

Evolution von Lebenslaufstrategien: Individuen, Fitness, Populationen

Oliver Krüger

Das Männchen der Gelbfuß-Beutelmaus (*Antechinus flavipes*) erreicht mit kaum zehn Monaten die Geschlechtsreife. Sein Testosteronlevel ist außerordentlich hoch, es versucht, alle Nebenbuhler um paarungsbereite Weibchen zu verdrängen. Da Testosteron das Immunsystem beeinträchtigt, ist das Männchen am Ende der ersten Paarungssaison von Infekten geplagt und mit Parasiten übersät. Es hat während der einen Saison einige Dutzend Nachkommen gezeugt. Es wird seinen zweiten Winter nicht erleben.

Ein Wanderalbatros (*Diomedea exulans*) brütet zum ersten Mal im Alter von acht bis 15 Jahren. Nach einem komplizierten Balzritual findet sich ein Brutpaar zusammen und bleibt dies bis zum Tod eines Partners. Alle zwei Jahre legt das Weibchen ein einziges Ei, Bebrütung und Aufzucht dauern bis 16 Monate. Auf den Nahrungsflügen legen die Eltern bis zu 1000 km am Tag zurück. Das geschätzte Maximalalter liegt bei mindestens 70 Jahren.

Diese beiden gegensätzlichen Beispiele veranschaulichen die Diversität der Lebenslaufstrategien. Die Erforschung von Lebenslaufstrategien setzt sich zum Ziel, diese in der Natur beobachtbare Diversität der Strategien zu verstehen (Stearns 1992). Die Lebenslaufstrategie eines Organismus kann als die Summe einer Vielzahl von Verhaltensweisen, die

sogenannte „trade-offs“ während des gesamten Lebens lösen, definiert werden. Wann sollte ein Individuum mit der Fortpflanzung beginnen, an welchem Platz, mit welchem Partner; sollte es eher auf Quantität der Nachkommen setzen oder auf Qualität? Individuen variieren in der Lösung dieser Allokationsprobleme aufgrund genetischer und umweltbedingter Variation, wobei der relative Anteil von Genen und Umwelteinflüssen an der gesamten phänotypischen Variation meist schwer zu quantifizieren ist (Stearns 1992). Die Evaluation verschiedener Lebenslaufstrategien oder Verhaltensweisen als Teil einer Strategie erfolgt durch ihre Fitness, sie ist die Währung der Evolution. Zwar ist der Fitnessbegriff nicht eindeutig definiert (Stearns 1992), aber der lebenslange Reproduktionserfolg ist ein wesentliches Maß der Fitness, gleichgültig, welche Definition verwendet wird (Clutton-Brock 1988; Brommer 2000).

Fitness im Zentrum der Betrachtung bildet ein solides theoretisches Fundament für Forschung auf der Ebene der Gene, des Phänotyps und der Population. Von der Fitness ausgehend kann sowohl eine Reduktion auf die Ebene des Genotyps als auch eine Extrapolation auf die Ebene der Population erfolgen (Abb. 1). Während der reduktionistische Ansatz von der Ebene des Genotyps über den

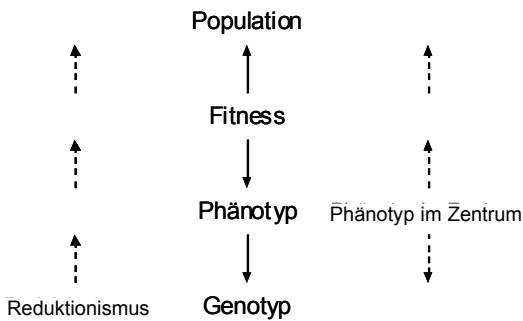


Abbildung 1: Schema zum konzeptionellen Ansatz der Erforschung von Lebenslaufstrategien mit dem Fitnessbegriff im Zentrum. Pfeile deuten Reduktion als auch Extrapolation auf andere Betrachtungsebenen an. Dieser Ansatz ist abgegrenzt sowohl vom reduktionistischen Ansatz, der von der Ebene des Genotyps ausgehend auf höhere Ebenen extrapoliert als auch vom Ansatz, der den Phänotyp ins Zentrum der Betrachtungen stellt, weil er gut beobachtbar ist. Sowohl beim reduktionistischen als auch beim Ansatz mit dem Phänotyp im Zentrum müssen mehr Annahmen über die biologische Relevanz der beobachteten Varianz getroffen werden. Fitness im Zentrum der Betrachtung steigert die biologische Relevanz der beobachteten Variation. Hier erfolgt sowohl Reduktion als auch Extrapolation zu anderen Ebenen der Betrachtung.

Phänotyp bis zur Population auf jeder Betrachtungsebene immer stärkere Annahmen machen muss, bleibt die biologische Relevanz phänotypischer und genotypischer Fitnesskorrelate gewahrt, da Fitnessunterschiede zwischen Individuen nahezu immer evolutionären Wandel nach sich ziehen. Ebenso ist der Phänotyp als Zentrum der Betrachtung nicht problemfrei: Annahmen müssen sowohl bei der Reduktion auf den Genotyp als auch bei der Extrapolation auf die Populationsebene gemacht werden. Populationsdynamik nur durch Populationsgenetik verstehen zu wollen wäre ebenso schwierig wie

phänotypische Variation direkt auf genotypische Variation reduzieren zu wollen. Fitness bietet einen idealen Startpunkt auch für Populationsökologie, da letztendlich nur Veränderungen von Sterbe- und Geburtenrate eine Population fluktuieren lassen. Anhand von zwei Beispielen soll an dieser Stelle aufgezeigt werden, wie das Messen der Fitness dazu dienen kann, sowohl schließlich auf der Ebene des Genotyps zu arbeiten als auch Phänomene auf der Ebene der Population zu erklären.

Lebenslanger Reproduktionserfolg beim Mäusebussard (*Buteo buteo*)

In einem 300 km² großen Untersuchungsgebiet in Ostwestfalen wird seit 1989 eine Population des Mäusebussards untersucht. Bei dieser Art gibt es einen ausgeprägten Polymorphismus im Gefieder und drei Morphen werden unterschieden (Glutz et al. 1971): dunkel, mittel und hell. Die Gefiedermorphe wird vererbt und bleibt bei einem Individuum lebenslang konstant (Cramp & Simmons 1980). Innerhalb der Morphen existiert zusätzlich erhebliche Variation im Gefieder, die eine individuelle Erkennung erlaubt (Krüger & Lindström 2001b). Seit 2002 werden Farbringe und Flügelmarken eingesetzt, die die individuelle Erkennung deutlich vereinfachen. Bisher konnte für 239 Weibchen und 274 Männchen der lebenslange Reproduktionserfolg bestimmt werden.

Bei beiden Geschlechtern zeigen sich signifikante Unterschiede in der Fitness in Abhängigkeit von der Gefiedermorphe (Abb. 2). Weibchen und Männchen der mittleren Morphe produzieren während ihres Lebens mehr als doppelt so viele

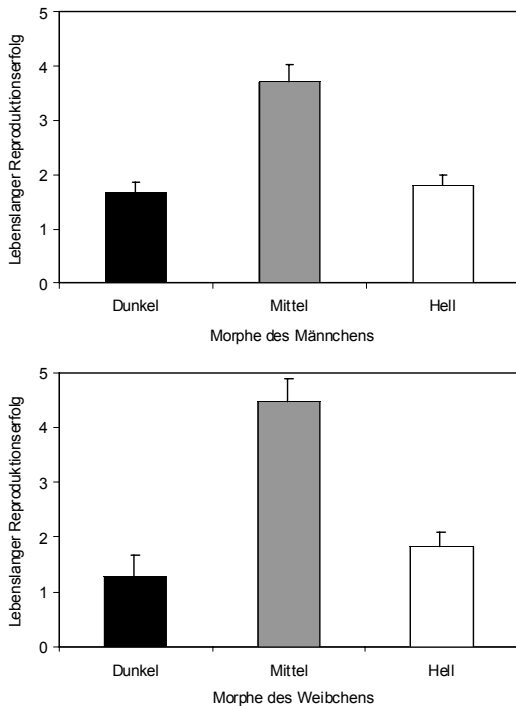


Abbildung 2: Lebenslanger Reproduktionserfolg beim Mäusebussard in Abhängigkeit zur Gefiedermorphe. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardfehler für Männchen (oben) und Weibchen (unten). Modifiziert nach Krüger & Lindström (2001b).

Nachkommen wie Individuen der dunklen oder hellen Morphe. Diese signifikanten Fitnessunterschiede sollten eigentlich den Polymorphismus instabil werden lassen. Die Bestimmung der Gefiedermorphe bei 1238 Küken aus 649 Bruten mit bekannter Elternkombination deutet an, dass der Polymorphismus auf einen einzelnen Locus mit den beiden Allelen „Dunkel“ und „Hell“ zurückgeht. Die „Mittlere“ Morphe wird als heterozygot angenommen (Tabelle 1). Dies könnte erklären, warum der Polymorphismus trotz Fitnessunterschieden zwischen den Morphem stabil zu sein scheint.

| Elternkombination | N | Dunkel | Mittel | Hell |
|-------------------|-----|--------|--------|------|
| Dunkel x Dunkel | 2 | 100,0 | 0,0 | 0,0 |
| Dunkel x Mittel | 153 | 48,4 | 51,6 | 0,0 |
| Dunkel x Hell | 29 | 0,0 | 96,6 | 3,4 |
| Mittel x Mittel | 570 | 17,7 | 67,4 | 14,9 |
| Mittel x Hell | 391 | 0,8 | 55,0 | 44,2 |
| Hell x Hell | 93 | 0,0 | 2,2 | 97,8 |

Tabelle 1: Aufteilung der von verschiedenen Elternkombinationen produzierten Jungvögel nach Gefiedermorphen. Werte in Prozent. Modifiziert nach Krüger et al. (2001).

Unbeantwortet ist jedoch, woher die Unterschiede in der Fitness zwischen den Gefiedermorphen resultieren. Zwar brüten helle und dunkle Individuen in Revieren von schlechterer Qualität als mittlere Individuen (Krüger 2002), doch sind die Effekte zu klein, um die großen Fitnessunterschiede zu erklären. Die Morphem unterscheiden sich jedoch auch in ihrer Aggressivität gegenüber potentiellen Prädatoren (Fowle 2003) als auch gegenüber Artgenossen, wobei intraspezifische Aggression am stärksten auf Individuen der gleichen Morphe gerichtet wird (Boerner 2005). Einige der klarsten Beispiele zur Erklärung von Polymorphismen beziehen sich auf die Wechselbeziehungen zwischen Parasiten und Wirten (Hansson & Westerberg 2002), und auch beim Mäusebussard scheint es gegenläufige Selektion durch Ekto- und Endoparasiten zu geben (Chakarov 2007). Während der Befall mit Ektoparasiten (Fliegen der Art *Carnus haemapterus*) bei Jungvögeln der dunklen Morphe am größten ist und signifikant über dem Befall der mittleren und hellen Morphe liegt, ist der Befall mit Blutparasiten (*Leucocytozoon toddi*) bei Jungvögeln der dunklen

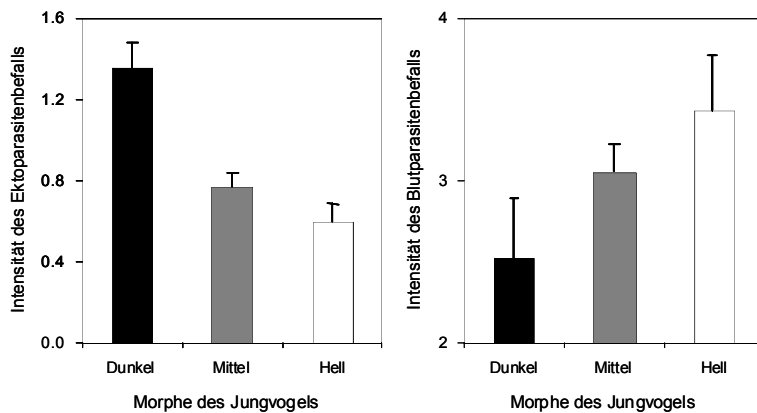


Abbildung 3: Intensität des Ekto- und Endoparasitenbefalls juveniler Mäusebussarde in Abhängigkeit zur Gefiedermorphe. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardfehler.

Morphe am geringsten und nimmt bei Jungvögeln der hellen Morphe signifikant zu (Abb. 3). Jungvögel der mittleren Morphe könnten insgesamt einen Fitnessvorteil haben, da sie weder zu attraktiv für Ektoparasiten noch zu anfällig für eine Infektion mit Endoparasiten sind.

Phänotypischer Polymorphismus ist bei vielen Arten von Vögeln und Säugtieren mit Variation im Melanocortin-1 Rezeptorgen (MC1R, Abb. 4) korreliert (Mundy 2005), das 1992 zuerst bei Labormäusen isoliert wurde (Mountjoy et al. 1992). Hohe Aktivität von MC1R führt zu höherer Synthese von schwarzem oder braunem Eumelanin, während niedrige Aktivität von MC1R zu höherer Synthese von rotem oder gelblichem Phaeomelanin führt (Robbins et al. 1993). Die gefundenen Punktmutationen können die Aktivität von MC1R verändern (Mundy 2005). Die Sequenzierung von MC1R beim Mäusebussard identifizierte genau eine Punktmutation an Position 86. Der Austausch von Serin durch Arginin könnte die Konformität des Rezeptors verändern

und den Polymorphismus verursachen. Weitere Studien sollen zeigen, wie gut der genetische Polymorphismus zum Polymorphismus im Gefieder passt und ob andere phänotypische Effekte mit dem genetischen Polymorphismus korrelieren. Dieses Beispiel zeigt, wie fruchtbar der Forschungsweg nach

dem Schema der Abbildung 1 sein kann und wie sich unterschiedliche Ansätze unter dem Konzept der Erforschung von Lebenslaufstrategien ergänzen können.

Alter bei der ersten Fortpflanzung, Fitness und Populationsdemographie beim Habicht (*Accipiter gentilis*)

In einem 250 km² großen Untersuchungsgebiet im südlichen Niedersachsen wird seit 1975 eine Habichtpopulation untersucht. Durch Sammeln von Mauserfedern können Weibchen individuell unterschieden werden und das Alter bei Eintritt in die Brutpopulation ermittelt werden. Dieser Ansatz ist bei einigen Arten der Gattung *Accipiter* bereits erprobt und für verlässlich befunden worden (Newton & Marquiss 1982; Bezzel et al. 1997; Nielsen & Drachmann 2003). Das Alter zum Zeitpunkt der ersten Fortpflanzung ist ein wesentliches Merkmal einer Lebenslaufstrategie. Pflanzen sich Individuen zu früh fort, kann dies ihren späteren Fortpflanzungserfolg oder ihre Überlebenswahrscheinlichkeit herabsetzen (Stearns

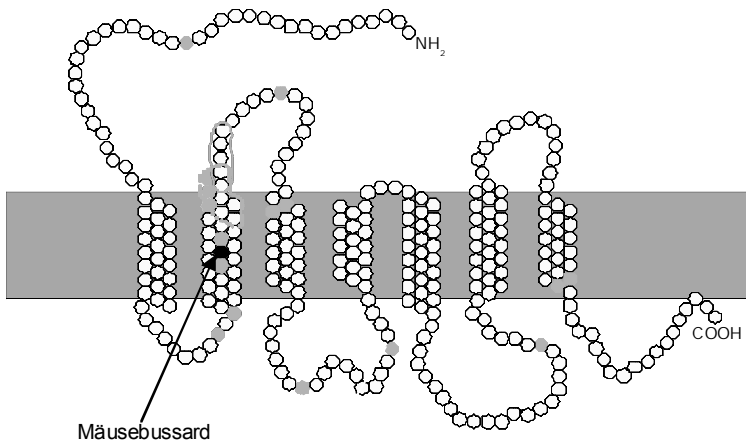


Abbildung 4: Schematische Darstellung des Melanocortin-1 Rezeptorgens mit seinen 317 Aminosäuren (Kreise). Grau unterlegte Kreise geben die Position von Mutationen bei verschiedenen Vogel- und Säugetierarten an. Der gefundene Aminosäureaustausch beim Mäusebussard an Position 86 ist in schwarz hervorgehoben. Modifiziert nach Mundy (2005).

1989). Ein früher Start erhöht die Chance, bis dahin überlebt zu haben und verlängert die potentielle Reproduktionszeit (McGraw & Caswell 1996). Aus diesen gegensätzlichen Selektionsdrücken resultiert die Annahme, dass es ein optimales Alter bei der ersten Fortpflanzung in einer Population zu einem gegebenen Zeitpunkt gibt. Optimales Verhalten ist in diesem Kontext natürlich frequenzabhängig und daher ist die Rückwirkung der Populationsdemographie und Populationsdichte ein wesentlicher Faktor.

Für 74 Habichtweibchen konnten sowohl das Alter bei der ersten Fortpflanzung als auch der lebenslange Reproduktionserfolg bestimmt werden. Weibchen, die im Alter von einem Jahr zu brüten begannen, hatten eine signifikant niedrigere Fitness als Weibchen, die im Alter von drei Jahren zu brüten begannen (Abb. 5). Auch unter Berücksichtigung der Morta-

lität zwischen dem ersten und dritten Jahr ist der Eintritt in die Brutpopulation mit drei Jahren eine optimale Lebenslaufentscheidung (Krüger 2005). Die niedrigere Fitness von Weibchen, die im Alter von einem Jahr zu brüten begannen wird nicht durch höhere Mortalität sondern durch besonders niedrigen Bruterfolg in den ersten Jahren erklärt.

Obwohl das Brüten im ersten Lebensjahr kein optimales Verhalten

zu sein scheint, brüteten am Anfang der 1980er Jahre nahezu 70% der Weibchen im ersten Jahr (Abb. 6). Dieser Anteil halbierte sich bis zum Jahr 2000 signifikant auf 35%, immer noch ein hoher Wert, wenn das Brüten im dritten Lebensjahr optimales Verhalten ist. Ein Blick auf die Populationsdynamik des gleichen Zeitraumes liefert einen ersten Erklärungsansatz (Abb. 6). Während die Bestandsdichte Anfang der 1980er Jahre einen absoluten Tiefpunkt erreichte, nahm sie anschließend kontinuierlich zu, und die Bestände haben sich inzwischen verdoppelt. Dies bedeutet, dass es Anfang der 1980er Jahre sehr viele verwaiste Reviere gab, die von Weibchen im ersten Jahr zum Brüten genutzt wurden, während seit dem Ende der 1990er Jahre kaum gute Reviere vakant bleiben. Eine detaillierte Analyse des Zusammenspiels zwischen Populationsdichte, Habitatheterogenität und

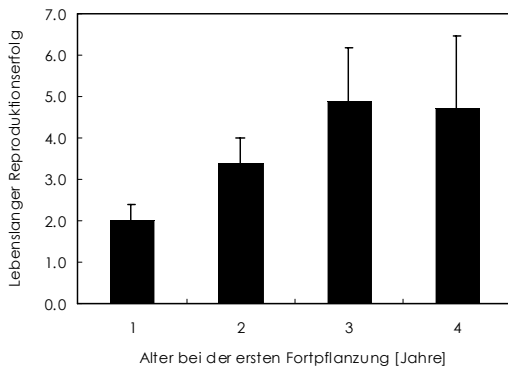


Abbildung 5: Lebenslanger Reproduktionserfolg beim Habicht in Abhängigkeit zum Alter bei der ersten Fortpflanzung. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardfehler. Nach Krüger (2005)

Ansiedlungsverhalten zeigt, dass Weibchen dann im ersten Jahr brüten, wenn ein gutes Revier vakant ist und dass die Fitnesskosten sehr hoch sind, wenn Weibchen im ersten Jahr in einem schlechten Revier brüten (Krüger 2005). Aufgrund der hohen intraspezifischen Aggression sind Weibchen nicht in der Lage, alle potentiellen Reviere zu inspizieren, so dass suboptimale Verhaltensentscheidungen leicht erklärbar werden.

Informationen über Fitness, Alter bei der ersten Fortpflanzung und Überlebenswahrscheinlichkeit können sehr gut dazu angewandt werden, die langjährige Wachstumsrate einer Population zu beschreiben. Sogenannte Matrixmodelle (Caswell 2001) summieren individuelle Lebensläufe und eignen sich dazu, Populationsdemographie und Populations-trends zu beschreiben (Oli & Armitage 2004; Reid et al. 2004). Über die 32 Jahre der Studie zeigte die Population eine Wachstumsrate von 0.6% per annum, die vom Matrixmodell mit 0.7% errechnet

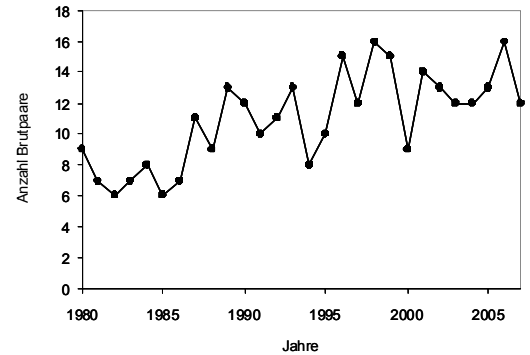
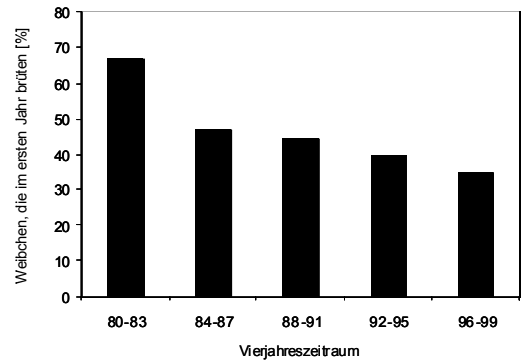


Abbildung 6: Anteil der Habichtweibchen, die in einem vierjährigen Zeitraum im ersten Jahr mit der Brut anfangen (oben) und Populationsdynamik im Untersuchungsgebiet seit 1980 (unten). Nach Krüger (2005, 2007).

wird. Modell und Realität liegen somit extrem nah beieinander (Abb. 7). Der wesentliche Faktor, der nach dem Matrixmodell den langfristigen Populationstrend beeinflusst, ist die Überlebenswahrscheinlichkeit in den ersten Lebensjahren (Krüger 2007). Zudem ist die Habitatheterogenität von großer Bedeutung. Die Revierqualität beeinflusst entscheidend den Bruterfolg (Krüger & Lindström 2001a) und die Besiedlung der vakanten Reviere erfolgt gemäß der Qualität, was zur Populationsregulation beiträgt. Diese Ergebnisse können auch im naturschutz-

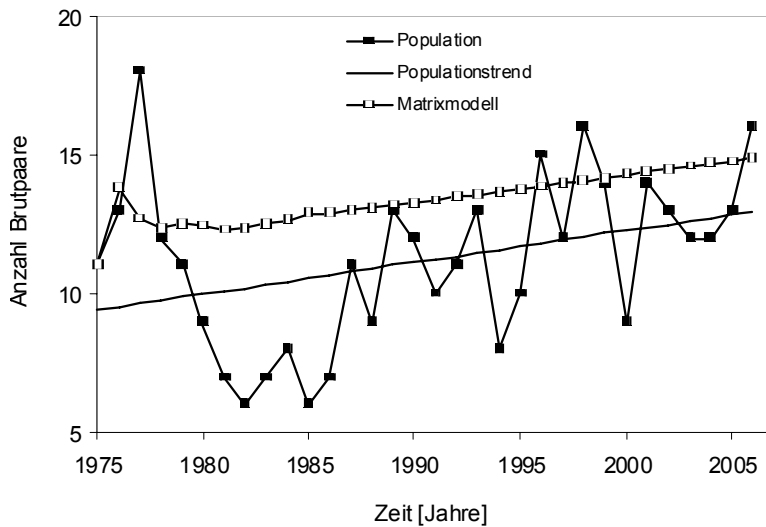


Abbildung 7: Vergleich der beobachteten Populationsdynamik des Habichts von 1975-2006 mit einem Matrixmodell, basierend auf den Lebensläufen von 74 Weibchen. Modifiziert nach Krüger (2007).

biologischen Kontext benutzt werden, wenn z.B. Prioritäten für den Schutz von Gebieten gesetzt werden müssen. In der untersuchten Habichtpopulation würde der Schutz von nur 40% der Reviere die Jungvögelproduktion zu 80% schützen (Krüger & Lindström 2001a).

Schlussfolgerungen

Fitness im Zentrum der Betrachtung von Lebenslaufstrategien bietet ein fundiertes Konzept, um sowohl via Reduktion auf der Ebene der Gene als auch via Extrapolation auf der Ebene der Population Phänomene zu verstehen. Individuelle Unterschiede in der Fitness sind immer hochgradig interessant, da Fitness die Währung der Evolution ist. Sie eröffnen den Einstieg in eine organismische Systembiologie, die im konkreten Beispiel beim Mäusebussard inzwischen die Bandbreite von molekularer Genetik über Verhaltensexperimente

bis zur Hormonphysiologie umfasst.

Detaillierte Langzeitforschungen auf der Basis individueller Lebensläufe, mühsam sowohl in der Durchführung als auch Finanzierung, können einen wichtigen Beitrag zur Klärung der Wechselbeziehungen zwischen individuellen Lebenslaufentscheidungen auf der einen Seite und Populationsökologie auf der anderen Seite liefern.

Danksagung

Ich danke meinen beiden langjährigen Mentoren, Prof. Dr. F. Trillmich und Prof. Dr. N. Davies, für ihre exzellente und geduldige ideelle Unterstützung meiner Forschungen. Die vielen Jahre Feldarbeit wurden mir durch die vortreffliche Hilfe von Ulrich Stefener, Thomas Grünkorn, Martina Boerner, Nayden Chakarov und Werner Schröder wesentlich erleichtert. Für die finanzielle Förderung bin ich der Royal Society, dem Marie Curie Programm der EU, dem Churchill College, Cambridge und der Studienstiftung des deutschen Volkes zu Dank verpflichtet.

Literatur

Bezzel, E., Rust, R., Kechele, W. (1997) Revierbesetzung, Reproduktion und menschliche Verfolgung in einer Population des Habichts *Accipiter gentilis*. J. Orn. 138: 413-441.

- Boerner, M. (2005) Polymorphism in the common buzzard *Buteo buteo*: causes and consequences. MPhil thesis, University of Cambridge.
- Brommer, J. E. (2000) The evolution of fitness in life-history theory. *Biol. Rev.* 75: 377–404.
- Caswell, H. (2001) Matrix population models. 2nd. Ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Clutton-Brock, T. H. (1988) Reproductive success. Chicago University Press, Chicago.
- Cramp, S., Simmons, K. E. L. (1980) Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Oxford University Press, Oxford.
- Fowlie, M. K. (2003) Colour polymorphism in the common buzzard: evolution and life history consequences. PhD thesis, University of Glasgow.
- Glutz von Blotzheim, U., Bauer, K., Bezzel, E. (1971) Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band IV. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Hansson, B., Westerberg, L. (2002) On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations. *Mol. Ecol.* 11: 2467–2474.
- Krüger, O. (2002) Dissecting common buzzard lifetime reproductive success: the relative importance of food, competition, weather, habitat and individual attributes. *Oecologia* 133: 474–482.
- Krüger, O. (2005) Age at first breeding and fitness in goshawk *Accipiter gentilis*. *J. Anim. Ecol.* 74: 266–273.
- Krüger, O. (2007) Long-term demographic analysis in goshawk *Accipiter gentilis*: the role of density-dependence and stochasticity. *Oecologia* 152: 459–471.
- Krüger, O., Lindström, J. (2001a) Habitat heterogeneity affects population growth in goshawk *Accipiter gentilis*. *J. Anim. Ecol.* 70: 173–181.
- Krüger, O., Lindström, J. (2001b) Lifetime reproductive success in Common Buzzard *Buteo buteo*: from individual variation to population demography. *Oikos* 93: 260–273.
- Krüger, O., Lindström, J., Amos, W. 2001: Maladaptive mate choice maintained by heterozygote advantage. *Evolution* 55: 1207–1214.
- McGraw, J.B., Caswell, H. (1996) Estimation of individual fitness from life-history data. *Am. Nat.* 147: 47–64.
- Mountjoy, K. G., Robbins, L. S., Mortrud, M. T., Cone, R. D. (1992) The cloning of a family of genes that encode the melanocortin receptors. *Science* 257: 1248–1251.
- Mundy, N. I. (2005) A window on the genetics of evolution: MC1R and plumage colouration in birds. *Proc. R. Soc. Lond. B* 272: 1633–1640.
- Newton, I., Marquiss, M. (1982) Fidelity to breeding area and mate in sparrowhawks *Accipiter nisus*. *J. Anim. Ecol.* 51: 327–341.
- Nielsen, J.T., Drachmann, J. (2003) Age-dependent reproductive performance in Northern Goshawks *Accipiter gentilis*. *Ibis* 145: 1–8.
- Oli, M. K., Armitage, K. B. (2004) Yellow-bellied marmot population dynamics: demographic mechanisms of growth and decline. *Ecology* 85: 2446–2455.
- Reid, J. M., Bignal, E. M., Bignal, S., McCracken, D.I., Monaghan, P. (2004) Identifying the demographic determinants of population growth rate: a case study of red-billed choughs *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. *J. Anim. Ecol.* 73: 777–788.
- Robbins, L. S., Nadeau, J. H., Johnson, K. R., Kelly, M. A., Roselli-Rehfuss, L., Baack, E., Mountjoy, K. G., Cone, R. D. (1993) Pigmentation phenotypes of variant extension locus alleles result from point mutations that alter MSH receptor function. *Cell* 72: 827–834.
- Stearns, S. C. (1989) Trade-offs in life-history evolution. *Funct. Ecol.* 3: 259–268.
- Stearns, S. C. (1992) The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford.

Dr. Oliver Krüger
 Institut für Zoologie Universität Cambridge
 Cambridge CB2 3EJ
 Großbritannien