

Kapitel 7

Das Studium der Adaptation

Das Studium der Adaptation ist das Studium der Form eines Merkmals und dessen zugehöriger Funktion. Im Wesentlichen ist dies die Frage nach der "Zweckmässigkeit eines Designs", d.h. kann das Merkmal die Aufgabe des Überlebens und der Reproduktion erfüllen? Erfüllt ein Merkmal seine Aufgabe, ist es **adaptiert** und es hat eine **Adaptation** (Anpassung) an die selektive Umwelt stattgefunden. Diese Argumentation ist deshalb nicht zirkulär (wie fälschlicherweise immer wieder behauptet wird), weil der kritische Schritt darin besteht herauszufinden, welches genau die selektiven Faktoren sind (d.h. welchen Zweck es erfüllt), die ein Merkmal geformt haben und allenfalls was die historische Entwicklung (die Evolutionsgeschichte) eines Merkmals ist.

Ein Beispiel für das Studium der Adaptation ist die Frage, wieso Giraffen so lange Hälse haben? Dieses Merkmal ist offensichtlich im "Alltag" sehr hinderlich. Eine vernünftige Antwort ist zum Beispiel, dass es ein langer Hals seinem Träger ermöglicht, Blätter von hohen Bäumen in der Savanna zu fressen und damit eine Nische zu nutzen, die nicht von anderen konkurrenziert wird. Die Beobachtung zeigt jedoch, dass diese Hypothese nicht völlig zutreffend sein kann, weil die Hälse länger sind als es den Höhen über Grund entspricht, in denen die Giraffen wirklich am häufigsten fressen (Fig. 7.1).

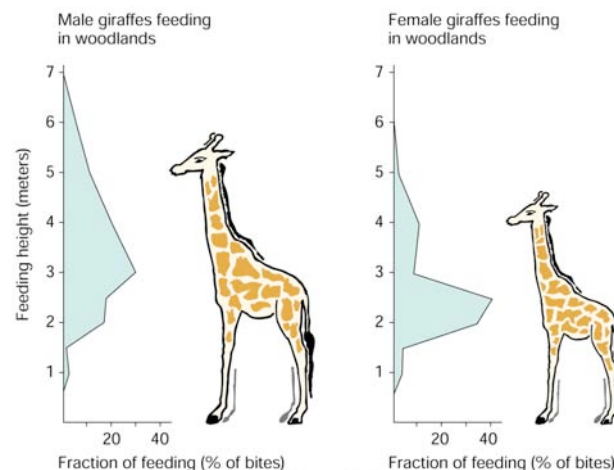


Fig 7.1 Giraffen (**links:** Männchen; **rechts:** Weibchen) fressen in mittleren Höhen über Grund und benutzen damit den Vorteil ihrer langen Hälse nicht in vollem Umfang.

Wie spätere Studien festgestellt haben ist eine zusätzliche, wichtige Funktion eines langen Halses dessen Einsatz bei Rivalenkämpfen unter den Männchen. Männchen mit langen Halsen gewinnen die Auseinandersetzung häufiger als solche mit kurzen Halsen. Die Funktion des Giraffenhalses ist also zu einem wichtigen Teil in der Konkurrenz zwischen Männchen um Zugang zu Weibchen zu suchen (s. Kap. 10, "Sexuelle Selektion") und nur zu einem kleineren Teil als Vorteil in der Nahrungskonkurrenz. Das Beispiel zeigt (a) offensichtliche Funktionen (Fressen) müssen nicht diejenigen sein, welche das Merkmal geprägt haben, (b) ein Merkmal ist nicht notwendigerweise nur durch eine einzige Funktion bestimmt, (c) mögliche Funktionen können formuliert, danach überprüft und falsifiziert werden. Adaptation ist eine überprüfbare These.

Es gibt verschiedene Möglichkeiten, Hypothesen zur Funktion eines Merkmals (Adaptation) zu überprüfen:

1. Experiment
2. Beobachtung
3. Vergleichende Studien
4. Theoretische Modelle können Einsichten liefern

Unabhängig von der Methode: bei sämtlichen Fragen nach dem adaptiven Wert eines Merkmals sucht man nach dessen Auswirkungen auf die **Fitness**. Fitness ist zwar intuitiv gut verständlich, in seiner Umsetzung jedoch ein schwieriger Begriff, weil er je nach Art und Zweck der Studie unterschiedlich definiert werden kann. Im Beispiel des Giraffenhalses nimmt man an, dass ein guter Zugang zu Blättern auf hohen Büschen und Bäumen sich auf eine entsprechend erhöhte Fitness auswirkt (Fig.7.1). Die Annahme wäre, dass mehr Nahrung auch mehr Erfolg bedeutet. Ebenso wäre der Zugang zu Weibchen dank langen Hälsen für die Männchen ein Fitnessvorteil. In anderen Studien würde man auf die erzielte Netto-Energieaufnahme abstellen (s. Kap.9), oder die Verschiebung der Genfrequenzen zugunsten eines Merkmals (s. Kap.4) anschauen. Oft nimmt man als Fitnessmass das Überleben der Eltern und die totale Anzahl ihrer Nachkommen (s. Reproduktionswert nach FISHER in Kap.6).

Die Masse für die Fitness sind also sehr divers und müssen oft - aus praktischen Gründen - eine Annäherung an die eigentlichen Konsequenzen für die Darwin'sche Fitness sein. Unabhängig von diesen praktischen Schwierigkeiten gilt aber grundsätzlich die Regel:

$$\text{Fitness} = \text{Überleben} \times \text{Reproduktion}$$

Hier sind beide Teile "multiplikativ" verknüpft, weil ohne Überleben keine Reproduktion möglich ist, und auch beim blossen Überleben ohne Reproduktion keine Fitness erzielt wird. Eine wichtige Frage ist jedoch, auf welche Einheit sich diese Variablen beziehen sollen (s. Kap. 11)

7.1 Experimentelle Tests

An einem Beispiel soll gezeigt werden, wie Experimente dazu dienen können, explizit formulierte Hypothesen zu testen und die wahrscheinlichste Erklärung zu finden.

Beispiel: Fliegen der Art *Zonosemata vittigera* (Tephritidae) haben eine auffällige zebraförmige Bänderung auf ihren Flügeln. Frage: Was ist die Funktion dieses Merkmals, was ist ihr adaptiver Wert? Aufgrund der Beobachtung der Lebensweise der Fliegen wurden verschiedene mögliche Erklärungen (Hypothesen) vorgeschlagen:

1. Das Bänderungsmuster dient zur Anlockung und Werbung um Weibchen.
2. *Zonosemata* lebt in einem Habitat, in dem auch Springspinnen vorkommen. Diese zeigen Verhalten und Merkmale, welche ähnlich denjenigen von *Zonosemata* sind. Die Spinnen haben einen giftigen Biss und sind so vor Räubern geschützt. *Zonosemata* könnte deshalb die Gestalt einer Springspinne nachahmen (Mimikry) um Schutz vor Räubern zu erhalten.
3. Weil Springspinnen gleichzeitig die gefährlichsten Räuber sind, dient die Mimikry vor allem dazu, die Springspinnen selber abzuschrecken.

Um diese Hypothesen zu testen wurden verschiedene Gruppen von Versuchstieren gebildet und deren Effekt auf die Springspinnen bzw. auf andere Räuber untersucht.

Gruppe

- A. *Zonosemata*-Kontrolltiere.
- B. *Zonosemata*, bei denen die Flügel weggeschnitten und wieder angeklebt wurden (eine Kontrolle für den Effekt dieser experimentellen Manipulation selbst).
- C. *Zonosemata*, bei denen die Flügel weggeschnitten und durch solche von Hausfliegen (ungebändert) ersetzt wurden.
- D. Hausfliegen, bei denen die Flügel durch diejenigen von *Zonosemata* (gebändert) ersetzt wurden (die reziproke Manipulation zu Fall C).
- E. Hausfliegen-Kontrolltiere

Was sind die Voraussagen unter den verschiedenen Hypothesen? Tab. 7.1 fasst diese zusammen. Die Voraussagen wurden im Experiment getestet werden. Es zeigte sich, dass Hypothese 3 als einzige alle Beobachtungen befriedigend zu erklären vermochte. Der Schluss wäre also: "Das Bänderungsmuster von *Zonosemata* (und das entsprechende Verhalten) hat die Funktion speziell die Springspinnen als Räuber (die häufigste Räuberart im Habitat) abzuschrecken". Beachte die Verwendung von Kontrollgruppen. Kontrollen sind essentiell für jede experimentelle Arbeit.

Tab 7.1 Voraussagen und Beobachtungen im Beispiel von *Zonosemata*: Funktion des Bänderungsmusters?

	Versuchsgruppe ¹				
	A	B	C	D	E
	Kontrolle <i>Zonosemata</i>	<i>Zonosemata</i> mit Manipulation	<i>Zonosemata</i> ungebändert	Hausfliege gebändert	Kontrolle Hausfliege
Hypothese 1					
Werbung um Weibchen					
Springspinne	attackiert ✗	attackiert ✗	attackiert ✓	attackiert ✓	attackiert ✓
Anderer Räuber ²	attackiert ✓	attackiert ?	attackiert ✓	attackiert ?	attackiert ✓
Hypothese 2					
Mimikry					
Springspinne	attackiert ✗	attackiert ✗	attackiert ✓	attackiert ✓	attackiert ✓
Anderer Räuber ²	attackiert nicht	attackiert nicht ?	attackiert ✓	attackiert ?	attackiert ✓
Hypothese 3					
Mimikry gegen Springspinnen					
Springspinne	attackiert nicht ✓	attackiert nicht ✓	attackiert ✓	attackiert ✓	attackiert ✓
Anderer Räuber ²	attackiert ✓	attackiert ?	attackiert ✓	attackiert ?	attackiert ✓

¹ Resultate der experimentellen Tests mit Springspinnen und anderen Räubern: ✓ beobachtet; ✗ nicht beobachtet

² Andere Räuber (übrige Spinnen, Raubwanzen, Gottesanbeterinnen, Echsen) wurden nur für die Gruppen A, C und E getestet. Gruppen B und D nicht getestet (?).

7.2 Beobachtende Studien

Schon die Fig 7.1. illustriert eine Überprüfung einer Hypothese anhand von Beobachtungen, d.h. ohne experimentelle Eingriffe (das experimentelle Kürzen oder Verlängern der Giraffen-Hälsen ist nicht gut möglich...). Ein weiteres Beispiel ist die Frage nach einem bestimmten Verhalten bei Reptilien.

Beispiel: Wüsten-Iguanas (*Dipsosaurus dorsalis*) leben in einem extremen Klima, das sowohl zur Überhitzung (heisse Tage) wie auch zum Kältetod (eiskalte Nächte) führen kann. Iguanas überleben kurzzeitig Temperaturen bis 47°C, sind aber langfristig nur lebensfähig im Bereich von 15 ... 45°C. Darunter und darüber nimmt ihre physiologische Leistung markant ab. Im Bereich von 35 - 40°C liegt ihr physiologisches Optimum (Fig.7.2).

Iguanas sind **poikilotherm** ("wechselwarm") und können ihre Körpertemperatur nicht endogen regulieren (wie dies die **Homiothermen**, "Warmblüter" können). Stattdessen können sie durch ihr Verhalten die Körpertemperatur beeinflussen (Verhaltens-Thermoregulation). Ist es zu kalt, bewegen sich die Iguanas in die Sonne und wärmen ihren Körper auf. Ist es zu warm, suchen die Tiere den Schatten auf. Frage: Wird dieses Verhalten so eingesetzt, dass die Tiere möglichst in ihrem optimalen Temperaturbereich bleiben?

Wildfänge von Iguanas haben gezeigt, dass die Tiere eine Körpertemperatur einhalten, die tatsächlich dem physiologischen Optimum entspricht (Fig.7.2). In diesem Beispiel entspricht die Beobachtung der Hypothese, dass die Tiere sich im optimalen Temperaturbereich aufhalten. Allerdings ist der Mechanismus damit nicht getestet worden, d.h. es ist nicht ganz klar, ob dies durch Änderung des Verhaltens erfolgt (obwohl es dazu wenig Alternativen gibt und solche Verhalten beobachtet wurden). Diese Frage könnte noch durch Wahlversuche explizit getestet werden.

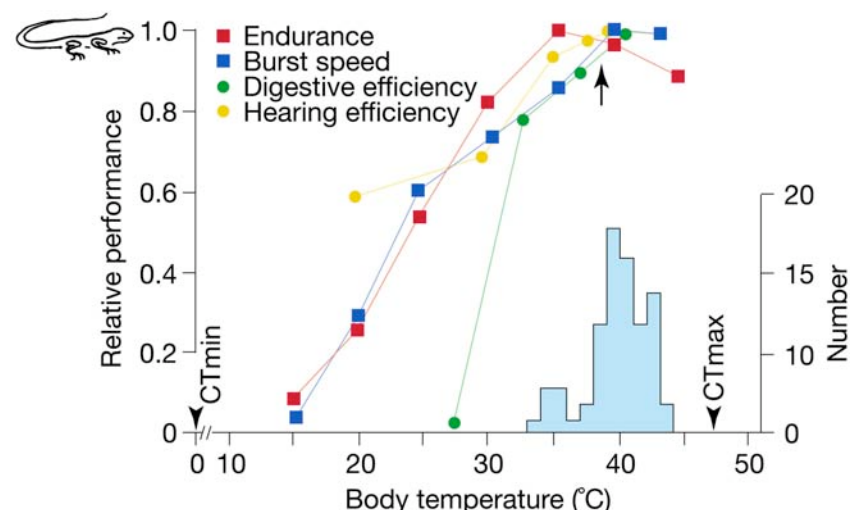


Fig 7.2 Körpertemperatur bei Wüsten-Iguanas. Die Leistungsfähigkeit für wichtige Funktionen (Ausdauer, Sprintgeschwindigkeit, Verdauungseffizienz, Hörgenauigkeit) variiert mit der Temperatur und hat ein Optimum im Bereich von 35 - 40°C (farbige Linien). Die tatsächlichen Körpertemperaturen von im Freiland gemessenen Tieren liegen im Bereich dieses Optimums (blaue Säulen).

7.3 Vergleichende Studien

Ein Vergleich zwischen Arten kann ebenfalls als Test für eine bestimmte Erklärung zum adaptiven Wert eines Merkmals genutzt werden. Verschiedene Arten unterliegen verschiedenen Selektionsfaktoren und damit sollten auch die Merkmale entsprechend verschieden sein.

Beispiel: Die Männchen verschiedener Arten von Flughunden unterscheiden sich stark in der Grösse ihrer Geschlechtsorgane (Hoden). Eine Hypothese wäre, dass diese Variation aufgrund der unterschiedlichen Konkurrenzsituation unter den Männchen um die Befruchtung von Weibchen zustande kommt. Die Arten unterscheiden sich tatsächlich in der Grösse ihrer Fortpflanzungsgruppen, d.h. wieviele Weibchen jeweils von einem Männchen potentiell befruchtet werden könnten. Die Männchen von Arten, die grössere solche Gruppen bilden stehen damit unter höherer Konkurrenz um den Zugang zu Weibchen bzw. um die Befruchtung deren Eier. Es wäre deshalb zu vermuten, dass grosse Geschlechtsorgane mehr Spermien produzieren und so einen Vorteil in der Konkurrenz um Befruchtung ergeben. Man müsste also erwarten, dass die Grösse der Geschlechtsorgane mit der Gruppengrösse korreliert, wenn man verschiedene Arten miteinander vergleicht. Dies ist tatsächlich der Fall (Fig. 7.3).

Vergleichende Studien haben allerdings ein subtiles Problem. Weil man Arten vergleicht, so sind die betrachteten Merkmale unter Umständen nicht wirklich unabhängig voneinander. Z.B. haben alle Vögel Federn. Dieses Merkmal ist ein gemeinsames Erbe aller Vögel und es kann nicht eine Anpassung an eine bestimmte Umwelt einer Vogelart sein (wohl aber die Art und Anordnung der Federn). Vergleichende Studien müssen also diese **phylogenetische Abhängigkeit (phylogenetic constraint, phylogenetic load)** berücksichtigen.

Eine der möglichen Methoden dies zu berücksichtigen, ist die Bildung von **unabhängigen Kontrasten (independent contrasts)**. Eine genaue Beschreibung der Methode würde hier zu weit führen. Aber das Prinzip ist einfach: Es werden jeweils paarweise Differenzen zwischen Stammeslinien gerechnet, ausgehend von einem bekannten phylogenetischen Stammbaum (Fig. 7.4). Diese Differenzen beziehen sich auf Unterschiede zwischen benachbarten Ästen des Stammbaums, wobei man von Stufe zu Stufe höher steigt und jeweils den entsprechenden Unterschied (Kontrast) rechnet. Diese Kontraste mitteln die phylogenetische Abhängigkeit aus.

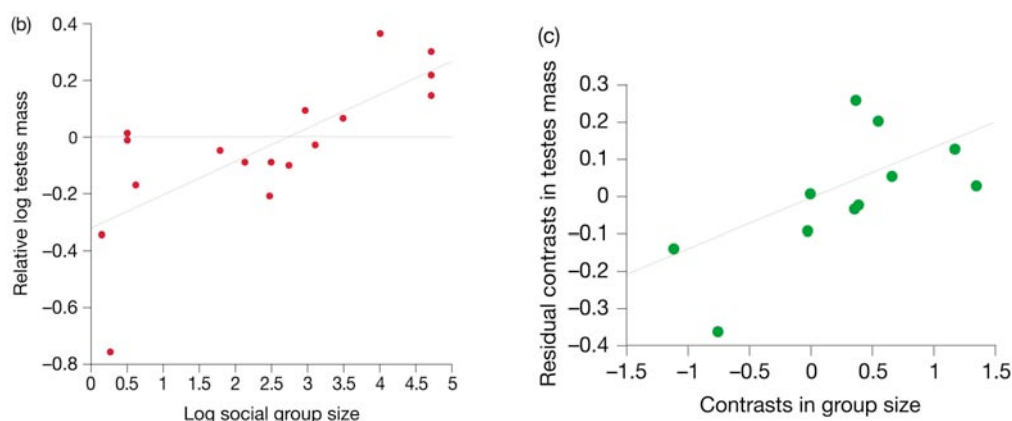


Fig 7.3 Links: Grösse männlicher Geschlechtsorgane (Hoden) in verschiedenen Arten von Flughunden in Abhängigkeit der sozialen Gruppengrösse. **Rechts:** die gleiche Analyse, jedoch als phylogenetisch unabhängige Kontraste gerechnet. In beiden Fällen gibt es eine positive Korrelation.

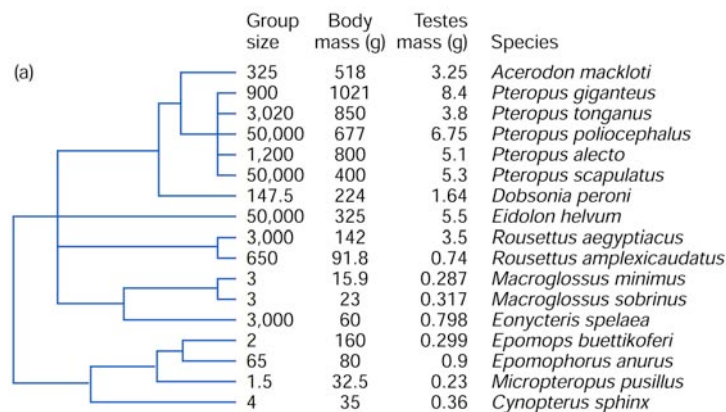


Fig 7.4 Phylogenie der Flughunde (17 Arten). Kontraste werden jeweils zwischen benachbarten Arten bzw. höheren Knoten im Stammbaum gerechnet.

7.4 Randbedingungen und Trade-offs

a) Randbedingung

Beim Studium der Adaptation fällt auf, dass Merkmale nicht beliebig variieren können. Es gibt **Randbedingungen (constraints)**, welche den Bereich der möglichen Lösungen einschränken. Z.B. haben Säugetiere keine Federn, Die Flugfähigkeit wurde deshalb mittels Flughäuten erreicht (Fledermäuse, Gleithörnchen, etc.). Eine andere typische Randbedingung ist die Existenz des Blinden Flecks im Auge der Säugetiere (Fig. 7.5). Er kommt zustande, weil sich die Netzhaut (Retina) so entwickelt, dass die Sehzellen (Stäbchen und Zäpfchen) nach innen gerichtet sind, d.h. entgegen dem Lichteinfall. Als Konsequenz gehen die ableitenden Nervenbahnen in Richtung des Auginnern und verlassen die Augenhöhle gebündelt an der Stelle des Blinden Flecks. Bei diesem Durchtrittsort der Nervenbahnen gibt es keine Sehzellen, d.h. das Auge ist dort blind. Der blinde Fleck wird im Normalfall vom Gehirn "weggerechnet"; er wird durch bestimmte Sehtricks bemerkbar.

Diese Randbedingung (bedingt durch die Entwicklung des Auges) verunmöglicht es, eine Lösung zu finden, bei der die Nerven nicht durch die Netzhaut durchtreten müssen. Ebenso stehen sich die Sehzellen "selbst im Weg", da der Lichteinfall von hinten statt von vorne kommt. Design-mässig wäre eine bessere Lösung also denkbar.

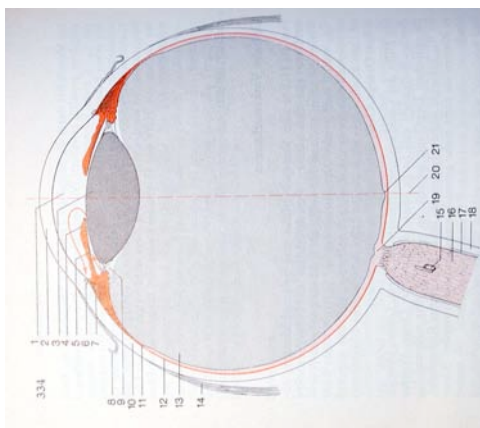


Fig 7.5 Der blinde Fleck im Auge (nr. 19 in der Darstellung).

b) Trade-off (Abtausch)

Im Gegensatz zu den Randbedingungen (die nicht verändert werden können), kann es zu einem „**Abtausch**“ (**trade-off**) zwischen zwei Merkmalen kommen. Typischerweise sind diese beiden Merkmale negativ korreliert. Zum Beispiel können individuelle Pflanzen offensichtlich nicht gleichzeitig grosse und viele Blüten produzieren (Fig. 7.6). Dies leuchtet ein, wenn jede Pflanze nur eine limitierte Menge an Ressourcen für die Produktion von Blüten zur Verfügung hat. Ein Trade-off kann alle möglichen Lösungen für einen bestimmten Design beinhalten. Z.B. könnten Pflanzen „wählen“ entweder viele kleine oder wenige grosse Blüten zu produzieren. Welche Kombination von Anzahl und Grösse jeweils die beste Lösung ist, hängt von verschiedenen Faktoren ab, unter anderem vom Verhalten der Bestäuber.

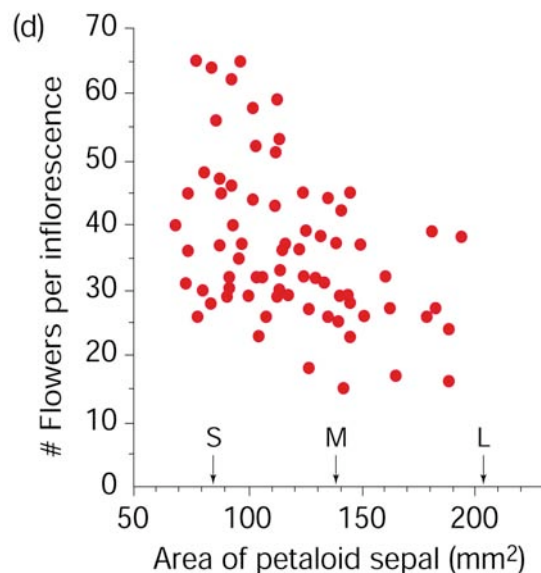


Fig 7.6 Trade-off (negative Korrelation) zwischen der Anzahl der Blüten (y-Achse) und der Grösse der Blüten (x-Achse) bei *Begonia involucreta*. Diese Pflanze bildet Infloreszenzen mit mehreren Blüten. Jeder Punkt in der Figur entspricht der Messung an einer anderen Pflanze.