

# Evolutionprozesse im Tierreich

Herausgegeben von Bruno Streit

unter Mitwirkung von  
P. Berthold, W. Gabriel,  
K. Henle, E. Hillesheim,  
V. Loeschcke, M.A. Mort,  
D. Mossakowski, J. Niessing,  
A.J. v. Noordwijk, H.-U. Reyer,  
K.P. Sauer, D. Sperlich,  
Ch. Wissel, H. Zwölfer

1990  
Birkhäuser Verlag  
Basel · Boston · Berlin

## Inhaltsverzeichnis

-	Anschrift der Autoren		7
-	Vorwort		9
-	Systematische Zuordnung der näher beschriebenen Taxa		11
<u>Grundlagen</u>			
1	Zur Geschichte der Evolutionsbiologie	(B. Streit)	13
2	Gene und Umwelt	(B. Streit)	17
3	Chromosomenevolution in der <i>Drosophila obscura</i> - Gruppe	(D. Sperlich)	33
4	Zur Struktur, Transkription und Evolution von Hämoglobin-Genen	(J. Niessing)	51
5	Ökologische Genetik von Wasserflöhen ( <i>Daphnia</i> )	(M.A. Mort)	69
<u>Einartige Systeme</u>			
6	Zooplankton-Vertikalwanderung als evolutionär stabile Strategie	(W. Gabriel)	87
7	Optimierungsmodelle für evolutive Anpassungen	(Ch. Wissel)	107
8	Die Evolution von kooperativer Jungenaufzucht	(H.-U. Reyer)	125
9	Evolutionsbiologische Aspekte des heutigen Vogelzuges	(P. Berthold)	143
10	Reaktionsnormen: Wechselwirkungen zwischen Genom und Umwelt	(A.v. Noordwijk / E. Hillesheim)	161
<u>Mehrarartige Systeme</u>			
11	Life history - Evolution bei Echsen	(K. Henle)	181
12	Hybridzonen an Artgrenzen: Regelfall oder Ausnahme?	(D. Mossakowski)	201
13	Evolution und Konkurrenz	(K.P. Sauer)	223
14	Evolution und Artenschutz	(V. Loeschcke)	239
15	Disteln und ihre Insektenfauna: Makroevolution in einem Phytophagen-Pflanzen-System	(H. Zwölfer)	255
-	Glossar		279
-	Verzeichnis der zitierten Autoren		284
-	Sachregister		288

## 6 Vertikalwanderung von Zooplankton als evolutionär stabile Strategie

Wilfried Gabriel, Plön

6.1	Einführung und Fragestellung	87
6.2	Evolutionäre Spieltheorie als geeignete Methode	89
6.3	Das Modellkonzept	90
6.4	Evolutionäre Stabilität	92
6.5	Einige Details des Modells	95
6.6	Erste Resultate	96
6.7	Testbare Vorhersagen des Modells	100
6.8	Quantifizierung ultimativer Gründe	102
6.9	Ausblick	104
6.10	Literatur	105

### 6.1 Einführung und Fragestellung

Bei vielen im Süßwasser lebenden und auch bei marinen Planktonarten wird eine tagesperiodische Vertikalwanderung beobachtet. Etwa zum Zeitpunkt des Sonnenunterganges verlassen diese Plankter durch aktives Abwärtschwimmen die oberen, warmen und nährstoffreichen Wasserschichten. Dabei legen sie im Verhältnis zu ihrer Körpergröße, die bei adulten Tieren nur wenige Millimeter beträgt, beachtliche Distanzen zurück, z.B. über dreißig Meter im Bodensee und sogar mehrere hundert Meter im Meer. Nachts halten sie sich dann im kalten und nährstoffarmen Tiefenwasser auf. Erst zur Zeit des Sonnenaufganges schwimmen sie wieder nach oben. Die Wanderamplitude ändert sich im Laufe des Jahres und variiert stark von Art zu Art. Genaue Untersuchungen der proximativen Gründe für dieses Verhalten, also der unmittelbaren Auslösefaktoren, wie z.B. die Änderung der relativen

Lichtintensität (Siebeck 1960; Ringelberg 1964), helfen wenig, um das Vertikalwanderverhalten von einem evolutionsbiologischen Gesichtspunkt aus zu verstehen. Bei der Bestimmung ultimativer Gründe muß sehr vorsichtig argumentiert werden. Wenn z.B. im Jahresverlauf der Beginn der Vertikalwanderung nicht mit dem Auftreten von planktivoren Jungfischen korreliert ist, so könnten dennoch diese Jungfische der ultimate Grund sein, auch wenn eine andere Umweltgröße als Auslösefaktor fungiert. Letzterer hätte sich dann eben nur deshalb evolvieren können, weil er im Zusammenhang mit den zeitlich später auftretenden Jungfischen einen Selektionsvorteil bietet.

Das Verlassen der futterreichen, warmen oberen Wasserschichten bedeutet eine beträchtliche Reduktion der Futtermenge; außerdem wird bei niedrigerer Temperatur die Entwicklungszeit der im Brutraum mitgetragenen Eier verlängert. Sowohl die Energie für Wachstum und Reproduktion als auch die Entwicklungszeit sind jedoch bedeutende Fitneßfaktoren. Daher liegt es nahe, zu vermuten, daß diese aus der Vertikalwanderung offensichtlich erwachsenden Fitneßverluste durch andere Vorteile kompensiert werden. Darin sind dann die ultimativen Gründe für die Vertikalwanderung zu suchen. Es wurden unterschiedliche Hypothesen aufgestellt (Literaturübersicht in Lampert 1989) z.B.: Vermeidung von Schäden durch zu intensive Sonneneinstrahlung; metabolische Vorteile durch zeitweiligen Aufenthalt im kalten Wasser; Reduzierung der Wahrscheinlichkeit zu verhungern durch Energiesparen; Vermeidung von Fraßdruck durch optisch orientierte Räuber. Die Diskussion über diese Erklärungsmodelle ist noch nicht abgeschlossen und es bedarf noch klärender Experimente. Es gibt etliche Untersuchungen (z.B. Gliwicz 1986), die die Bedeutung der Vermeidung von Räuberdruck als möglicherweise entscheidenden Selektionsfaktor nahelegen. Auch für die Fälle von beobachteter inverser Vertikalwanderung (Ohman et al. 1983), wenn sich die Tiere nachts unten und tagsüber oben aufhalten, wurde das Ausweichen vor Räubern, die selbst Vertikalwanderung ausführen, als plausibles Argument angeführt.

Im Bodensee koexistieren zwei morphologisch und physiologisch sehr ähnliche Daphnienarten (Stich & Lampert 1981, 1984; Geller 1986), wobei die eine, *Daphnia hyalina*, ein ausgeprägtes Vertikalwanderverhalten zeigt, während die andere, *Daphnia galeata*, immer in den oberen Wasserschichten verbleibt d.h. oberhalb der sogenannten Thermokline (vgl. auch Abb. 5.2). In anderen Seen wird durchaus auch für *D. galeata* Vertikalwanderung beobachtet. Dadurch wird die Frage nach den ultimativen Gründen der Vertikalwanderung besonders kompliziert. Worin liegen differenzierende Faktoren bei so ähnlichen Arten, die es nur einer der beiden Art erlauben, ohne Vertikalwanderung zu überleben? Man könnte oberflächlich argumentieren, daß die öko-

logische Nische bereits von einer Art besetzt sei; eine solche Klassifizierung hat jedoch wenig Erklärungswert. Als der Bodensee noch nährstoffärmer war, wurde eine geringere Wanderamplitude der *D. hyalina* gemessen; *D. galeata* trat gar nicht auf. Im Laufe der Eutrophierung kam es dann zu deutlichen Verschiebungen der Artenzusammensetzung. Dies deutet darauf hin, daß auch die Futterbedingungen eine entscheidende Rolle spielen können. Es ist naheliegend, anzunehmen, daß ein so komplexes Verhalten wie die Vertikalwanderung nicht monokausal erklärt werden kann, sondern daß es aus einem komplizierten Wechselverhältnis verschiedener Selektionsfaktoren resultiert.

Im folgenden soll nun versucht werden, anhand von Modellbetrachtungen zu untersuchen, wie und wann die verschiedenen möglichen Ursachen zusammenwirken, um Vertikalwandern bzw. Nichtwandern zur bevorzugten Strategie zu machen. Ferner soll geklärt werden, ob die Koexistenz beider Verhaltensarten vom theoretischen Standpunkt aus verstanden werden kann und wenn ja, ob es sich dabei um einen stabilen oder labilen Zustand handelt. Im weiteren wird ein Modellkonzept benutzt, um die verschiedenen Einflußfaktoren soweit zu quantifizieren, daß experimentell testbare Vorhersagen gemacht werden können.

## 6.2 Evolutionäre Spieltheorie als geeignete Methode

Für obige Fragestellungen sind zunächst verschiedene Modellierungsmethoden denkbar (zur ausführlicheren Diskussion der Methodenwahl siehe Thomas & Gabriel 1989). Dabei gilt es zu bedenken, inwiefern vorhandenes empirisches Material und gesicherte Erkenntnisse ausreichend für eine Modellierung sind. Unter der Annahme, daß die Vertikalwanderung von mehreren, sehr unterschiedlichen Einflußfaktoren determiniert wird, muß zunächst ein möglichst genereller Modellansatz versucht werden, der aber auch die Implementierung zusätzlicher Detailinformationen erlauben soll. Untersuchungen von Weider (1984) haben gezeigt, daß unterschiedliches Vertikalwanderverhalten vererbt werden kann. Damit ist eine wesentliche Voraussetzung für eine evolutionstheoretische Behandlung des Problems erfüllt.

Durch die Anwendung spieltheoretischer Methoden auf Fragestellungen der Evolutionsbiologie ist das vielversprechende Konzept der "evolutionär stabilen Strategien" (= ESS) (Maynard Smith & Price 1973; Maynard Smith 1982) entstanden. Vereinfacht gesprochen, ist eine (Verhaltens-)Strategie evolutionär stabil, wenn sie resistent ist gegenüber (mutanten) alternativen Verhaltenstypen, so daß sie aus einer Population nicht mehr verdrängt werden

kann, sobald sie sich dort etabliert hat. Es gibt auch die Möglichkeit, daß von mehreren Strategien jede einzelne für sich keine "ESS" ist, sondern daß nur ein bestimmtes Mischungsverhältnis von Strategien evolutionär stabil ist (Thomas 1984). Im Falle der Koexistenz von zwei alternativen Verhaltenstypen wie bei den Daphnien im Bodensee ist also zu untersuchen, ob ein solcher Polymorphismus evolutionär stabil sein kann.

Die Vorzüge des ESS-Konzepts liegen darin, daß es die mathematisch formulierten ESS-Bedingungen meist erlauben, mit relativ einfachen Methoden alle evolutionär stabilen Strategien eines Modells zu bestimmen, ohne den gesamten Evolutionsprozeß durch aufwendige Simulationen nachvollziehen zu müssen. In einem ESS-Modell hängt der Erfolg einer Strategie vom Umfeld der Alternativ-Strategien ab. Nicht die Frage der absoluten Optimierung einer Strategie steht im Vordergrund, sondern es ist entscheidend, welche Strategie aus einer Menge von Alternativen evolutionär stabil ist. Deshalb ermöglicht es das ESS-Konzept auch, komplexe Interaktionsanalysen durchzuführen.

### 6.3 Das Modellkonzept

Zielsetzung ist es zunächst, die tagesperiodische Vertikalwanderung für Daphnien mit einem spieltheoretischen Ansatz zu erklären, wobei insbesondere Futteraufnahme, Generationsdauer, metabolische Kosten und Mortalitätsrisiken von der jeweiligen Strategie abhängen. Nichtwandern führt wegen der höheren Wassertemperaturen zu verkürzten Entwicklungszeiten und erlaubt eine vermehrte Nahrungsaufnahme im Gegensatz zum Vertikalwandern, das seinerseits verringerten Räuberdruck durch optisch orientierte Räuber (z.B. Fische) und eventuell verringerte metabolische Kosten wegen des geringeren Stoffumsatzes bei niedriger Temperatur als Strategievorteile impliziert. Die Populationsdynamik der Algen, die den Daphnien als Futter dienen, kann durch die Populationsgröße der Daphnien und somit auch durch deren Wanderverhalten wesentlich beeinflusst werden, jedenfalls dann, wenn die Algendichte gering ist. Eine Erhöhung des Anteils vertikalwandernden Zooplanktons kann den Fraßdruck auf die Algen verringern (Lampert & Taylor 1985).

Das Modell ist möglichst einfach und in Beschränkung auf das Wesentlichste konzipiert, da es zunächst um eine prinzipielle Untersuchung geht und der Schwerpunkt demgemäß auf dem qualitativen Verhalten liegt. Für einen genauen quantitativen Vergleich mit Freilanddaten mag es nötig sein, den Modellansatz zu erweitern und jeweils der speziellen Situation anzupassen. Im Modell wird davon ausgegangen, daß nur zwei Strategien existieren: Wandern

und Nichtwandern. Wegen der schwierigen und daher bislang fehlenden Beobachtung an einzelnen Individuen kann nicht ausgeschlossen werden, daß es auch Individuen mit Mischstrategien gibt. Wir ordnen also *Daphnia hyalina* dem wandernden und *D. galeata* dem nichtwandernden Ethotyp zu. Damit ist auch sichergestellt, daß beide Ethotypen genotypisch determiniert sind. Ansonsten werden *D. hyalina* und *D. galeata* in einer gemeinsamen Population zusammengefaßt.

	tags	nachts
<b>oben</b>	s = nichtwandernd gutes Futterangebot hohe Temperatur zusätzliche Mortalität	s = nichtwandernd v = wandernd gutes Futterangebot hohe Temperatur
<b>unten</b>	v = wandernd schlechtes Futterangebot niedrige Temperatur verringerte Mortalität	(kein Zooplankton)

**Tabelle 6.1.** Vergleich der Zooplanktonstrategien (Erklärung im Text).

Für die untersuchte Fragestellung ist es ausreichend, die Wassertiefe in zwei Bereiche einzuteilen: "oben" soll den Bereich charakterisieren, in dem sich *D. galeata* "tags" sowie "nachts" und *D. hyalina* nur "nachts" aufhält; "unten" soll den Aufenthaltsbereich von *D. hyalina* tagsüber bezeichnen. Mit einer ebenso vereinfachenden Zeiteinteilung in "tags" und "nachts" ist dann eine einfache Raum-Zeit-Zuordnung der beiden Strategien gegeben (siehe Tab. 6.1). Für beide Verhaltenstypen wirken unterschiedliche Mortalitätsfaktoren (natürliche Mortalität, wirbellose Räuber etc.), die global, aber strategieabhängig berücksichtigt werden; explizit soll aber nur die Mortalitätskomponente, die zusätzlich während des Aufenthalts "oben" "tags" durch optisch orientierte Räuber (z.B. Fische) entsteht, in das Modell einge-

hen. Die Interaktion von Algen und Zooplankton wird im Detail berechnet, so daß auch die Algendichte tagesperiodische Schwankungen ausführen kann. Vereinfachend wird angenommen, daß die Algen nur "tags" wachsen. Die Futterkonzentration "unten" wird als klein gegenüber "oben" betrachtet; sie soll "unten" höchstens ausreichen, die metabolischen Kosten zu decken. Als weitere Modellparameter treten auf: Algendichte, "Grazing"-Rate (= Rate der Futtermaufnahme dividiert durch Futterkonzentration) und Populationsgröße des Zooplanktons, Tageslänge, Intensität und Dichteabhängigkeit der zusätzlichen Mortalität "oben" "tags", Umwandlungseffizienz von aufgenommenem Futter in Reproduktion (abzüglich anderer Mortalitätsfaktoren), Temperaturabhängigkeit der (Ei-)Entwicklungsdauer. Die Interaktion der beiden Strategien erfolgt nicht direkt (wie bei "Begegnungen" in einfachen spieltheoretischen Modellen) sondern indirekt über die Konkurrenz um die Nahrungsquellen und durch eine Veränderung des Räuberdruckes, beides Faktoren, die durch die relative Häufigkeit beider Strategien beeinflußt werden können. Eine solche Selbst-Interaktion kann eine notwendige Bedingung für die Existenz evolutionär stabiler Strategien sein (Gabriel & Thomas 1988a).

Wesentlich ist, wie der Erfolg der Strategien (= Auszahlung) bewertet wird. Der kürzest mögliche Bewertungszeitraum ist die Dauer eines Zyklus, also 24 Stunden. Dies liefert dann die Strategiebewertung für eine spezielle Situation von gegebenen Parametern. In der Natur werden sich diese Parameter von Tag zu Tag leicht ändern. Um den Einfluß der verschiedenen Selektionskräfte zu studieren, reicht aber zunächst solch eine statische Betrachtungsweise aus. Die Bewertung muß jedoch auf einer Skala erfolgen, die ein adäquates Maß für die relative Durchsetzungsfähigkeit beider Strategien darstellt. Dafür ist es notwendig, über den kurzfristigen Bewertungszeitraum hinaus die Auswirkungen auf die Fitneß zu bedenken. Als Maß für die Fitneß bietet sich die erfolgreiche Reproduktion an, die allerdings nicht absolut, sondern durch Vergleich der (unterschiedlichen) natürlichen Wachstumsraten der analysierten Strategien gemessen werden muß.

## 6.4 Evolutionäre Stabilität

Sind die "Auszahlungen" der Strategien berechnet, so ist die Analyse hinsichtlich evolutionärer Stabilität recht einfach, wenn nur zwei mögliche Strategien vorliegen. Im folgenden bezeichnen wir die Vertikalwanderstrategie mit  $v$  und die Nichtwanderstrategie mit  $s$  (= stionär "oben"). Die relativen Häufigkeiten der Strategien seien durch  $x_v$  bzw.  $x_s$  gegeben. Wegen  $x_v + x_s = 1$

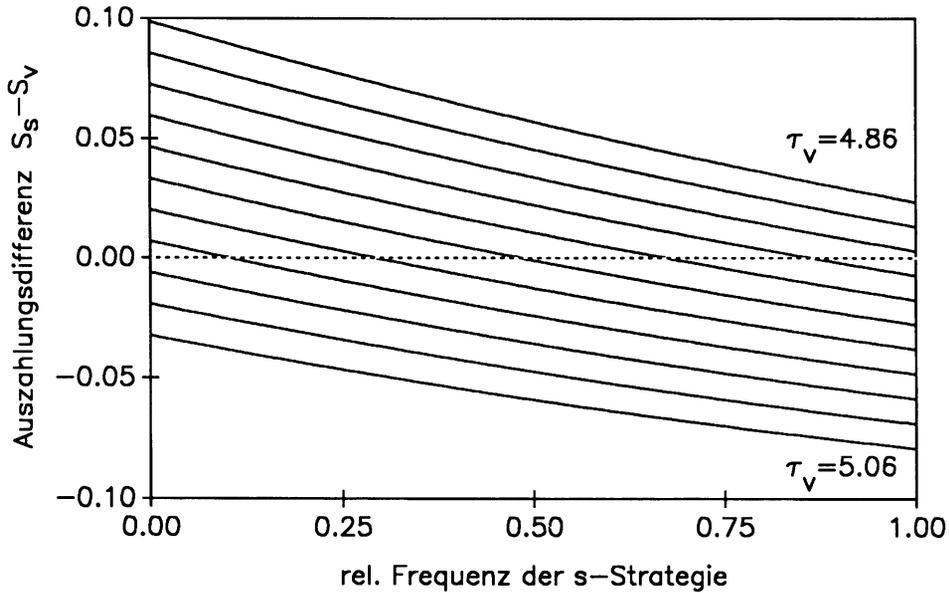


Abb. 6.1: Durch Auftragen der Auszahlungsdifferenz zweier Strategien ( $s$  und  $v$ ) gegen ihre relative Häufigkeit läßt sich die Analyse der evolutionären Stabilität graphisch durchführen.

kann man sich auf eine Häufigkeit, z.B.  $x_s$ , als unabhängige Variable beschränken, mit der die Strategieverteilung beschrieben wird. Mit  $S$  seien die Strategiebewertungen bezeichnet, die im allgemeinen nicht nur von der jeweiligen Strategie, sondern auch von der momentanen Strategieverteilung in der Population abhängen:  $S_v(x_s)$  ist also die Auszahlung für die Wanderstrategie  $v$  in Abhängigkeit von der relativen Häufigkeit beider Strategien, die durch  $x_s$  repräsentiert wird, und  $S_s(x_s)$  ist die häufigkeitsabhängige Strategiebewertung für die Nichtwanderstrategie  $s$ . Um die mathematische Beschreibung evolutionärer Stabilität plausibel zu machen, nehme man an, eine Population bestehe nur aus Nichtwandernden, (d.h.  $x_s = 1$ ). Diese  $s$ -Strategie ist nach Definition nur dann eine "ESS", wenn im Falle des Auftretens einer geringen Anzahl von Mutanten ( $x_v = \epsilon$ , d.h.  $x_s = 1 - \epsilon$ ) die Auszahlung für die  $s$ -Strategie größer ist als die für die  $v$ -Strategie (d.h.  $S_s(x_s = 1 - \epsilon) > S_v(x_s = 1 - \epsilon)$ ), denn dann verhindert die Selektion, daß sich Mutanten mit Wanderstrategie in einer Population aus Nichtwandernden etablieren können. Die analoge Argumentation gilt dafür, daß die  $v$ -Strategie eine "ESS" ist [ $x_s = \epsilon$ ,  $x_v = 1 - \epsilon$ ,  $S_v(x_s = \epsilon) > S_s(x_s = \epsilon)$ ].

Auch die Bedingung für evolutionäre Stabilität eines Polymorphismus, also die Koexistenz beider Strategien, läßt sich einfach formulieren: für eine bestimmte relative Häufigkeit beider Strategien,  $\hat{x}_s$ , müssen sich die Selektionskräfte für beide Strategien ausgleichen, d.h.  $S_v(\hat{x}) = S_s(\hat{x})$ , aber so, daß bei einer Abweichung von dieser relativen Häufigkeit die Population wieder zum Gleichgewichtszustand zurückkehrt. Für den Fall, daß  $x_s$  nur geringfügig von  $\hat{x}_s$  abweicht, ist dies gewährleistet, wenn gilt:

$$(x_s - \hat{x}_s) \times (S_s(x_s) - S_v(x_s)) < 0$$

Das heißt, daß die Funktion der Auszahlungsdifferenzen ( $S_s(x_s) - S_v(x_s)$ ) an der Stelle  $\hat{x}_s$  eine negative Steigung haben muß. Es gibt demnach drei verschiedene Möglichkeiten für eine evolutionäre Stabilität:

1) Nur Nichtwandern ist evolutionär stabil:

$$s \text{ ist ESS wenn für } x_s = 1 \text{ gilt: } (S_s(x_s) - S_v(x_s)) > 0 .$$

2) Nur Vertikalwandern ist evolutionär stabil:

$$v \text{ ist ESS wenn für } x_s = 0 \text{ gilt: } (S_s(x_s) - S_v(x_s)) < 0 .$$

3) Es gibt einen stabilen Polymorphismus beider Strategien bei einer relativen Häufigkeit  $\hat{x}_s$ :

$\hat{x}_s$  ist ESS wenn für  $x_s = \hat{x}_s$  gilt:

$$a) S_s(x_s) - S_v(x_s) = 0 \text{ und}$$

$$b) d(S_s(x_s) - S_v(x_s))/dx_s < 0 .$$

Diese Aussagen beziehen sich zunächst auf lokale Stabilität, z.B. auf den Umkreis des stabilen  $\hat{x}_s$ . Ob solche lokal stabilen Punkte auch global stabil sind, hängt vom Verhalten der Auszahlungsdifferenz im Gesamtbereich möglicher Strategieverteilungen ( $0 \leq x_s \leq 1$ ) ab. Die Analyse hinsichtlich evolutionärer Stabilität läßt sich also recht einfach durchführen, indem man die Funktion der Auszahlungsdifferenzen ( $S_s(x_s) - S_v(x_s)$ ) gegen die relative Häufigkeit  $x_s$  der Strategien aufträgt. Einige Möglichkeiten sind in Abb. 6.1 gezeigt.

## 6.5 Einige Details des Modells

Etwas komplizierter ist es, die Auszahlungen  $S_s(x_s)$  und  $S_v(x_s)$  selbst zu bestimmen. Eine genaue Herleitung der Auszahlungsfunktionen ist in Gabriel & Thomas (1988a) zu finden. Hier sollen nur die für das Verständnis notwendigen Zusammenhänge dargestellt werden. Für die Differenz der Auszahlungen ergibt sich:

$$S_s(x_s) - S_v(x_s) = (1-p)\beta_s a_d - 3p\beta_s(a_n + a_d) \tau_s / 2 + \beta_s a_n - \beta_v a_n w$$

mit:

- $p$  zusätzliche Mortalität "tags" "oben",
- $\beta_v, \beta_s$  strategieabhängige Effizienz der Futterumwandlung in erfolgreiche Reproduktion (andere Mortalitätsursachen eingeschlossen),
- $a_d, a_n$  Futteraufnahme "oben", "tags" (=d) und nachts (=n), jeweils Funktionen, die von anderen Modellparametern und insbesondere von der relativen Strategiehäufigkeit  $x_s$  abhängen können,
- $w$  Normierungsfaktor, um Auszahlung für v-Strategie mit ihrer längeren Entwicklungsdauer auf gleicher Fitneß-Skala wie die s-Strategie zu berechnen. Für  $w$  gilt:
- $$w = (1 + \beta_v a_n \tau_v) / (1 + \beta_v a_n \tau_s) \tau_v / \tau_s$$
- $\tau_v, \tau_s$  strategieabhängige Eientwicklungsdauer.

Wegen der speziellen Kinetik der Nahrungsaufnahme der Daphnien müssen für die Berechnung von  $a_n$  und  $a_d$  zwei Bereiche der Futterkonzentration (=A) unterschieden werden, da die Futteraufnahme zunächst linear mit der Futterkonzentration anwächst, bis ein Schwellenwert  $A_{lim}$  erreicht wird, oberhalb dessen die Futteraufnahme konstant bleibt, d.h. von der Futterkonzentration unabhängig ist. Unterhalb dieser Grenzkonzentration sind  $a_n$  (Futteraufnahme "nachts" "oben" für beide Strategien) und  $a_d$  (Futteraufnahme "tags" "oben" nur für s-Strategie) durch

$$a_n = A \exp((r_p - g x_s N)(1 - T_n)) (1 - \exp(-g N T_n)) / N$$

$$a_d = g A (\exp((r_p - g x_s N)(1 - T_n)) - 1) / (r_p - g x_s N)$$

gegeben und hängen von der relativen Strategiehäufigkeit  $x_s$  ab. Die anderen Parameter sind

A	Algenkonzentration,
$r_p$	potentielle Wachstumsrate der Algen (in Abwesenheit des Zooplanktons),
g	"Grazing"-Rate der Daphnien,
N	Gesamtdichte beider Daphnienarten,
$T_n$	relativer Anteil der "Nacht" (1 = 24 Stunden).

Bei Futterkonzentrationen oberhalb der Grenzkonzentration  $A_{lim}$  reduzieren sich diese Ausdrücke auf

$$a_n = g A_{lim} T_n$$

$$a_d = g A_{lim} (1 - T_n).$$

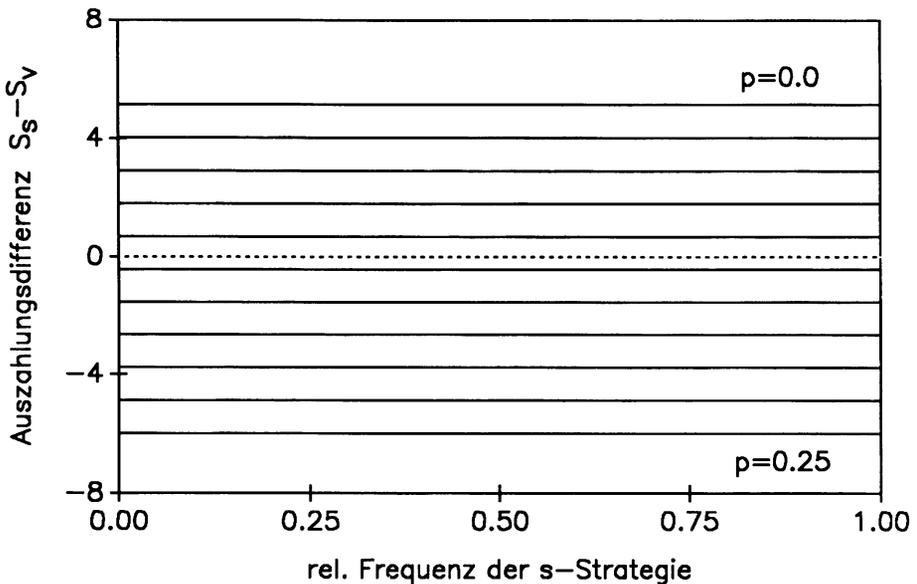
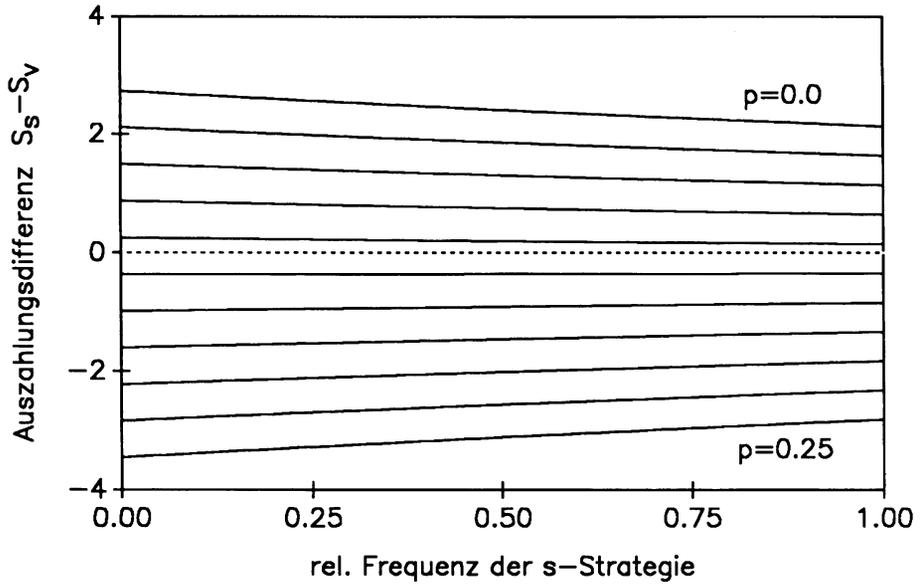
Für hohe Futterkonzentrationen sind  $a_n$  und  $a_d$  also unabhängig von der Strategieverteilung. (Die Werte der Modellparameter in den folgenden Abb. sind, sofern nicht anders angegeben:  $p = 0.1$ ,  $\beta_v = 11$ ,  $\beta_s = 10$ ,  $\tau_v = 10$ ,  $\tau_s = 5$ ,  $A > A_{lim}$  oder  $A = 0.5 \times A_{lim}$ ,  $r_p = 0.35$ ,  $g = 0.55$ ,  $N = 1$ ,  $T_n = 0.4$ ).

## 6.6 Erste Resultate

Aus den Modellgleichungen des vorausgehenden Abschnittes folgt unmittelbar ein erstes Resultat: Für hohe Futterkonzentrationen (Algendichten) kann die Auszahlungsdifferenz aufgrund der Gleichungen nur dann von der Strategieverteilung abhängen, wenn die zusätzliche Mortalität  $p$  für die  $v$ -Strategie durch die Dichte der nichtwandernden *Daphnia-galeata*-Population beeinflusst wird, also wenn z.B. diese Population für das Nahrungsspektrum der Räuber so wesentlich ist, daß ihr Mortalitätsrisiko von ihrer eigenen Dichte abhängt. Unter der Annahme, daß  $p$  dichteunabhängig ist, ergibt sich eine von  $x_s$  unabhängige Auszahlungsdifferenz. Dies ist in Abb. 6.2a gezeigt. Mit zunehmendem Räuberdruck  $p$  wird die Auszahlungsdifferenz zugunsten der Vertikalwanderung ( $v$ -Strategie) verschoben. Je nach Größe von  $p$  ist entweder  $v$  oder  $s$  eine "ESS". Die Steigung der Funktion der Auszahlungsdifferenz bleibt immer Null; es kann daher keinen stabilen Polymorphismus geben. Nimmt man an, daß  $p$  mit zunehmender Häufigkeit der  $s$ -Strategie kleiner

wird, so folgt unmittelbar aus den Gleichungen, daß dann die Auszahlungsdifferenz mit wachsendem  $x_s$  zunimmt. Dies bedeutet jedoch, daß die Steigung positiv ist. Eine Population, die aus einer Mischung beider Strategien besteht, wird dann aber immer aufgrund der Selektion, in Abhängigkeit von der Ausgangslage, entweder in eine reine s- oder eine reine v-Population übergehen. Eine negative Steigung könnte nur für den unrealistischen Fall erzielt werden, daß das Risiko, vom Räuber gefressen zu werden, mit zunehmender Beutedichte steigt. (Im Prinzip wäre das denkbar, aber nur für einen Räuber, der immer selektiver diese eine Beute im Vergleich zu reichlich vorhandener Alternativbeute jagt, je häufiger diese spezielle Beute wird. Es gibt jedoch keinerlei Anhaltspunkte, die für den vorliegenden Fall eine solche Annahme stützen könnten.) Aus der ESS-Analyse läßt sich also folgern, daß für hohe Algendichten ( $A > A_{lim}$ ) keine solche Koexistenz von wandernden und nicht-wandernden Daphnien zu erwarten ist. Diese Aussage ist durchaus im Einklang mit der beobachteten Koexistenz im Bodensee, denn dort liegt das Nahrungsangebot für die Daphnien unterhalb der Grenzkonzentration  $A_{lim}$ .

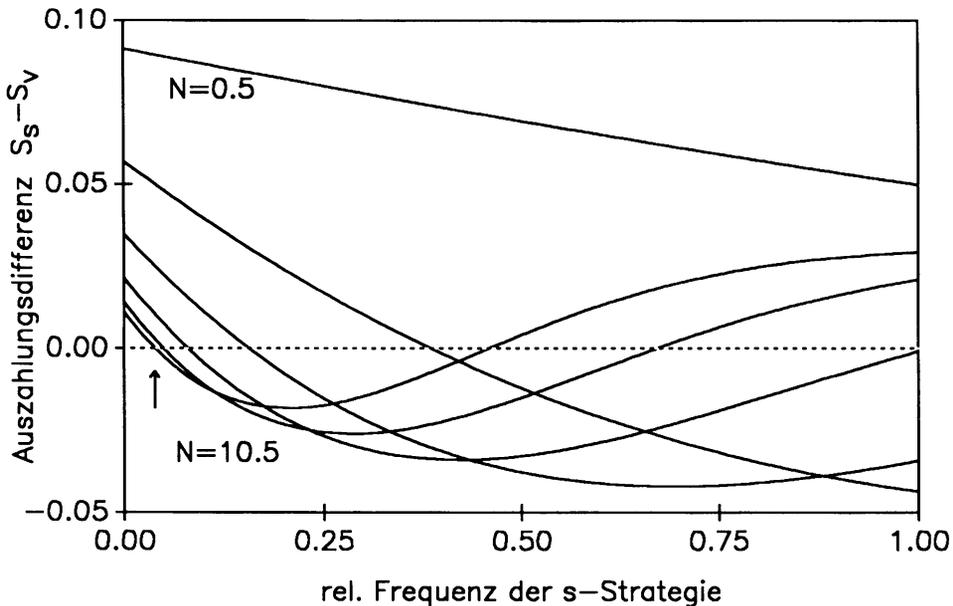
Für niedrige Algendichten ( $A < A_{lim}$ ) ergibt sich nun ein ganz anderes Bild. Selbst für dichteunabhängige Mortalität  $p$  ist dann die Auszahlungsdifferenz von den relativen Strategiehäufigkeiten abhängig. Dies kann man Abb. 6.2b entnehmen, in der gegenüber Abb. 6.2a nur die Futterkonzentration geändert wurde. Der größeren Klarheit wegen wird im folgenden nur noch der Fall dichteunabhängiger Mortalität bei  $A < A_{lim}$  betrachtet. Welche verschiedenen Verläufe für die Auszahlungsdifferenz bereits für diesen einfachen Fall möglich sind (dichteabhängige Effekte, wie oben beschrieben, könnten noch überlagert werden), zeigt Abb. 6.3. Hier wurde nur ein Parameter ( $N$ ) variiert, allerdings über den realistischen Größenbereich hinaus. Damit soll gezeigt werden, daß aufgrund der Modellstruktur durchaus nicht-triviale Ergebnisse möglich sind - wie das gleichzeitige Auftreten von stabiler Koexistenz bei kleinem  $x_s$  und einem instabilen Gleichgewicht (positive Steigung der Kurve) bei größeren  $x_s$ -Werten. Es hängt dann von den Startbedingungen ab, ob sich eine stabile Mischung oder eine reine Strategie (hier  $s$  = Nichtwandern) durchsetzt. Beschränkt man sich in der Analyse auf realistische Parameterwerte, also auf Werte, die der Situation im Bodensee entsprechen, dann zeigen sich meist einfachere und klar interpretierbare Verläufe.



**Abb. 6.2.** Auszahlungsdifferenz zwischen nichtwanderndem und vertikalwanderndem Zooplankton in Abhängigkeit von der relativen Häufigkeit der Strategien für unterschiedliches Mortalitätsrisiko  $p$  durch optisch orientierte Räuber a) bei hoher Algendichte und b) bei Algendichte unterhalb des Schwellenwertes  $A_{lim}$ .

Der Einfluß einzelner Parameter auf die evolutionäre Stabilität läßt sich leicht graphisch demonstrieren. Dies wird in einem besonders krassen Beispiel in Abb. 6.4 gezeigt, wo durch relativ geringfügige Variation der Eientwicklungszeit  $\tau_s$  der s-Strategen - eines Parameter, der sich in der Sensitivitätsanalyse als besonders einflußreich erweist - alle drei möglichen ESS-Zustände durchlaufen werden. Für kurze Eientwicklungszeiten ist die Auszahlungsdifferenz immer positiv, d.h. Nichtwandern ist eine evolutionär stabile Strategie. Mit Verlängerung der Entwicklungszeit ergibt sich ein stabiler Polymorphismus (negative Steigung), dessen stabile Strategiehäufigkeiten sich mit wachsender Eientwicklungszeit immer mehr zugunsten der Vertikalwanderstrategie verschieben ( $x_s$  strebt mit wachsendem  $\tau_s$  von 1 gegen 0), bis die Auszahlungsdifferenz für alle  $x_s$  negativ ist, also nur noch Vertikalwanderung eine ESS sein kann.

Wichtig ist festzuhalten, daß es realistische Parameterwerte gibt, in denen die Koexistenz von wandernden und nichtwandernden Daphnien möglich und auch evolutionär stabil ist. Allerdings gilt dies nur für bestimmte Parameterkombinationen und beschränkt sich dort auf relativ enge Parameterbereiche. Das Modell liefert also nicht nur eine Erklärung für die Koexistenz des unter-



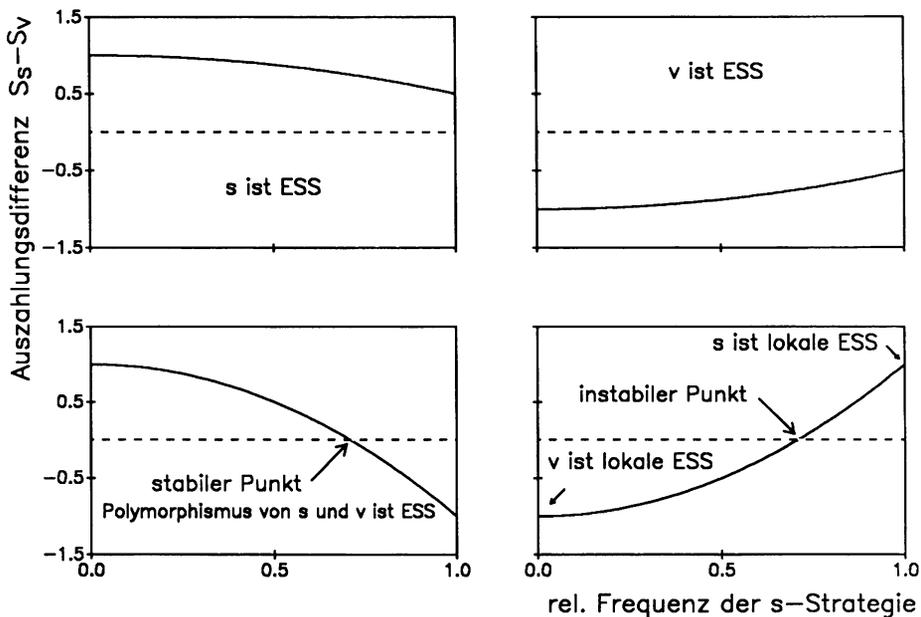
**Abb. 6.3.** Abhängigkeit der Auszahlungsdifferenz von der Strategieverteilung für unterschiedliche Zooplanktondichten  $N$  bei geringer Algendichte und konstanter Mortalität  $p$ .

schiedlichen Vertikalwanderverhaltens im Bodensee, sondern macht auch gleichzeitig plausibel, warum dieses Phänomen in anderen Seen bisher nicht beobachtet wurde.

## 6.7 Testbare Vorhersagen des Modells

Wie gezeigt wurde, lassen sich durch Variation der Parameter verschiedene evolutionär stabile Zustände erreichen. Nehmen wir an, eine Population bestehe nur aus nichtwandernden Daphnien; ferner sei unter den gegebenen Umständen diese s-Strategie evolutionär stabil. Die Modellgleichungen zeigen, daß die Fitneß der nichtwandernden s-Strategen mit zunehmendem Räuberdruck  $p$  sinkt. Es läßt sich nun errechnen, wie groß  $p$  maximal werden darf, wenn Nichtwandern die einzige ESS sein soll. Es gibt einen Toleranzwert  $p_{tol}$  (Gabriel & Thomas 1988b):

$$p_{tol} = (a_d + a_n(1 - w\beta_v/\beta_s)) / (a_d(1 + 1.5\tau_s) + 1.5a_n\tau_s),$$



**Abb. 6.4.** Verschiebung des ESS-Zustandes durch geringfügige Änderung der Eientwicklungszeit  $\tau_s$  des nichtwandernden Zooplanktons.

so daß für  $p > p_{tol}$  der vertikalwandernde Verhaltenstyp in die Population der s-Strategen eindringen kann. Die v-Strategie wird im allgemeinen zunächst mit der s-Strategie koexistieren und bei noch höherem Räuberdruck die s-Strategie ganz verdrängen. Dieses für die s-Strategie maximal tolerierbare Mortalitätsrisiko hängt in berechenbarer Weise von den Modellparametern ab, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, daß  $a_n$ ,  $a_d$  und  $w$  selbst komplizierte Funktionen der Modellparameter sind. Strukturell maßgebliche Abhängigkeiten lassen sich deshalb aus diesen Zusammenhängen noch nicht leicht erkennen. In Abb. 6.5 ist  $p_{tol}$  in Abhängigkeit von  $\beta_v$ , der Futterumwandlungseffizienzen der v-Strategie, für verschiedene Werte der Eientwicklungszeit  $\tau_v$  aufgetragen. Um die Parameterwerte besser mit der s-Strategie vergleichen zu können, sind in der Abb. jeweils die Werte der Parameterverhältnisse ( $\tau_v/\tau_s$  und  $\beta_v/\beta_s$ ) angegeben. Wie intuitiv zu erwarten ist, kann die s-Strategie einen um so größeren Räuberdruck tolerieren, je länger die Eientwicklungszeit für die v-Strategie ist. Jedoch deutet sich hierbei ein Grenzverhalten an, also die Existenz eines Maximalwertes für  $p_{tol}$ , der von den Parameterwerten relativ unabhängig ist. Tatsächlich läßt sich solch eine Grenze aus den Modellgleichungen herleiten (Gabriel & Thomas 1988b):

$$\max(p_{tol}) = 1/(1 - T_n + 1.5 \tau_s)$$

Diese Grenze ist also hauptsächlich eine Funktion der Eientwicklungsdauer  $\tau_s$  der Nichtwandernden. ( $T_n$  ist wegen  $T_n < 1$  hier fast zu vernachlässigen.) Da  $\tau_s$  im wesentlichen durch die Wassertemperatur bestimmt ist, kann diese Grenze gut abgeschätzt werden. Mit dem generellen, viele Parameter enthaltenden Modellansatz wurde also eine simple Formel gefunden, die eine leicht zu überprüfende Vorhersage liefert: Immer wenn

$$p > 1/(1 - T_n + 1.5 \tau_s),$$

können sich vertikalwandernde Ethotypen in einer Population aus Nichtwandernden etablieren.

Mit  $p_{tol}$  wird bestimmt, wie schlecht die Bedingungen "oben" werden können, bevor Vertikalwanderung eine geeignete Strategie wird. Einen komplementären Aspekt liefert die Frage nach dem Reproduktionserfolg: Wie effizient muß die strategiebedingte Umwandlung  $\beta_v$  des Futters sein, um die Nachteile der Vertikalwanderung zu kompensieren, so daß v eine ESS werden kann? Bei dieser Fragestellung steht also nicht das Mortalitätsrisiko "oben", sondern metabolische und sonstige mit "unten", also der v-Strategie, verknüpfte Vorteile im Vordergrund. Betrachten wir das Verhältnis  $\beta_v/\beta_s$ , so

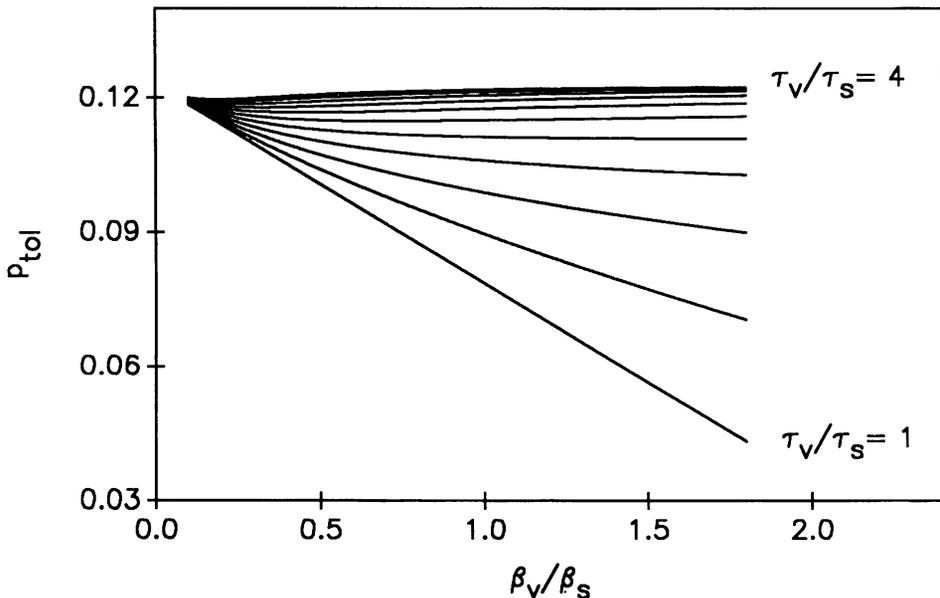
kann tatsächlich ein Schwellenwert gefunden werden (Gabriel & Thomas 1988c),

$$(\beta_v/\beta_s)_{\text{grenz}} = (1 + a_d/a_n - p[a_d/a_n + 1.5 \times \tau_s (1 + a_d/a_n)]) / w$$

unterhalb dessen nur die s-Strategie und nie die Vertikalwanderung eine evolutionär stabile Strategie ist.

## 6.8 Quantifizierung ultimativer Gründe

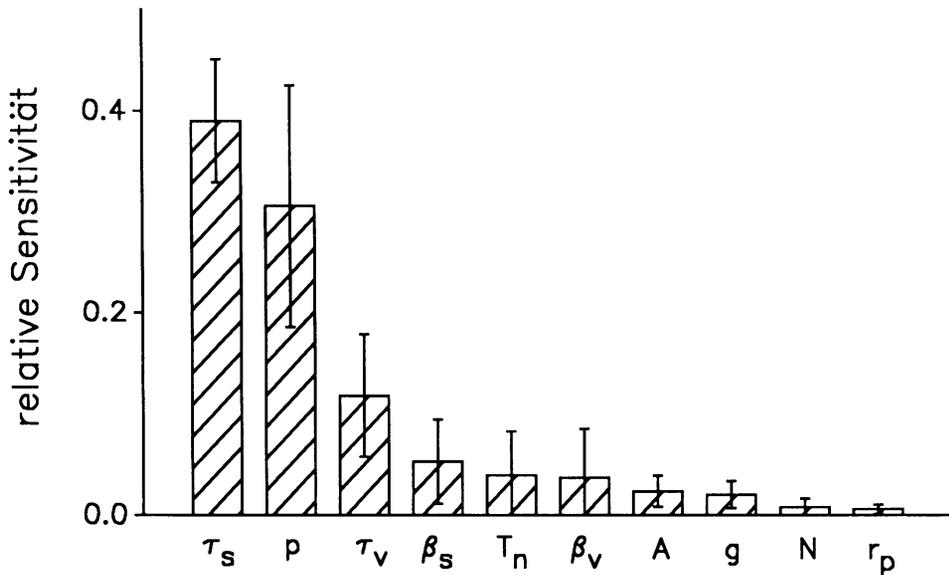
Diese Schwellenwertgleichung für  $(\beta_v/\beta_s)_{\text{grenz}}$  ist hilfreich für die Diskussion der ultimativen Gründe der Vertikalwanderung. Der mit  $p$  multiplizierte Klammerausdruck quantifiziert, inwieweit das zusätzliche Mortalitätsrisiko "oben" die Evolution der Vertikalwanderung erleichtert. Es zeigt sich, daß für geringen Räuberdruck die Umwandlung von Futter in Reproduktion bei Ver-



**Abb. 6.5.** Tolerierbares zusätzliches Mortalitätsrisiko  $p$  als Funktion der Konversionseffizienz ( $\beta$ ) der  $v$ -Strategie für unterschiedliche Eientwicklungszeiten ( $\tau$ ) ( $\beta_v$  ist relativ zu  $\beta_s$  und  $\tau_v$  relativ zu  $\tau_s$  angegeben).

tikalwandernden ( $\beta_v$ ) um Größenordnungen effizienter als bei Nichtwandernden ( $\beta_s$ ) sein muß, um die v-Strategie zur ESS zu machen. Damit erweisen sich Erklärungsversuche der Vertikalwanderung ohne Räuber als unrealistisch. Aber ebenso unangebracht wäre es, in monokausaler Betrachtung nur die Räuber als ultimativen Grund anzuführen. Schon die Gleichungen deuten darauf hin, daß es sich um komplexe Interaktionen verschiedener Selektionskräfte handelt.

Man kann nun versuchen, dieses Zusammenspiel verschiedener Ursachen quantitativ zu fassen, um so etwas wie eine Rangfolge verschiedener Einflußfaktoren aufzustellen. Eine gewöhnliche Sensitivitätsanalyse der Modellparameter wäre dazu denkbar ungeeignet, da die Gleichungen stark nicht-linear sind und daher eine Extrapolation von einer bestimmten, untersuchten Situation auf andere Parameterbereiche nicht möglich ist. Um dennoch zu Aussagen zu kommen, wurde folgendes Verfahren gewählt: Zunächst werden die Parameter auf realistische Bereiche beschränkt. Dann sollen nur solche Parameterkombinationen in Betracht kommen, in denen das Etablieren der jeweils entgegengesetzten Strategie möglich erscheint. Deshalb werden zunächst nur



**Abb. 6.6.** Rangfolge der Selektionskräfte für Vertikalwanderverhalten gemäß der relativen Sensitivität der Modellparameter und deren Standardabweichung. Siehe Text für die Erklärung der dargestellten Parameter.

Situationen betrachtet, in denen die Auszahlung für beide Strategien gleich groß ist. Für solche Parameterkombinationen wird dann eine Sensitivitätsanalyse durchgeführt, d.h., es wird berechnet, wie stark sich die Auszahlungsdifferenz in Abhängigkeit von den einzelnen Parametern ändert. Daraus ergibt sich eine relative Wichtung der Parameter für die untersuchte Parameterkombination. Durch Absuchen des gesamten, als realistisch betrachteten Parameterraumes wird so eine Statistik (detaillierte Darstellung siehe Gabriel & Thomas 1989) erstellt, wie sie in Abb. 6.6 wiedergegeben ist. Die Rangfolge der einzelnen Parameter kann als Abbild der relativen Stärke der entsprechenden Selektionskräfte interpretiert werden. Am einflußreichsten erweist sich die Eientwicklungszeit  $\tau_s$  unter Nichtwanderstrategie. Die besondere Stellung dieses Parameters ist schon in der Betrachtung des maximal tolerierbaren Räuberdruckes aufgefallen. Der nächst-wichtige Einflußfaktor ist der Räuberdruck  $p$  selbst, gefolgt von der Eientwicklungszeit  $\tau_v$  unter Wanderstrategie. Die Umwandlungseffizienzen ( $\beta_v$ ,  $\beta_s$ ) und die relative Tageslänge ( $T_n$ ) sind schon von geringerer Bedeutung, können aber entsprechend ihrer relativ großen Varianz noch stärkeren Einfluß als die restlichen Parameter ( $A$ ,  $g$ ,  $N$ ,  $r$ ) haben.

## 6.9 Ausblick

Die Anwendung des modernen Konzepts der evolutionär stabilen Strategien ("ESS") hat sich also für die anfängliche Analyse eines recht komplexen Phänomens als sehr nützlich erwiesen. Ausgehend von einem sehr allgemeinen Ansatz kann die Koexistenz zweier konträrer Verhaltensweisen, Vertikalwanderung von *Daphnia hyalina* und Nichtwandern der morphologisch und physiologisch sehr ähnlichen *Daphnia galeata*, unter einem evolutionstheoretischen Blickwinkel verstanden werden. Das zugrundeliegende Modell liefert testbare Vorhersagen darüber, wann welche Strategie evolutionär stabil sein kann. Sofern man die erkenntnistheoretischen Grundlagen akzeptiert, sind die gemachten Aussagen logisch-mathematische Schlußfolgerungen aus den gemachten Voraussetzungen. Dazu gehört wesentlich das Modellkonzept. Dies entspringt zwar einer bestimmten Fragestellung, aber notwendigerweise wird die Realität beim Modellieren, wie auch beim Experimentieren, immer drastisch auf die als wichtig angesehenen Teilkomponenten reduziert. Die dabei gewonnene Einsicht in Teilzusammenhänge bedarf immer der kritischen Überprüfung durch Freilanduntersuchungen und Experimente. Nur durch solche Rückkopplung kann geprüft werden, ob wesentliche Komponenten vergessen oder falsch erfaßt wurden und ob das Modell ein adäquates Bild des betrachteten Realitätsausschnittes liefert.

## 6.10 Literatur

- Gabriel, W., Thomas, B. (1988a): Vertical migration of zooplankton as an evolutionarily stable strategy. *Am. Nat.* 132: 199-216.
- Gabriel, W., Thomas, B. (1988b): The influence of food availability, predation risk, and metabolic costs on the evolutionary stability of diel vertical migration in zooplankton. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 807-811.
- Gabriel, W., Thomas, B. (1988c): Ultimate causes of vertical migration in zooplankton: an evaluation by evolutionary game theory, S. 127-134. [In:] Wolff, Soeder & Drepper: *Ecodynamics, contributions to theoretical ecology*. Springer, Heidelberg.
- Gabriel, W., Thomas, B. (1989): Predictive value of evolutionary game theory for vertical migration in zooplankton, S. 173-180. [In:] D.W.F. Möller: *System analysis of Biomedical processes. Advances in system analysis, Vol. 5*. Vieweg, Braunschweig.
- Geller, W. (1986): Diurnal vertical migration of zooplankton in a temperate great lake (L. Constance): a starvation avoidance mechanism? *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 74: 1-60.
- Gliwicz, M.Z. (1986): Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton. *Nature* 320: 746-748.
- Lampert, W. (1989): The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Funct. Ecol.* 3: 21-27.
- Lampert, W., Taylor, B. (1985): Zooplankton grazing in an eutrophic lake: implications of diel vertical migration. *Ecology* 66: 68-82.
- Maynard Smith, J. (1982): *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard Smith, J., Price, G.R. (1973): The logic of animal conflicts. *Nature* 246: 15-18.
- Ohman, M.D., Frost, B.W., Cohen, E.B. (1983): Reverse diel vertical migration: an escape from invertebrate predators. *Science* 220: 1404-1407.
- Ringelberg, J. (1964): The positively phototactic reaction of *Daphnia magna* Straus: a contribution to the understanding of the diurnal vertical migration. *Neth. J. Sea Res.* 2: 319-406
- Siebeck, O. (1960): Untersuchungen über die Vertikalwanderung planktischer Crustaceen unter Berücksichtigung der Strahlungsverhältnisse. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 45: 381-454.
- Stich, H.-B., Lampert, W. (1981): Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. *Nature* 293: 396-398.

- Stich, H.-B., Lampert, W. (1984): Growth and reproduction of migrating and non-migrating *Daphnia* species under simulated food and temperature conditions of diurnal vertical migration. *Oecologia* 61: 192-196.
- Thomas, B. (1984): Evolutionary stability: states and strategies. *Theor. Pop. Biol.* 26: 49-67.
- Thomas, B., Gabriel, W. (1989): Interaction analysis and stability concept as a means for understanding complex systems, S. 166-172. [In:] D.W.F. Möller: System analysis of biomedical processes. *Advances in system analysis*, Vol. 5. Vieweg, Braunschweig.
- Weider, L.J. (1984): Spatial heterogeneity of *Daphnia* genotypes: vertical migration and habitat partitioning. *Limnol. Oceanogr.* 29: 225-235.