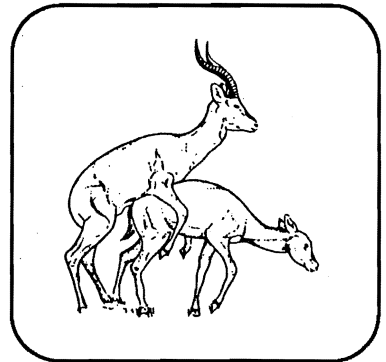


Die Arterhaltung ist tot - es lebe die Erhaltung der Arten

Ein Plädoyer für moderne Konzepte in der Wildbiologie

Heinz-Ulrich Reyher

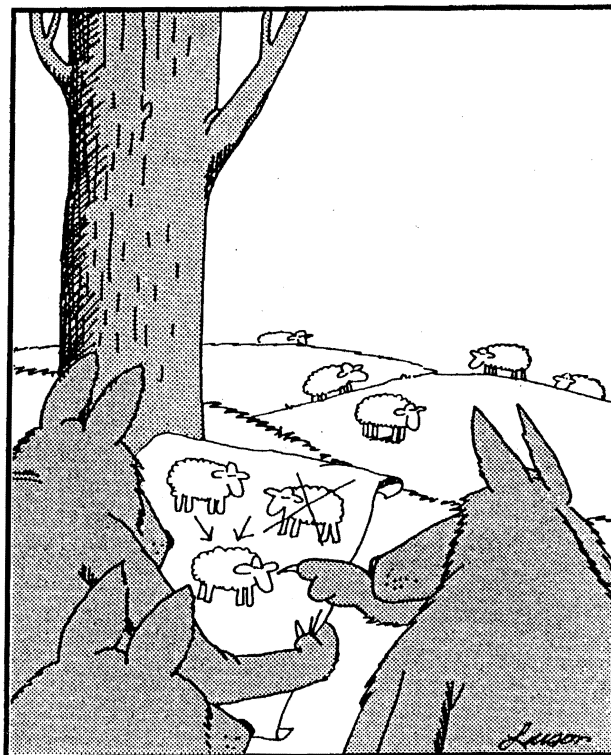


"Natural selection at work" -

"Natürliche Selektion bei der Arbeit."

Unter dieser Überschrift illustriert der amerikanische Karikaturist Gary Larson eine mehr als zwanzig Jahre alte wissenschaftliche Erkenntnis, die sich aber noch nicht überall durchgesetzt hat, insbesondere nicht bei allen Wildbiologen und Jägern im deutschsprachigen Raum. Diese Erkenntnis besagt:

Selektion (Auswahl) sondert schlechter angepasste Individuen aus, *nicht* aber schlechter angepasste Populationen. Verhaltensweisen und andere Merkmale, die sich im Laufe der Evolution entwickelt haben und die wir heute beobachten, helfen den Individuen zu überleben und sich fortzupflanzen; sie dienen *nicht* dem Wohl einer Population oder gar der ganzen Art. Der Verhaltensökologe H.-U. Reyher nimmt die Studie über die Rehe in Südtirol ("wildtiere" 4/91) zum Anlass, um auf einige gedankliche Fehler in der Auffassung der Arterhaltung hinzuweisen, andere Erklärungsmöglichkeiten vorzustellen und moderne Konzepte für die Wildbiologie zu fordern.



Natural selection at work

Es gibt in der Wissenschaft wohl nichts Spannenderes als festzustellen, dass Forschungsergebnisse die vorher gehegten Erwartungen (Hypothesen) nicht erfüllen. Solch eine Feststellung verrät nämlich, dass wir die untersuchten Zusammenhänge noch nicht völlig verstanden haben. Aus diesem Grund wurde ich neugierig, als ich im Editorial von "wildtiere" 4/91 las, dass in Südtirol "nonkonforme" Rehe die Hypothesen von Wildforschern über den Haufen geworfen hätten. Nach der Lektüre des Artikels und der Originalarbeiten musste ich allerdings feststellen, dass in diesem Fall wohl nicht die Rehe, sondern die Wissenschaftler die Nonkonformisten waren. Mehrere ihrer Ergebnisse stellen nämlich nur deshalb einen Widerspruch zu den Erwartungen dar, weil die Hypothesen nicht auf dem heutigen Stand des ökologischen Wissens formuliert worden waren.

Bevor ich diese Behauptung begründe, eine Bemerkung: Meine Ausführungen sollten nicht als persönlicher Angriff auf die Verfasser der "Hahnebaum-Studie" in Südtirol verstanden werden. Die Studie ist nur der Auslöser für Einwände, die auf viele derartige Untersuchungen zutreffen. (Seite 12: Stellungnahme des Leiters der Hahnebaum-Studie)

Womit lässt sich meine Behauptung begründen?

In Tabelle 1 habe ich die drei in "wildtiere" 4/91 (Seite 5) dargestellten Hypothesen und die vorläufigen Ergebnisse einander gegenübergestellt. In keinem Fall bestätigten die Ergebnisse die Erwartung. Das mag zum Teil methodische Gründe haben, welche die Leiter der Studie selbst nennen: Die Daten über körperliche Verfassung (Hypothese 1) seien unter anderem deshalb so wenig eindeutig, weil die Zeitpunkte der Abschüsse nicht einheitlich genug waren. Und die Daten zur Raumnutzung (Hypothese 2) erlaubten deshalb keine klaren Aussagen, weil zu wenige und zu ungenaue Ortsregistrierungen vorliegen.

Das ist nach sieben Jahren Feldarbeit zwar eine bittere Erkenntnis, aber Methoden kann man im Laufe einer Untersuchung verbessern und Datenmengen vergrössern. Eine ungenügend formulierte Hypothese hingegen schleppt sich als "Erblast" durch die gesamte Studie und kann Datenerhebung, -auswertung und -interpretation in eine wenig sinnvolle oder sogar völlig falsche Richtung lenken. Meine Kritik richtet sich daher auf einige Schwächen im Konzept der zehnjährigen Studie in Südtirol.

Kritische Überlegungen

Die erste Hypothese lautete:

Bei geringerer Dichte verbessert sich die körperliche Verfassung aller Tiere und die Fruchtbarkeit der Weibchen. Begründet werden diese Erwartungen mit der Annahme, dass bei abnehmender Dichte jedes Tier mehr Nahrung hat. Das stimmt zwar theoretisch, aber es ist die Frage, ob die Rehe zusätzliche Nahrung überhaupt brauchen. Denn wenn die Rehe schon bei hoher Dichte im "Schlaraffenland" gelebt haben und in bester Verfassung waren, ist gar nicht zu erwarten, dass sie bei niedrigerer Dichte schwerer und fetter werden oder mehr Kitze zur Welt bringen. Dichte allein sagt ja noch nichts über Nahrungskonkurrenz aus. In einem Wildpark oder an einer Futterstelle z.B. ist die Dichte um vieles höher als in jedem unbeeinflussten Lebensraum. Trotzdem sind die Tiere hier nicht in schlechterer Verfassung als ihre Artgenossen im Freiland - im Gegenteil. Wenn aber hohe Dichte nicht unbedingt zu schlechterer Verfassung führt, muss abnehmende Dichte auch nicht unbedingt zu besserer Verfassung führen. Das, was die Studie nach sieben Jahren als Folgerung präsentiert, hätte also von vornherein als Erwartung einfließen sollen, etwa so, wie ich es als "korrigierte Hypothese" in Tabelle 1 formuliert habe.

Tabelle 1:

Hypothesen "Hahnebaum"	vorläufige Ergebnisse	korrigierte Hypothese (Reyer)
geringere Dichte ...	geringere Dichte ...	geringere Dichte ...
Hyp. 1 ...verbessert körperl. Verfassung	... verbessert nicht die körperl. Verfassung	... verbessert körperl. Verfassung nur, wenn bei höherer Dichte Nahrungs-Ressourcen nicht ausreichen
Hyp. 2 ...führt zu grösseren Streifgebieten	... führt nicht zu grösseren Streifgebieten	... führt nur dann zu grösseren Streifgebieten, wenn kleine Streifgebiete den Bedarf nicht decken
Hyp. 3 ...lässt relativ mehr Töchter zur Welt kommen	... verändert nicht das Geschlechterverhältnis	... lässt relativ mehr Söhne zur Welt kommen, falls körperl. Verfassung der Mütter bei geringerer Dichte besser ist als bei höherer

Die zweite Hypothese:

Auch die zweite Hypothese, dass die Rehe bei geringerer Dichte ihr Streifgebiet vergrößern, ist nicht unbedingt zwingend. Oder würden Sie, liebe Leserinnen und Leser, zum Einkaufen einen fernen Supermarkt aufsuchen, nur weil dort die Kundenzahl abgenommen hat? Doch wohl kaum. Sie würden nur dann weiter herumziehen, wenn Sie in Ihrer Nähe nicht die notwendige Nahrung bekommen und wenn die zusätzlichen Kosten an Zeit, Energie und (Verkehrs-)Risiko in einem sinnvollen Verhältnis zum Nutzen stehen. Ähnlich ökonomisch müssen auch Tiere mit Zeit, Energie und Risiko umgehen. Unter dem Stichwort "optimale Nahrungssuche" (englisch: optimal foraging) gibt es zu diesem Thema seit ca. 25 Jahren eine ständig wachsende Zahl an Untersuchungen (z.B. Stephens & Krebs 1986). Sie werden in der Hahnebaum-Studie und vielen anderen wildbiologischen Untersuchungen nicht berücksichtigt, würden aber so manche Hypothese korrigieren. Dabei müsste man auch beachten, dass sich die Eignung eines Streifgebietes nicht nur in einer einzigen optimalen (bestmöglichen) Bedingung äussert. Benötigt wird eine optimale Kombination von Bedingungen, zu der - neben der Nahrung - bei Männchen z.B. auch die Eignung als Brunftrevier gehört, bei Weibchen z.B. auch die Dekkungsmöglichkeit für das Setzen der Kitz.



Die dritte Hypothese:

Zur Verteidigung der Hypothesen 1 und 2 könnte man anführen, sie seien zu wenig differenziert formuliert worden, wären aber unter bestimmten Bedingungen aufrecht zu erhalten. Das ist richtig, und diese beiden Hypothesen der Hahnebaum-Studie sind nicht völlig falsch. Anders liegt der Fall bei Hypothese 3. Sie besagt: Bei guten Nahrungsbedingungen (z.B. infolge geringerer Dichte) werden relativ mehr Töchter, bei schlechten Bedingungen (z.B. infolge höherer Dichte) werden relativ mehr Söhne geboren. Wie wird diese Vorhersage begründet?

Mit dieser Frage möchte ich mich näher beschäftigen, weil sie eine Auffassung berührt, die weit verbreitet ist und die sich hartnäckig in unserem Denken hält, obwohl sie wissenschaftlich seit Jahrzehnten überholt ist. Ich meine die Auffassung von der "Arterhaltung durch Gruppenselektion", die die Ansicht vertritt, dass Arterhaltung die Ursache sei für die Evolution von Verhaltensweisen. Diese Auffassung werde ich im folgenden die "**herkömmliche Auffassung**" nennen und ihr eine "**neue Theorie**" entgegensetzen.

Die herkömmliche Auffassung: Arterhaltung durch Gruppenselektion

Im Hinblick auf das Geschlechter-Verhältnis unter den Nachkommen lautet die herkömmliche Auffassung folgendermassen:

Unter guten Bedingungen, also bei reichlich vorhandenen Ressourcen, ist es von Vorteil, wenn viele Nachkommen geboren werden und unter diesen mehr Töchter sind als Söhne. Viele Töchter erhöhen die Fortpflanzungschancen der Population, denn die Zahl der Nachkommen steigt mit der Zahl der gebärfähigen Weibchen. Eine Population mit vielen Weibchen kann schneller wachsen und die reichlich vorhandenen Ressourcen besser nutzen. Unter schlechten Bedingungen hingegen sind viele Töchter und das damit verbundene Populationswachstum von Nachteil. Die ohnehin schon knappen Ressourcen würden noch mehr erschöpft, viele Tiere würden verhungern und die Population könnte völlig zusammenbrechen. Daher ist es besser, nicht nur insgesamt weniger Nachkommen zu haben sondern vor allem auch weniger Töchter, was gleichbedeutend ist mit relativ mehr Söhnen.

In dieser Argumentation steckt folgende Grundidee:

Im Laufe der Evolution haben Tiere Verhaltensweisen und andere Merkmale entwickelt, die u.a. dafür sorgen, dass die Grösse einer Population optimal an die jeweilige Biotop-Beschaffenheit angepasst wird (vgl. Ellenberg 1978). Die Verhaltensweisen und Merkmale dienen gewissermassen dem Wohl der Population und der Erhaltung der Art.

In der Hahnebaum-Studie wird diese herkömmliche Auffassung zwar nicht explizit vertreten, aber so wie Hypothese 3 formuliert war, liess sie vermuten, dass die Wissenschaftler eine derartige Evolution von Geschlechter-Verhältnissen zum besten der Population oder der Art für möglich halten. Das wurde mir auf telefonische Anfrage auch von Herrn Wotschikowsky bestätigt.

Die herkömmliche Auffassung, Verhaltensweisen dienen der Erhaltung der Art, wird aber nicht auf die Geburt von Söhnen und Töchtern beschränkt, sie wird in vielen Studien auch immer wieder für Verhaltensweisen herangezogen, die scheinbar selbstlos sind, z.B. Schonung eines unterlegenen Gegners im Kommentkampf (ritualisierter Kampf); Füttern von fremden Jungen bei der kooperativen Jungenaufzucht; Warnrufe, die zwar anderen nützen, aber den Rufer selbst eventuell gefährden usw. In all diesen Beispielen scheint das Verhalten weniger dem Individuum zu dienen als vielmehr einer ganzen Gruppe, wobei der Begriff "Gruppe" von wenigen Individuen über eine Population bis hin zur ganzen Art angewendet wird.

Derartige "gruppendienliche" Verhaltensweisen stellten die Biologen lange Zeit vor ein Dilemma. Schon Darwin scheiterte an dem Versuch, die Evolution solcher Verhaltensweisen mit seinem Konzept der "natürlichen Selektion" zu erklären, denn nach seinem Konzept setzen sich in der Evolution die Verhaltensweisen und Merkmale der **erfolgreicheren Individuen** durch, zum Beispiel derjenigen Individuen, die Feinden schneller entkommen, die geschickter Nahrung suchen, die mehr Geschlechtspartner anlocken oder ihre Jungen besser füttern und dadurch länger leben und mehr Nachkommen hinterlassen als andere. Man spricht daher von **Individualselektion**.

Für Tiere, die ihren eigenen Überlebens- und Fortpflanzungserfolg zugunsten von Artgenossen zurückstecken, scheint Darwins Konzept auf den ersten Blick unbrauchbar. Deshalb ergänzten manche Zoologen wie der Engländer Wynne-Edwards (1962) die Evolutionstheorie durch folgende Überlegung: Es setzen sich Verhaltensweisen der **erfolgreicheren Gruppen** durch, zum Beispiel derjenigen Gruppen, die ihre Nachkommenzahl und das Verhältnis von Söhnen und Töchtern auf die verfügbaren Ressourcen abstimmen und daher ihren Lebensraum weder zu viel noch zu wenig beanspruchen. Sie sprechen somit von **Gruppenselektion**; und auf diesem Konzept beruht die herkömmliche Auffassung, Verhaltensweisen dienen der Arterhaltung.

In beiden Konzepten wird "erfolgreich" im Sinne der Evolution verstanden: Weitergabe des Erbgutes an möglichst viele Nachkommen (= "fitness").

In beiden Konzepten geht es also um die Weitergabe des Erbgutes. Dieser gemeinsame Gedanke teilt sich dort, wo es um die Frage geht, auf welcher Ebene Erbgut ausgewählt (selektiert) und weitergegeben wird:

- Nach Darwin setzt die Selektion an den Verhaltensweisen des einzelnen Individuums an.
- Nach den Vertretern der Gruppenselektion setzt die Selektion an den Verhaltensweisen einer Population oder einer ganzen Art an.

Der Unterschied zwischen diesen beiden Konzepten lässt sich mit einem Beispiel aus dem Sport verdeutlichen: Wenn man Sportlerinnen und Sportler für Wettkämpfe zusammenstellt, wählt (selektiert) man in manchen Disziplinen (z.B. Kugelstossen, Weitsprung) das beste Individuum aus, weil es nur auf die Leistung des einzelnen ankommt; in anderen Disziplinen (z.B. Fussball, Rudern) wählt man die beste Mannschaft aus, selbst wenn dabei hervorragende Einzelathleten oder -athletinnen auf der Strecke bleiben, weil es hier auf die Zusammenarbeit der Gruppe ankommt.



Die neue Theorie:

Theorie von der Evolution des günstigsten Geschlechter-Verhältnisses

Wie nun wird im Wettkampf der Evolution gewählt? Wie wird hier über das günstigste Verhältnis von Söhnen und Töchtern entschieden? Werden sich diejenigen Geschlechter-Verhältnisse durchsetzen, die für das Individuum am vorteilhaftesten sind oder diejenigen, die einer Gruppe, Population oder Art am meisten nützen? Ein einfaches Zahlenbeispiel soll helfen, diese Fragen zu beantworten:

Tabelle 2:

herkömmml. Auffassung Weibchen 1 Nahrungsbedingungen:		neue Theorie Weibchen 2 Nahrungsbedingungen:	
gut	schlecht	gut	schlecht
3 gute Töchter	3 schlechte Söhne	3 gute Söhne	3 schlechte Töchter
je 3 Kitze	0 Kitze	je 3 Kitze	nur je 2 Kitze
9 Enkelinnen	0 Enkel	9 Enkel	6 Enkelinnen

Tabelle 2 zeigt die Nachkommen von zwei Weibchen. Der Einfachheit halber nehmen wir an, dass jedes Weibchen im Laufe seines Lebens drei Kinder zur Welt bringt: Weibchen 1 verhält sich entsprechend der herkömmlichen Auffassung (Strategie 1): Bei guter körperlicher Verfassung wirft es Töchter, bei schlechter Verfassung Söhne. Weibchen 2 verhält sich genau umgekehrt (Strategie 2): Bei guter körperlicher Verfassung wirft es Söhne, bei schlechter Verfassung Töchter.

Wir nehmen ferner an, dass die Strategien W1 und W2 erblich sind, dass also alle Nachkommen von Weibchen 1 bei guten Bedingungen Töchter gebären, die Nachkommen von Weibchen 2 bei guten Bedingungen aber Söhne in die Welt setzen. Wenn sich die Verfassung der Mütter auf die Verfassung der Kinder überträgt, was bei vielen Tierarten der Fall ist, dann hinterlässt Weibchen 1 gute Töchter und schlechte Söhne, Weibchen 2 hingegen schlechte Töchter und gute Söhne.

Was wird passieren?

Da sich ein Rehbock mit mehreren Weibchen paaren kann, können alle Töchter "sicher sein", dass sie begattet werden, ganz gleich ob sie in guter oder schlechter Verfassung sind. Allerdings kann sich ihre Verfassung auf die Anzahl der Nachkommen auswirken: Die drei Töchter von Weibchen 1 in guter Verfassung bringen je 3 Kitze zur Welt, woraus sich 9 Enkelinnen ergeben.

Die drei Töchter von Weibchen 2 in schlechter Verfassung aber bringen nur je 2 Kitze zur Welt, was 6 Enkelinnen ergibt.

Die Söhne hingegen können keineswegs "sicher sein", dass sie alle zur Fortpflanzung kommen. In der Konkurrenz um Weibchen werden sich diejenigen durchsetzen und mehrere Paarungen erzielen, die in guter Verfassung sind, während die Mickerlinge leer ausgehen. Weibchen 1 wird daher über seine schlechten Söhne vielleicht gar keine Enkel bekommen, während Weibchen 2 über seine guten Söhne neun Enkel erwarten kann, wenn sie sich mit drei guten Töchtern paaren. Dabei spielt es keine Rolle, ob jeder der drei Söhne drei Enkel zeugt oder einer alle neun. Derartig drastische Unterschiede im Fortpflanzungserfolg einzelner Männchen sind durchaus realistisch. In einer Untersuchung an Rothirschen auf der schottischen Insel Rhum z.B. lag die Zahl der Jungen, die verschiedene Männchen im Laufe ihres Lebens gezeugt hatten, zwischen 0 und 24 (Clutton-Brock et al. 1982). Ähnliche Befunde gibt es bei anderen Säugetieren und auch bei Vögeln, z.B. bei Raufusshühnern, zu denen die Birkhühner gehören (s. Abb. 1, Seite 6).

In der Endabrechnung dieses Zahlenbeispiels hinterlassen beide Weibchen unter guten Bedingungen zwar gleich viele Enkelinnen bzw. Enkel, nämlich neun. Unter schlechten

Bedingungen jedoch hinterlässt Weibchen 2 sechs Enkelinnen, Weibchen 1 aber gar keine. Damit wird sich das Erbgut von Weibchen 2 von Generation zu Generation stärker vermehren als das von Weibchen 1 und dieses schliesslich völlig verdrängen, wie dies in Abb. 2 als Ergebnis einer Computersimulation dargestellt ist. Der genaue Verlauf der Kurven ist hier unwichtig. Er ändert sich zwar, wenn man die Zahlen der Nachkommen in Tabelle 2 durch andere ersetzt, aber das Ergebnis ist immer dasselbe: Solange die Unterschiede in der Nachkommenzahl der Söhne grösser sind als die der Töchter - wie das die Regel ist (siehe Abb. 1) - so lange wird die Strategie W1 verschwinden. Das wird selbst dann geschehen, wenn Strategie W1 zu Beginn die vorherrschende Art der Fortpflanzung gewesen sein sollte.

Interessant ist dabei - und hier wird die herkömmliche Auffassung widerlegt -, dass die siegreiche Strategie W2 zwar dem Individuum zu mehr Nachkommen verhilft, dass sie aber für die Erhaltung der Art schlechter ist. Denn: Das Wachstum einer Population wird vor allem vom gesamten Fortpflanzungserfolg der Weibchen bestimmt, und der ist bei Strategie W2 mit sechs Enkelinnen geringer als bei W1 mit neun Enkelinnen.

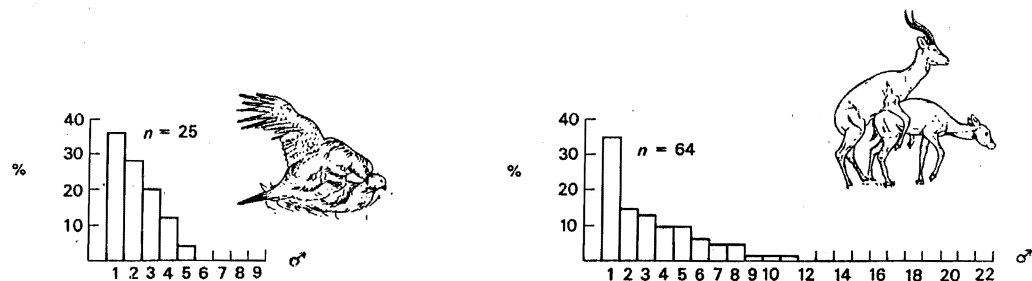


Abb. 1:

Bei vielen Vögeln und Säugetieren ist der Fortpflanzungserfolg nicht gleichmässig über alle Männchen verteilt. Hier zwei Beispiele: Bei Birkhähnen und bei Uganda Kobantilopen kam etwa die Hälfte aller Männchen nicht zur Paarung: Bei den Birkhähnen verpaarten sich Männchen 6-9 nicht; bei den Antilopen verpaarten sich Männchen 12-22 nicht. Dafür entfielen ca. 35 % der Paarungen auf nur ein Männchen (jeweils Nr. 1), das damit für die Ausbreitung des Erbgutes das "erfolgreichste" war. (nach Krebs & Davies 1981)

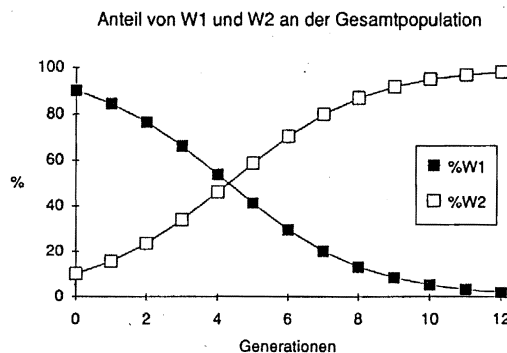


Abb. 2:

Strategie W1 (Gruppenselektion): Weibchen 1 bringt bei guten Bedingungen Töchter zur Welt, bei schlechten Bedingungen Söhne.
Strategie W2 (Individualesektion): Weibchen 2 bringt bei guten Bedingungen Söhne zur Welt, bei schlechten Bedingungen Töchter.
Im Laufe der Evolution wird Strategie W1 von Strategie W2 verdrängt.

Die Lehre aus dem Zahlenbeispiel veranschaulicht die neue Theorie:

Wenn Verhaltensstrategien, die den Erfolg des Individuums verbessern, im Wettstreit stehen mit Verhaltensstrategien, die den Erfolg der Population oder Art verbessern, dann setzen sich in der Evolution diejenigen Strategien durch, die dem Wohle des Individuums dienen.

Diese Erkenntnis geht auf Arbeiten des amerikanischen Biologen G. C. Williams (1966) zurück und ist bereits fünfundzwanzig Jahre alt. Sie wurde nicht nur in Fachzeitschriften sondern auch in populärwissenschaftlichen Veröffentlichungen verbreitet (z.B. Dawkins 1976, Wickler & Seibt 1991).

Was nun die Gruppenselektion betrifft, so kann man zwar in der Theorie Rahmenbedingungen konstruieren, unter denen Gruppenselektion funktionieren könnte, aber diese Bedingungen sind im Hinblick auf Gruppengröße, Genfluss sowie Geburts- und Sterberate unrealistisch, denn in der Natur kommen solche Rahmenbedingungen kaum vor. In der Natur stellen Verhaltensweisen zum Wohle einer Population oder einer ganzen Art keine "Evolutionen-stabile Strategie" dar (=ESS, ein Begriff, der 1982 vom engl. Biologen Maynard-Smith geprägt wurde); sie werden immer von Verhaltensweisen verdrängt, die den Erfolg des Individuums verbessern (Individualektion) oder die zumindest seinen Verwandten zugute kommen (Verwandtenselektion). Diese Folgerung bleibt auch dann gültig, wenn man die erfundenen Zahlen in Tabelle 2 durch wirklichkeitsnahe ersetzt. Die der Hypothese 3 zugrunde liegende Idee der Arterhaltung lässt sich also nicht aufrechterhalten.



Vergleich von Theorie und Praxis

An dieser Stelle werden Sie, liebe Leserinnen und Leser, vielleicht sagen: "Gut, diese neue Theorie von der Evolution des günstigsten Geschlechter-Verhältnisses leuchtet mir ein. Aber erklärt sie auch die tatsächlichen Verhältnisse in der Natur? Nur dann wäre sie ja glaubhaft und der herkömmlichen Auffassung der Arterhaltung vorzuziehen." Um diese berechnete Frage zu beantworten, habe ich die Fachliteratur durchgesehen und in Tabelle 3 (Seite 8) die Daten einiger Säugetierarten zusammengestellt:

- I In Spalte I sind sieben Bedingungen angegeben, die häufig zu guter körperlicher Verfassung der Mütter führen.
- II Bei den in Spalte II genannten Arten führte die gute körperliche Verfassung der Mütter zu mehr Söhnen. **Diese Arten stützen also die neue Theorie.**
- III Bei den in Spalte III genannten Arten ist es genau umgekehrt: Mütter in guter Verfassung hatten relativ mehr Töchter. **Diese Arten scheinen also die herkömmliche Auffassung zu bestätigen.**
- IV Bei den in Spalte IV genannten Arten war überhaupt kein Zusammenhang zwischen Verfassung und Geschlechter-Verhältnis festzustellen. Eine mögliche Erklärung dafür wäre, dass das Verhältnis Männchen:Weibchen von den Müttern gar nicht verändert und damit den jeweiligen Bedingungen auch nicht angepasst werden kann.

In dieser Zusammenstellung äussern sich einerseits Unterschiede zwischen verschiedenen Arten, wie z.B. unterschiedliche Reaktion bei Reh und Maultierhirsch auf milde Winter, andererseits aber auch Unterschiede zwischen Populationen und Altersklassen innerhalb derselben Art. So führt z.B. bei Rhesusaffen der hohe Rang der Mutter in einer Kolonie zu mehr Söhnen, in einer anderen Kolonie zu mehr Töchtern, in einer dritten beeinflusst er das Geschlechter-Verhältnis überhaupt nicht.

Insgesamt ein verwirrendes Bild. Zwar bestärken diese Befunde, was wir schon aus theoretischen Gründen gefolgert hatten, nämlich dass Arterhaltung durch Gruppenselektion nicht als allgemeines Erklärungsprinzip taugt, aber ist mit diesen Daten nicht auch die neue Theorie gestorben? - Nein, ich glaube nicht.

Tabelle 3, zusammengestellt nach Clutton-Brock & Jason (1986) und Ellenberg (1978), Text S.7:

Auswirkung der Verfassung der Mutter auf das Geschlechter-Verhältnis			
I Bedingungen, die zu guter körperl. Verfassung der Mutter führen	II bei diesen Arten führte gute Verfassung der Mütter zu mehr Söhnen	III bei diesen Arten führte gute Verfassung der Mütter zu mehr Töchtern	IV keine Auswirkung
hoher Rang	Rothirsch Rhesusaffe	Gelber Babuin Rhesusaffe	Rhesusaffe
weniger Aufwand als im Vorjahr	Maultierhirsch Schaf	Berberaffe Rothirsch	Wapiti Rothirsch
weniger Junge pro Jahr oder Wurf	Trughirsch Wühlmaus (leichte Weibchen)	Weisswedelhirsch Wühlmaus (schwere Weibchen)	Reh Maultierhirsch
besserer Ernährungszustand	Mäuse und Hamster Rind	Rentier Weisswedelhirsch	Ziege Maultierhirsch
weniger Stress	Ratte	Meerkatze	
milde Winter	Reh	Maultierhirsch	
geringe Dichte		Reh	Rothirsch

Verfeinerung der neuen Theorie: Verhältnis von Nutzen zu Kosten

So wie ich die neue Theorie bisher geschildert habe, lässt sie sich in folgendem Satz zusammenfassen: Mütter sollten bevorzugt dasjenige Geschlecht aufziehen, das ihnen die grösste Ausbreitung ihres Erbgutes gewährleistet (vgl. Tabelle 2).

Diese Formulierung stellt jedoch eine grobe Vereinfachung dar. Zur Veranschaulichung möchte ich einen Vergleich aus dem menschlichen Bereich bringen: Menschen sollten bevorzugt diejenige Arbeit verrichten, die ihnen den höchsten Verdienst gewährleistet. Hier werden Sie wahrscheinlich protestieren und einwenden, dass man den Verdienst in Beziehung setzen muss zum Aufwand. Richtig. Ein Gehalt von SFr. 5000.- im Monat ist zwar absolut höher als ein Gehalt von SFr. 3000.-, bezogen auf den Aufwand aber geringer, wenn man im ersten Fall 100%, im zweiten aber nur 50% arbeiten muss. Wer also das Verhältnis von Verdienst (=Nutzen) zu Aufwand (=Kosten) optimieren will, sollte die Halbtagsstelle wählen.

Wie schon bei der Streifgebietsgrösse erwähnt, spielen ganz ähnliche "ökonomische" Gesichtspunkte auch bei Tieren (und sogar bei Pflanzen) eine Rolle. Auch sie müssen das Verhältnis von Nutzen zu Kosten optimieren, wobei sich die Kosten - wie beim Menschen - in Zeit- und Energieaufwand sowie in Risiko äussern, der Nutzen aber nicht in Geld, sondern in Fitness, also in der Ausbreitung des Erbgutes.

Die Entscheidung zwischen Söhnen und Töchtern sollte also zugunsten desjenigen Geschlechtes ausfallen, bei dem das Verhältnis von Nutzen (gemessen an der Ausbreitung des Erbgutes) zu Kosten (gemessen am Aufwand von Zeit, Energie und Risiko) am besten ist. In einer einfachen Formel lässt sich das so ausdrücken:

$$N_S/K_S \gtrless N_T/K_T \quad (N = \text{Nutzen}, K = \text{Kosten}, S = \text{Söhne}, T = \text{Töchter}).$$



Bisher ging ich von der Annahme aus, dass Mütter für die Aufzucht von Söhnen und Töchtern gleich viel Aufwand treiben müssen ($K_S = K_T$). Wo das gilt, sollte laut der neuen Theorie dasjenige Geschlecht überwiegen, das unter der jeweiligen Biotop-Beschaffenheit die höchste Nachkommenzahl garantiert: bei guten Bedingungen also Söhne ($N_S > N_T$), bei schlechten Bedingungen Töchter ($N_S < N_T$).

Die Annahme gleichen Aufwandes ist natürlich eine grobe Vereinfachung. Sie diente mir nur dazu, die Grundidee möglichst anschaulich zu erläutern. In Wirklichkeit haben bei vielen Säugetieren (einschl. Rehen) die Söhne schon bei der Geburt ein höheres Körpergewicht als die Töchter; sie wachsen auch schneller, kosten die Mütter folglich mehr Energie. Mütter in guter Verfassung können diese höhere Energie aufbringen. Mütter in schlechter Verfassung hingegen werden eventuell überfordert. Das könnte einerseits den Tod des Sohnes nach sich ziehen, andererseits für die Mutter bedeuten, dass ihre eigenen Überlebenschancen verringert werden oder sie im nächsten Jahr kein Junges zur Welt bringt. Das wurde z.B. bei Rothirschen nachgewiesen (Clutton-Brock et al. 1982). Wir würden daher wiederum erwarten: Söhne bei guten, Töchter bei schlechten Bedingungen.

Was hat die Einbeziehung der Kosten uns also gebracht? Haben wir nicht weiterhin den Widerspruch zwischen dieser Erwartung und den Befunden in Spalte III der Tabelle 3? Nicht unbedingt. Die Kosten beschränken sich nämlich nicht nur auf den Zeit- und Energieaufwand bis zur Entwöhnung. Bei Rehen und vielen anderen Säugetieren verlassen die Söhne das Gebiet ihrer Kindheit, die Töchter aber bleiben in der Nähe ihrer Mutter. Die Folge: Töchter machen sich untereinander und ihren Müttern mehr Konkurrenz als Söhne das tun. Auch das sind Kosten. Durch sie können Töchter insgesamt "teurer" werden als Söhne. Weibliche Kitze sollten dementsprechend vor allem dann selten sein, wenn die Bedingungen schlecht sind, die Konkurrenz also besonders schwer wiegt. Ferner sollten sie selten sein, wenn die Mutter noch jung und der Konkurrenz ihrer Töchter noch lange ausgesetzt ist. Und tatsächlich werfen erstmals gebärende Rehweibchen relativ weniger Töchter als ausgewachsene Rehweibchen. Umgekehrt können daheim bleibende Töchter aber auch "billiger" werden, wenn sie der Mutter bei der Aufzucht von weiteren Jungtieren helfen und damit einen Teil der mütterlichen Aufzuchtkosten "zurückzahlen". So etwas kennt man z.B. bei amerikanischen Erdhörnchen, wo die Töchter vor allem dann überwiegen, wenn sie benötigt werden, also bei schlechten Bedingungen.

Die Befunde in den Spalten III und IV der Tabelle 3 werfen die neue Theorie also nicht über den Haufen. Sie sind unter bestimmten Rahmenbedingungen sogar zu erwarten, ebenso wie die Befunde in Spalte II unter anderen Rahmenbedingungen. Die neue Theorie ist also durchaus in der Lage, auch scheinbar widersprüchliche Befunde zu erklären. Das Problem liegt eher im praktischen Bereich:

Nur wenn wir die Kosten für Söhne und Töchter (K_S , K_T) und deren Fitness (N_S , N_T) unter verschiedenen Bedingungen genau gemessen haben, können wir sinnvolle Hypothesen formulieren, diese mit der Wirklichkeit vergleichen und zuverlässige Vorhersagen machen. Derartige Messungen sind aber äusserst aufwendig und schwierig, denn Kosten und Nutzen hängen von einer Vielzahl von Faktoren und deren Wechselwirkungen ab, z.B. von klimatischen Bedingungen, von Art, Dichte und Verteilung der Nahrung, von Konkurrenz und Kooperation, von Alter und Geschlechter-Verhältnis in der Population und vielem mehr. Diese praktischen Probleme sollten wir aber nicht dadurch lösen wollen, dass wir uns auf das Konzept der Arterhaltung durch Gruppenselektion zurückziehen. Denn das müsste ja in der Praxis dieselben widersprüchlichen Befunde erklären; und in der Theorie ist es schon im Ansatz falsch.

Warum hält sich die Auffassung der Arterhaltung durch Gruppenselektion so hartnäckig?

Damit stellt sich folgende Frage: Wenn die neue Theorie so überzeugend ist wie ich behaupte, warum setzt sie sich dann nicht durch? Warum hält sich die herkömmliche Auffassung so hartnäckig in Köpfen, Büchern und Fachartikeln, obwohl sie schon seit mehr als zwanzig Jahren überholt ist? - Das hat sicher viele Gründe. Vier möchte ich kurz nennen:

1. Viele Menschen sehnen sich nach Harmonie und hoffen, sie wenigstens in der Natur zu finden. Dieser Sehnsucht kommt die Vorstellung, Verhalten diene dem Wohl der Allgemeinheit natürlich mehr entgegen als eine Auffassung, die auf Konkurrenz und Nutzen-Kosten-Überlegungen basiert.
2. Die Natur soll genutzt werden. Nach einer kurzen Durchsicht von 25, zwischen 1973 und 1991 erschienenen deutschsprachigen Veröffentlichungen über das Reh, erhielt ich folgendes Resultat: 17 Arbeiten (=68%) behandeln die Themen Fortpflanzung und Populationsdynamik ausschliesslich unter dem Aspekt von Jagd und Management. Da ist die Rede von "ungeeigneten Geschlechter-Verhältnissen mit einem Überschuss an Weibchen" (sprich: für die Trophäenjagd uninteressanten Tieren) oder von "Bewirtschaftungs-Massnahmen" mit dem Ziel, die Altersstruktur und die Reproduktionsrate zu "verbessern". Es wird nur allzu deutlich, dass hier der Mensch etwas zur Erhaltung einer (jagbaren) Population oder Art tun möchte. Zu seiner Rechtfertigung benutzt er dann das Argument, in der Natur sei Arterhaltung ja auch das oberste Gebot.
3. Aussagen, die schnell zu begreifen sind, sind attraktiver als solche, die komplizierte Überlegungen und sogar mathematische Berechnungen erfordern.
4. Oft tun wir uns schwer, Ursache und Wirkung auseinander zu halten. Wenn wir sehen, dass ein bestimmtes Ereignis zu einer bestimmten Konsequenz führt, neigen wir zu der Annahme, in dieser Konsequenz liege der Sinn des Ereignisses. Wie irreführend dieser Schluss sein kann, lässt sich an einem absurden Beispiel veranschaulichen: Es werden immer wieder Menschen vom Blitz erschlagen. Aber dennoch käme niemand auf die Idee, die Auswirkung des Blitzes zu seinem Sinn zu erheben und etwa zu formulieren: "In der Atmosphäre entladen sich elektrische Spannungen, damit der entstehende Blitz Menschen erschlagen kann." Genau diese absurde Umkehrung machen wir aber mit dem Konzept der Arterhaltung: Wir sehen, dass die Art erhalten bleibt und folgern daraus, bestimmte Merkmale in Verhalten, Körperbau oder Physiologie dienen diesem "Ziel", d.h. sie hätten sich im Laufe der Evolution unter dem Druck der Selektion entwickelt, um die Art zu erhalten. Sie haben es nicht. Und das gilt nicht nur für den Fall des Geschlechter-Verhältnisses. Auch die Evolution von kooperativer Jungenaufzucht, von Kommentkämpfen, Warnrufen oder verringerten Nachkommenzahlen bei hoher Dichte lässt sich nicht mit Arterhaltung erklären (Reyer 1982).

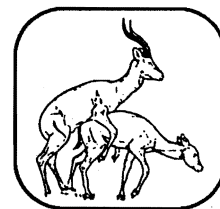
Arterhaltung als wissenschaftliches Erklärungsprinzip sollte endlich zu den Akten gelegt werden! In der Wildbiologie sind wir leider weit davon entfernt, zumindest im deutschsprachigen Raum. Von den oben erwähnten 25 Veröffentlichungen kommt nur in acht Arbeiten das Thema "Populationsbiologie" aus biologischer Sicht zur Sprache, und von diesen acht berücksichtigt nur eine die modernen evolutions-biologischen Erkenntnisse (Kurt 1991). Die anderen sieben (=88%) hängen der Idee der Arterhaltung an. Diese Prozentzahl mag nicht repräsentativ sein, aber sie reicht aus, um zu veranschaulichen, wie beliebt die längst überholte Auffassung bei Wildbiologen und Jägern heute noch ist.

Wem nützen theoretische Konzepte ?

Wofür sind solche Überlegungen wichtig? Ist das Jonglieren mit verschiedenen Auffassungen nicht bloss eine intellektuelle Spielerei? Wem nützen theoretische Konzepte?

Sie nützen der Natur. Erfolgreicher Schutz, sinnvolle Jagd und Hege sind nur dann möglich, wenn wir verstehen, wovon die Populationsdynamik beeinflusst wird. Sogenannte "natürliche" Geschlechter-Verhältnisse gehören heute zu den wichtigsten Grundlagen für die Planung von Massnahmen und Gesetzen. Wer sich dabei aber an Konzepte hält, die in der Natur nicht vorkommen, muss sich nicht wundern, wenn Massnahmen nicht die gewünschte Wirkung haben. Pointiert ausgedrückt: Wer wirklich Arten erhalten will, sollte schleunigst Abschied nehmen von der Auffassung, Arterhaltung sei die Ursache für die Evolution von Verhaltensweisen. Arterhaltung ist vielmehr die *Auswirkung* der Evolution von Verhaltensweisen. Daher auch der Titel, den ich für meinen Aufsatz wählte: Die Arterhaltung ist tot - es lebe die Erhaltung der Arten.

Theoretische Konzepte nützen auch den Wissenschaftlern und ihren Geldgebern. Die werden nämlich davor bewahrt, Zeit, Energie, Ideen und begrenzte finanzielle Mittel an Projekte zu verschwenden, in denen überholte Hypothesen getestet und Widersprüche aufgeklärt werden sollen, die gar keine sind und die an den eigentlichen Fragen und Problemen vorbeigehen.



Und schliesslich nützen theoretische Konzepte der Wildbiologie selbst, denn sie wird nur dann die ihr gebührende Rolle spielen, wenn sie sich als moderne Wissenschaft erweist. Die Forderung nach Modernisierung der Wildbiologie kann gerade gegenwärtig nicht laut genug erhoben werden. Die angenommene "Motion zur Förderung der Wildforschung in der Schweiz" (siehe "wildtiere" ab 2/90) bietet die Möglichkeit zu einem Aufschwung dieser Wissenschaft. Das vom Bund und vom Schweizerischen Nationalfonds gegründete "Schwerpunktprogramm Umwelt" (SPP Umwelt) soll die interdisziplinäre Zusammenarbeit und die Verknüpfung von Theorie und Praxis fördern. Diese Chance sollten wir nutzen; aber nicht, indem wir mit immer besseren technischen Hilfsmitteln dieselben alten Fragen untersuchen. Die Tatsache, dass etwas technisch machbar ist (z.B. dank Telemetrie und Computer), darf nicht dazu verleiten, es auch durchzuführen. Was wir brauchen, sind neue Konzepte und Ideen, die den aktuellen Fragen und Problemen gerecht werden. In diesem Sinne ist mein Aufsatz nicht als Schuss gegen die Wildbiologie gedacht sondern im Gegenteil, als Plädoyer für sie. ●

Danksagung:

Für hilfreiche Anmerkungen, die zur vorliegenden Fassung meines Aufsatzes führten, danke ich K. Bollmann, B. Nievergelt, H. Sievers und vor allem U. Wotschikowsky, der meine Kritik an der Hahnebaum-Studie so verstand, wie sie gemeint war: als notwendigen Gedankenaustausch.

Literatur :

- Clutton-Brock, T.H. (1991): The Evolution of Parental Care. Princeton University Press, Princeton N.J.
- Clutton-Brock, T.H. & Iason, G.R. (1986): Sex ratio variation in mammals. Q. Rev. Biol. 61, 339-374
- Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E. & Albon, S.D. (1982): Red Deer - Behavior and Ecology of Two Sexes. Edinburgh University Press, Edinburgh
- Dawkins, R. (1978): Das egoistische Gen. Springer, Berlin
- Ellenberg, H. (1978): Zur Populationsökologie des Rehes (*Capreolus capreolus* L., Cervidae) in Mitteleuropa. Spixiana, Suppl. 2, 5-211
- Kurt, F. (1991): Das Reh in der Kulturlandschaft - Sozialverhalten und Ökologie eines Anpassers. Parey, Hamburg
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1981): Öko-Ethologie. P. Parey Verlag, Hamburg
- Maynard-Smith, J. (1982): Evolution and the Theory of Games. Cambridge University Press, Cambridge
- Reyer, H.-U. (1982): Soziale Strategien und ihre Evolution. Naturw. Rundschau 35, 8-17
- Stephens, D.W. & Krebs, J.R. (1986): Foraging Theory. Princeton University Press, Princeton N.J.
- Wickler, W. & Seibt, U. (1991): Das Prinzip Eigennutz - Zur Evolution sozialen Verhaltens (2. Auflage). R. Piper Verlag, München
- Williams, G.C. (1966): Adaptation and Natural Selection. Princeton University Press, Princeton
- Wynne-Edwards, V.C. (1962): Animal dispersion in relation to social behaviour. Oliver & Boyd, Edinburgh

Anmerkungen von Ulrich Wotschikowsky

Leiter der Hahnebaum-Studie in Südtirol

Heinz-Ulrich Reyer nimmt unsere Rehstudie in Südtirol zum Anlass, sich kritisch mit einigen Hypothesen dieser Studie auseinanderzusetzen. Das ist ein grosser Umweg zu seinem eigentlichen Anliegen - der kritischen Diskussion der Theorie der Arterhaltung. Beides habe ich mit Gewinn gelesen. Es hätte des Hinweises nicht bedurft, dass damit kein persönlicher Angriff auf die Verfasser der Studie gemeint sei. Meine Anmerkungen sind daher auch nicht als Widerspruch, sondern als Diskussionsbeitrag aufzufassen. Der Reihe nach:

Erstens: Nach der ersten Hypothese erwarteten wir eine Verbesserung der Kondition der Rehe, wenn die Dichte auf etwa ein Drittel abgesenkt würde. Reyer meint, die Hypothese sei ungenügend formuliert, denn "wenn die Rehe schon bei höher Dichte im Schlaraffenland gelebt haben und in bester Verfassung waren, ist gar nicht zu erwarten, dass sie bei niedrigerer Dichte schwerer und fetter werden ...". (Seite 3)

Ja - wenn. Aber die Rehe hatten im Herbst 1983 (Beginn der Studie) kaum Fettreserven; nur sehr wenige Gaisen laktierten; Kitze waren selten; die Fanggewichte im folgenden Winter waren niedrig; das Durchschnittsalter der Rehe war hoch; etwa ein Drittel der Rehe kam im Frühjahr durch Erschöpfung und Entkräftung um; die Dichte lag bei mindestens 40, vielleicht bei 50 Rehen pro 100 Hektar - in einem Gebiet zwischen 1400 m und 2050 m Höhe.

Alle Befunde sprachen also von Anfang an für hohe Dichte und hohe Konkurrenz. Nichts deutete darauf hin, dass es den Rehen gut gehen könnte. Wir hatten deshalb gute Gründe, die Hypothese verkürzt zu formulieren, denn die Rehe befanden sich offensichtlich bereits im Bereich der kritischen Ressourcengrenzen. Erst im Nachhinein müssen wir erkennen, dass es den Rehen zwar schlecht ging, aber nicht wegen der hohen Dichte (sondern wegen kurzer Vegetationsperiode). Die von Reyer angebotene korrigierte Hypothese (Verfassung ändert sich nur, wenn bei höherer Dichte Nahrungs-Ressourcen nicht ausreichen) ist zweifellos "besser". Aber sie schien zu Beginn nicht plausibel.

Zweitens: Reyers Kritik an der zweiten Hypothese (zur Raumnutzung) ist sehr theoretisch. Natürlich kennen wir das Konzept vom "optimal foraging", und natürlich zählen zu den wichtigen Ressourcen neben der Nahrung noch andere. Wer aber Rehe kennt und sich in Hahnebaum umsieht, der wird sich nicht weiter auf Überlegungen kaprizieren, ob denn die Böcke genügend Brunftreviere oder die Kitze genügend Deckung haben. Nein, in diesem alpinen Lebensraum und bei der genannten Populationsdichte, ist Nahrung der alles dominierende Faktor.

Auch in diesem Fall war die nächstliegende Frage, ob die Rehe überhaupt auf die Dichteabsenkung reagieren würden. Bei dem bekannt intoleranten Verhalten dieser Art haben wir alle eine Änderung im räumlichen Verhalten bei den Überlebenden erwartet, denen wir jeweils zwei von drei Nachbarn (!) weggeschossen hatten. Nicht unsere, sondern jede andere Hypothese wäre als nicht plausibel verworfen worden.

Drittens: Die dritte Hypothese, bei guten Bedingungen werden relativ mehr weibliche Kitze geboren und umgekehrt, haben wir gar nicht aufgestellt. Jedenfalls taucht sie bei uns nicht als Hypothese im wissenschaftlichen Sinn auf, sondern nur als einer von mehreren Befunden, die im Zusammenhang mit ähnlichen Studien gemacht wurden.

Auch in Hahnebaum haben wir zunächst lediglich zu konstatieren, dass im Herbst signifikant mehr weibliche als männliche Kitze vorhanden sind. Über die Ursachen können wir vorerst nur spekulieren: Kommen mehr weibliche als männliche zur Welt, und warum? Oder sterben die männlichen eher als die weiblichen, und warum? Wir sind dabei, diesen Fragen nachzugehen, und dazu ist es notwendig, wie Reyer ganz richtig hervorhebt, präzise Hypothesen zu formulieren. Ich möchte noch hinzufügen: auch ungewöhnliche Hypothesen.

In dem Artikel, auf den sich Reyer bezieht und der von Heide Sievers mit viel Akribie und zahlreichen Rückfragen bei mir geschrieben wurde, sind sicherlich manche Dinge etwas verkürzt dargestellt (mir ist er immer noch zu lang: das Dilemma des Wissenschaftsjournalisten!). Grundsätzlich möchte ich zu Reyers Kritik an der Formulierung der Hypothesen aber anmerken: Anders als im Labor haben wir es im Freiland mit überaus komplexen und (gerade in Hahnebaum!) technisch schwer zu bewältigenden Problemen zu tun. Da empfiehlt sich die Konzentration auf das Nächstliegende (Hypothese 2 - Nahrung, nicht Setzplätze!), empfiehlt sich zur Bearbeitung im ersten Schritt eine möglichst einfache Hypothese (Hypothese 1 - was sind denn die "kritischen Ressourcengrenzen"? Wir dürfen ja froh sein, wenn wir mit den Erfordernissen der Statistik eine Änderung oder ein Gleichbleiben der Konditionsmerkmale überhaupt nachweisen können!).

Das sind keine Ausreden: Ich begrüsse H.-U. Reyers Insistieren auf der Formulierung präziser Hypothesen sehr. Sie sind das Gerüst jeder guten wissenschaftlichen Arbeit. Wir haben schmerzliche Erfahrungen damit bei der Betreuung vieler Studenten.