

Inhalt

Geleitwort XV

Einleitung 1

Natürliche Selektion, Ökologie und Verhalten

Kapitel 1

- 1.1 Fragen zum Verhalten** 5
 - 1.1.1 Das Fortpflanzungsverhalten bei Löwen** 6
- 1.2 Natürliche Selektion** 10
- 1.3 Die Gene und das Verhalten** 12
 - (a) Genetische Mutanten 12
 - (b) Experimente mit künstlicher Selektion 13
 - (c) Untersuchung von Populationen mit genetischen Unterschieden 13
- 1.4 Egoistische Individuen oder Vorteile für die Gruppe?** 17
 - 1.4.1 Theoretische Einwände** 18
 - 1.4.2 Empirische Befunde** 19
- 1.5 Verhalten, Ökologie und Evolution** 25
- 1.6 Zusammenfassung** 25
- 1.7 Für ein vertiefendes Studium** 26
- 1.8 Diskussionsanregungen** 26

Die Überprüfung von Hypothesen in der Verhaltensökologie

Kapitel 2

- 2.1 Der vergleichende Ansatz** 28
 - 2.1.1 Die soziale Organisation bei Webervögeln** 29
 - 2.1.2 Die soziale Organisation bei afrikanischen Huftieren** 31
- 2.2 Anpassung oder Dichtung?** 33
 - 2.2.1 Alternative Hypothesen** 33
 - 2.2.2 Ursache und Wirkung** 33
 - 2.2.3 Variablen, die sich in ihrer Wirkung überlagern** 34
 - 2.2.4 Alternative Anpassungsgipfel oder nichtadaptive Unterschiede** 35
- 2.3 Die soziale Organisation bei Primaten** 36
 - 2.3.1 Größe des Streifgebietes** 40
 - 2.3.2 Geschlechtsdimorphismus im Körpergewicht** 43
 - 2.3.3 Geschlechtsdimorphismus in der Zahngröße** 44
 - 2.3.4 Hodengröße und Fortpflanzungssystem** 45
- 2.4 Der vergleichende Ansatz in der Kritik** 47
- 2.5 Experimentelle Untersuchung von Anpassungen** 48
 - 2.5.1 Optimalitätsmodelle** 50

- 2.6 Nahrungssuche 51
- 2.6.1 Krähen und Wellhornschnellen 51
- 2.7 Zusammenfassung 53
- 2.8 Für ein vertiefendes Studium 53
- 2.9 Diskussionsanregungen 54

Kapitel 3

Ökonomische Entscheidungen und das Individuum

- 3.1 Die Ökonomie des Beutetransports 55
 - 3.1.1 Stare 55
 - 3.1.2 Bienen 61
- 3.2 Die Ökonomie der Beutewahl 67
- 3.3 Probennahme und Information 70
- 3.4 Das Risiko zu verhungern 72
- 3.5 Variabilität in der Such- und Behandlungszeit 73
- 3.6 Umweltvariabilität, Körperreserven und Nahrungsspeicher 74
- 3.7 Der Trade-Off zwischen Futterraufnahme und Risiko 77
- 3.8 Randbedingungen für die Nährstoffaufnahme:
Pflanzenfresser und Pflanzen 80
- 3.9 Optimalitätsmodelle und Verhalten: ein Überblick 83
- 3.10 Zusammenfassung 85
- 3.11 Für ein vertiefendes Studium 86
- 3.12 Diskussionsanregungen 87

Kapitel 4

Räuber und Beute im evolutionen Wettrüsten

- 4.1 Räuber und kryptische Beute 91
 - 4.1.1 Die Überprüfung funktionaler Erklärungshypothesen
für Anpassungen 91
 - 4.1.2 Bringt auch unvollständige Tarnung einen Vorteil? 96
- 4.2 Der Vorteil und die Evolution der Warnfärbung 99
 - 4.2.1 Die Evolution der Warnfärbung 102
- 4.3 Der Trade-Off zwischen Auffälligkeit und Tarnung 104
- 4.4 Evolutives Wettrüsten zwischen Räuber und Beute 105
- 4.5 Brutparasiten und ihre Wirte 107
 - 4.5.1 Der Kuckuck und seine Wirtsarten 107
 - 4.5.2 Evolutives Gleichgewicht oder ein fortgesetzter Wettkampf? 110
 - (a) Evolutiver Wettkampf ohne Ende 111
 - (b) Evolutiver Gleichgewichtszustand 112
 - 4.5.3 Schlußfolgerung 115
- 4.6 Zusammenfassung 115
- 4.7 Für ein vertiefendes Studium 116
- 4.8 Diskussionsanregungen 116

Konkurrenz um Ressourcen**Kapitel 5**

- 5.1 Konkurrenz durch Ausbeutung:
Die ideal freie Verteilung 117
- 5.2 Konkurrenz durch Verteidigung einer Ressource:
Die despotische Verteilung 120
- 5.3 Die ideal freie Verteilung bei ungleichen Konkurrenten 122
- 5.4 Die Ökonomie der Ressourcenverteidigung 126
 - (a) Ökonomisch lohnende Verteidigung 127
 - (b) Optimale Reviergröße 129
 - (c) Graphische Modelle für die optimale Reviergröße:
eine Mahnung 131
- 5.4.1 Gemeinsame Verteidigung von Ressourcen 131
- 5.4.2 Interspezifische Territorialität 134
- 5.5 Zusammenfassung 135
- 5.6 Für ein vertiefendes Studium 136
- 5.7 Diskussionsanregungen 136

Das Leben in Gruppen**Kapitel 6**

- 6.1 Das Leben in Gruppen und die Raubfeindvermeidung 137
 - 6.1.1 Erhöhte Wachsamkeit 137
 - 6.1.2 Verdünnung und Deckung 141
 - 6.1.3 Gruppenverteidigung 144
 - 6.1.4 Kosten des Gruppenlebens 144
- 6.2 Gruppenleben und Nahrungssuche 146
 - 6.2.1 Die Suche nach günstigen Plätzen 146
 - 6.2.2 Jagd nach schwierig zu fangender Beute 148
 - 6.2.3 Die Nutzung sich erneuernder Nahrungsquellen 149
 - 6.2.4 Mit der Nahrungsaufnahme verbundene Kosten 151
- 6.3 Eine Kosten-Nutzen-Abwägung:
Die optimale Gruppengröße 152
 - 6.3.1 Vergleichende Untersuchungen 154
 - 6.3.2 Kolonialität bei Klippenschwalben: Ein Fallbeispiel 155
 - 6.3.3 Zeitbudgets 159
 - 6.3.4 Sind Gruppen einer optimalen Größe stabil? 163
 - 6.3.5 Individuelle Unterschiede innerhalb einer Gruppe 165
- 6.4 Evolution des Gruppenlebens: Guppyschwärme 165
- 6.5 Zusammenfassung 167
- 6.6 Für ein vertiefendes Studium 168
- 6.7 Diskussionsanregungen 168

Kämpfen und Einschätzen**Kapitel 7**

- 7.1 Der Zermürbungskrieg oder das „Wartespiel“ 169
 - (a) Die Problemstellung 169

	(b) Die Theorie	170
	(c) Die Überprüfung der Theorie	172
7.2	Die Evolution konventioneller Kämpfe	173
7.2.1	Falke und Taube	175
7.2.2	Falke, Taube und Bourgeois	177
7.2.3	Einfache Modelle und die Wirklichkeit	178
7.3	Beispiele für Auseinandersetzungen zwischen Tieren	180
	(a) Ernsthafte Kämpfe	180
	(b) Respektierung des Besitzes	181
	(c) Der Einfluß des Ressourcenwertes	184
	(d) Kraftproben	185
7.3.1	Sequentielles Abschätzen	188
7.4	Konflikte, in denen sowohl der Ressourcenwert als auch die Kampfkraft unterschiedlich sind	190
7.4.1	Theorie: Der asymmetrische Zermürbungskrieg	191
7.4.2	Daten: Kämpfe zwischen Spinnenmännchen	192
	(a) Die Bestimmung des Ressourcenwertes V	193
	(b) Die Bestimmung der Kosten für den Kampf K	195
	(c) Ergebnisse aus den arrangierten Begegnungen	195
7.5	Statussymbole	197
7.6	Zusammenfassung	199
7.7	Für ein vertiefendes Studium	200
7.8	Diskussionsanregungen	200

Kapitel 8

Sexueller Konflikt und sexuelle Selektion

8.1	Männchen und Weibchen	201
8.1.1	Weibchen als begrenzte Ressource	202
8.1.2	Das Geschlechterverhältnis	205
	(a) Lokale Paarungskonkurrenz	207
	(b) Lokale Ressourcenkonkurrenz oder Werterhöhung	208
	(c) Kondition der Mutter	209
	(d) Geschlechterverhältnis in der Population	210
8.2	Sexuelle Selektion	210
8.2.1	Hitzige Männchen	211
8.2.2	Zögernde Weibchen	215
	(a) Nicht-genetische Vorteile:	
	Hochwertige Ressourcen und Eignung als Elter	215
	(b) Genetische Vorteile	218
8.2.3	Aufwendige Ornamente:	
	Fishers Hypothese und das Handikap-Prinzip	219
	(a) Beispiele für Weibchenpräferenz	
	für aufwendige Männchenmerkmale	219
	(b) Fishers Hypothese	220
	(c) Das Handikap-Prinzip	222

- (d) Belege für Fishers Hypothese
und das Handikap-Prinzip 226
- 8.2.4 Männcheninvestition 232
- 8.3 **Der sexuelle Konflikt** 234
 - (a) Verpaarungsentscheidungen 234
 - (b) Elterliche Investitionen 235
 - (c) Infantizid 235
 - (d) Mehrfachverpaarungen 235
- 8.4 **Die Bedeutung der Balz** 236
- 8.5 **Zusammenfassung** 237
- 8.6 **Für ein vertiefendes Studium** 238
- 8.7 **Diskussionsanregungen** 238

Elterliche Brutpflege und Paarungssysteme

Kapitel 9

- 9.1 **Proximate Randbedingungen für die Brutpflege** 242
 - 9.1.1 Vögel 243
 - 9.1.2 Säugetiere 243
 - 9.1.3 Fische 244
 - (a) Hypothese 1: Sicherheit über die Vaterschaft 245
 - (b) Hypothese 2: Reihenfolge der Gametenabgabe 245
 - (c) Hypothese 3: Assoziierung 246
 - 9.1.4 Der stammesgeschichtliche Ursprung der Brutpflege
durch einen Elternteil 246
- 9.2 **Ein ESS-Modell für elterliche Investitionen** 247
- 9.3 **Paarungssysteme ohne männliche Brutpflege** 249
 - (a) Graurötelmaus (*Clethrionomys rufocanus*) 250
 - (b) Blaukopf-Meerjunker (*Thalassoma bifasciatum*) 251
 - 9.3.1 Unterschiede in Paarungssystemen 251
 - 9.3.2 Ein vergleichender Überblick
über Paarungssysteme bei Säugetieren 252
 - (a) Tägliche Wanderbewegungen der Weibchen
sind vorhersagbar 254
 - (b) Tägliche Wanderungsbewegungen der Weibchen
sind nicht vorhersehbar 255
 - 9.3.3 Leks und Chöre 256
- 9.4 **Paarungssysteme mit männlicher Brutpflege** 261
 - 9.4.1 Monogamie 262
 - 9.4.2 Verpaarungen außerhalb des Paares und intraspezifischer
Brutparasitismus 263
 - 9.4.3 Polygynie 269
 - (a) Polygynie verursacht für Weibchen keine Kosten 269
 - (b) Polygynie verursacht für Weibchen Kosten 269
 - 9.4.4 Sexueller Konflikt und Polygamie 272
 - 9.4.4.1 Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) 273

9.4.4.2	Heckenbraunellen (<i>Prunella modularis</i>)	275
9.4.5	Abtrünnige Weibchen und Umkehr der Geschlechterrollen	277
9.5	Ökologie und Abwanderungsverhalten	279
9.5.1	Konsequenzen aus den Geschlechtsunterschieden im Abwanderungsverhalten	280
9.6	Schlußfolgerung	281
9.7	Zusammenfassung	282
9.8	Für ein vertiefendes Studium	282
9.9	Diskussionsanregungen	283

Kapitel 10

Alternative Fortpflanzungsstrategien

10.1	Hypothesen für das Auftreten alternativer Strategien innerhalb einer Art	286
10.1.1	Variable Umwelt	286
10.1.2	Das Beste aus einer ungünstigen Situation machen	287
10.1.3	Alternative Strategien im evolutiven Gleichgewicht	290
	(a) Lachse: „Hakennasen“ und „Jacks“	291
	(b) Feigenwespen: Kämpfer und Abwanderer	295
	(c) Nestbaustrategien weiblicher Grabwespen: „Graben“ und „Besetzen“	296
10.2	Probleme, die Kosten und Nutzen alternativer Strategien zu bestimmen	299
10.3	Geschlechtsumwandlung als alternative Strategie	303
10.3.1	Verwandlung vom Weibchen zum Männchen	303
10.3.2	Verwandlung vom Männchen zum Weibchen	305
10.3.3	Geschlechtsumwandlung im Vergleich zu opportunistischen Fortpflanzungsstrategien	307
10.4	Zusammenfassung	307
10.5	Für ein vertiefendes Studium	308
10.6	Diskussionsanregungen	308

Kapitel 11

Über Eigennutz und Altruismus

11.1	Verwandtenselektion	312
11.1.1	Beispiele für altruistisches Verhalten zwischen Verwandten	316
	(a) Kooperation und Alarmrufe bei Erdhörnchen und Präriehunden	316
	(b) Geteilte Vaterschaft beim Tasmanischen Pfuhlhuhn	320
11.1.2	Wie erkennen Tiere Verwandte?	322
11.1.3	Schlußfolgerungen zur Verwandtenselektion	326
11.2	Mutualismus	326
11.3	Manipulation	328
11.4	Reziprokes Verhalten	329
11.4.1	Das Gefangenendilemma	329

- 11.4.1.1 Erwartungen des Modells 334
- 11.4.2 Beispiele für reziprokes Verhalten 335
 - (a) Laichverhalten beim Schwarzen Hamletfisch 335
 - (b) Hervorwürgen von Blut bei Vampirfledermäusen 339
 - (c) Allianzen bei Primaten 337
- 11.5 Zusammenfassung 340
- 11.6 Für ein vertiefendes Studium 340
- 11.7 Diskussionsanregungen 341

Kooperatives Verhalten und Helfersysteme bei Vögeln, Säugetieren und Fischen

Kapitel 12

- 12.1 Genetische Prädisposition und ökologische Randbedingungen 343
- 12.2 Ein Beispiel für Helferverhalten bei Vögeln – Blaubuschhäher 346
 - (a) Brutvögel profitieren von der Anwesenheit der Helfer 346
 - (b) Habitatsättigung als ökologische Randbedingung 348
 - (c) Männchen profitieren durch die Erbschaft eines Brutplatzes 349
- 12.3 Buschhäher-ähnliches Verhalten bei anderen Tierarten 352
- 12.3.1 Helfen Helfer wirklich? Experimentelle Belege 353
- 12.3.2 Experimentelle Belege für Einschränkungen der Chancen zur eigenen Fortpflanzung 356
- 12.4 Helfer sind nicht immer verwandte Tiere 358
 - (a) Der Zwergichneumon: nicht verwandte Helfer und Pseudoträchtigkeit 358
 - (b) Anemonenfische 360
 - (c) Graufischer: primäre und sekundäre Helfer 361
- 12.5 Eine alternative Hypothese für die Evolution des Helferverhaltens 364
- 12.6 Konflikte in Brutgruppen 366
 - (a) Riefenschnabel-Anis 366
 - (b) Eichelspechte 368
- 12.7 Arbeitsteilung und spezialisierte Helfer 370
- 12.8 Schlußfolgerungen 372
- 12.9 Zusammenfassung 373
- 12.10 Für ein vertiefendes Studium 373
- 12.11 Diskussionsanregungen 374

Altruismus bei sozialen Insekten

Kapitel 13

- 13.1 Soziale Insekten 375
- 13.1.1 Das Problem 375
- 13.1.2 Die Definition für „soziale Insekten“ 375

13.2	Der Lebenszyklus und die Naturgeschichte sozialer Insekten	378
13.3	Wie Eusozialität evoluierte: Zwei Entwicklungspfade	379
13.3.1	Hypothese 1: Am Geburtsort bleiben, um zu helfen	380
	(a) Ökologische Randbedingungen	380
	(b) Genetische Prädisposition	382
13.3.2	Hypothese 2: Nestteilung	383
	(a) Ökologische Randbedingungen	383
	(b) Genetische Prädisposition	385
13.4	Haplodiploidie und Altruismus	387
13.4.1	Der Konflikt zwischen Arbeiterinnen und der Königin	391
13.4.2	Der Konflikt um das Geschlechterverhältnis	391
13.4.3	Überprüfung des Konfliktes zwischen Arbeiterinnen und Königin	393
13.5	Haplodiploidie und der Ursprung der Eusozialität	397
13.6	Manipulation durch die Eltern oder Vorteil der Tochter?	405
13.7	Die Bedeutung der Demographie	406
13.8	Vergleich zwischen Wirbeltieren und Insekten	406
13.9	Zusammenfassung	409
13.10	Für ein vertiefendes Studium	410
13.11	Diskussionsanregungen	410

Kapitel 14

Der Bau von Signalen: Ökologie und Evolution

14.1	Ökologische Randbedingungen und Kommunikation	412
14.1.1	Kommunikation bei Ameisen	413
14.1.2	Rufe bei Vögeln und Primaten	415
14.2	Die Empfänger und der Bau der Signale	421
14.2.1	Wie entstehen Signale?	422
14.2.2	Wie Signale im Verlauf der Evolution verändert werden: Ritualisierung	425
14.2.3	Hypothesen für die Evolution der Signalgestaltung	427
	(a) Verminderung von Mehrdeutigkeit	427
	(b) Manipulation	429
	(c) Aufrichtigkeit	431
14.3	Belege von heute zu beobachtenden Signalen	432
14.3.1	Ein Beispiel für einen Bluff oder manipulierende Signale: Fangschreckenkreise	432
14.3.2	Aufrichtige Signale: Thompso gazelle	433
14.3.3	Psychologie des Empfängers: Frösche und Schwertfische	433
14.4	Variabilität der Signale und der Information	434
14.5	Signale, Manipulation und das Bewußtsein der Tiere	437
14.6	Zusammenfassung	439

14.7 Für ein vertiefendes Studium 440

14.8 Diskussionsanregungen 440

Abschlußbemerkungen

Kapitel 15

15.1 Wie plausibel sind unsere grundsätzlichen Annahmen? 441

15.1.1 Eigennützige Gene 441

15.1.2 Gruppenselektion 442

15.1.3 Optimierungsmodelle und evolutionsstabile Strategien 444

15.2 Kausale und funktionale Erklärungen 449

15.3 Eine abschließende Bemerkung 451

15.4 Zusammenfassung 453

15.5 Für ein vertiefendes Studium 454

Literatur 455

Sachregister 473