

**Zusammenfassung Diplomprüfung
Zoologie/Verhaltensökologie für
Biologen
Universität Bonn 2010
Autor: Denis Meuthen**

**Bei Verbesserungsvorschlägen,
Fragen und sonstigem
Kontaktinteresse wenden Sie
sich über denmeu@web.de an mich.
Ich übernehme keine Garantie
auf Vollständigkeit und Korrektheit.**

Kausale und funktionale Erklärungen

-Tinbergens Fragen:

1. Fragen nach dem Überlebenswert oder Funktion = ultimer Faktor
2. Fragen nach der Stammesgeschichte = ultimer Faktor
3. Fragen nach dem kausalen Zusammenhang oder Mechanismus = proximer Faktor
4. Fragen nach der Evolution = proximer Faktor

-Fortpflanzungsverhalten von Löwen:

1. Weibchen werden gleichzeitig östrisch: Kausal = chemische Reize, Übernahme durch neue Männchen; Funktional = Junge überleben besser, auch beim Verlassen des Rudels in einer Gruppe
2. hohe Kopulationsrate: Kausal = Unfruchtbarkeit, Zeitpunkt der Ovulation nicht erkennbar; Funktional = Vaterschaftsunsicherheit schützt Jungtiere vor Männchen, die besten „Beschützer“ können das Weibchen übernehmen
3. Jungtiere sterben bei Übernahme eines Rudels: Kausal = Aborte, Töten durch andere Männchen; Funktional = Weibchen werden schneller östrisch, Vermeidung der Konkurrenz mit eigenen Jungtieren

-Theorie der natürlichen Selektion (Darwin, 1859):

1. Es gibt eine phänotypische Variation zwischen den Individuen einer Population
2. Die Variation hat eine genotypische Grundlage (Kinder ähneln Eltern mehr)
3. Das Merkmal erlaubt Selektion: besseres Überleben oder bessere Reproduktion

-Fitness

1. absolute Fitness = Überlebenswahrscheinlichkeit * Anzahl Nachkommen
2. relative Fitness = absolute Fitness von Art 1 / absolute Fitness von Art 2; zieht man das Ergebnis von 1 ab, so ergibt sich ein Selektionskoeffizient

-Methoden zur Untersuchung genetischer Variation von Verhaltensmerkmalen:

Genetische Mutanten, Künstliche Selektion, Populationsunterschiede, Kreuzungen (Mönchsgrasmücken konnten auf Zugunruhe selektiert werden, Stichlinge auf Aggressivität)

- Vererbbarkeit = genetische Varianz / phänotypische Varianz; Tiere mit hoher phänotypischer Varianz und kleiner genetischer Varianz haben einen niedrigen Wert. (Drosophila kleine Werte, bei allen Tieren im Schnitt sind die Vererbungswerte: Erfahrungswerte < Verhalten < Physiologie < Morphologie)

-optimale Gelegegröße bei Kohlmeisen:

1. Verteilung zwischen verschiedenen Pärchen hat die meisten bei 8-9 Eiern
2. Je mehr Junge, desto weniger wiegt das Einzeljungtier
3. Je höher das Gewicht, desto besser die Überlebenschancen
4. Wiederfang von Tieren experimentell manipulierter Gelege sind ab 6 Eier konstant
5. Mortalität der Eltern steigt mit zunehmender Gelegegröße

-Iteroparität: regelmäßige Reproduktion; Semelparität: einmalige Reproduktion

Optimaler Trade-off bei Iteroparität ist ein Niveau, wo sich momentane Reproduktion und zukünftige Reproduktionschancen die Waage halten. Bei Semelparität jedoch ein Niveau, wo die zukünftigen Reproduktionschancen gleich Null sind, dafür der aktuelle Erfolg am höchsten ist.

-Manipuliert man die Gelegegrößen von Elstern, so bemerkt man einen Rückgang der Überlebenswahrscheinlichkeit der Jungtiere, wenn man solchen mit vielen Eiern welche wegnimmt und dann, wenn man solchen mit wenigen Eiern viele hinzufügt.

-2 ökologische Kategorien bei europäischen Singvögeln: Höhlenbrüter, niedriger Prädationsdruck, höhere Gelegegröße, längere Aufzuchtzeit; Offenbrüter, hoher Prädationsdruck, geringere Gelegegröße, kürzere Aufzuchtzeit

Überprüfung von Hypothesen

-Stufen der wissenschaftlichen Forschung: Beobachtungen → Formulierung von Hypothesen → Vorhersagen → Experimentelle Überprüfung
-Methoden zur Überprüfung: Vergleich von Individuen → Experimentelles Vorgehen → Vergleich zwischen Arten → mathematische Modelle

-Körpergewicht, Habitat, Nahrung, Gruppengröße, Reproduktionseinheit und Feindvermeidung hängen oft eng zusammen

Anpassung oder Dichtung?: Alternative Hypothesen → Ursache und Wirkung → Variablen, die sich in Wirkung überlagern → Alternative Anpassungsgipfel oder nichtadaptive Unterschiede

Idealerweise vergleicht man voneinander abstammende Arten im Verhalten, da das durch Aussterben oft nicht möglich ist, kann man auch Geschwisterarten (von gleichen Vorfahren abstammend) miteinander vergleichen

Beispiele:

-Webervögel: Waldbewohnende Arten (Insekten als Nahrung, Nahrungssuche alleine, territorial, monogam, geringer Geschlechtsdimorphismus) und Savannenbewohnende Arten (Samen als Nahrung, Nahrungssuche in Gruppen, kolonial, polygam, starker Dimorphismus)

-Je größer das Gesangrepertoire einer Singvogelart, desto größer die Größe eines Hirnkernegebietes (Zellkerne der Hirnzellen)

-Bei Primatengattungen nimmt das Streifgebiet mit dem Gewicht der Gruppe zu (Nahrungssuche), dabei haben blattfressende Arten ein geringeres Streifgebiet im Gegensatz zu Nahrungsspezialisten (Insekten, Früchte)

-Je mehr Weibchen pro Männchen bei Primaten, desto höher der Geschlechtsdimorphismus (schwerere Männchen)

-Hodengewicht nimmt mit Körpergewicht zu bei Primatengattungen, bei polygamen Gattungen noch ein wenig stärker als bei monogamen.

Ökonomische Entscheidungen

-Optimalitätsmodelle versuchen, vorherzusagen, welches Verhältnis (trade-off) zwischen Kosten und Nutzen den größten Vorteil für ein Individuum bedeutet. Rollen spielen hierbei „Währung“ (Form der Kosten und Nutzen, die ein Tier berücksichtigt) und „Randbedingungen“ (Hypothesen über Verhaltensmechanismen und physiologische Grenzen)

Beispiele:

-Vögel, die Wellhornschnackenhäuser durch Fallenlassen knacken, brauchen weniger Wiederholungen pro Schneckenhaus, wenn die Höhe hoch ist. Die Flugstrecke nimmt mit steigender Höhe jedoch zu, also wird ein Punkt gewählt, an dem beides ausgeglichen ist

-Stare können mehrere Beutestücke pro Flug mitnehmen, um ihre Jungen zu füttern. Die optimale Anzahl an Beutestücken pro Flug in Relation zur Versorgungsrate der Jungen setzt sich aus Suchzeit, Beladung und Flugzeit zusammen (Grenzertragstheorem). Je länger die Flugzeit, desto mehr Beutestücke lohnen sich theoretisch, praktisch wird dieses auch durchgeführt (nachgewiesen bei Staren und Mehlwürmern)

-Dungfliegen befruchten mehr Eier bei längerer Kopulationsdauer, ab einer bestimmten Zeit jedoch ist der Erfolg nur unmerklich höher, die optimale Kopulationsdauer ist die Zeit, bei der die Zeit pro Minute befruchteten Eier maximal ist.

-Bei Bienen hängt die Ladung der Beute, die zum Stock gebracht wird, ab von der erforderlichen Flugzeit zwischen 2 Blüten. Je geringer die Flugzeit, desto höher die Ladung. (folgt dem Verlauf der maximalen Effizienz, nicht der max. Rate!)

-Bei Strandkrabben ist der Nettoenergiegewinn durchs Aufbrechen und Essen von Muscheln unterschiedlicher Größe bei mittleren Muschelgrößen am höchsten. Im Praktischen verfolgten die Strandkrabben auch diese Theorie.

-Modell für die Wahl zwischen großer und kleiner Beute: Der Räuber sollte ein weniger profitables Beutestück dann fressen, wenn die Suchzeit nach einem optimalen Stück zu groß in Relation zum zusätzlichen Energiegewinn ist. Erwartungen: Entweder spezialisieren auf den optimalen Beutetyp oder generalisieren auf beide Typen ohne Präferenz; Die Entscheidung auf Spezialisierung hängt von der Häufigkeit des optimalen Beutetyps ab; Der Wechsel zwischen ausschließlicher Aufnahme der optimalen Beute und der Aufnahme beider Typen sollte in einem plötzlichen Schritt erfolgen. Bei Kohlmeisen konnte man diesen Zusammenhang zeigen.

-Das Körpergewicht einer Kohlmeise zeigte sich in einer variablen Umwelt mit einer Anpassungszeit von bis zu 12 Tagen höher als in einer konstanten (Wechsel zwischen Lebensbedingungen)

-Sumpfmehlschnecken haben in einer variablen Umwelt mehr Nahrung versteckt, aber nicht an Gewicht zugenommen

-Hungrige Stichlinge bevorzugten Gebiete mit hohen Beutedichten, bei Anwesenheit einer Prädatorattrappe (Eisvogel) wurden jedoch die geringeren Dichten ohne Attrappe bevorzugt.

-Sonnenbarsche fressen bevorzugt im Benthos und haben dort höhere Energieraten. Bei Anwesenheit eines Fressfeindes im Benthos jedoch wechseln sie in die energieärmere Teichuferzone.

-Wasserpflanzen liefern Natrium, Landpflanzen Energie. Wasserpflanzen verbrauchen bei der Verdauung mehr Energie. Die optimale Nahrungszusammensetzung von Elchen setzt sich aus einem Niveau aus Wasser- und Landpflanzen zusammen, das von der Kapazität des Pansens, des Natriumbedarfs und des Energieverbrauchs eingegrenzt wird.

-Auch der Columbia-Ziesel maximiert seine Energieaufnahme durch ein Gleichgewicht an Gras (hoher Energiebedarf) und anderen Pflanzen.

Konkurrenz um Ressourcen

- Formen: Ausbeutung (exploitative Konkurrenz) und Verteidigung (Interferenz)
- Ausbeutung: Die ersten Tiere suchen ein ergiebiges Habitat auf, mit zunehmender Konkurrentenzahl wird dieses immer weiter ausgebeutet. Ab einem gewissen Punkt lohnt es sich dann für die nächsten Tiere, ins minderwertige Habitat zu wechseln, mangels Konkurrenz und daher gleichwertigem Energiegewinn pro Individuum dort.

Beispiele:

- Stichlinge nähern sich ihrer Verteilung an Beckenseiten an die Idealverteilung an, während es auf einer Seite doppelt soviel Futter gibt wie auf der anderen.
- Stockenten entsprechen ebenso der Idealverteilung, wenn es woanders mehr gibt.

- Verteidigung: Die ersten Tiere besetzen ein energiereiches Habitat und verteidigen dieses. Ab einem gewissen Punkt ist dieses ausgelastet und die nächsten Tiere gezwungen, ins minderwertige Habitat zu wechseln. Am Ende ist auch dieses ausgelastet und alle weiteren Tiere bleiben auf der Strecke.

Beispiele:

- Bei Fütterungsexperimenten stellten sich sowohl bei Stichlingen als auch bei Stockenten ungleiche Konkurrenten dar, einige nehmen deutlich mehr Futter auf.
- Bei den Aphiden *Pemphigus betae* kämpfen Stammütter um die basale Position eines Blattes. Der Fortpflanzungserfolg sinkt mit zunehmender Anzahl an Tieren pro Blatt (egal bei welcher Blattgröße, es sinkt nur von einem höheren Niveau), also wird der Tod oder das Vertreiben des Anderen angestrebt.

1. Fortpflanzungserfolg korreliert mit Revierqualität
2. mehr Konkurrenzen führen dazu, dass der Erfolg sinkt
3. Durchschnittlicher Reproduktionserfolg auf allen Blättern gleich, da 1,2,3 Aphiden
→ ideal freie Verteilung:

Gutes Revier → viele Konkurrenten

Schlechtes Revier → wenig Konkurrenten

- Interferenz um basale Position, da dort mehr Pflanzensaft verfügbar ist

- Die Kosten zur Verteidigung eines Gebietes steigen exponentiell an. Der Nutzen ist also bei einem energiereichen Gebiet auch bei deutlich höheren Kosten da, während in energiearmen Gebieten deutlich weniger Kosten ausfallen dürfen, um es nutzungsreich zu machen.

Beispiele:

- Beim Sichelnektarvogel verbraucht die Verteidigung einer Ressource dreimal so viel Energie wie die Nahrungssuche. Je größer die Blüte, desto mehr Nektar enthalten. Durch die Verteidigung einer Blüte spart ein Vogel die Zeit zur Nahrungssuche. Das bringt aber nur dann etwas, wenn die dadurch erhaltene Nektarmenge die Verteidigung vom Energieverbrauch gegenüber der Nahrungssuche aufwiegt.

- Bei Vögeln konnte man herausfinden, dass die Gewichtszunahme bis zu einer bestimmten Anzahl verteidigter Blüten positiv korreliert. Wird jedoch ein bestimmtes Niveau an Blütenanzahl, die verteidigt wird, überschritten, nimmt der Vogel ab.

- Bachstelzen entsprechen diesem Modell, wenn sie sich entscheiden müssen, ob sie ein Revier für sich allein beanspruchen oder es teilen. In Gebieten mit mehr Nahrungsverfügbarkeit und/oder hoher Erneuerungsrate der Nahrung geht die Entscheidung eher zum Teilen, bei geringen Niveaus zum Alleinbesetzen.

Gemeinsame, abwechselnde Verteidigung führt dazu, dass jeder Einzelne mehr Zeit zum Fressen hat. Ein Teilen des Reviers bei hoher Erneuerungsrate und vielen Eindringlingen lohnt sich.

Evolutionäre Wettläufe

-Anpassung von Räubern auf Beute, Gegenanpassung der Beute auf Räuber

Beispiele:

Verbesserte Sehschärfe <> Tarnung; Lernen <> Mimikry;

Angriffswaffen <> Verteidigungswaffen; Entgiftung <> Toxine

-Es gibt Käfer, die bedecken ihren Körper mit Staub, Blättern, Ästen. Je mehr sie aufladen, desto öfter werden sie von Räubern ignoriert.

-Bei Blaubuschhähern konnte man entdecken, dass sie die Nahrung vor einem auffälligen Hintergrund eher wahrnehmen als vor einem kryptischen. Bat man den Hähern immer die gleiche Art Schmetterling an, so verbesserten sich die Entdeckungsergebnisse, aber nicht bei einer Abfolge zwischen zwei unterschiedlich gefärbten Arten.

-Hühnerküken konnten Futter auf kryptischem Untergrund erst schlechter wahrnehmen und fressen, nach einiger Zeit passten sie sich jedoch an und konnten das Futter auf dem kryptischen Hintergrund in der gleichen Rate aufnehmen wie das Futter auf auffälligem Hintergrund.

-Kohlmeisen pickten weniger nach Mehlwürmern, wenn eine Augenzeichnung vorhanden war, und zwar weniger, je näher die Zeichnungen Augen annäherten.

-Blaumeisen wurde die Wahl zwischen ungenießbarer Beute, großer und kryptischer Beute und kleiner, auffälliger Beute gelassen. Es zeigte sich, dass die Wahl auf Spezialisierung je nach der Menge der angebotenen Beute eines Typs ausfällt: bei vielen kryptischen, ungenießbaren Nahrungsstücken wurden vorwiegend auffällige diese aufgenommen, bei vorwiegend auffälligen Stücken die kryptischen. Das entspricht der theoretischen Erwartung.

-Beim Springen einer Gazelle nimmt der prozentuale Anteil an Räubern, die sie fangen und töten, ab. Wenn sie nicht springt, ist der Anteil des Erfolgs höher. Daraus folgernd, brechen Räuber beim Springen einer Gazelle die Jagd früher ab.

-Hühnerküken wurde kryptische und auffällige ungenießbare Beute angeboten. Wenn die ungenießbare Beute auffälliger ist, wird sie seltener gefressen.

-Sind Schmetterlingslarven auffällig, so kommen sie öfters zu mehreren vor (Verdünnungseffekt), wenn sie kryptisch sind, sind sie eher Einzelgänger.

-Die Anzahl der Flecken und deren Größe ist bei Guppys in Flüssen/Becken höherer Räuberichte geringer als in solchen niedrigerer Räuberichte (positiver Effekt: Balz)

-Käferlarven der Gattung *Atemeles* erhalten Zugang zum Nest ihres Wirtes *Myrmica*, indem sie die chemischen Signale nachahmen → Räuberanpassung

-Vogelbabys wurden bei dem Abspielen eines Kuckuckstones gleich häufig gefüttert wie bei dem Abspielen des Tons für den Wiesenpieper.

-Kuckucksbabys erhöhen die Anzahl der Rufe proportional zu ihrer Körpermasse, und zwar in deutlich höherer Frequenz als bei Teichrohrsängerbabys.

-Die Öffnung der Schnäbel der Teichrohrsängerbabys sind im Gegensatz zum Kuckuck mit steigender Masse deutlich größer als bei Kuckucksbabys.

-Teichrohrsängereltern füttern jedoch ihre Brut nach den gleichen Regeln wie Kuckucksbrut – vorwiegend nach mehr Sperrfrequenz, jedoch auch nach größerer Sperröffnung (wenn auch nicht so stark ansteigend wie bei der Frequenz)

-Häufige Wirte der Kuckucke oder der Kuhstärlinge zeigen eine höhere Eiablehnungsrate gegenüber geeigneten, aber seltenen Wirten.

-Wanderdrosseln duldeten Eier, die maximal in einem Merkmal anders waren als die eigenen (Punkte, Größe, Farbe)

Sexueller Konflikt, Sexuelle Selektion

- Bei Fruchtfliegen (*Drosophila*) konnte man erkennen, dass der Fortpflanzungserfolg bei Männchen mit zunehmender Verpaarungsanzahl anstieg, bei Weibchen nicht.
- Bei Polygamie ist der elterliche Aufwand der Männchen niedrig, bei Monogamie hoch. Der elterliche Aufwand der Weibchen bleibt bei beiden Arten gleich.
- In polygamen Paarungssystemen ist der potentielle Fortpflanzungserfolg der Männchen immer höher als der der Weibchen.
- Verhältnis der Geschlechter ist normalerweise 1:1, jedoch gibt es Arten mit Abweichungen: lokale Paarungskonkurrenz, lokale Ressourcenkonkurrenz, Geschlechterverhältnis in der Population, Kondition der Mutter.
- Der Reproduktionserfolg von Söhnen steigt mit steigender Fürsorge der Eltern, während der der Töchter konstant hoch bleibt.
- Bei Berberaffenmännchen korrelierte der Dominanzrang der Mutter mit ihrem Fortpflanzungserfolg
- Rothirsche und Berberaffen produzieren deutlich mehr Männchen als Weibchen, wenn sie einen hohen Sozialrang haben.

-Formen der Männchenkonkurrenz um Partner: Kämpfe um Zugang zu Weibchen oder Fortpflanzungsplätze, Bewachung des Paarungspartners, Spermienkonkurrenz, Duftstoffe die Männchen abschrecken.

Beispiele:

- Bachflohkrebse bewachen das Weibchen schon mehrere Tage vor der Häutung, nach der sie unmittelbar befruchtungsfähig ist.
- Elsternmännchen bewachen ihre Paarungspartner kurz vor und während der Legephase
- Libellen bewachen das Weibchen während der Eiablage, indem es sich am Thorax mit der Abdomenspitze festklammert (Tandemhaltung)
- Bei Libellen haben Penisspitzen Mechanismen zur Spermienentfernung: bei *Crocothemis erythraea* presst der Penis die Spermien in den hinteren Teil des Speichers, bei *Orthemtrum cancellatum* gibt es ein Flagellum mit Haken, die die Spermien aus der Spermatheca entfernen
- Bei externer Befruchtung sind die Spermienköpfe meist gedrunen, bei der internen Befruchtung meist langgestreckt.
- Gonadosomatischer Index, Spermienanzahl, Spermienlänge spielen eine Rolle bei der Spermienkonkurrenz und ist bei polygamen Arten oft stärker ausgeprägt (Konkurrenz um Befruchtung einer Eizelle) → starker Selektionsdruck
- theoretische Voraussagen: bei erhöhtem Spermienkonkurrenzrisiko → längere und mehr Spermien.

Beispiele:

- Polygame Fische haben ein größeres Hodengewicht als monogame
- Polygame Cichliden haben längere Spermien als monogame
- Befruchtung der Eier bei Stichlingen dauert lange (300s-600s für 80-90%); Spermien mit langen Schwänzen schwimmen schneller aber leben kürzer; Spermien mit größeren Mittelteilen sind später erfolgreicher; Männer variieren im Spermien-Design, aber auch innerhalb eines Männchens hohe Variation; Flagellenlänge und Spermienanzahl befinden sich in einem Gleichgewicht zwischen Populationen; es gibt keine Beschränkungen im Spermien-Design.
- Das erste Ejakulat bei Stichlingen hat die meisten Spermien, genauso werden vor dem ersten Ejakulat die meisten in den Hoden gefunden.
- Bei der Anwesenheit eines balzenden Männchens steigt die Menge an Spermien im Ejakulat. Die Größe des anderen Männchens spielte jedoch keine Rolle.

-Vorteile weiblicher Partnerwahl: direkte Vorteile (Anzahl Enkel) und indirekte Vorteile (genetische Qualität der Nachkommen).

Beispiele:

-Männliche Ochsenfrösche konkurrieren um warme und nicht zu dichte Eiablageterritorien, die von Weibchen aufgrund der besseren Eierüberlebensrate bevorzugt aufgesucht werden

-Weibliche Mückenhafter paaren sich länger mit einem Männchen, wenn das mitgebrachte Beutestück der Männchen groß ist. Die Männchen können mit zunehmender Kopulationsdauer mehr Eier befruchten.

-indirekte (genetische) Vorteile: Fischers Hypothese (Merkmal und Merkmalspräferenz werden zusammen vererbt, Männchenmerkmale werden daher wegen ihrer sexuellen Attraktivität gegenüber Weibchen gewählt → Kinder haben die Attraktivität gegenüber der nächsten Generation dann auch); Handicap-Prinzip (Merkmale werden als Handicaps betrachtet und sind daher ein Merkmal für genetische Qualität, da die Tiere trotz Handicaps gut überleben); Kompatibilität

Beispiele:

-Röttere Stichlingsmännchen zeigten weniger Brutverlust und die Nachkommen schlüpften schneller, insgesamt war der Bruterfolg bei intensiver rot gefärbten Stichlingen besser. Es konnte auch gezeigt werden, dass röttere Männchen mehr Spermien pro Ejakulat ausstoßen und diese beweglicher sind.

-Schwertfische stammen von Platys ab und sind ein Hinweis auf Ausnutzung von Präferenzen (sensory exploitation)

-Hahnschweif-Widafinken mit künstlich verlängerten Schwänzen hatten einen erhöhten Paarungserfolg (Anzahl Nester)

-Schilfrohrsängermännchen mit dem grössten Gesangsrepertoire verpaaren sich im Frühling als erste; der Antwortindex der Weibchen als Maß für Sexualverhalten, war auch bei denen mit dem größten Repertoire am größten. Auch das relative Gewicht der Küken stieg an mit zunehmendem Repertoire.

-Stichlingsmännchen wurden von Weibchen bevorzugt gewählt, je röter sie waren. Unter grünem Licht, was Rot eliminiert, gab es keine signifikante Präferenz.

-Bei einem 3D-Modell eines Stichlingsmännchens bevorzugten die Weibchen die Modelle mit einer erhöhten Anzahl an typischen männlichen Eigenschaften

-Farben(und UV)-Intensität zeigte sich bei Vögeln korrelierend mit Federwachstum, Körperfarbe und Parasitenanzahl.

-Stichlingsweibchen präferierten Männchen unter einem UV-durchlässigen Filter gegenüber einem unsurchlässigen. Filter mit leicht unterschiedlicher Intensität der Farben im sichtbaren Bereich hingegen brachten keine Präferenz hervor.

-Bei Spinnen zeigte sich bei beiden Geschlechtern eine Präferenz für Vorhandensein von UV (Männchen) und Fluoreszenz (Weibchen)

-Partnerwahl bei Fischen zeigte sich auch abhängig von Flossensymmetrie; asymmetrische Fische präferierten symmetrische Partner.

-MHC (major histocompatibility complex): Bei Eindringen eines Fremdproteins wird dieses in eine antigenpräsentierende Zelle aufgenommen (Phagozytose), dann degradiert, und auf dem MHC präsentiert. Findet sich eine T-Zelle, deren TCR-Rezeptor auf den MHC passt, dann werden je nach Antwort andere Rezeptoren ausgeschüttet. Fische wiesen im Schnitt 6 MHC-Allele auf. Stichlingsweibchen bevorzugten den Aufenthalt im Geruch von Männchen, die viele MHC-Allele aufwiesen.

-Frauen, die keine Geruchsverhütungsmittel einnahmen, befanden den Geruch von Männern mit ungleichen MHC-Typen als angenehmer; nahmen sie geruchshemmende Mittel ein, bevorzugten sie den Geruch Männer mit ähnlichen

MHC. Männer erinnerte der Geruch von Frauen mit ungleichen MHC eher an Partner als mit gleichen. Bei der Familienerkennung spielte der MHC keine Rolle.

-Betrachtet man die Schwanzlänge von Vogel Männchen, so gibt es aufgrund der Variation auch wenige mit überlangen Schwänzen. Durch das Handicap eines langen Schwanzes sinkt aber die Fitness dieser Männchen, das Optimum an Fitness holen die Männchen mit mittellangen Schwänzen am besten heraus. Die Weibchen präferieren aber im Schnitt den langen Schwanz. Väter mit langen Schwänzen haben auch Söhne mit langen Schwänzen. Evolutiv werden dann Weibchen mit einer Präferenz für lange Schwänze auch diese auswählen und diese mit einer Präferenz für kurze, kurze.

-Bei Stichlingen korrelierte die Präferenz von Töchtern eines Pärchens für die Rote von Männchen mit der Rotintensität der Söhne.

-Hamilton-Zuk-Hypothese: Parasiten reduzieren Fitness, Parasitenresistenz ist vererbbar, Resistenz gegen Parasiten wird durch Ornamente signalisiert, Präferenz für Männchen mit den besten Ornamenten.

Beispiele:

-Bei der Betrachtung von mehreren Arten zeigte sich die Vererbbarkeit von nichtsexuellen Eigenschaften sehr ähnlich gegenüber der Vererbbarkeit von sexuellen Eigenschaften. $h^2 \sim 0.5$ Auch die Präferenz von Weibchen für Männchen zeigte sich in einer ähnlichen Rate vererbbar. $h^2 = 0.4$

-Rauchschwalben mit experimentell verlängerten Schwänzen fanden als erste einen Partner, die mit verkürzten Schwänzen als letzte. Parasitenbefall der Nachkommen korrelierte mit dem des Männchens. Männchen mit längeren Schwänzen zeugten Nachkommen mit weniger Parasiten.

-Durch Parasitisierung mit *Ichthyophthirius* (Weißpünktchenkrankheit) verringerte sich die Farbintensität und die Kondition von befallenen Stichlingsmännchen. Weibchen bevorzugten auch hier die rötteren = unparasitierten Männchen, nicht aber unter grünem Licht (eliminiert Rotfärbung). Röttere Männchen zeugten Nachkommen mit geringer Infektionswahrscheinlichkeit und größeren Abwehrkräften gegenüber der Infektion.

-Die Anzahl unbefruchteter Eier bei Stichlingen war bei Inzucht höher als bei Auszucht. Die Schlupfrate und Überlebensrate war bei Inzucht auch geringer. Weibchen präferierten den Aufenthalt bei Nichtbrüdern (unabhängig von Farbe, unter grünem Licht) und balzten eher vor Nichtbrüdern.

-Bei Buntbarschen (*Pelvicachromis taenatius*) zeigte es sich jedoch umgekehrt. Aufenthalt bei Geschwistern wurde präferiert, es wurde sich mit Verwandten mehr gepaart, Männchen kümmerten sich bei Verwandtenpaarungen mehr um die Kinder.

-Männchenpräferenz

-Größere Stichlingsweibchen trugen mehr und größere Eier. Stichlingsmännchen hielten sich daher bevorzugt bei den großen Weibchen auf.

-Sexueller Konflikt: Verpaarungsentscheidungen, Elterliche Investitionen, Infantizid, Mehrfachverpaarungen

-chase-away sexual selection: Weibchen produzieren eine Präferenz für ein nicht vorhandenes männliches Signal → Männchen entwickeln ein rudimentäres Signal → Weibchenfitness sinkt → Paarungsschwelle der Weibchen erhöht sich → Männliche Attraktivität sinkt → Männliches Signal wird übertrieben → Weibchenfitness sinkt → Kreislauf

Alternative Paarungsstrategien

Hypothesen für das Auftreten alternativer Strategien: variable Umwelt; das Beste aus einer ungünstigen Situation machen; Alternative Strategien im evolutiven Gleichgewicht

Beispiele:

-Bei Ochsenfröschen lockt ein Reviermännchen durch Ruf ein Weibchen an, es gibt aber Satellitenmännchen, die das Weibchen auf dem Weg zum Rufenden abfangen und befruchten.

-Bei Kreuzkröten entschieden sich Männchen zur Agierung als Satellit, wenn der Nachbar doppelt so laut quaken konnte wie er selber.

-Männliche Coho-Lachse können entweder frühzeitig sexuell reifen (kleine Jacks) oder eine verzögerte Reifung über 3 Jahre (große Hakennasen). Jacks haben einen Vorteil beim Erschleichen von Weibchen, Hakennasen einen Vorteil beim Kämpfen. Der Erfolg einer alternativen Strategie ist am höchsten, wenn sie selten ist. Wenn viele diese Strategie verfolgen, ist sie wirkungslos. Der Paarungserfolg der Art ist relativ hoch, Jacks haben eine hohe Überlebensrate bis zur Fortpflanzung, pflanzen sich aber nur kurz fort. Hakennasen haben eine niedrige Überlebensrate, pflanzen sich aber länger fort. Ergänzt sich insgesamt sehr gut.

-ESS-Strategie (evolutionsstabile Strategie): Strategie, die, wenn sie von den meisten Tieren einer Population angewendet wird, von keiner anderen geschlagen werden kann.

Beispiele:

-Feigenwespen haben 2 Männchentypen: kleine Köpfe aber Flügel und große Köpfe mit großen Mandibeln aber keine Flügel. Weibchen, die die Feige verlassen, in der sie geboren wurde, verpaaren sich mit geflügelten Männchen, die da bleiben, mit ungeflügelten (da diese die geflügelten umbringen). Es gibt also einen ausgeglichenen Paarungserfolg.

-Grabwespenarten graben entweder selber ein Nest oder benutzen ein altes Nest. Beim Graben ist das Risiko des Energieverbrauchs, beim Besetzen das Risiko des Auffindens einer anderen Wespe.

-Heuschrecken locken durch das Zirpen neben Weibchen auch Satellitenmännchen und parasitäre Fliegen an, die Eier in die Heuschrecke legen, die Larven hohlen sie dann aus.

-protogynen Hermaphroditismus: Bei ausgeprägter Männchenkonkurrenz kommen nur große Individuen zur Fortpflanzung. Daher kann es sich für Tiere lohnen, in ihrer Jugendzeit Weibchen zu sein, da diese sich weniger abhängig von ihrer Körpergröße fortpflanzen können.

-protandrischer Hermaphroditismus: Bei wenig Männchenkonkurrenz kann es sich hingegen auszahlen, im Jungstadium Männchen zu sein und später Weibchen.

Aggressionsverhalten

-Zermürbungskrieg oder Wartespiel: Je länger ein Tier wartet, desto höher werden seine Kosten; das Tier mit der längeren Wartezeit gewinnt die Ressource, das andere geht leer aus. Welchen Verlauf nimmt die Evolution? Keine „reine“ Strategie kann ESS sein, zufällige Verteilung wäre stabil.

Beispiele:

-Männliche Dungfliegen warten auf weibliche auf einem frischen Kuhfladen. Die Anzahl männlicher Fliegen nimmt exponentiell mit der Zeit ab, ankommende Weibchen auch, da ein harter Fladen schlecht zur Reproduktion ist. Männchen, die unterschiedlich lange (Individuenspezifisch oder auch unterschiedlich lange Zeiten innerhalb eines Individuums) am Fladen warten, haben den gleichen Reproduktionserfolg → ESS.

-Falke-Taube-Spiel: Sieger +50, Verlierer 0, Verletzung -100, Drohen -10.
Falke vs Falke: 50% Gewinn, 50% Verletzung; Falke vs Taube gewinnt Falke; Taube vs Taube immer Drohverhalten, 50% Gewinnchance. ESS ist, wenn Anteil der Falken an Population 7/12 und Anteil an Tauben 5/12 ist.

-Falke-Taube-Bourgeois-Spiel: Punkteverteilung wie bei FT-Spiel. Dazu kommt Bourgeois vs Falke oder Taube ergibt 50% Falkenstrategie, 50% Taubenstrategie und Bourgeois vs Bourgeois 50% Sieger (Besitzer), 50% Verlierer (Eindringling). Nie Drohen oder Verletzung.

Bourgeois ist einzigste ESS in dem Fall.

Auseinandersetzungen: Ernsthafte Kämpfe, Respektierung des Besitzes, Einfluss des Ressourcenwertes, Kraftproben

Ressourcenwert: Besitzer können aus 3 Gründen gegen Eindringlinge gewinnen: bessere Kämpfer; haben mehr zu verlieren → härterer Kampf; Asymmetrie durch Besitzverhältnisse ist Grundlage für Entscheidung (Bourgeois-Strategie)

Beispiele:

-Phasen im Kampf zwischen Rothirschen: Besitzer röhrt Herausforderer an, Parallelauf, Verhaken der Geweihe & Schieben.

-Bei Erdkröten sinkt die Anzahl der Angriffe von fremden Männchen auf paarende Männchen mit tieferen Quaktönen, unabhängig von der Größe.

-Kampfablauf bei Cichliden (Glänzender Zwergbuntbarsch): seitliche Orientierung → Schwanzschläge → frontale Orientierung → Beißen → Maulringen → Verlierer gibt auf
Je ähnlicher die Körpergrößen der Rivalen sind, desto länger dauert der Kampf und geht über zu einem gefährlicheren Stadium.

-Asymmetrischer Zermürbungskrieg: Kampfvermögen der Individuen unterschiedlich, die Kosten für die Verschärfung des Kampfes können entlang einer Skala variieren. ESS für ein Individuum A, aufzugeben, ist, wenn Wert der Ressource / Kostenansammlungsrate kleiner als die vom anderen Tier ist.

Beispiele:

Baldachinspinnen brauchen bei der Befruchtung eine Präinseminationsphase von 10 Minuten, danach steigt während der Insemination die Anzahl befruchteter Eier ruckartig an und nach 20 Minuten bringt der Verbleib keinen Unterschied mehr. Der Wert des Weibchens für das befruchtete Männchen steigt nach Beginn der P.I. sprunghaft an bis zum Ende. 7 Minuten nach Befruchtung fällt der Wert deutlich ab. Das Weibchen hat für einen dazutreffenden Eindringling immer einen konstanten (niedrigeren) Wert, er hat von der Wertschätzung nur eine Chance, wenn er vor der P.I. oder nach der Befruchtung dazukommt. Hat das Weibchen gleichen Wert, entscheidet im Kampf die Kampfkraft. Ist die Kampfkraft gleich, entscheidet der Wert

des Weibchens für das Individuum. Sind die Eindringlinge größer als das kopulierende Männchen, spielte der Wert des Weibchens bei der Kampfbereitschaft des Besitzers eine Rolle. War der Wert des Weibchens und die Kampfkraft gleich, so ergaben sich die schärfsten Eskalationen.

-Bei Grossammerfinken ergaben sich bei einer Schwarzbehandlung keine Veränderung der Dominanz, da auch kein dominantes Verhalten auftrat. Bei einer Testostereonbehandlung verhielt es sich zwar dominanter, zeigte aber keinen Hierarchieaufstieg. Nur Schwarz- und Testostereonbehandlung gleichzeitig brachte einen Statusanstieg des Tieres zustande. Es handelt sich hierbei um ein Verhindern von betrügerischen Tieren, die nur schwarz, aber nicht dominant sind. Es stellt sich die Frage, warum in der Hierarchie niedrige Tiere nicht mehr Testostereon produzieren. Dieses würde jedoch das Verhalten über die wirklichen Fähigkeiten hinaus verschieben, es handelt sich dann um einen kurzfristigen Gewinn aber langfristig um einen Fitnessverlust.

Das Leben in Gruppen

-Vorteile: erhöhte Wachsamkeit, Verdünnung, Deckung, Konfusion, Verteidigung
Beispiele:

-Guppys formen dichtere Schwärme in Flüssen mit höheren Raubfischdichten.

-Habichte sind weniger erfolgreich bei der Jagd in großen Taubenschwärmen, Reaktionszeit der Tauben nahm bei zunehmender Anzahl Tiere ab.

-Vogelstrauße sind in Gruppen weniger wachsam, da sie sich abwechseln und der Prozentteil, wo mindestens ein Tier wachsam ist, mit Gruppengröße zunimmt.

-Je mehr Wasserläufer in einer Gruppe sind, desto seltener wird ein einzelner von einer Forelle angegriffen.

-Bei Schmetterlingen sinkt das Risiko gefressen zu werden, wenn sie in größeren Gruppen unterwegs sind.

-Je mehr Maifliegen an einem Tag schwärmen, desto geringer ist der Anteil der gefressenen Tiere.

-Nahrungssuche: Suche nach günstigen Futterplätzen, Jagd nach schwierig zu fangender Beute, Nutzung sich erneuernder Nahrungsquellen.

Beispiele:

-Sanderlingsvögel verteidigen Reviere dann, wenn die Beutedichte der Hauptnahrung ein bestimmtes Maß übersteigt. Reviergröße und Beutedichte korrelieren bei verteidigten Revieren negativ.

-Jack-Lachse fangen mehr Beute, wenn sie im Schwarm jagen, wenn sie vorne im Schwarm dabei sind, bekommen sie die meiste Beute ab.

-Knutts suchen mit dem Tastsinn Beute, leben in Schwärmen. Sandregenpfeifer suchen Nahrung auf Sicht und sind solitär → unterschiedliche Kosten/Nutzen

-Die Anzahl der Schwalbenwanzen steigt mit zunehmender Schwarmgröße von Klippenschwalben an. Je mehr Wanzen, desto geringeres Gewicht haben die Küken.

Wurden die Wanzen getötet, korrelierte das Gewicht der Küken mit Schwarmgröße

-Je mehr Tiere im Schwarm sind, desto mehr wird gekämpft und desto weniger Wachsamkeit braucht es. Die Zeit für die Nahrungssuche ist daher maximal in einem mittelgroßen Schwarm. Bei besserem Nahrungsangebot kann sich das Optimum verringern, da größere Vögel mehr Zeit mit Angriffen auf kleine verbringen. Bei Vorhandensein eines Habichts sollte die optimale Schwarmgröße zunehmen (mehr Wachsamkeit).

-Jedes Individuum schließt sich einer Gruppe von der Größe an, die seine Fitness maximal werden lässt.

-Schwärme gemischter Arten können sich gegenseitig warnen, ohne Nahrungskonkurrenten sein zu müssen.

Brutpflege und Fortpflanzungssysteme

-Monogamie: 1M, 1W; Polyandrie: 1M, >1W; Polygynie : >1M, 1W ; Polygandrie (Promiskuität): >1M, >1W

-Vögel meist monogam, gemeinsame Brutpflege; Säuger meist polygyn, Weibchen Brutpflege; Fische meist polygyn/promisk, Männchen Brutpflege.

-Bei Fischen kümmert sich das Weibchen bei innerer Brutpflege meist um die Jungen, bei äußerer Befruchtung meist das Männchen oder kein Elternteil. Hypothesen: Sicherheit der Vaterschaft, Reihenfolge der Gametenabgabe, Assoziierung.

-ESS-Modell für elterliche Investitionen: Optimale Strategie für ein Geschlecht hängt vom Anderen ab. Je mehr Brutpflege, desto höhere Überlebenschancen für die Jungen. Abtrünnige Männchen verpaaren sich evtl. mit einem anderen Weibchen, abtrünnige Weibchen produzieren mehr Eier als brutpflegende. 4 ESS sind möglich: beide bleiben, beide kümmern, W kümmert oder M kümmert.

-Paarungssysteme ohne männliche Brutpflege: Weibchenverteilung hängt von Ressourcenverteilung ab, Männchen konkurrieren direkt um Weibchen oder indirekt um ressourcenreiche Reviere.

-Bei gleichmäßiger räumlicher Verteilung der Ressourcen in den Revieren gibt es geringes Potenzial für Polygamie, bei ungleichmäßiger Verteilung ein hohes.

-Operationales Geschlechterverhältnis kann Einfluss nehmen: Bei der Erdkröte laichen alle Weibchen innerhalb einer Woche ab, Männchen können sich mit max. 2 Weibchen paaren. Bei Ochsenfröschen kommen die Weibchen im Verlauf mehrerer Wochen am Laichgewässer an, Männchen können sich mit 6 Weibchen verpaaren.

-Paarungssysteme in Säugern sind in Abhängigkeit von Streifgebieten, Gruppengröße und Wanderbewegungen:

1. solitäre Weibchen, M verteidigen: Polygynie, Monogamie bei größeren Weibchen-Streifgebieten (Nagetiere, Halbaffen)
2. solitäre Weibchen, M können nicht verteidigen: Männchen schließen sich den W über kurze Zeiträume an (Orang-Utans, Elche)
3. soziale Weibchen, Männchen können verteidigen: Harems von einzelnen Männchen bzw. mehreren wenn Weibchengruppen groß genug sind (Schimpansen)
4. soziale Weibchen, Männchen können nicht verteidigen: bei vorhersehbaren Wanderbewegungen verteidigen Männchen kleine Areale, paaren sich wenn Weibchen dieses durchqueren (Grevyzebra). Bei nicht vorhersehbaren Wanderungen folgen die Männchen eher den Weibchen (Elefant), saisonale Harems entstehen (Rothirsch) oder beständige Harems (Paviane, Büffel).

-Bei Beifußhühnern entfallen die meisten Kopulationen auf wenige Männchen

-Warum schließen sich Männchen in Gruppen zusammen? Hypothesen: aggregieren an „Hotspots“, Senkung Raubfeindrisiko, verbessertes Anlocken von Weibchen, Weibchen bevorzugen bestimmte Orte oder Männchen-Aggregationen.

Beispiele:

-Männliche Frösche schließen sich in Chören zusammen. Risiko vor Fledermäusen sinkt mit zunehmender Gruppengröße. Die angelockten Weibchen pro Männchen steigen mit zunehmender Chorghröße.

Paarungssysteme mit männlicher Brutpflege:

-genetischer Fingerabdruck als Nachweis von Vaterschaft

Beispiele:

-Stichlingsmännchen befruchten Eier, die von anderen aufgezogen werden = sneaking. Die häufigen Sneaker haben eine geringere Körpergröße als die eher brutpflegenden Männchen

-bei Rotschulterstärklingen waren die meisten fremdgehenden Männchen aus nächster Umgebung

-Die Attraktivität von Zebrafinkmännchen auf Weibchen korrelierte mit deren Gesangsrate, diese ist erblich. „Fremdgehen“ von Zebrafinkenweibchen erfolgte nur, wenn das andere Männchen eine höhere Gesangsrate als der Partner hatte.

-Polygynie-Schwellen-Modell: Weibchen haben die Wahl zwischen unverpaartem Männchen in Revier schlechter Qualität und verpaartem Männchen in Revier guter Qualität. Reproduktionserfolg ist in Revieren besserer Qualität besser. Überschreitet die Revierqualität die Polygynieschwelle, so wird das Weibchen sich mit dem verpaarten Männchen paaren.

-Trauerschnäpper-männchen locken Weibchen an und fliegen nach der Befruchtung zu einem anderen Nest um ein anderes Weibchen anzulocken. Weibchen dieser zweiten Wahl sind durch die mangelnde Brutpflege des Männchens benachteiligt, aber sie können nicht einschätzen, ob das Männchen sich schon mal verpaart hat.

-sexueller Konflikt bei Heckenbraunellen: Polygynie: Weibchen niedriger Erfolg (geteilte Brutpflege des Männchens), Männchen hoher Erfolg; Monogamie: beide mittleren Erfolg; Polyandrie: Weibchen hoher Erfolg, Männchen niedriger Erfolg (geteilte Vaterschaft).

-Bei Vögeln wandern meist Weibchen aus dem Geburtsgebiet aus, bei Säugern eher die Männchen → Abwanderungsverhalten als Inzuchtsvermeidung

Egoismus, Altruismus, Kooperation

-Altruismus = wenn ein Tier auf Kosten seiner Fitness den Fortpflanzungserfolg eines anderen Tieres erhöht

-Evolution kooperativen Verhaltens: Verwandtenselektion, Mutualismus, Manipulation, Reziprokes Verhalten

-genetische Verwandtschaft unterstützt Altruismus: Eltern-Kinder: 0,5; Grosseltern-Enkel: 0,25; Geschwister: 0,5; Halbgeschwister 0,25; Vettern/Cousinen: 0,125.

-Verwandtenselektion: Prozess, der Merkmale begünstigt, die das Überleben nahe verwandter Tiere fördern. Direkte Fitness = eigene Reproduktion; indirekte Fitness = Überleben/Reproduktion von Verwandten; Gesamtfitness = direkte + indirekte.

-Hamiltons Regel: altruistisches Verhalten breitet sich aus, wenn:

$\text{Nutzen für den Empfänger} / \text{Kosten für den Altruisten} > 1 / \text{Verwandtschaftsgrad}$
oder $\text{Verwandtschaftsgrad} * \text{Nutzen für den Empfänger} - \text{Kosten für den Altruisten} > 0$
 $\text{Nutzen} / \text{Kosten} > \text{Verwandtschaftsgrad des Altruisten zu den eigenen Nachkommen}$
 $/ \text{Verwandtschaftsgrad des Altruisten zu den Nachkommen des Empfängers}$

Beispiele:

-Ameisen, Nacktmulle, soziale Tiere mit Selbstaufopferung und Sterilität

-Bei Präriehunden zeigten Tiere beider Geschlechter eine zunehmende Bereitschaft zum Warnen gegenüber einem ausgestopften Dachs, wenn Verwandte oder eigene Nachkommen in der Sippe vorhanden waren.

-Geteilte Vaterschaft beim Tasmanischen Pfuhlhuhn: Väter (manchmal Brüder) schließen sich zusammen, um mehr Nachkommen zu erzeugen. Wenn sie Brüder

sind, schließen sie sich eher zusammen als wenn sie nichtverwandt sind. Der Effekt vom Zusammenschluss auf die Überlebenswahrscheinlichkeit der Kinder ist vorrangig

-Verwandtenerkennung: räumliche Information, Bekanntschaft oder Kontakt in früheren Lebensstadien, Phänotyp-Abgleichung, Direkte Erkennung durch Identifizierungsalles

Beispiele:

-Fische zeigten eine Präferenz gegenüber bekannten Verwandten eher als gegenüber unbekanntem Nichtverwandten

-Bei einer längeren Aufenthaltszeit orientierten sich Fische hin zum ins Wasser geleiteten Geruch von Verwandten gegenüber dem von Nichtverwandten

-Bei Belding-Erdhörnchen zeigte sich bei Tieren, die nicht zusammen aufwuchsen, ein verstärktes Aggressionsverhalten, bei den nichtverwandten noch ein wenig stärker als bei den Verwandten. Vollschwwestern gaben sich gegenüber weniger aggressiv und unterstützungsbereiter als Halbschwwestern.

-Mutualismus: Beide Individuen erzielen durch kooperatives Verhalten einen Nettogewinn in Hinblick auf Überleben oder eigene Reproduktion. Beispiel Löwen: Je mehr Löwen ein Rudel verteidigen, desto mehr Junge konnten von den dominanzstärksten Tieren gezeugt werden.

-Manipulation: Ein Tier wird durch ein anderes zu altruistischem Verhalten verleitet. Beispiel Brutparasiten.

-Reziprokes Verhalten: Kooperation zwischen Nichtverwandten, wenn die Tiere immer miteinander agieren und die Rollen des Altruisten und Empfängers wechseln
Beispiele:

-Das Gefangenendilemma: 2 Gefangene haben die Wahl, entweder zu kooperieren oder zu betrügen. Kooperiert Spieler A, und betrügt Spieler B, so ist A erfolglos und sitzt 5 Jahre (S). Kooperieren beide, so gibt es eine Belohnung für gegenseitige Hilfe, 1 Jahr Gefängnis (R). Betrügt A und kooperiert B, so erhält A aufgrund Verführung zum Betrug 0 Jahre (T). Betrügen beide, so erhält A 3 Jahre (P). Das Dilemma findet unter diesen Bedingungen statt, wenn $R > (S+T) / 2$

-Tit for Tat (Wie du mir, so ich dir), ist eine ESS, wenn die Gegenspieler häufig genug aufeinander treffen: im ersten Spielzug wird kooperiert, in allen weiteren wird das gemacht, was der Gegner einen Spielzug vorher getan hat. TFT ist vergeltend bei einem Betrug und vergebend bei Kooperation.

-Bei Spiegelexperimenten zeigten Stichlinge bei einem kooperierenden Spiegel (Parallelachse) eine nähere Anwesenheit bei einem Prädator, bei einem nicht-kooperierenden Spiegel (quer) weniger nah.

-Vampirfledermäuse weisen einen negativ exponentiellen Gewichtsverlust auf. Bei 75% ihres Gewichts tritt der Tod ein. Teilt eine andere, vollgefressene Fledermaus eine Blutmenge, die 5% ihres Gewichts entspricht, erlaubt sie einer anderen, halbverhungerten das Überleben für eine im Verhältnis deutlich längere Zeit.

-Nicht verwandte grüne Meerkatzen säugen das gleiche Jungtier, kooperieren in Revierverteidigung, Warnrufen und Interaktionen mit anderen Gruppenmitgliedern

Helferverhalten

-Das Eltern-Nachkommen-Verwandtschaftsverhältnis und das der Geschwister ist gleich. Warum sollte Brutpflege gegenüber Geschwisterunterstützung bevorzugt werden? Schwache Junge profitieren mehr von Futter als starke Junge; Junge sind leichter als Verwandte zu identifizieren als Geschwister; Junge werden in der Nähe der Eltern geboren, Geschwister wandern ab; Geschwisterhilfe bedingt in Zukunft stärkere Konkurrenz; Junge haben einen höheren Wert bei der zukünftigen Fortpflanzung als Geschwister; Beitrag des Partners bei der Aufzucht begünstigt Junge gegenüber Geschwister.

-Sinn der Helfer: genetische Prädisposition: indirekte Fitness, Mutualismus, reziprokes Verhalten, Manipulation; ökologische Randbedingungen, die Helferverhalten begünstigen

-Helferverhalten kann auf unsicherer Vaterschaft basieren (50% Wahrscheinlichkeit dass es eigene Nachkommen sind)

Beispiele:

-Buschhäher unterstützen als Helfer (Söhne, Enkel) Paare bei der Brutpflege, bei der Verteidigung des Reviers und bei der Prädatorabwehr. Eltern mit Helfern ziehen 3 mal soviel Brut auf als ohne. Könnte der Helfer ein eigenes Nest finden, würde er aber mehr profitieren als vom Helferverhalten. Helfer können aber Teile des Reviers erben und dadurch selber zur Fortpflanzung kommen.

-Mexikanische Blauhäher zeigten, egal ob sie Eltern oder Helfer waren, die gleiche Prolaktinproduktion (bei Menschen für Milchsekretion) vor dem Schlüpfen der Jungen

-Schabrackenschakale sind monogam und haben Helfer (Nachkommen aus vorherigem Wurf). Helfer kümmern sich um Nahrungsfindung, Prädatorabwehr und Revierverteidigung. Der Fortpflanzungserfolg der Eltern steigt mit zunehmender Helferzahl.

-Grasmücken auf den Seychellen zeigten über die Jahre einen Anstieg ihrer Zahl. Der Anstieg der Reviere aber blieb auf einem gewissen Niveau konstant. Durch die mangelnde Verfügbarkeit von guten Revieren kann Helferverhalten begünstigt werden, vor allem, da in den guten Revieren mehr Nachkommen gezeugt werden können. Die Grasmücken, die in den hochqualitativen Revieren aufwuchsen, besetzen diese auch meist gleich wieder.

-Graufischer haben am Naivashasee keinen oder max. einen Helfer am Nest (günstige Nahrungsbedingungen), am Viktoriasee (Nahrungsbedingungen schlecht) nichtverwandte Helfer. Am Viktoriasee führen diese sekundären Helfer zu großen Unterschieden im Bruterfolg, bei mehr Helfern überleben mehr Junge.

-Weißstirnpinte helfen nahe verwandten Tieren mit einer deutlich höheren Wahrscheinlichkeit als weniger nahe verwandten.

-Bei Eichelspechten sind die Jungen der letzten Brut auch oft Helfer der nächsten. Die Eicheln werden in Speicherbäumen in Löchern gelagert, einige haben bis zu 30.000 Löcher durch aufeinander folgende Generationen

-Bei Nacktmullen bekommt nur die Königin Kinder und säugt diese. Im Nest gibt es nichtarbeitende Tiere, die dafür zuständig sind, die Königin und die Kinder mit Kot zu füttern.

Optimalitätsmodelle:

- Grenzertragstheorem
- Nahrungswahl (Spezialisierung vs. Generalisierung)
- Risiko des Verhungerns (konstant vs. variabel)
- Essen vs. Prädation (Stichlinge, Sonnenbarsche)
- Nährstoffbeschränkungen (Wasserpflanzen vs. Landpflanzen Elche)

Adaptionen der Kuckucke an Wirte

- Eiablagezeit angepasst (Timing)
- schnelle Eiablage
- Mimikry des Eis als Anpassung an den Wirt

Adaptionen von Vögeln an Kuckucke

- Samenfressende Arten haben keine/wenig Eiablehnung (ungeeignet, junge Kuckucke brauchen Insekten)
- Bevorzugte Wirte zeigten einige Generationen nach Isolation von Kuckucken keine Eiablehnung

Gruppenvorteile: Gute Nahrungsquellen finden

- Zahavi: Weibervogel haben Informationszentren, Vögel mit Erfolg bei Nahrungssuche werden verfolgt (Parasitismus? Tit for Tat?)
- bei Ratten durch Geruch der Nahrung am Tier mit Erfolg

Gruppenvorteil: Erneuernde Nahrungsquellen ausbeuten

Gänse kehren in Intervallen wieder, um nachdem alles nachgewachsen ist, zu fressen (Seewegerich). Die Gänse vorne und hinten haben gleichen Gewinn beim Fressen (vorne die Oberteile der Pflanzen, hinten die nahrhaften Unterteile). Problem: Interferenz durch andere zwischen Intervallen hinzukommenden Gänse. Lösung: Verteidigung oder alle Gänse gehen auf einmal im Intervall fressen.

Kosten des Gruppenfressens

- Beute wird verscheucht
- Spatzen rufen nur andere, wenn Futter aufgeteilt ist, wenn es ein Stück ist, aber nicht! Grund: zu hohe Nachteile.

Risiko des Verhungerns

- variable Nahrung bevorzugen, solange das, was als „konstant“ angesehen wird, nicht ausreicht
- zukünftige Situation nicht berücksichtigen -> „weil man nie weiß, was passieren kann“
- Kohlmeisen tragen nicht das Maximum an Körpergewicht beim Überwintern: trade-off: Prädation/Verhungern
- manchmal zusätzliches Aufbewahren von Nahrung für den Winter

Räuber-Beute-Beziehung

Trade-off zwischen Färbung (Weibchenwahl) und Tarnung (Räubervermeidung) von Endler bei Guppies entdeckt: keine Prädatoren → mehr Farbe, Prädatoren → weniger Farbe

Aposematismus – Verwandtenselektion

Gegenhypothese: Beute hat hartes Integument, muss also nicht immer sterben und es zeigt sich ein direkter Vorteil der Warnfärbung. Fischer's Hypothese: Erst

zusammenklumpen, dann Färbung evolviert. Seine Gegner behaupten, dass sich erst die Färbung und dann das Zusammenklumpen in Familien evolviert hat.

Altruismus: Frauenteil im Tasmanischen Pfuhlhuhn

Kooperation zwischen Brüdern: Verwandtenselektion bevorzugt. Es gibt aber auch nicht verwandte Männchen zusammen, die Frauen haben Vorteile von 3 anwesenden Männchen → sexueller Konflikt.

Nicht vermehren bei $\frac{1}{2} N3 > N2$ und vermehren bei $\frac{3}{4} N3 > N2$. (N3 und N2 sind Nutzen der Anwesenheit von 2 bzw. 3 Männchen)

Tit for Tat in Hamletbarschen

-simultaner Hermaphrodit

-es werden nicht alle Eier auf einmal abgesetzt → Vermeidung von Betrug

-Tier 1: wenige Eier, dann befruchtet Tier 2 und legt wieder wenige Eier.

Anschließend befruchtet wieder Tier 1 und legt wenige neue Eier. So geht es immer weiter, der Grund dafür ist, dass ein Betrug möglich ist, wenn ein Tier alle Eier auf einmal ablegt und das andere Tier nur befruchtet und wegschwimmt. Ein Betrug ist möglich, da Spermien einfacher zu produzieren sind als Eier.

Helfer

-in Bienenfressern wird nur den nächsten Verwandten geholfen

-in Bienenfressern kann der Vater die Brutversuche stören (wegjagen von Sohn/Partner) oder Blockade des Nesteingangs, damit sie Helfer werden!

-in Anis-Vögeln brüten Weibchen zusammen, aber versuchen die Eier anderer Weibchen aus dem Nest zu rollen → die dominanten Weibchen haben die meisten Eier. Das Zusammenbrüten geschieht bei ihnen nur aus Prädatordruck.

-auch Ahornspechte brüten zusammen, essen aber die Eier der benachbarten Weibchen in dessen Anwesenheit. Hier erfolgt das Zusammenbrüten aufgrund der vorhandenen Speicherbäume mit zahlreichen Löchern und hineingesteckter Nahrung.

Genetik

Allel= alternative Form eines Gens (mehrere „Allele“ eines Gens)

Kampf mehrerer Allele eines Gens um einen Locus auf einem Chromosom

r= Verwandtschaftskoeffizient=Wahrscheinlichkeit, dass ein Allel eine Kopie des Allels des Anderen ist.

Verwandtschaftskoeffizient:

$$r = \sum (0,5)^L$$

Σ= Summe aus allen möglichen Wegen zwischen 2 Individuen

L= Anzahl Generationen

Grund für Geschlechterverhältnis von 1:1

Ungleichgewicht auf einer Seite ist evolutiv nicht stabil, da Eltern, die mehr vom anderen Geschlecht produzieren, im Vorteil sind. (Gen das einen Geschlechterbias hat, würde sich bei einem Ungleichgewicht rapide ausbreiten)

Sind Söhne doppelt so schwer aufzuziehen wie Töchter,

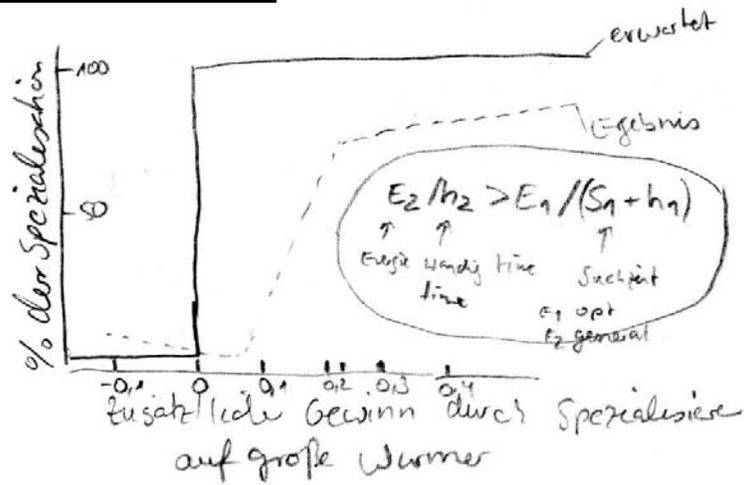
→ Leichte Schwankung zu Frauenbias

→ Söhne sind doppelt so reproduktiv wie Töchter (aber doppelt so teuer → gleicher Ertrag des Investments bei Söhnen und Töchtern)

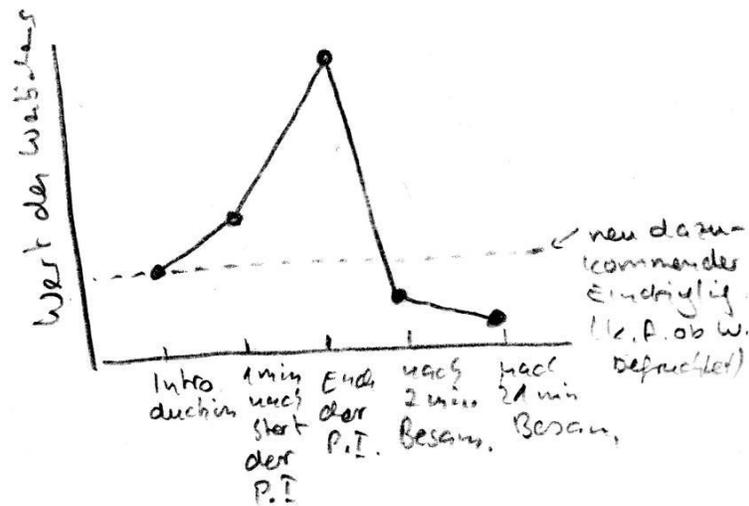
→ **Investment** in Söhne und Töchter sollte gleich sein, nicht das Verhältnis

→ Beispiel: Polistes metricus (Frauen<Männer) vs. Polistes variatus (Frauen gleichgross wie Männer). In metricus sexueller bias, aber nicht in variatus. Jedoch ist in beiden Arten das Investment immer noch 1:1!

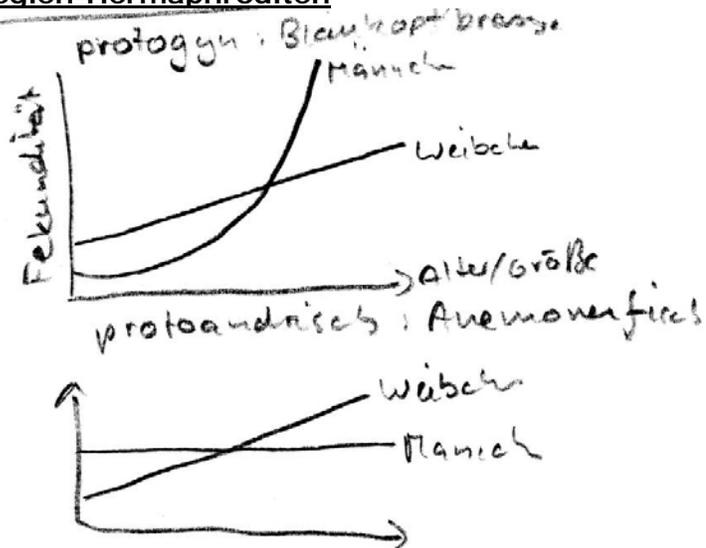
Übergang Spezialist/Generalist



Baldachinspinnen Weibchenwert



Alternative Strategien-Hermaphroditen



Anpassung oder Dichtung?

Probleme (Alternative Hypothesen)

Webervögel: Nahrungssuche in Gruppen, verursacht durch eine „patchy“ Nahrungsverteilung. Aber: Paarhufer haben ein solitäres Leben durch hochqualitative „patches“. Die Sachen werden zu einfach oder zu „vage“ erklärt.

Grund und Effekt

Webervögel sind in Schwärmen auf Samensuche. Selektion für Schwarmnahrungssuche aufgrund Samen als Nahrung?(beste Methode zur Nahrungssuche)

Alternative: Prädatoren als Selektionsdruck für Schwärme: sie müssen Samen (lokal sehr häufiges Futter) fressen, damit sie alle satt werden → Samen sind jetzt nicht der Grund sondern verursacht durch Schwarmflug.

Vielleicht ist auch bei den Paarhufern Selektionsdruck durch Prädation? Aber ihre Nahrung ist inkompatibel fürs Gruppenleben → Solitäre Nahrungssuche

Störvariablen

Langer Hals der Giraffen → Ursache Futter in den Baumwipfeln oder bessere Prädationserkennung? Wie unterscheidet man? Ist es sogar beides?

Wichtig: Körpergröße/Gewicht als relatives Maß nehmen und testen, ob ein Wert davon abweicht (Gehirngröße bei Vögeln= $\text{Körpergewicht}^{2/3}$).

Bevor man ökologische Ursachen anschaut -> Effekt von Körpergröße/Gewicht eliminieren (Ist Eigenschaft größer oder kleiner als man es in Relation zu Größe/Gewicht erwarten könnte?)

Alternative Anpassungsgipfel oder nichtadaptive Unterschiede?

Es reizt zu sagen, dass Unterschiede zwischen Arten immer adaptiv (eine Anpassung) sind. Einige Unterschiede können aber alternative Methoden zu den gleichen ökologischen Selektionsdrücken sein (2 unterschiedliche Methoden der Regulation: Autofahrer links (England) + rechts (Deutschland) sind gleich sinnvoll!) Schafe Hörner aus Haut gebildet, bei Hirschen das Geweih aus Knochen. Beides ist zum Kämpfen gut geeignet.

Problem: nichtadaptive Erklärungen sind die allerletzten Hypothesen. Vielleicht gibt es eine adaptive Erklärung, die man noch nicht herausgefunden hat?

Geweih werden abgeworfen, Hörner nicht. Mögliche Ursache: Saisonale Varianz in Paarungs/Nahrungskonkurrenz?

Beispiel: Soziale Organisation von Primaten:

1932 Zuckerman: Primaten sozial wegen Dauersex

1950: Primaten haben keinen Dauersex, Unterschiedliche Arten haben unterschiedliche Sozialsysteme. Nahrung und Prädation sind Ursache für Gruppenleben und Habitat. Die Einteilung der Primaten in Gruppen gestaltete sich problematisch, es gibt eine große Varianz innerhalb einzelner Arten, z.B. Territoriumgröße. Fortpflanzungssysteme und Gruppengröße variieren nicht auf die gleiche Art. (2 Primatenarten können gleiches Fortpflanzungssystem aber andere Gruppengröße haben)

Clutton-Brock-Harvey versuchten anschließend, diese Probleme zu vermeiden.

1. Verschiedene Aspekte des Sozialverhaltens und Morphologie auf einer Maßskala
2. Multivariate Statistiken, um die Effekte verschiedener ökologischer Variablen auf gleiche Eigenschaft herauszufiltern und den Einfluss jedes ökologischen Faktors auf jeden Aspekt der Sozialorganisation separat zu betrachten

3. Sorgfältige Erwägung, auf welcher taxonomischen Position die Analyse sein sollte: Art, Gattung, Ordnung, Familie oder Unterfamilie
- Unabhängigkeit von Datenpunkten: alle Primatenarten: Gewicht vs. Anzahl Frauen. Innerhalb einer Gattung alle Datenpunkte geklumpt → ein Punkt pro Gattung? Hängt vom Merkmal ab, wie variabel dieses ist.
- Entweder Verwerfen von nützlichen Daten oder eine subjektive Phylogenie-Analyse statt Ökologie

Heute ist der ideale Weg: Stammbaum nehmen und Vergleiche zwischen Datenpunkten, die eindeutig unabhängig evolutive Eigenarten sind. Vergleich zwischen voneinander abstammenden Arten oder, wenn das nicht geht, zwischen Schwesterarten.

Zusammenfassung der vergleichenden Herangehensweise:

1. Verschiedene Aspekte der Sozialorganisation werden unabhängig und als fortlaufende Variablen verwendet
2. Störvariablen werden rigoros eliminiert
3. Auf den bestmöglich passenden taxonomischen Level achten
4. Daten werden, wenn möglich, benutzt, um zwischen alternativen Hypothesen wie Prädation und sexueller Konkurrenz zu unterscheiden.

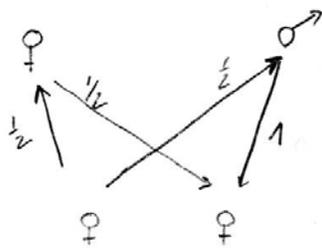
Nasonia vitripennis (parasitoide Wespe) als Beispiel für lokale Partnerkonkurrenz

- legt Eier in Puppen von Fliegen
- Söhne befruchten Töchter in Puppen → 92% Frauen, 8% Männer
- Wenn zweite Wespe Eier in die Puppe legen will, was tun?
 - wenig Eier, nur Söhne
 - je mehr Eier, desto mehr Töchter (Chance, dass Söhne um Partner konkurrieren wird höher mit zunehmender Anzahl)
- Beweis: Brut der zweiten Wespe von der Anzahl nur 1/10 der ersten → nur Söhne
- Wenn Brut der zweiten Wespe doppelt so viel ist wie erste → 10% Söhne, 90% Töchter

Berechnung der Verwandtschaftskoeffizienten bei Haplodiplonten

Berechnung der Verwandtschaftskoeffizienten bei Haplodiplonten

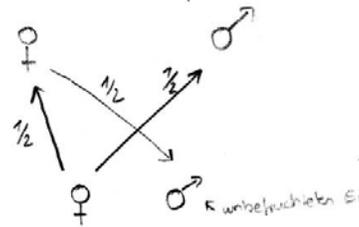
Schwester-Schwester



$$(0,5 \times 0,5) + (0,5 \times 1) = 0,75$$

(0,5) ← mutter
 (0,5) ← väter
 (0,5) ← wsk. das Teilens der Gene

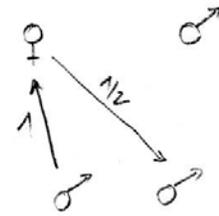
Schwester ↔ Bruder



$$(0,5 \times 0,5) + (0,5 \times 0) = 0,25$$

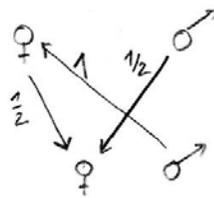
(0,5) ← Hälfte der Gene
 (0,5) ← wsk. dass Gene gleich
 (0) ← keine Vererbung väterlicher Gene

Bruder-Bruder



$$(1 \times 0,5) + (0 \times 0) \rightarrow 0,5$$

Bruder - Schwester



$$(1 \times 0,5) + (0 \times 0) = 0,5$$

Identifizierungsallele „Grünbart-Effekt“

Solenopsis geminata-Arbeiter mit einem bestimmten Allel töten Königinnen ohne dieses Allel (Unterscheidung erfolgt olfaktorisch).
 Identifizierungsallele werden nicht viel studiert, da sie aus Kooperationen mit Nichtverwandten entstehen, die dieses Signal ausprägen -> unwahrscheinliche Ausbreitung

Hamilton's Regel und die Anpassung auf Eusozialität

$$K = \frac{1}{r}$$

Generelle Regel:

K = Nutzen/Kosten bzw. zusätzlich Geschwister durch Helfen/eigene Kinder verloren durch Helfen

r = Verwandtschaft zu aufgezogenen Geschwistern / Verwandtschaft zu eigenen Kindern

diploid: Verwandtschaftsgrad 0,5 zu Geschwistern (Elternhelfer)

$$K > \frac{1/2}{1/2} = 1$$

Es lohnt sich zu helfen, wenn (wenn jeder verlorene Nachkomme mit ein wenig mehr als ein Nachkomme des Geschwisters ersetzt werden kann)

$$\left(\frac{3}{4} \times \frac{3}{4}\right) + \left(\frac{1}{4} \times \frac{1}{4}\right) = \frac{5}{8}$$

durchschnittl. Verwandtschaft zu Nachkommen

3:1 Verhältnis bei eusozialen Tieren:

$$1/2 / 5/8 = 4/5$$

- ➔ Kritischer Wert von K
- ➔ Arbeiter müssen knapp über 4 Geschwister für alle 5 Nachkommen, die geopfert werden, aufziehen.
- ➔ Jedoch berücksichtigt das nicht den reproduktiven Wert der Männchen/Weibchen

Daher richtige Kalkulation des payoffs:
 (Anzahl aufgezogen x Wert x Verwandtschaftskoeffizient)

Bei 3:1

<p>Helfen, ein Geschwister aufzuziehen: $(\frac{3}{4} \times 1 \times \frac{3}{4}) + (\frac{1}{4} \times 3 \times \frac{1}{4}) = \frac{12}{16}$</p> <p>Eigene Brut aufziehen: $(\frac{3}{4} \times 1 \times \frac{1}{2}) + (\frac{1}{4} \times 3 \times \frac{1}{2}) = \frac{12}{16}$</p>	} gleich	<p>→ erklärt Evolution von Eusozialität aufgrund Haplodiploidität NICHT bei einem Geschlechterverhältnis von 3:1</p>
---	----------	--

Wenn im Nest ein bias von 3:1 vorhanden ist und das Populationsgeschlechterverhältnis 1:1 beträgt, sind Männchen und Weibchen gleich viel wert und K = 4/5.

Lösung: Zyklus, der es Individuen erlaubt, sich manchmal auch mit der zweiten Generation zu paaren (Männchen überleben → Geschlechterverhältnis in der Population näher an 1:1). Überwinternde Frauen sollten darum vor allem Männchen aufziehen und Sommerfrauen überwiegend Weibchen.

Dieser Zyklus unterstützt die Evolution der Eusozialität.

Allgemeine Hamilton's Regel:

$$\frac{\text{Nutzen}}{\text{Kosten}} > \frac{\text{Verwandtschaft zu eigenen Nachk.}}{\text{Verw. zu Nachk. des Empfängers}}$$

Spieltheoretische Modelle von Maynard-Smith – Warum bekämpfen sich Tiere nicht immer?

Bei vielen Tieren kommt es zu Konkurrenz um Ressourcen – sei es um Zugang zu Nahrung oder zu Weibchen. Der Gewinner einer solchen Konkurrenz wird in vielen Fällen unblutig bestimmt. Nun stellt sich die Frage, warum die Konkurrenten sich stattdessen nicht immer bekämpfen, bis ein eindeutiger Gewinner hervorgeht und stattdessen nur Drohgebärden austauschen? Basierend auf der damals verbreiteten Gruppenselektionstheorie hat man lange vermutet, dass Tiere durch den Kampf und die gegenseitige Verletzung das Überleben der Art gefährden. Inzwischen hat man jedoch herausgefunden, dass die Gruppenselektionstheorie überholt ist, jedes Individuum versucht nur, seine persönliche Genweitergabe zu maximieren. Daraus hervorgehend, sollte jeder Kampf durch die Ansammlung von Kosten und Nutzen entschieden werden. Um einen Vergleich zwischen Kosten und Nutzen ziehen zu können, sind spieltheoretische Modelle wie von Maynard-Smith 1976 vorgestellt, wichtig. Im Grunde wird angenommen, dass es Individuen innerhalb einer Art gibt, die unterschiedliche Strategien verfolgen, um ihren Erfolg zu maximieren.

Dieses spieltheoretische Modell ist auch gut bekannt unter dem Namen „Falke-Taube-Spiel“ oder „Falke-Taube-Bourgeois-Spiel“ und wird nun im Folgenden vorgestellt.

Die Nutzen und Kosten in diesem Modell sind wie folgt verteilt:

Gewinner +50

Verlierer 0

Drohen -10

Verletzung -100

Positive Punkte sind anzusehen als Fitnessgewinn (Zugang zu Weibchen oder Nahrung), negative Punkte als Fitnessverlust des Individuums.

Das Falke-Taube-Spiel

Es gibt in diesem Modell „Falken“, die immer bis zur Verletzung um den Sieg kämpfen. Darüber hinaus gibt es „Tauben“, die maximal eine Drohgebärde zeigen und nie bis zur Verletzung kämpfen, sondern vorher aufgeben. Diese zwei Strategien spiegeln die beiden Extreme in Auseinandersetzungen in der Natur wieder.

Folgende Spielsituationen und Spielergebnisse werden angenommen:

Trifft ein Falke auf einen Falken, gewinnt er in der Hälfte der Fälle, in der anderen Hälfte der Fälle verliert er und zieht sich eine Verletzung zu.

Trifft ein Falke auf eine Taube, gewinnt stets der Falke und die Taube verliert, da sie

flieht

Treffen zwei Tauben aufeinander, kommt es immer zu einer Drohgebärde von jeder Seite und in der Hälfte der Fälle gewinnt eine Taube, in der anderen Hälfte der Fälle verliert sie.

In der folgenden Grafik sind die erzielten Punkte für den Angreifer dargestellt.

		Gegner	
		Falke	Taube
Angreifer	Falke	$\frac{1}{2} \times 50 + \frac{1}{2} \times (-100)$ -25	1×5 +50
	Taube	1×0 0	$\frac{1}{2} \times (50-10) + \frac{1}{2} \times (-10)$ +15

Jetzt stellt sich die Frage, wie die Evolution nun in der Verteilung der Falken und der Tauben vorgeht.

Angenommen die komplette Population einer Art würde nach der Taubenstrategie agieren und immer +15 Punkte gewinnen. Jetzt würde ein zufällig auftretender „Falke“ gegenüber den „Tauben“ einen enormen Vorteil haben, da er aus jeder Konfrontation +50 Punkte ziehen kann. Das zeigt, dass die Taubenstrategie alleine keine evolutionsstabile Strategie sein kann.

Im Gegensatz dazu nehmen wir jetzt an, dass alle Mitglieder der Population nach der Falkenstrategie agieren würden. Dabei würden bei jeder Konfrontation 25 Punkte verloren gehen und eine zufällig auftretende „Taube“ würde dadurch, dass sie mit 0 Punkten keine Verluste davonträgt, sich in der Population durchsetzen. Also kann auch die Falkenstrategie alleine nicht existieren.

Ein evolutionsstabiles Gleichgewicht kann also nur entstehen, wenn es jeweils von den „Falken“ und den „Tauben“ einen bestimmten Anteil in der Population gibt. Dadurch müsste jeder Falke und jede Taube den gleichen Gewinn erzielen. Diese Zusammensetzung der Population kann man wie folgt berechnen. f ist hierbei die Proportion der Falken in der Population, also ist $(1-f)$ der Anteil der Tauben.

$$\text{Falken} = (-25 \times f) + (50 \times (1-f))$$

$$\text{Tauben} = (0 \times f) + (15 \times (1-f))$$

Das evolutionsstabile Gleichgewicht lässt sich berechnen, indem man Falken und Tauben gleichsetzt, also:

$$(-25 \times f) + (50 \times (1-f)) = (0 \times f) + (15 \times (1-f))$$

Löst man diese Gleichung nach f auf, so ergibt sich:

$$f = 7/12, (1-f) = 5/12.$$

Das zeigt, damit das Falke-Taube-Spiel eine evolutionsstabile Strategie werden kann, muss der Anteil der Falken in der Population $7/12$ bzw. 58,33% sein, während der Anteil der Tauben $5/12$ bzw. 41,67% sein muss.

Jedoch muss nicht jedes Individuum sein Leben lang auf eine der beiden Strategien fixiert sein, sondern kann auch bei jedem Kampf mit den oben berechneten Wahrscheinlichkeiten entweder „Falke“ oder „Taube“ als Strategie wählen.

Der durchschnittliche Gewinn für jedes Individuum wären bei diesem Verhältnis 6,25 Punkte pro Auseinandersetzung. Jedoch ist diese Punkteverteilung nicht das Optimum für jedes Individuum, es wäre besser, alle würden „Taube“ spielen, wo jedes Individuum bei jeder Auseinandersetzung durchschnittlich 15 Punkte erzielen könnten. Jedoch ist, wie oben schon gesagt, dieses Prinzip empfindlich gegenüber der Ausnutzung eines/weniger Individuen, die die Falkenstrategie adoptieren. Das evolutionsstabile Gleichgewicht ist hingegen immun gegen solche Ausnahmen und verhindert das Ausnutzen der Population zum eigenen Vorteil.

Das Falke-Taube-Bourgeois-Spiel

Die bisherigen Annahmen waren darauf beschränkt, dass es nur zwei verschiedene Strategien in der Population gibt. In dem folgenden Modell berücksichtigen wir noch eine dritte Strategie: „Bourgeois“. Diese Strategie verhält sich als Besitzer eines Gebietes wie ein Falke, als Eindringling in das Gebiet eines Anderen wie eine Taube. Es wird angenommen, dass ein „Bourgeois“ - Individuum in der Hälfte der Fälle ein Besitzer, in der anderen Hälfte, der Eindringling ist. Zwischen zwei aufeinander treffenden „Bourgeois“ - Strategien gibt es nie eine Drohung oder eine Verletzung, sondern nur Gewinner und Verlierer. Die Auszahlungen an den Angreifer sind damit, wie in der folgenden Grafik dargestellt:

		Gegner		
		Falke	Taube	Bourgeois
Angreifer	Falke	$(\frac{1}{2} \times 50) + (\frac{1}{2} \times (-100))$ -25	1×5 +50	$(\frac{1}{4} \times 50 + \frac{1}{4} \times (-100)) + (\frac{1}{2} \times (1 \times 5))$ +12,5
	Taube	1×0 0	$(\frac{1}{2} \times (50-10)) + (\frac{1}{2} \times (-10))$ +15	$(\frac{1}{2} \times (1 \times 0)) + (\frac{1}{4} \times (50-10)) + (\frac{1}{4} \times (-10))$ +7,5
	Bourgeois	$(\frac{1}{4} \times 50 + \frac{1}{4} \times (-100)) + (\frac{1}{2} \times (1 \times 0))$ -12,5	$(\frac{1}{2} \times (1 \times 5)) + (\frac{1}{4} \times (50-10)) + (\frac{1}{4} \times (-10))$ +32,5	$(\frac{1}{2} \times 50) + (\frac{1}{2} \times 0)$ +25

Im Gegensatz zu einer reinen „Falken“ oder „Tauben“ – Population ergibt sich bei einer reinen „Bourgeois“ – Population folgendes Bild: Der durchschnittliche Gewinn einer Auseinandersetzung ist +25. Würde es einen „Falken“ in dieser Population geben, würde dieser nur +12,5 Punkte bekommen. Würde es eine „Taube“ geben, würde diese nur +7,5 Punkte erhalten. Damit ist die „Bourgeois“-Strategie stabil gegenüber anderen Strategien und ist die einzigste, die in ihrer Reinform ein evolutionsstabiles Gleichgewicht darstellt.

Schlussfolgerungen und Erkenntnisse aus den Modellen

Diese Modelle sind so simplifiziert, dass sich dem Leser die Frage stellt, inwiefern diese uns helfen können, die deutlich komplexeren Verhältnisse in der Natur zu verstehen. Aus den zuvor vorgestellten Modellen lassen sich folgende Erkenntnisse ziehen:

Die beste Kampfstrategie für ein Individuum hängt davon ab, was die anderen Konkurrenten für eine Strategie anwenden. Eine Strategie ist nur dann nützlich, wenn sie die Schwächen der anderen Strategien der Population ausnutzen. Beispielsweise ist ein „Falke“ nur dann effektiv, wenn der Grossteil der Population nur „Tauben“ sind.

Die evolutionsstabile Strategie hängt davon ab, welche Strategien vorhanden sind. Das konnte man daran sehen, dass die evolutionsstabile Strategie beim Falke-Taube-Spiel eine andere war als bei dem Falke-Taube-Bourgeois-Spiel. In der Natur lässt sich oft sehen, dass Auseinandersetzungen selten nach einem Schema ablaufen sondern meist eine Abwechslung von Drohgebärden und Kampf sind. Diese Beobachtung stimmt mit der Berechnung aus dem Falke-Taube-Spiel überein.

Die evolutionsstabile Strategie hängt auch von den Auszahlungswerten der unterschiedlichen Kampfergebnisse ab. Je nachdem, wie viel Gewinn oder Verlust ein Individuum aus einem Kampf ziehen kann, ändert sich die evolutionsstabile Strategie. Beispielsweise würde die evolutionsstabile Strategie sich komplett ändern, wenn eine Verletzung nur -50 Punkte oder deutlich mehr, also -500 Punkte mit sich ziehen würde.

ESS-Modell für elterliche Investition (Maynard-Smith 1977)

Männchen/Weibchen	Brutpflege	Desertion
Brutpflege	Beide wP_2	Beide WP_1
Desertion	Weibchen: wP_1 Männchen: $wP_1(1+p)$	Weibchen: WP_0 Männchen: $WP_0(1+p)$

P_x : Überlebenswahrscheinlichkeit der Junge bei x Eltern

p: Chance, sich ein zweites Mal zu verpaaren

w: wenige Eier (wenn Weibchen bleibt)

W: viele Eier (wenn Weibchen abhaut)

ESS1: Beide Eltern gehen. Weibchen $WP_0 > wP_1$ und Männchen $P_0(1+p) > P_1$

ESS2: Männchen bleibt. Weibchen $WP_1 > wP_2$ und Männchen $P_1 > P_0(1+p)$

ESS3: Weibchen bleibt. Weibchen $wP_1 > WP_0$ und Männchen $P_1(1+p) > P_2$

ESS4: Beide bleiben. Weibchen $wP_2 > WP_1$ und Männchen $P_2 > P_1(1+p)$

Visitenkarten zum Lernen und Wiederholen wichtiger Sachverhalte der Verhaltensökologie

Vorderseite

Demographie als Effekt in der Evolution von Eusozialität

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

Aufzucht der Brut in Geschwistergruppen
--> selbst bei Tod setzen die Geschwister die Brutpflege fort --> zusätzlicher Fitnessgewinn von 0.75-verwandten Geschwistern, die auch Nachwuchs aufziehen.
--> Effekt größer als Haplodiploidität

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Warum schließen sich Männchen zur Paarung in Gruppen zusammen? „Leks“

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

Bradbury & Gibson 1983:
-aggregieren an „Hotspots“
(mit vielen Weibchen, Moorantilope, Uganda-Kob)
-Senkung Raubfeindrisiko (Frösche)
-Verbessertes Anlocken von Weibchen (Frösche)
-Bevorzugung der Weibchen für Orte oder Ansammlungen der Männchen (wegen Möglichkeit, Männchen auszusuchen :Birkhuhn)

Leks entstehen, wenn weder Frauen noch Ressourcen ökonomisch verteidigt werden können.

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Warum gibt es mehrere Signale für einen Sachverhalt?

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

unterschiedliche Kosten/Nutzen:
Eissturmvogel:

Flügel heben: 12% der Gegner fliehen, 1% Angriff auf den Signaler --> niedrige Kosten
Auf den anderen zurennen: 28% der Gegner fliehen, 28% greifen an --> hohe Kosten

Das gewählte Signal kommt auf den Umstand an (Verteidigung von wichtigen/weniger wichtigen Ressourcen)

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Gruppenleben

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

- erhöhte Wachsamkeit
- Verdünnung
- Deckung
- Konfusion
- Verteidigung
- Suche nach günstigen Futterplätzen
- Jagd nach schwierig zu fangender Beute
- Parasiten- & Krankheitsübertragung
- Innerartliche Aggression/Dominanz

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Arten von Wettkämpfen zwischen Tieren

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

-ernsthafte Kämpfe
(wenn Auszahlung für Gewinn höher als Kosten einer Verletzung ist: Moschusochse, Narwal)
-Respekt des Besitzes
(Gewinner ist meist Besitzer, Konflikte bei Unklarheit des Besitzers: Seejungfer)
Hypothesen, warum Besitzer gewinnt:
-besserer Kämpfer, darum Besitzer
-kämpfen härter, da sie viel zu verlieren haben
-Asymmetrie der Besitzverhältnisse entscheidet
-Stärkewettkämpfe
(Beurteilung der Stärke an Ritualen, Rituale geben die wahre Stärke wieder:
Frosch groß-> tiefe Quaktöne) © Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Evolution Altruismus

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

-Verwandtenselektion (Präriehund-Alarmrufe)
-Mutualismus (2 Löwinnen jagen größere Beute als jede für sich, Löwen verteidigen Rudel zusammen, untergeordnete Männchen haben dadurch Chance auf Vaterschaft)
-Manipulation (Kuckuck)
-reziprokes Verhalten (Gefangenendilemma, Tit for tat, Bluthervorwürgen bei Vampirfledermäusen)

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Abwanderungsverhalten- Gründe?

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

Inzuchtvermeidung

Vögel: Weibchen wandern ab, Männchen bleiben wegen der Möglichkeit, Territorien zu bekommen

Säugetiere: Männchen wandern ab wegen der Möglichkeit zur Polygynie --> viele Frauen

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Eusozialität bei Termiten - Gründe?

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

-Kreisläufe von Inzucht und Auszucht
(König und Königin homozygot durch Inzucht (Geschwister im alten Stock zeugen König!)
Nachkommen heterozygot --> zu 100% verwandt)

-Verbundenes Genom
(In einigen Arten Teile des Genoms verbunden mit Geschlechtschromosomen --> Verwandtschaft zwischen Geschwistern des gleichen Geschlechtes größer als 0.5)

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Arten von Signalen und deren Eigenschaften

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

-chemisch

lange Reichweite, langsame Ausbreitung, überwindet Hindernisse gut, Lokalisierbarkeit variabel, niedrige Kosten

-auditiv

lange Reichweite, schnelle Ausbreitung, überwindet Hindernisse gut, Lokalisierbarkeit mittel, hohe Kosten

-visuell

mittlere Reichweite, schnelle Ausbreitung, überwindet Hindernisse nicht, gute Lokalisierung, niedrige Kosten

-taktil

kurze Reichweite, schnelle Ausbreitung, keine Überwindung von Hindernissen, gut lokalisierbar, niedrige Kosten

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Ursprung und Evolution von Signalen

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

Ursprung:

Intentionsbewegungen (entstanden aus widersprüchlichen Motivationen, z.B. Zickzack beim Stichling --> Vermeidung/Hinschwimmen) vor Aktion --> Selektion auf Reaktion

Evolution:

Signale werden übertrieben, wiederholend und stereotyp = Ritualisierung
Grund bei sexuellen Signalen --> Weibchenpräferenz

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Spermienkonkurrenz

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

-Gonadosomatischer Index

-Spermienanzahl

-Spermienlänge

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Verwandtenerkennung

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

-räumliche Infotmation (alles zu Hause=verwandt) (Teichrohrsänger vertreibt Kuckuck, aber kümmert sich um ein Kuckucksbaby)

-Bekanntschaft oder Kontakt im Juvenilstadium (Konrad Lorenz --> Gänse, Belding-Erdhörnchen)

-Phänotyp-Abgleich (Belding-Erdhörnchen)

-Erkennung über Identifizierungsallele ("Grünbart-Effekt": Merkmalsausprägung innerhalb verwandter Tiere)

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Eusoziale Insekten: Konflikt über Geschlechterverhältnis reproduktiver Tiere

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

Königin will 1:1 (gleich verwandt zu Söhnen und Töchtern: gleichmässiges Investment)
Arbeiter wollen 3:1 (0.75 zu Weibchen verwandt, 0.25 zu Männchen. Schwestern sind besser als Brüder, solange es nicht zu viele sind, sonst haben die Männchen höheren Fortpflanzungserfolg als Königinnen.:
1 Arbeiter: 3 Nichten/Neffen von Männchen 0.25
1 Nichte/Neffe von Königin 0.75
Problem: Mehrfachpaarung der Königin, Arbeiter legen Eier. Alternative Erklärung: Lokale Partnerkonkurrenz, kann parallel funktionieren (Brüder befruchten Schwestern --> Königin sollte mehr Weibchen aufziehen) © Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Paarungssysteme ohne männliche Brutpflege

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

Weibchen Ressource, Männchenverteilung orientiert sich an Weibchenverteilung, Weibchen orientieren sich an Nahrungsverteilung.
Bsp: Blaukopfblassen: Entfernt man Männchen -> Revierverteilung gleich. Entfernt man Weibchen -> Revierverteilung ändert sich. Also suchen Weibchen Eiablagereviere, Männchen kämpfen um diese.
Bsp: Graumaus: Beim freilassen von Mäusen orientierte sich die Verteilung der Männchen an der der Weibchen (direkter Zugang zu Weibchen)
W ausgebreitet --> M ausgebreitet (Monogamie)
W geklumpt --> M geklumpt (Polygamie)
operationales Geschlechterverhältnis © Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Warum alternative Strategien?

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

-Variable Umwelt
(Stichlings-Röte trade-off zwischen Paarung und Prädation --> blasse Stichlinge auch erfolgreich in Gebieten mit vielen Prädatoren)
-Das Beste aus einer ungünstigen Situation machen (kleine Frösche keine Chance beim Rufen --> Satellitenmännchen)
-Evolutives Gleichgewicht --> ESS
(Hakennasen<->Jacks
Feigenwespen
Grabwespen) © Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Befruchtungsart -> Brutpflege Warum männliche Brutpflege?

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

äußere Befruchtung: männliche Brutpflege
innere Befruchtung: weibliche Brutpflege
-Sicherheit der Vaterschaft (Trivers 72)
(intern sicher, extern unsicher)
-Reihenfolge der Gametenabgabe
(Dawkins & Charlisle 76) (intern: Männchen kann abhauen, extern: Weibchen kann abhauen)
-Assoziierung (Williams 75)
(intern: im Körper des Weibchens,
extern: im Revier des Männchens) © Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Gründe für zwei Strategien (normal & alternativ), den gleichen Erfolg zu haben

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

-Polymorphismus
genetische oder Umweltunterschiede
(Temperatur -> Männchen/Weibchen bei Fischen.)
Jedes Tier verfolgt eine andere Strategie

-Einzeltiere benutzen beide Strategien
(Grabwespen)

-Beurteilung von Konkurrenten->andere Strategie
(kein Unterschied zwischen Körpergrößen vom
grünen Baumfrosch bei Rufern/Satelliten. Es lohnt
sich, Satellit zu sein, wenn viele Rufer vorhanden
sind und umgekehrt.)

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Gegenbeweise zur Gruppenselektionstheorie

(Gruppen egoistischer Tiere sterben aus wegen
Überlastung der Nahrungsreserven, Gruppen mit
Tieren, die die Geburtsrate beschränken, bleiben
erhalten. Jedes Tier arbeitet zum Wohle der
ganzen Gruppe)

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

-Gruppen sterben nicht schnell genug aus, um
Selektion zu ermöglichen (Individuen sterben
schneller -> stärkere Selektion)

-Populationen müssten isoliert sein (sonst könnten
Egoisten in eine reproduktiv beschränkte Gruppe
einwandern und alle werden über die Gene
egoistisch)

-Beispiel: Kohlmeisen optimieren Eiablagereate
in Hinblick auf Überleben der Junge und
zukünftigen Fortpflanzungserfolg (Iteroparität)

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Probleme für einen Singvogel in Wald- und Feldgegenden und deren Lösungen

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

-Abschwächung
(wenig Unterschied zwischen Habitaten)

-Verschlechterung
(Wald -> Echos von Ästen
Feld -> Fluktuationen durch Wind führen
Amplitudenänderungen herbei)

-Lösungen:
Wald: niedrige Frequenzen, saubere Töne
(Echos stärker bei hohen Frequenzen)
Feld: schnelles Trillern, hohe Frequenzen
(Wind filtert Töne -> hohe Repetition)

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Formen des sexuellen Konflikts

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

-Vergewaltigung (Skorpionsfliegen)

-Elterliches Investment

-Infantizid (Löwen)

-Mehrfachverpaarungen

-chase-away sexual selection

© Denis Meuthen 2010

Auswirkungen von Genen auf Verhalten - wie untersuchen?

- Genetische Mutanten (Drosophila)
- Künstliche Selektion (schnelle+langsame Paarung bei Drosophila, Rufen+Satelliten bei Grillen)
- Populationsunterschiede (Küsten-Strumpfbandschlange an Küsten schneckenfressend, abseits von Küsten nicht. Mönchsgrasmücken in Süddeutschland migrieren alle, in Frankreich ein paar und auf den kapverdischen Inseln keine)
- Kreuzungen (Deutsche x Kapverdische Vögel: 40% Zugunruhe 60% keine -> Selektion nach Zugunruhe. Mehr als ein Gen involviert (sonst alle wie das dominante Elternteil). Effekt mehrerer Gene -> Schwelle (sinst würden alle mittleres Zugverhalten zeigen)

Wie ist Eusozialität entstanden?

- zu Hause bleiben und helfen (Verteidigung der Eier und Larven gegen Parasiten, Nestbau alleine schwierig, Königin manipuliert Kinder zum bleiben -> höherer Fitnessgewinn)
- Ein Nest teilen (Verteidigung s.o., Nestbau zusammen um Chance zu haben, Königinnen sind oft Schwestern)
- Urahn: Parasitoide Wespen (Ei in tote Larve)
- Haplodiploidität: Männchen haploid, Weibchen diploid. Schwestern-Schwestern 0.75 verwandt, mehr als Töchter. Hälfte der Gene vom Vater, Schwester hat dieselbe Hälfte. Es lohnt sich also, Schwestern statt Kindern aufzuziehen.

Sinn der Balz?

- Reproduktive Isolation (Arterkennung: Frösche)
- Intrasexueller Wettkampf (Lautstärke von Balzsignalen: Frösche)
- Beurteilung (ob das Männchen gut mit dem Weibchen harmoniert -> Brutpflege!)

Gründe für Weibchen, eine Paarung zuzulassen

- nichtgenetische Vorteile
 - gute Reviere (Am. Ochsenfrösche)
 - Hochzeitsgeschenke (Skorpionsfliegen)
 - Test, ob Männchen guter Elter (Meerschwalbe)
- genetische Vorteile
 - Fischer's Hypothese (Guppies)
 - Handicap Hypothese (Hamilton-Zuk:Schwalben)
 - Kompatibilität (MHC)

Vorderseite

Probleme bei der Interpretation von Artenvergleichenden Daten

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

- Alternative Hypothesen
- Grund und Effekt
- Störvariablen
- Alternative Anpassungsgipfel oder nichtadaptive Unterschiede

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Warum rotten Räuber die Beute nicht aus?

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

- schlaue Prädatoren (bei Nutzung eines verteidigten Gebietes)
- ausgerottete Gruppen (alle nicht stabilen Räuber-Beute-Systeme sind ausgestorben)
- Beute ist im Wettlauf vorne (Beute kämpft ums Leben, Räuber nur um die nächste Mahlzeit, Beute höhere Reproduktionsraten)

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Männchenkonkurrenz

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

- Kämpfe um Zugang zu Weibchen
- Kämpfe um Fortpflanzungsplätze
- Bewachung Paarungspartner (Schmeißfliegen)
- Spermienkonkurrenz (*Crocothemis erythraea*, *Orthethrum cancellatum*)
- Duftstoffe, die andere Männchen abschrecken (Schmetterling *Heliconius erato* setzt diese nach Kopulation mit dem Weibchen auf diesem ab)
- Kopulationspropfen (bei W und M Würmern: *Moliniformes dubius*)
- Homosexuelle Paarung (Spermien werden bei Paarung als Erstes genommen: Wanze *Xylocoris maculipennis*)

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Gründe für Evolution von Signalen für Ritualisierung

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

- Reduktion der Unklarheit (Selektionsvorteil der Signaler, wenn Intentionen verstanden werden -> Aggression/Unterwerfung bei Hunden)
- Manipulation (häutende Mantiskrabben: Evolutiver Wettlauf zwischen Signalen und Reaktoren: Übertreibung von Signalen vs. Signalresistenz. Beispiel Werbung bei Menschen.)
- Ehrlichkeit (stots von Gazellen) Durch Ritualisation werden Signale verlässliche Indikatoren von Qualität oder Absichten des Rufers Unehrlliche Signale werden ignoriert.
 - Signale verlässlich
 - Verlässlichkeit aufrechterhalten durch Signalkosten
 - Verbindung zwischen Signal und der Qualität, die übermittelt wird

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Gründe von Abweichungen von einem 1:1 Geschlechterverhältnis

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

-Lokale Partnerkonkurrenz

(Geschwister paaren sich -> mehr Männchen als Weibchen lohnen sich. Milbe *Acacophenox*, Befruchtung der Töchter im Mutterleib, Sohn stirbt vor Geburt, 20:1 Verhältnis)

-Lokale Ressourcenkonkurrenz

(Geschlecht, das nicht mit Eltern interferiert oder das den Eltern hilft, bevorzugen. Galago, Vögel)

-Mütterliche Kondition

(Söhne lohnen sich nur bei guter Kondition, da nur diese den größten sexuellen Erfolg haben werden, sonst Töchter. Rothirsche.)

-Geschlechterverhältnis in Population

(Ausgleich eines Unverhältnisses in Population.)

Viele Frauen -> mehr Söhne (Wespen:

Königin eines Volkes stirbt -> nur noch männl. Brut, andere Völker in Umgebung nur noch weibliche Brut)

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Ursache für variable Eiablenungsrate bei Wirten von Brutparasiten (Kuckuck, Kuhstärling)

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

-Fortgesetzter Räuber-Beute-Kreislauf

(Wirte mit hoher Eiablenung sind ehemalige Wirte, die mit geringer Eiablenung recht „neue“ Arten, die noch keine Zeit für Evolution hatten)

-Evolutionäres Gleichgewicht

(Vögel können des Wirtsei nicht eliminieren und ziehen eigene Brut mit dem Wirt zusammen auf. Vögel haben unterschiedliche Methoden, Fremdeier von eigenen zu unterscheiden)

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Gründe Helferverhalten

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

-Genetische Prädisposition

-Verwandtenhilfe

-Nichtverwandtenhilfe (Mutualismus: Zwergmanguste)

-reziprokes Verhalten

-Manipulation

-unsichere Vaterschaft

-Ökologische Randbedingungen, die Helferverhalten begünstigen

-Mangel an Revieren, Mangel an Weibchen

-Helfer können Teile des Revieres bekommen (Buschhähler)

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Manipulation mit Hilfe von Signalen funktioniert sie?

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

Manipulation != Intention (Ophrys & Biene)

Meerkatzen haben unterschiedliche Prädatoren-Warnrufe. Sie rufen nur bei Anwesenheit Anderer. Ein Männchen ruft Leopard-Warnton, wenn ein eindringendes Männchen auftaucht -> es flüchtet
Absichtliche Manipulation?

-> geht einfacher

-> Reizschwelle bei schnellen Bewegungen

Hohe Repetition immunisiert Meerkatzen gegen das Signal -> kann spezifisch auf Ruftyp oder Einzeltier erfolgen

-> Manipulation erschwert.

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Warum ist Brutpflege wichtiger als Geschwisterunterstützung?

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

- Junge profitieren mehr von Nahrung
- Junge sind leichter als Verwandte zu identifizieren
- Junge werden in Nähe der Eltern geboren
- Geschwisterhilfe -> stärkere Konkurrenz für die eigenen Jungen
- Junge höherer Wert bei zukünftiger Fortpflanzung
- Beitrag des Partners begünstigt Junge

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Paarungssysteme mit männlicher Brutpflege

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

Monogamie: meist bei Vögeln, da beide Eltern gleichen Beitrag leisten können. Es gibt nur durch Konkurrenz keine Möglichkeit zur Polygynie. Extrapaarkopulationen nicht selten (Zebrafinken) Eier in andere Nester legen (Klipperschwalben)

Polygynie: keine Kosten für Weibchen (Amseln) oder Polygynie-Schwellen-Modell (Kosten)

Polygamie aus sexuellem Konflikt: Täuschung von Weibchen beim Trauerschnäpper, Heckenbraunellen.

Watvögel: Weibchen verlassen Männchen, sind größer, kämpfen um Männchen.

Grund: 4 Eier maximal pro Brut. Drosseluferläufer aber massig Eier.

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Paarungssystemarten von Säugetieren (ohne männliche Brutpflege)

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

- solitäre Weibchen
Streifgebiet kann von M verteidigt werden
Streifgebiet kann nicht von M verteidigt werden
- soziale Weibchen
Streifgebiet kann von M verteidigt werden
Streifgebiet kann nicht von M verteidigt werden
- Abhängig von:
Weibchenstreifgebiet
Gruppengröße
Bewegungen vorhersehbar/unvorhersehbar

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Gefangenendilemma

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

		Spieler B	
		Kooperation	Betrug
Spieler A	Kooperation	R 3 Punkte	S 0 Punkte
	Betrug	T 5 Punkte	P 1 Punkt

Das Gefangenendilemma tritt ein, wenn
 $T > R > P > S$
 und $R > (S+T)/2$
 Lösung: Tit for Tat

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Solitäre Weibchen, Streifgebiet kann von Männchen verteidigt werden
Paarungssysteme?

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

> 60% aller Säugetiere

Polygynie bei kleinen Weibchen-Streifgebieten

Monogamie bei großen Weibchen-Streifgebieten

Nagetiere, Halbaffen

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Solitäre Weibchen, Streifgebiet kann nicht von Männchen verteidigt werden
Paarungssysteme?

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

Männchen schließen sich den Weibchen über kurze Zeiträume zur Paarung an

Elche, Orang-Utans

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Soziale Weibchen, Streifgebiet kann von Männchen verteidigt werden
Paarungssysteme?

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

-kleine Weibchengruppen:
ständige Harems einzelner Männchen
Guereza, Hanumanlanguren

-große Weibchengruppen
ständige Harems mehrerer Männchen
Roter Stummelaffe, Schimpanse, Löwe

© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Soziale Weibchen, Streifgebiet kann nicht von Männchen verteidigt werden
Paarungssysteme?

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

-vorhersehbare Wanderbewegungen der Weibchen
Männchen verteidigen kleinere Territorien und verpaaren sich mit durchquerenden Weibchen
Leierantilope, Grevyzebra

Große Konkurrenz führt zu kleinsten Arealen
Wasserbock, Pukus, Uganda-Kob

-nicht vorhersehbare Wanderbewegungen
Männchen folgen den Weibchen

Dickhornschaf, Elefant

große Weibchengruppen führen zu Harems

saisonale Harems: Rothirsch, See-Elefant

beständige Harems: Mantelpavian, Kaffernbüffel

übergroße Weibchengruppen: Männchenkonkurrenz
in Harems: Anubis-Pavian

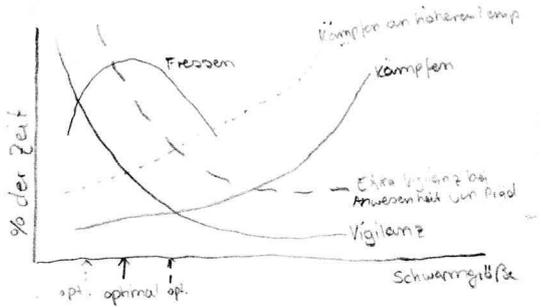
© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Modell der optimalen Schwarmgröße

© Denis Meuthen 2010

Rückseite



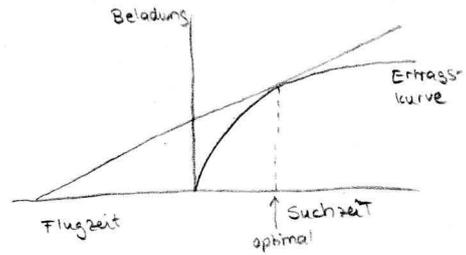
© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Grenzertragstheorem

© Denis Meuthen 2010

Rückseite



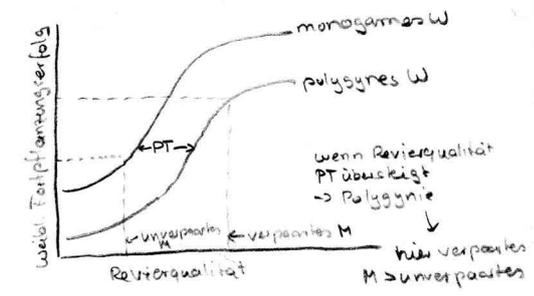
© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Polygynie-Schwellen-Modell

© Denis Meuthen 2010

Rückseite



Beispiel: Techrohrsänger

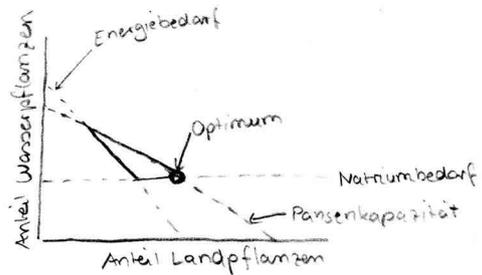
© Denis Meuthen 2010

Vorderseite

Nahrungszusammensetzung bei Elchen

© Denis Meuthen 2010

Rückseite



© Denis Meuthen 2010

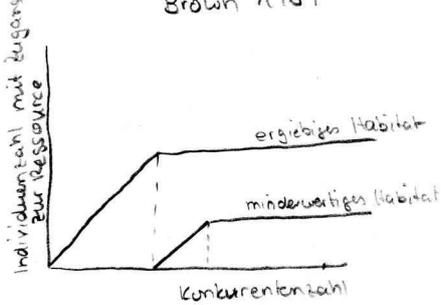
Vorderseite

Ressourcenverteidigung (Interferenz)

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

Brown 1969



Beispiel Kohlmeisen: Eichenkronen vs Hecken

© Denis Meuthen 2010

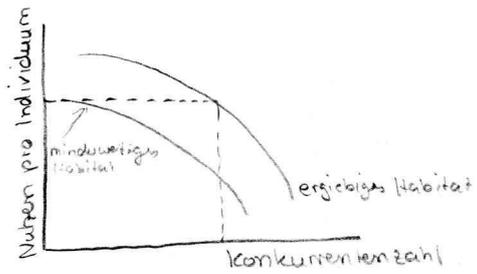
Vorderseite

Ressourcenausbeutung (exploitative Konkurrenz)

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

ideal freie Verteilung Fretwell 1972



Beispiel: Stichlinge, Stockenten

© Denis Meuthen 2010

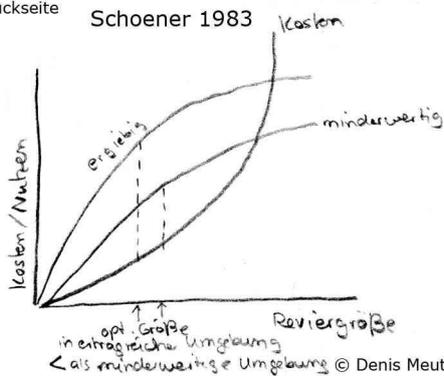
Vorderseite

ökonomisch lohnende Verteidigung (Grafik I)

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

Schoener 1983



© Denis Meuthen 2010

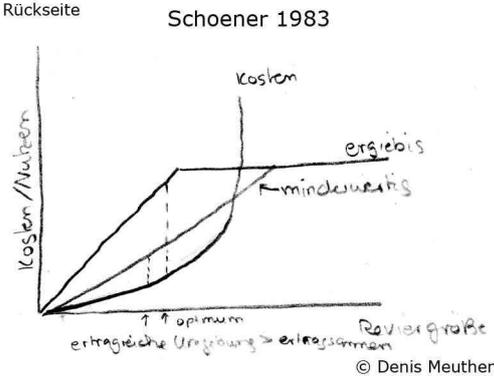
Vorderseite

ökonomisch lohnende Verteidigung (Grafik II)

© Denis Meuthen 2010

Rückseite

Schoener 1983



© Denis Meuthen 2010