedenen Vogelarten. Dargestellt sind Vertreter der nord- und südamerikanischen Stärlinge (Icteridae) sowie solche der weltweit verbreiteten Gattung *Oxyura* (Ruderenten) (nach Cody, 1966).

ten der gemäßigten Klimazonen hätten nach Lacks Ansicht deshalb größere Gelege, da die längere Tagesdauer im Frühjahr mehr Zeit für die Nahrungssuche zulässt und dadurch größere Bruten versorgt werden können. In den Tropen, wo jeder Tag etwa 12 Stunden dauert, ist die Zeit zur Nahrungssuche daher eingeschränkt.

Martin Cody von der University of California in Los Angeles modifizierte Lacks Hypothese: Die Gelegegröße ist das Resultat einer unterschiedlichen Ressourcenzuweisung: für die Eibildung, zur Flucht vor Raubtieren sowie zur Verbesserung der Konkurrenzsituation. In den gemäßigten Breiten können periodische lokale Klimakatastrophen (ein sehr harter Winter oder eine Sommerdürre) eine Population unterhalb der aufgrund der Ressourcenlage eigentlich möglichen Bestandsgröße halten. Darauf reagierten die Tiere mit größeren Gelegen und einer Vergrößerung ihrer Population. In den Tropen bestünde nach dieser Hypothese bei einem mehr oder weniger vorhersagbaren Klima und einer größeren Überlebenschance damit keine Notwendigkeit für einen Überschuss an Jungtieren.



QUANTITATIVE ÖKOLOGIE

■ Ökologische Kompromisslösungen interpretieren

Bei vielen der in diesem Kapitel erwähnten ökologischen Strategien haben Organismen Kompromisslösungen (englisch **trade-offs**) zur Anpassung an die jeweiligen Umweltsituationen entwickelt. Zu einer Beurteilung solcher Lösungen gehört die Analyse der damit verbundenen Vor- und Nachteile.

Eine der in Abschnitt 8.6 vorgestellten Kompromisslösungen betraf den Zusammenhang zwischen Anzahl und Körpergröße der Nachkommen. ► Abbildung 1, die der Abbildung 8.13 ähnelt, zeigt die Beziehung zwischen Samengröße und Samenzahl pro Pflanze. Die bei jeder untersuchten Pflanze zugewiesenen Ressourcen (Solarstrahlung, Nährstoffe) wird als gleich angenommen. Es zeigt sich, dass mit zunehmender Samengröße die Anzahl der produzierten Samen abnimmt.

Allein auf Grundlage dieser Informationen erschiene es die allgemein beste Strategie zur Maximierung des Re-

produktionserfolges zu sein, möglichst kleine Samen hervorzubringen und dadurch die Zahl der Nachkommenschaft zu vergrößern. Dennoch müssen aber auch noch andere mögliche Vorteile in Betracht gezogen werden, die mit der Samengröße in Verbindung stehen. Man kann zeigen, dass die Energie- und Nährstoffreserven, die in einem größeren Samen enthalten sind, die Wahrscheinlichkeit eines erfolgreichen Auskeimens erhöhen, insbesondere unter ungünstigeren Standortbedingungen. ► Abbildung 2 zeigt den allgemeinen Zusammenhang zwischen der Samengröße und dem Überleben von Keimlingen unter zwei verschiedenen Umweltbedingungen (trocken und feucht). In beiden Umweltsituationen steigt die Überlebensrate mit der Samengröße. An trockenen Standorten ist dieser Effekt jedoch besonders ausgeprägt: Kleine Samen haben dort kaum eine Chance.

Durch Multiplikation der Anzahl der produzierten Sa-

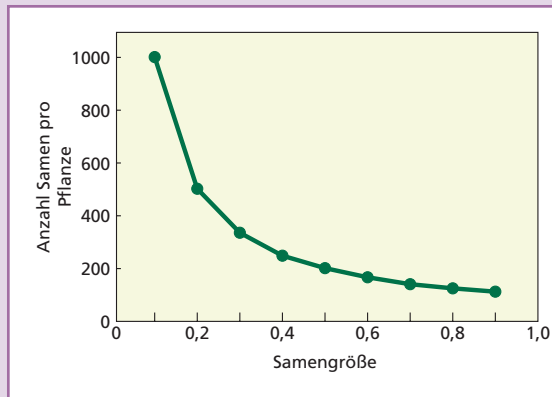


Abbildung 1: Beziehung zwischen Samengröße und Samenzahl.

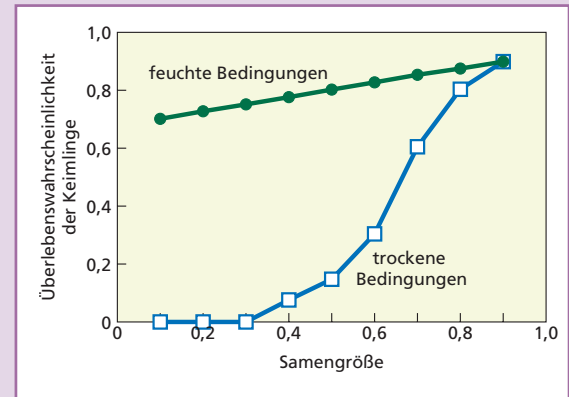


Abbildung 2: Beziehung zwischen Samengröße und Überlebenswahrscheinlichkeit der Keimlinge.

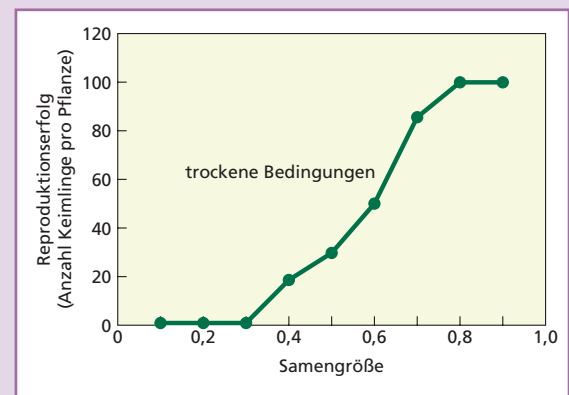
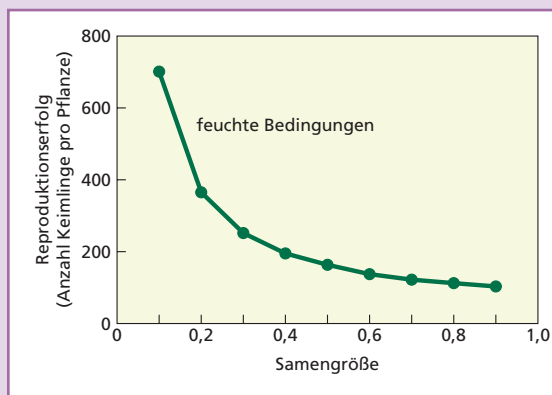


Abbildung 3: Reproduktionserfolg unter feuchten und trockenen Umweltbedingungen.

men mit der Überlebenswahrscheinlichkeit können wir nun den zu erwartenden Reproduktionserfolg (die Zahl der überlebenden Nachkommen pro Pflanze) für Pflanzen mit einer bestimmten Samengröße unter trockenen und feuchten Umweltbedingungen berechnen (► Abbildung 3).

In einer feuchten Umwelt, wo alle Samengrößen vergleichbare Überlebenschancen haben, führt eine Strategie, möglichst viele und kleine Samen zu produzieren, zum größten Reproduktionserfolg. An trockenen Standorten hingegen ist es aufgrund der höheren Überlebenswahrscheinlichkeit erfolgversprechender, große Samen hervorzubringen, auch wenn es insgesamt weniger sind.

Eine Interpretation solcher ökologischen Kompromisslösungen erfordert ein Abwägen von Vor- und Nachteilen innerhalb der vorhandenen biotischen und abiotischen Umweltfaktorenkonstellation, der ein Organismus ausgesetzt ist. Verändern sich die Umweltbedingungen, so können sich auch Vor- und Nachteile verschieben. Eine optimale Lösung, die für alle Umweltsituationen Gültig-

keit hat, gibt es nicht. Dies zeigt bereits die Vielfalt von Lebenserscheinungen insgesamt.

1 In dem oben angeführten Beispiel sollte die natürliche Selektion bei feuchten Umweltbedingungen Pflanzen mit kleineren Samen und an trockenen Standorten Pflanzen mit größeren Samen bevorzugen. Damit sollte sich auch die mittlere Samengröße von Pflanzen dieser beiden Typen unterscheiden. Welche mittlere Samengröße könnte man in einer Umwelt erwarten, in der in den meisten Jahren viel Niederschlag fällt, wo es aber auch immer wieder zu Dürreperioden kommt?

2 Die Samen von schattentoleranten Pflanzenarten sind in der Regel größer als die von schattenintoleranten. Inwiefern könnte sich darin auch eine ökologische Anpassungsstrategie im Hinblick auf eine erfolgreiche Reproduktion an sonnigen beziehungsweise schattigen Standorten widerspiegeln? (Zum Stichwort „Schattentoleranz“ siehe Abschnitt 6.9.)

Einer dritten Hypothese von N. Philip Ashmole von der schottischen Universität Edinburgh zufolge ist die Gelegegröße direkt von jahreszeitlichen Ressourcenschwankungen abhängig, insbesondere von der Nahrungssituation. Die Individuendichte wird nach seiner Hypothese in erster Linie durch die Sterberate im Winter reguliert, wenn nur wenig Nahrung vorhanden ist. Eine größere Mortalität im Winter würde für die Überlebenden mehr Nahrung in der Brutsaison bedeuten. Dieser Nahrungsüberfluss schlägt sich dann auch in größeren Gelegen nieder. Damit wären die geographische Variation der Gelegegröße und die Größe der brütenden Population umgekehrt proportional zur Nahrungsversorgung im Winter. Obwohl die Reproduktionsraten in höheren Breiten scheinbar größer sind, ist doch die Zahl der Arten, für die Daten derzeit vorliegen, noch zu klein, um zwei der drei Hypothesen zu falsifizieren. In diesem Bereich ist der Forschungsbedarf noch zu groß.

Die Habitatwahl beeinflusst den Reproduktionserfolg

8.12

Der Reproduktionserfolg hängt wesentlich von der **Habitatwahl** ab. Die Besiedlung eines nicht optimalen Lebensraumes kann die Reproduktion gefährden. Doch wie sind Organismen in der Lage, die Qualität dieses

so bedeutenden Faktors zu bestimmen? Nach welchen Faktoren wählen sie ihren Lebensraum aus? Solche Fragen beschäftigen die Ökologie schon seit vielen Jahren. Das Verständnis des Zusammenhanges zwischen Habitatwahl, Reproduktionserfolg und Populationsdynamik ist für viele Arten besonders aufgrund des Lebensraumverlustes infolge menschlichen Eingriffes in die Landschaft besonders wichtig geworden (siehe Kapitel 28).

Die Habitatwahl ist bei Vögeln gut untersucht, dies besonders bei Arten, die ihr Brutrevier verteidigen (siehe Abschnitt 10.10). Man kann solche Territorien charakterisieren, ihre Eigenschaften beschreiben und mit benachbarten Revieren vergleichen. Besonders wichtig ist es, Eigenschaften derjenigen Habitate, die von einzelnen Individuen ausgewählt wurden, mit denen zu vergleichen, die kein Interesse gefunden haben. Mit dieser Methode konnte bei einer Vielzahl von Untersuchungen zur Habitatwahl bei Vögeln gezeigt werden, dass eine enge Korrelation zwischen Habitatwahl und bestimmten Merkmalen der **Vegetationsstruktur** besteht. Die Untersuchungen legen nahe, dass die Habitatwahl ein mehrstufiger Prozess ist. In einem ersten Schritt prüfen Vögel die allgemeinen Merkmale einer Landschaft – zum Beispiel das Vorkommen von Seen, Teichen, Wasserläufen, Feuchtgebieten – sowie Grobmerkmale der Vegetation: Grünland, Gebüsche sowie die Waldtypen und ihre Ausdehnung. Ist ein größeres Gebiet auf diese Art und

Weise erfasst, analysieren die Vögel das Gebiet detaillierter, zum Beispiel in Hinblick auf den strukturellen Aufbau der Vegetation, insbesondere das Fehlen oder Vorhandensein verschiedener horizontaler und vertikaler Schichten wie eine Strauchschicht, kleinere Bäume, eine höhere Kronenschicht und eine mosaikartige Verteilung einzelner Vegetationsstrukturen (► Abbildung 8.17).

Zusätzlich zur Vegetationsstruktur können auch einzelne Pflanzenarten von Bedeutung sein. So liefern einzelne Pflanzenarten die bevorzugte Nahrung, etwa Samen oder Früchte. Auch können das Vorkommen und die Menge bestimmter Insektenarten die Habitatwahl insektivorer Vogelarten bestimmen.

Die spezifischen Vegetationseigenschaften, die einen Lebensraum für eine Art geeignet machen, können im Zusammenhang mit einer Reihe von spezifischen Bedürfnissen, wie Ernährung, Schutz und Brutplätze, stehen. Das Fehlen von exponierten Singwarten hält manche Vogelarten von der Besiedlung eines ansonsten geeigneten Habitats ab. Eine weitere Voraussetzung für die Habitatwahl sind adäquate Nistplätze. Auch müssen für die Adult- und Jungtiere genügend Schutzmöglichkeiten vor Feinden und ungünstigen Witterungsbedingungen vorhanden sein. Höhlenbrüter brauchen Totholz oder Substrate, in denen sie ihre Höhlen anlegen können. Wo solche Möglichkeiten fehlen, kann man durch das Aufstellen von geeigneten Nistkästen Vogelpopulationen, aber auch solche von Eichhörnchen, um ein Vielfaches vergrößern.

Eine Habitatwahl findet sich auch bei einer Vielzahl anderer Wirbeltiergruppen, zum Beispiel bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Säugetieren. Strumpfband-

nattern (*Thamnophis elegans*) kommen zum Beispiel in den Uferregionen des „Eagle Lake“ im Großen Becken Nordost-Kaliforniens vor, ein Gebiet, das durch den „sagebrush“, einen Zwergstrauch (*Artemisia tridentata*), und durch die Gelbkiefer (*Pinus ponderosa*) charakterisiert ist. Die Schlangen suchen mittlere Gesteinsblöcke aus (Durchmesser 20 bis 30 cm), haben aber auch die Wahl kleinerer und größerer Blöcke, um sich darunter zurückzuziehen. Unter kleineren Gesteinsblöcken würde sich eine tödliche Hitze entwickeln und unter den größeren wäre nicht genügend Wärme vorhanden, damit die Tiere ihre Vorzugstemperatur erreichen können (T_v , siehe Abschnitt 7.8). Unter Steinen der richtigen Größe erreichen die Schlangen ihre bevorzugte Körpertemperatur und können sie lange halten. Auch Insekten reagieren auf spezifische Habitateigenschaften. Die gallbildende Blasenlaus *Pemphigus*, die zur Familie der Blattläuse gehört, ist ein Parasit an der Schmalblättrigen Pappel (*Populus angustifolia*). Die Blasenläuse wählen die breitesten Blätter aus und verschmähen die kleineren. Darüber hinaus nutzen sie auch die für sie besten Stellen auf den Blättern. Durch die Wahl dieses ganz speziellen Mikrohabitats, das die bestmögliche Nahrungsqualität bietet, steigern sie ihre individuelle Fitness.

Doch auch wenn ein Habitat Hinweise auf seine gute Eignung besitzt, wird es noch lange nicht zwangsläufig gewählt. Auch die Anwesenheit oder das Fehlen von Individuen derselben Art kann dazu führen, dass ein bestimmter Lebensraum ausgewählt oder gemieden wird. Bei sozialen oder Kolonien bildenden Arten wie die Silbermöwe (*Larus argentatus*) wird ein Habitat nur dann aufgesucht, wenn sich dort bereits eigene

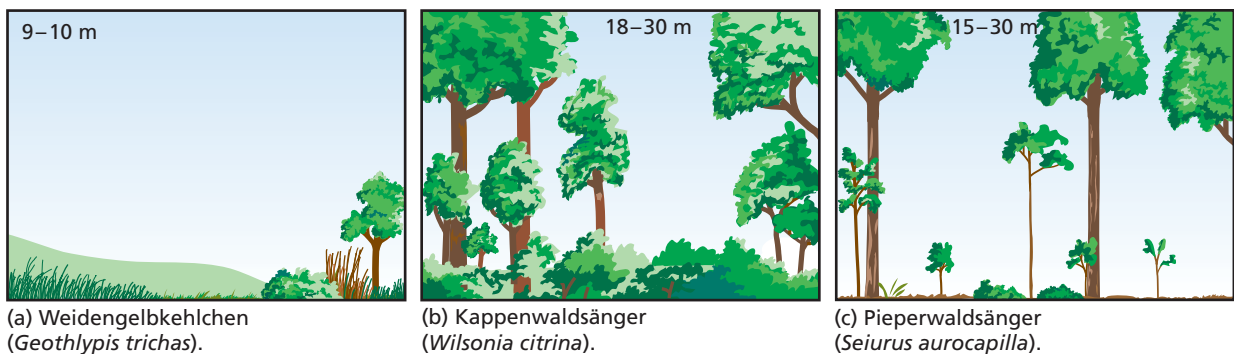


Abbildung 8.17: Typische Vegetationsstruktur der Lebensräume dreier neotropischer Walsänger. (a) Das Weidengelbkehlchen (*Geothlypis trichas*) ist ein Bodenbrüter und besiedelt krautige Waldsäume und Strauchmäntel an Waldrändern, Flussuferhabitate, sumpfige, mit einzelnen Sträuchern bestandene Lebensräume, gestrüppreiche Felder, ja sogar Mangroven. (b) Der Kappenwalsänger (*Wilsonia citrina*), ein Vogel des Unterwuchses von Laubhochwäldern und kleiner Lichtungen. (c) Pieperwalsänger (*Seiurus aurocapilla*), ein Bewohner von lichten Laub- und Mischwäldern, wo er am Boden nach Nahrung sucht. Die Meterangaben beziehen sich auf die Vegetationshöhe (nach James, 1971).

Artgenossen aufhalten. Die Anwesenheit von Feinden oder Störungen durch den Menschen können dagegen dazu führen, dass eine Art ein ansonsten geeignetes Habitat nicht besiedelt (siehe Abschnitt 14.8).

Die meisten Arten zeigen eine gewisse Flexibilität in der Habitatwahl, denn sonst würden ihre Individuen einen in unseren Augen weniger geeigneten oder gar anderen Lebensraum überhaupt nicht besiedeln. Oft werden einzelne Individuen sogar dazu gezwungen, von ihrer eigentlichen Präferenz abzuweichen. Die verfügbaren Habitate haben hinsichtlich ihrer Qualität ein Spektrum von optimaler bis gerade noch annehmbarer Qualität. Wie die besten Plätze in einer Konzerthalle so sind auch die besten Habitate rasch besetzt. Für die zu spät eintreffenden Individuen oder solche mit nur geringerer Konkurrenzkraft bleiben nur noch die schlechteren Habitate übrig, wo ihre Chancen auf eine erfolgreiche Reproduktion deutlich geringer sind.

Gibt es auch bei Pflanzenarten eine Habitatwahl und wenn ja, wie sieht diese aus? Pflanzen sind durch ihre Lebensweise an einen Ort gebunden. Dennoch gedeihen auch sie an bestimmten Standorten besser oder schlechter, je nachdem wie diese durch bestimmte Umweltfaktoren wie Licht, Feuchtigkeit, Nährstoffe und Herbivorendruck charakterisiert sind. Die einzige Möglichkeit für Pflanzenarten, sich einen Standort zu erschließen, besteht in der Entwicklung bestimmter Ausbreitungsstrategien über ihre **Diasporen**. Unter einer Diaspore versteht man eine spezifische funktionelle Ausbreitungseinheit. *Generative Diasporen* sind Sporen, Samen Früchte, Fruchtstände, ja sogar ganze samentragende Pflanzenteile. Zu den *vegetativen Diasporen* gehören unter anderem Zwiebeln, Spross- und Ausläuferknollen, Rhizomteile, Adventivknospen. Über solche Ausbreitungsmechanismen lässt sich die Wahrscheinlichkeit erhöhen, dass Diasporen Habitate erreichen, die die Etablierung von Keimlingen begünstigen und auch gute Überlebensbedingungen für das jeweilige Pflanzenindividuum bieten. Eine Ausbreitung kann bei Pflanzen unter anderem durch den Wind (*Anemochorie*), das Wasser (*Hydrochorie*) oder über Tiere (*Zoochorie*) erfolgen, was sehr oft vom Zufall abhängt.

Ökologische Strategien werden durch Umweltbedingungen beeinflusst **8.13**

Ökologische Strategien lassen sich in *Reproduktions-, Lebenszyklus- und Überlebensstrategien* gliedern. Sie alle sind das Ergebnis evolutiver Prozesse. Diese Strategien stellen Anpassungen an die vorherrschenden Umweltbedingungen dar, die unter den Prozessen der natürlichen Selektion im Laufe der Stammesgeschichte einer Art entwickelt wurden (siehe den Kasten *Ökologie und Mensch* auf Seite 240). Wenn dies tatsächlich der Fall ist, dann sollten Arten, die die gleichen Habitate besiedeln und demselben Selektionsdruck ausgeliefert waren und heute noch sind, auch Ähnlichkeiten in den Reproduktions- und Lebenszyklusstrategien besitzen. Es stellt sich die Frage, ob diese Strategien gemeinsame Muster zeigen, die sich mit den Lebensräumen, in denen einzelne Arten leben, in Beziehung bringen lassen?

Eine der Möglichkeiten, die Umwelt von Organismen zu charakterisieren beziehungsweise die Lebensräume von Arten zu gliedern, bezieht sich auf deren *zeitliche Stabilität*. Zwei gegensätzliche Habitattypen lassen sich voneinander unterscheiden: (1) stark veränderliche, zum Teil nur kurzzeitige Lebensräume oder solche mit einer großen, oft zufallsbedingten Dynamik und Variabilität der verschiedenen Umweltfaktoren und (2) relativ stabile, auf lange Zeit existierende Lebensräume mit einer großen Konstanz und Gleichmäßigkeit in der Umweltfaktorenkonstellation ohne große zufallsbedingte Schwankungen. Die Ökologen Robert Mac Arthur von der University of Pennsylvania und später Eric Pianka von der University of Texas nutzten diese unterschiedlichen Typen für ihr Konzept der *r-K-Strategie*.

Die Theorie der **r-K-Strategie** besagt, dass sich Arten, die sich an einen dieser beiden Lebensraumtypen mit ihrer spezifischen Umweltkonstellation anpassen mussten, auch in Hinblick auf ihre Reproduktions-, Lebenszyklus- und Überlebensstrategien (englisch **life history traits**) voneinander unterscheiden, etwa in Körpergröße, Fekundität, Lebensalter bei der ersten Reproduktion, Zahl der Reproduktionsergebnisse im Leben und Lebensdauer. Arten, die man als **r-Strategen** bezeichnet, sind allgemein kurzlebig. Sie haben eine hohe Reproduktionsrate auch bei einer niedrigen Individuendichte, eine schnelle Indivi-

dualentwicklung, eine geringe Körpergröße, eine große Nachkommenschaft (von denen aber nur wenige überleben) und keine Mechanismen der Brutpflege oder -fürsorge. Viele bewohnen instabile Umwelten mit unvorhersehbaren Umweltschwankungen, die unabhängig von der jeweiligen Individuendichte katastrophale Mortalitätsraten auslösen können. Bei Arten mit dieser Strategie sind die Umweltressourcen nur selten der die Individuendichte begrenzende Faktor. Sie nutzen Situationen, wo der Wettbewerb untereinander um Ressourcen keine Rolle spielt, da diese zunächst im Überfluss vorhanden sind. Einige *r*-Strategen können sich auch sehr weit ausbreiten, sind gute Kolonisatoren und reagieren schnell auf Störungen.

K-Strategen hingegen sind Arten mit stabilen Populationen und langlebigen Individuen, wo die innerartliche Konkurrenz eine große Rolle spielt. Sie haben eine geringere Reproduktionsrate bei niedrigerer Individuendichte, doch sie behalten diese Reproduktionsrate auch bei einer höheren Individuendichte bei. *K*-Strategen sind an die spezifischen abiotischen und biotischen Umweltbedingungen ihres Lebensraumes hochgradig angepasst. Sie vermehren sich erst in einem höheren Lebensalter und dies mehrmals. Sie weisen eine höhere Körpermasse und eine langsamere Individualentwicklung auf. *K*-Strategen produzieren nur wenige Samen, Eier oder Nachkommen. Die Eltern kümmern sich intensiv um ihren Nachwuchs. Bei Pflanzen werden bei den *K*-Strategen in den Samen Nährstoffe gespeichert, die dem Keimling gute Startbedingungen ermöglichen. Die Mortalität bei *K*-Strategen ist eher von der Individuendichte abhängig als

von den jeweiligen Umweltbedingungen. Sie sind Lebensraumspezialisten und nutzen die Ressourcen außerordentlich effizient. Ihre Populationen befinden sich an oder nahe der Kapazität, die durch das Ressourcenangebot begrenzt wird. Diese Eigenschaften sind oft gekoppelt mit einer geringen Ausbreitungsfähigkeit. Deshalb sind *K*-Strategen schlechte Kolonisatoren von neuen oder bisher nicht von derselben Art besiedelten Habitaten.

Die Bezeichnungen **r** und **K**, mit denen diese beiden gegensätzlichen Strategien benannt werden, beziehen sich auf Parameter, die das Populationswachstum beschreiben (siehe Kapitel 10). Dort ist *r* die Wachstumsrate (spezifische Zuwachsrate) und *K* die Kapazitätsgrenze („höchstmögliche Populationsgröße“). Für einen Vergleich von Arten, die hinsichtlich der Körpergröße ein sehr weites Spektrum umfassen, hat die *r*-*K*-Klassifikation einen nur begrenzten Wert. So würde das Phänomen, dass bei homoiothermen Organismen Körpermasse, Stoffwechselrate und Lebensdauer miteinander korrelieren (siehe Kapitel 7), schon allein dazu führen, dass man kleinere Arten durchweg als *r*-Strategen und größere Arten als *K*-Strategen einordnet, was so der Realität nicht entspricht. Daher ist eine Zuordnung zu *r*- und *K*-Strategen nur dann sinnvoll, wenn man möglichst nah verwandte oder gut vergleichbare Arten einander gegenüberstellt. Ein Beispiel für unterschiedliche Reproduktionsstrategien sind der Flecken-Querzahnmolch (*Ambystoma maculatum*) und der Rotrücken-Waldsalamander (*Plethodon cinereus*), die beide im östlichen Nordamerika vorkommen (► Abbildung 8.18).



Abbildung 8.18: Zwei Beispiele von Arten mit unterschiedlichen ökologischen Strategien aus dem östlichen Nordamerika. (a) Das Flecken-Querzahnmolch-Weibchen (*Ambystoma maculatum*) legt viele Eier ab, die es dann sich selbst überlässt. (b) Beim Rotrücken-Waldsalamander (*Plethodon cinereus*) legt das Weibchen nur wenige Eier ab, die es dann bewacht, bis die Jungen schlüpfen.

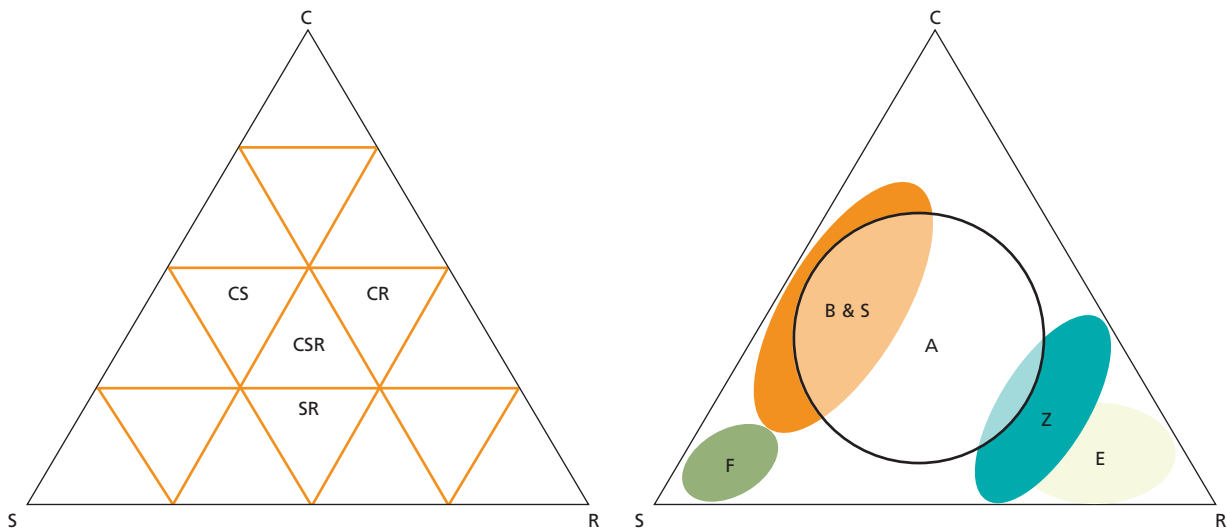


Abbildung 8.19: Das C-S-R-Modell. (a) Das Modell der ökologischen Strategien bei Pflanzen von J. P. Grime, beruhend auf drei Grundstrategien: C-Strategie (Konkurrenz durch andere Arten ist der entscheidende Faktor), S-Strategie (Toleranz eines oder mehrerer Stressfaktoren ist die wichtigste Einflussgröße), R-Strategie (häufige Störungen dominieren). Intermediäre Formen stellen Kombinationen dieser drei Grundstrategien dar (z. B. CS, CR, CSR oder SR). (b) Beispiele für die Anwendung des C-S-R-Modells für bestimmte Lebensformtypen: die meisten Baum- und Straucharten (B & S), Flechtenarten (F), zweijährige Pflanzenarten (Z), ausdauernde Pflanzenarten (A), einjährige Pflanzenarten (E) (nach Grime, 1977).

Der Flecken-Querzahnmolch, ein *r*-Strategie, hält sich vorwiegend in Laubwäldern unter liegenden toten Baumstämmen oder unter feuchten Laubhaufen auf, wo auch die bevorzugten Brutplätze (Tümpel, ephemere Gewässer) in unmittelbarer Nähe vorhanden sind. Im Februar wandern die Molche zu kleinen Tümpeln, um sich fortzupflanzen. Nach der Paarung legt das Weibchen einen Laichklumpen mit bis zu 250 Eiern ab, den es an Zweige heftet, die auf der Wasseroberfläche treiben. Nach der Paarung verlassen die Eltern das Wasser wieder, ohne sich weiter um die Gelege oder die Nachkommenschaft zu kümmern. Der Rotrückensalamander hingegen, der ähnliche Habitate in Mischwäldern bewohnt, ist ein *K*-Strategie. Weibchen dieser Art legen nur zwischen vier und zehn Eier in Vertiefungen von verrotteten größeren Ästen oder Baumstümpfen ab und bewachen das Gelege, bis die Jungen schlüpfen.

Ein ähnliches Modell wie das von Mac Arthur und Wilson wurde von dem Pflanzenökologen J. Phillip Grime aus dem englischen Sheffield für Pflanzenarten entwickelt. Grundlage bilden hier drei verschie-

dene mit den Buchstaben **C**, **S** und **R** bezeichnete ökologische Strategien (C-S-R-Klassifikation), mit denen sich Pflanzenarten an unterschiedliche Lebensräume anpassen können (► Abbildung 8.19). **C-Strategen** (*c*, *competitive*) bevorzugen Habitate mit vorhersagbaren Umweltbedingungen und umfangreichem Ressourcenangebot. Die Ressourcen werden in das Wachstum und zur Entwicklung einer hohen Konkurrenzüberlegenheit investiert. Lebensräume mit nur geringem Ressourcenangebot werden dagegen von stresstoleranten **S-Strategen** bevorzugt (*S*, *stress tolerance*). Pflanzenarten der **R-Strategie** (von „ruderal“, an häufige Störungen angepasst) besiedeln dynamische Lebensräume. Sie sind in der Regel kleinwüchsig und kurzlebig. Alle Ressourcen werden vorwiegend in die Reproduktion investiert, wobei die Samen für eine weite Ausbreitung und für die Besiedlung neuer Ruderalflächen besonders gut geeignet sind. Diese drei Strategien bilden die Koordinaten eines Klassifikationssystems, in dem auch intermediäre Strategien existieren, jeweils abhängig vom Grad der Ressourcenverfügbarkeit und der Störungshäufigkeit.

ÖKOLOGIE UND MENSCH

■ Der Lebenszyklus des Mais – die Geschichte einer kulturellen Selektion



Mais ist zusammen mit Weizen und Reis die weltweit wichtigste Nahrungspflanze und vielleicht überhaupt eine der bekanntesten Pflanzenarten der Erde. Die Gesamtproduktion erreicht fast 600 Millionen Tonnen pro Jahr; das sind etwa 100 kg pro Erdbewohner. Die Maispflanze, wie wir sie heute kennen, hat sich gegenüber ihrer Urform jedoch erheblich verändert. Durch gezielte Züchtung ist es darüber hinaus zu zahlreichen Veränderungen in ihrem Lebenszyklus gekommen – ein Prozess der vom Menschen gelenkten Evolution.

Mais ist eine alte Kulturpflanze, die aus Amerika stammt. Wie bei anderen aus Nord- und Südamerika stammenden Pflanzenarten (Bohnen, Kürbisse, Melonen, Kartoffeln, Tabak) übernahmen die aus Europa kommenden Siedler den Anbau von Mais von der dort einheimischen Bevölkerung. Diese wichtige Nutzpflanze „eroberte“ schnell die ganze Welt und veränderte die globale Landwirtschaft von Grund auf. Doch bereits die Maispflanzen, denen die ersten Kolonisten begegneten, hatten eine lange Geschichte der Züchtung hinter sich. Mais wurde vor etwa 7000 Jahren aus der Teosinte entwickelt, einem Wildgras Mittelamerikas (südliches Mexiko). **Teosinte** ist die Bezeichnung einer Gruppe großer mittelamerikanischer Süßgrasarten der Gattung *Zea*. Man kennt heute fünf Teosinte-Arten, darunter auch *Zea mays*, aus der der Mais gezüchtet wurde.

Die Fruchtstände der alten Teosinte-Arten unterscheiden sich deutlich von denen des heutigen Mais (► Abbildung 1). Sie bilden keine Kolben mit mehreren Körnerreihen wie es beim heutigen Mais der Fall ist, sondern an einer dünnen Ährenachse sitzen kleine dreieckige Körner in nur zwei Reihen.

Durch systematisches Sammeln und gezieltes Anpflanzen der am besten für die menschliche Ernährung



Abbildung 1: Mais. Bei der Kultivierung der Maispflanze verfolgte der Mensch über Jahrtausende eine gerichtete Selektion auf besonders große, dicke und körnerreiche Maiskolben. Die Kolben der Ausgangssippe Teosinte sind nur wenige Zentimeter lang, besitzen nur wenige Körnerreihen und auch kleinere Maiskörner im Gegensatz zu den heutigen weitergezüchteten Maissorten.

geeigneten Sorten gelang es bereits der dortigen Urbevölkerung, die ersten Maissorten mit Kolben zu züchten. Diese Kolben waren nur wenige Zentimeter lang und besaßen nur acht Körnerreihen. Durch gezielte Zuchtwahl nahmen Kolbenlänge und -größe im Lauf der Jahrtausende immer weiter zu und damit wuchs auch der Ernteertrag. Ein Hauptkriterium für die Auswahl der Zuchtpflanzen war die gesteigerte Akkumulation von Nährstoffen in die für den menschlichen Verzehr wichtigen Maiskörner. Durch selektive Auswahl und Weiterzucht derjenigen Pflanzenindividuen, die ihren größten Ressourcenanteil in die Körnerproduktion investierten, veränderte der Mensch die Reproduktionsstrategie der Pflanze, um damit seine eigene Ernährungslage zu verbessern. Eine solche selektive Verschiebung in der Ressourcenzuteilung geht zu Lasten anderer Pflanzenbereiche und dabei besonders der Wurzeln. Die Pflanzen ursprünglicher Maissorten besitzen ein besser entwickeltes Wurzelsystem, um an ihren natürlichen Standorten mit den dort begrenzten Niederschlägen noch ausreichend Wasser aufnehmen zu können. Die durch Züchtung heute hochgradig veränderten Maissorten müssen hingegen in der Regel künstlich bewässert werden, denn sie vertragen längere Trockenperioden nicht mehr so gut. Um eine Bewässerung möglichst zu vermeiden, wurden spezielle Sorten für Regionen gezüchtet, wo der Boden im Hochsommer austrocknet. Diese Sorten wachsen und reifen schneller und entgehen so dem sommerlichen Trockenstress.

Die ursprünglichen Maissorten kommen heute immer noch in Mittelamerika vor, doch leider sind alle Teosinte-Arten mehr oder weniger stark vom Aussterben bedroht. Die mexikanische Regierung beschloss in den letzten Jahren Schutzmaßnahmen zur Erhaltung von Teosinte-Populationen. Gegenwärtig besteht auch ein beträchtliches wissenschaftliches Interesse an der Erhaltung von Wildformen und an ihrem Einsatz bei der Entwicklung von neuen Nutzpflanzenarten. Teosinte-Arten zeigen eine hohe Insektenresistenz und sind darüber hinaus mehrjährig. Solche wichtigen Merkmale können an hochgradig kultivierte Maislinien weitergegeben werden.

- 1 Fallen Ihnen weitere Beispiele ein, wo die Reproduktions- und Entwicklungsstrategie einer Tier- oder Pflanzenart für menschliche Zwecke gezielt manipuliert wurde? Um welche Eigenschaften handelt es sich dabei?
- 2 Sind auch die Reproduktions- und Lebenszyklusstrategien des Menschen durch die Errungenschaften der Technik oder der modernen Kultur verändert worden? Denken Sie dabei an Überlebensstrategien im weitesten Sinn, einschließlich bestimmter Verhaltensweisen und kultureller Gegebenheiten, die das Lebenszyklusmuster von Wachstum, Entwicklung und Reproduktion beeinflusst haben.

Z U S A M M E N F A S S U N G

Geschlechtliche und ungeschlechtliche Vermehrung (8.1)

Die individuelle Fitness wird daran gemessen, wie viele Nachkommen ein Organismus erzeugt, die sich selbst wieder erfolgreich reproduzieren. Individuen, die die meisten Nachkommen haben, weisen die größte individuelle Fitness auf. Eine Reproduktion kann geschlechtlich (generativ, sexuell) oder ungeschlechtlich (vegetativ, asexuell) erfolgen. Bei der ungeschlechtlichen Vermehrung entstehen Nachkommen, die mit dem Elternorganismus genetisch vollständig identisch sind (Klone). Bei der geschlechtlichen Reproduktion verbinden sich Ei- und Samenzelle zu einer Zygote. Durch sexuelle Fortpflanzung unterscheiden sich die Nachkommen voneinander und zeigen eine große genetische Variabilität.

Formen der sexuellen Fortpflanzung (8.2) Die sexuelle Fortpflanzung weist eine große Vielfalt von unterschiedlichen Möglichkeiten auf. Pflanzenarten mit jeweils nur staminate oder karpellate Blüten nennt man zweihäusig oder diözisch. Solche mit vollständigen Blüten (Stamina und Karpelle) bezeichnet man als monoklin. Es gibt auch Pflanzenarten, die an einer Pflanze gleichzeitig staminate und karpellate Blüten haben (einhäusig oder monözische Pflanze). Einen tierischen Organismus, der männliche und weibliche Geschlechtsorgane besitzt, bezeichnet man als Hermaphroditen (Zwitter). Es gibt zahlreiche Beispiele für Organismen, die im Laufe ihres Lebens ihr Geschlecht verändern.

Paarungssysteme (8.3) Es gibt zwei Grundtypen von Paarungssystemen: Monogamie und Polygamie. Bei der Polygynie hat ein Männchen mehrere Weibchen. Bei der Polyandrie hat ein Weibchen mehrere Männchen. Im Gegensatz zur Monogamie besteht bei der Polygamie eine höhere Paarungskonkurrenz.

Partnerwahl (8.4) Die Auswahl eines geeigneten Paarungspartners ist für ein Individuum entscheidend, wenn es seinen genetischen Beitrag an die nächste Generation gesichert weitergeben möchte. In der Regel konkurrieren die Männchen untereinander um eine Paarung mit einem Weibchen, doch die Auswahl treffen die Weibchen. Die sexuelle Selektion bevorzugt Eigenschaften, die den Paarungserfolg des Männchens erhöhen, selbst wenn diesem dadurch Nachteile entstehen und es zum Beispiel leichter Räubern zum Opfer fallen könnte. Weibchen sichern sich ihre individuelle Fitness, indem sie das Männchen mit der höchsten Fitness auswählen.

Partnerwahl und Ressourcen (8.5) Ein Weibchen kann seinen Partner auch nach dem Revier oder Lebensraum mit dem größten Ressourcenangebot auswählen. Je besser dieser Lebensraum, umso höher ist auch die individuelle Fitness des Weibchens.

Energieaufwand für die Reproduktion (8.6) Die Zeit und Energie, die die Eltern für die Reproduktion aufwenden, bezeichnet man als Reproduktionsaufwand.

Zeitpunkt der Reproduktion (8.7) Um eine möglichst hohe individuelle Fitness zu erlangen, müssen der Zeitpunkt der Reproduktion und ihre Anzahl gegeneinander abgewogen werden. Bei Semelparie investiert ein In-

dividuum seine maximale Energie in ein einziges Reproduktionsereignis. Bei Iteroparie erfolgen mehrmalige Reproduktionen, wobei dafür jeweils weniger Energie eingesetzt werden kann.

Anzahl und Körpergröße der Nachkommen (8.8)

Je mehr Nachkommen produziert werden, desto geringer fällt die Investition in einen einzelnen Nachkommen aus. Je größer die Anzahl der Nachkommen, umso größer ist auch die Wahrscheinlichkeit, dass einige davon überleben werden. Mit einer möglichst großen Nachkommen-schaft erhöht sich die individuelle Fitness der Eltern, während sich die der Nachkommen jedoch verringert. Organismen, die nur wenige Nachkommen hervorbringen, investieren in jeden davon wesentlich mehr. Solche Organismen erhöhen die Fitness der Jungen auf Kosten der Fitness der Eltern.

Alter und Körpergröße (8.9) Bei Pflanzen und bei poikilothermen Tierarten besteht eine direkte Korrelation zwischen Körpergröße und Reproduktionsrate. Je größer der Organismus, umso mehr Nachkommen können produziert werden. Bei homoio- und poikilothermen Tierarten haben Weibchen mit einer größeren Körpermasse mehr Nachkommen als solche mit einer geringeren.

Nahrungsangebot (8.10) Die Anzahl der Nachkommen hängt in der Regel von den verfügbaren Nahrungsressourcen ab. Bei Nahrungsmangel können die Eltern womöglich nicht alle Jungtiere ernähren. Bei manchen Arten töten kräftigere Jungtiere ihre schwächeren Geschwister.

Nachwuchs und geographische Breite (8.11) Im Allgemeinen steigt die Anzahl von Nachkommen pro Wurf beziehungsweise Gelege von den Tropen zu den Polen. Dies ist unter anderem eine Folge der Tageslänge, die die Dauer der Nahrungssuche beeinflusst, beziehungsweise eine Konsequenz des stabileren Klimas in den Tropen, wo ein Überleben der Nachkommen eher gesichert ist als in den nördlichen Breiten.

Habitatwahl (8.12) Der Reproduktionserfolg hängt in hohem Maße von der Habitatwahl ab. Die Habitatwahl ist zum Teil genetisch gesteuert. Die meisten Untersuchungen zur Habitatwahl liegen über Vogelarten vor, die Brutreviere errichten. Die Habitatwahl erfolgt in verschiedenen aufeinanderfolgenden Schritten. Zunächst spielen allgemeine Merkmale auf Landschaftsebene eine Rolle. Nach erfolgter Auswahl orientieren sich dann die einzelnen Tierindividuen an besonderen Struktureigenschaften der Vegetation oder des Lebensraumes.

Umwelteinflüsse (8.13) Organismen, die unter variablen, dynamischen oder unvorhersehbaren Umweltbedingungen leben, produzieren zahlreiche Nachkommen, um sicherzustellen, dass wenigstens einige davon überleben. Hohe Nachkommenzahlen sind typisch für einjährige Pflanzen, kurzlebige Säugetiere, Insekten und semelpare Arten. Langlebige Arten zeichnen sich hingegen durch geringe Nachkommenzahlen aus. Iteropare Arten müssen die Anzahl der Nachkommen an die jeweiligen Umweltbedingungen und an die vorhandene Ressourcenverfügbarkeit anpassen.

Z U S A M M E N F A S S U N G

Übungsfragen

- 1 Warum könnte eine generative Vermehrung in einer veränderlichen Umwelt von Vorteil sein?
- 2 Unterscheiden Sie zwischen einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen und zwischen monoklinen und diklinen Blüten.
- 3 Nennen Sie einige Vorteile von Hermaphroditismus.
- 4 Unterscheiden Sie zwischen Monogamie, Polygamie, Polygynie und Polyandrie.
- 5 Warum ist Monogamie bei Vögeln häufiger als bei Säugetieren?
- 6 Auf welche Art und Weise könnte die sexuelle Selektion bestimmte Eigenschaften, zum Beispiel im Farbkleid oder im Körperbau, in eine andere Richtung entwickeln, als dies bei der natürlichen Selektion der Fall wäre?
- 7 Vergleichen Sie den Mechanismus der intrasexuellen mit dem der intersexuellen Selektion.
- 8 Welche Kompromisslösung muss gefunden werden hinsichtlich der Anzahl der Nachkommen und der Brutpflege bei Tieren beziehungsweise der Anzahl der Nachkommen und der Samengröße bei Pflanzen?
- 9 Welche Bedingungen begünstigen Semelparie, welche Iteroparie?
- 10 Bei den für eine Reproduktion zur Verfügung stehenden Ressourcen muss ein Kompromiss zwischen der Anzahl und der Körpergröße der Nachkommen gefunden werden (► Abbildung 8.13). Unter welchen Umweltsituationen sind Pflanzenarten selektiv bevorteilt, die besonders viele kleine Samen hervorbringen anstelle von wenigen großen?
- 11 Was ist der Unterschied zwischen r-selektierten und K-selektierten Organismen? Mit welcher Strategie kommt ein Organismus in einer Umwelt mit unvorhersehbaren Bedingungen besser zurecht?

Literaturtipps

Alcock, J. (2006): *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. 8. Aufl., Sunderland, MA: Sinauer Associates. *Dieses wohl international am meisten be-*

achtete Lehrbuch der Verhaltensbiologie berücksichtigt besonders auch evolutionsbiologische Aspekte.

Eibl-Eibesfeld, I. (1999): *Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung*. 8. Aufl., München, Zürich: Piper. *Irenäus Eibl-Eibesfeld war enger Mitarbeiter von Konrad Lorenz, dem Mitbegründer der Verhaltensforschung. Dieses erfolgreiche Standardwerk zur Verhaltensforschung ist eine unerschöpfliche Quelle an Phänomenen, Beispielen und Gesetzmäßigkeiten aus dem Bereich der Ethologie. Von großer Bedeutung sind vor allem auch die humanethologischen Aspekte, die der Autor in die Verhaltensforschung eingebracht hat.*

Grime, J.P. (2006): *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. 2nd Ed. New York: John Wiley and Sons. *In diesem Buch eines Pflanzenökologen wird die Vielfalt der Überlebens- und Reproduktionsstrategien von Pflanzen in ihrer gesamten Bandbreite vorgestellt. Besonderen Wert legt der Autor darauf, wie diese evolutionären Anpassungen im ökosystemaren Kontext zu sehen sind.*

Kappeler, P. (2006): *Verhaltensbiologie*. Berlin, Heidelberg: Springer Verlag. *Dieses Werk liefert eine hervorragende Einführung in die Verhaltensbiologie und deckt auf kleinem Raum mit einem hohen wissenschaftlichen Niveau alle wichtigen relevanten Gebiete der Verhaltensbiologie ab.*

Krebs, J.R. & N.D. Davies. (1996): *Einführung in die Verhaltensbiologie*. New York: Blackwell. *Bei diesem Buch handelt es sich um das Lehrbuch der Verhaltensökologie, dessen englische Ausgabe bereits in mehreren Auflagen erschienen ist und sehr große internationale Verbreitung und Anerkennung gefunden hat. Besonders übersichtlich gliedert verknüpft es auf ideale Art und Weise die Disziplinen Evolutionsbiologie, Verhaltensbiologie und Ökologie.*

Weitere Informationen zu diesem Buchkapitel finden Sie auf der Companion-Webseite unter <http://www.pearson-studium.de>

