

# Inclusive Fitness und Soziobiologie

Lektion 10, 7. Jan. 2004

Populations-und Evolutionsbiologie

Florian Schiestl

- 1) Altruismus und Kin selection
- 2) Evolution von Sozialverhalten

## wichtige Begriffe:

- **Mutualismus:** Handlungen führen zu Fitnessgewinn auf beiden Seiten
- **Altruismus:** Kosten für den Handelnden, Fitnessgewinn für den Empfänger
- **Egoismus** (selfishness): Fitnessgewinn für den Handelnden, Kosten für den Empfänger
- **Boshaftigkeit** (spite): Kosten für Handelnden und Empfänger
- **Verwandtschaftskoeffizient ( $r$ ):** Wahrscheinlichkeit dass homologe Allele in zwei Individuen durch Verwandtschaft gleich sind.

Verhaltensweisen haben sehr oft erbliche Grundlagen.

- Es gibt keinen eindeutigen Fall von Boshaftigkeit in der Natur.
- Altruismus ist hingegen häufig.
- Warum kommt Altruismus in der Natur vor? Wie kann sich ein Allel durchsetzen, das Verhalten bewirkt, welches dem Handelnden Nachteile bringt?

## 1) Altruismus

# 1) Altruismus

Wenn Altruismus dem Individuum Nachteile bringt, warum werden Gene, die altruistisches Verhalten codieren nicht ausselektioniert?

## 1) Altruismus

# Wie kann sich ein Allel, das altruistisches Verhalten codiert, durchsetzen?

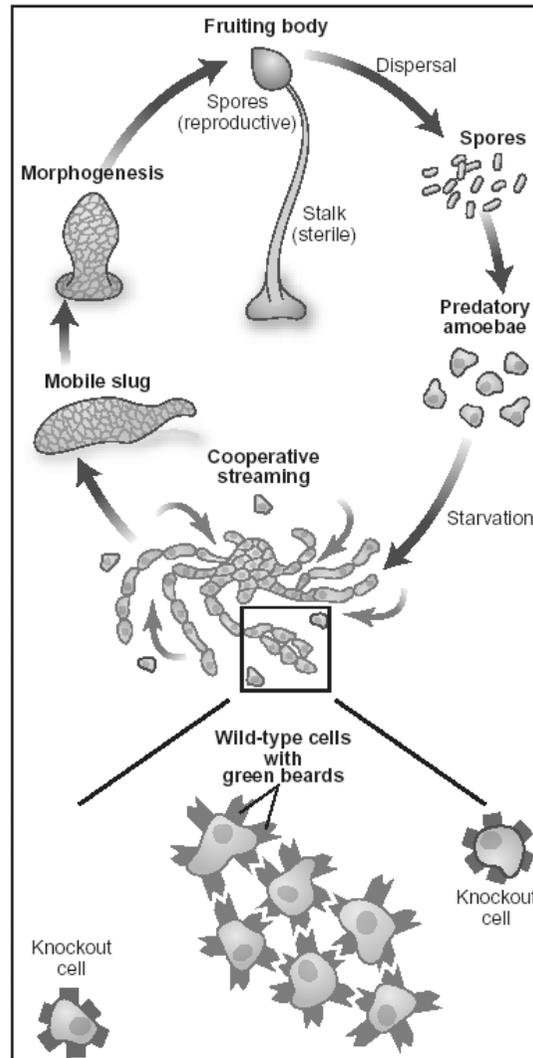
...wenn das Verhalten im besonderen Trägern desselben Allels entgegengebracht wird. (was bei Verwandten mit gewisser Wahrscheinlichkeit der Fall ist – „kin Selektion“).

Alternative zur Verwandtschaft: der Träger des Allels wird direkt erkannt. Voraussetzungen:

- Ein erkennbares Merkmal muss codiert werden (Bild vom grünen Bart – „greenbeard allel“),
- die Erkennung dieses Merkmals durch andere muss ermöglicht werden.
- Reaktion mit altruistischem Verhalten auf die Träger dieses Merkmals muss gegeben sein.

1) Altruismus

# Bsp. für „greenbeard allel“: Reproduktiver Altruismus bei Schleimpilzen



Crespi & Springer (2003)  
Science 299

## 1) Altruismus

# Altruismus in Schleimpilzen

- Bindepotein (gp80) auf Zelloberfläche ist wichtig für die Aggregation und Bildung des Stiels (gleiche Proteine binden aneinander).
- csA Gen codiert diese Bindepoteine
- Knockout Mutante des csA Gens: keine funktionierenden Bindepoteine.
- In Fruchtkörper haben Knockouts Vorteil, weil Wildtypen eher in den Stiel gehen.
- Aber: Knockouts werden von vornherein eher aus den früheren Stadien der Aggregation ausgeschlossen
- d.h. gp80 Protein bzw. csA Gen ist ein Green beard Allel (codiert: Merkmal, Erkennung, altr. Verhalten)

## 1) Altruismus

# Reziproker Altruismus

- wenn altruistisches Verhalten vom Empfänger erwidert wird. (Wie du mir, so ich dir; „**tit for tat**“)
- Kosten für Handelnden sind kleiner als Vorteile für Empfänger.
- Individuen, die auf altr. Verhalten nicht reagieren, müssen irgendwie bestraft werden.

Reziproker Altruismus wird mit grösserer Wahrscheinlichkeit evolvieren wenn:

- Individuen wiederholt miteinander interagieren (stabile Gruppen bilden)
- viele Gelegenheiten zu altr. Verhalten gegeben sind
- Individuen ein gutes Gedächtnis haben
- gegenseitige Kosten und Nutzen ähnlich sind

# 1) Altruismus

## Bsp. f. Reziproken Altruismus: Vampirfledermäuse

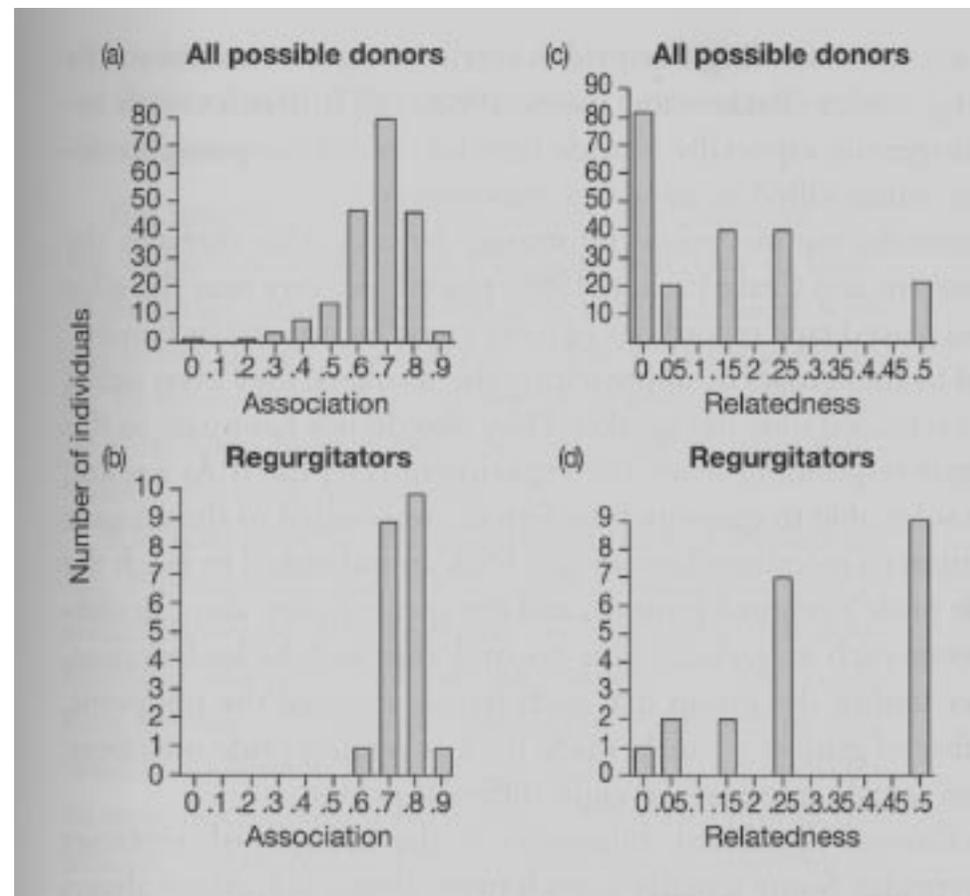
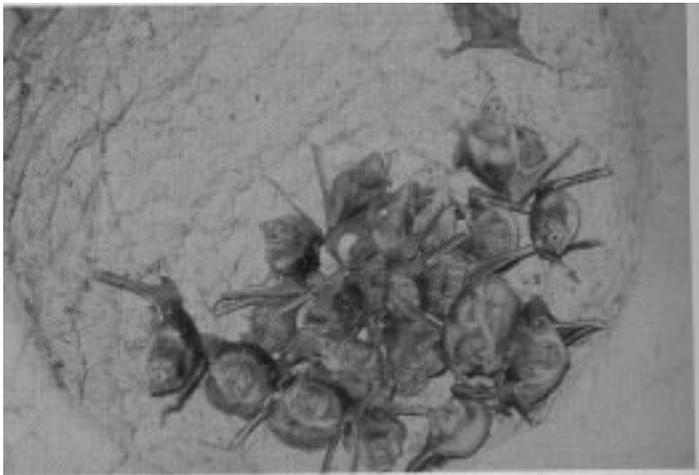


Fig. 10.18 Freeman & Herron (2001)

## 1) Altruismus

Schwierigkeiten bei der Untersuchung von rez. Altruismus:

- Kin selection spielt oft mit
- Quantifizieren von Kosten und Nutzen sowie Fitnessgewinn ist komplex

## 2) Kin Selection (Verwandtenselektion)

Altruismus zwischen verwandten Individuen. Konzept der „**Inklusive Fitness**“: Fitness kann eingeteilt werden in

- direkte
- indirekte

**Hamiltons Gesetz:** (William Hamilton 1964)

Allel, das Altruistisches Verhalten bewirkt, kann sich durchsetzen, wenn Handelnder und Empfänger verwandt sind, wobei gilt:

$$Br - C > 0$$

B: Vorteil des Empfängers

C: Kosten des Handelnden

r: Verwandtschaftskoeffizient

## **Berechnen von $r$ :**

- Indirekt: Stammbaum notwendig, Linie vom Handelnden zum Empfänger. Vorsicht: Inzucht kann  $r$  erhöhen; Vaterschaft bestimmen: „Extra-pair“ Kopulationen können  $r$  erniedrigen
- Direkt: aus genetischen Daten berechnen

## 2) Kin selection

# Bsp. für Altruismus durch Kin Selektion

1. Alarmrufe bei „Ground Squirrel“
2. Helfer bei Vögeln

## 2) Kin selection

### Bsp.: Alarmrufe bei Erdhörnchen

Rufen kostet: Wahrscheinlichkeit gefressen zu werden steigt,  
d.f. Rufen ist altruistisches Verhalten.

Weibchen rufen mit höherer Wahrscheinlichkeit

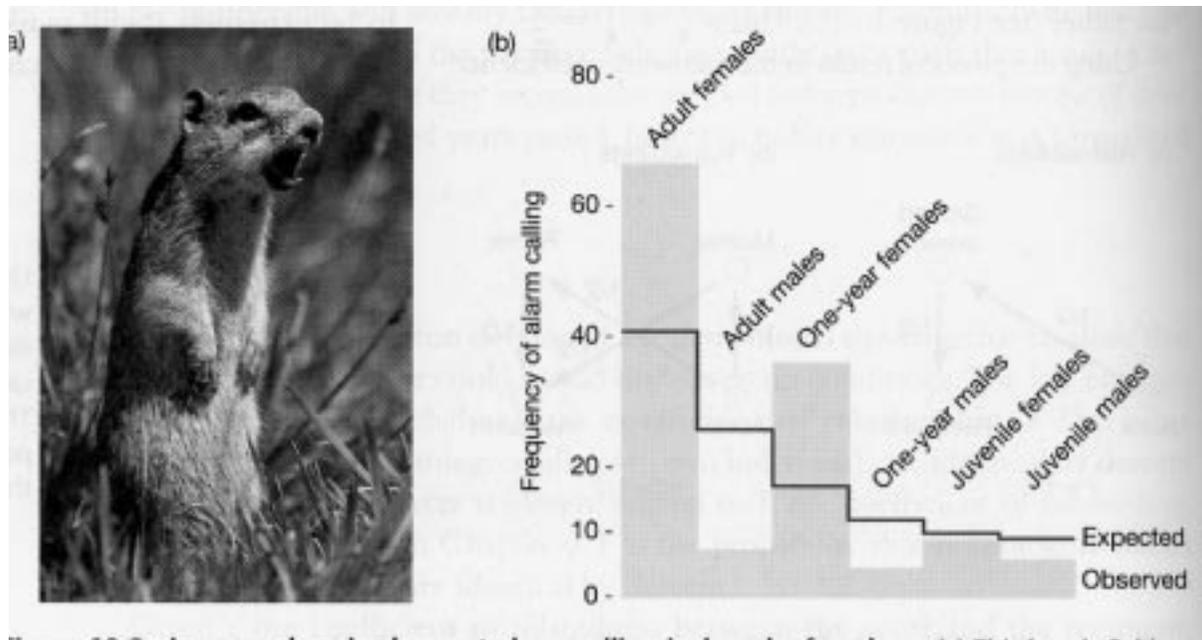


Fig. 10.2 Freeman & Herron (2001)

2) Kin selection

# Alarmrufe bei Erdhörnchen

Erdhörnchen rufen mit höherer Wahrscheinlichkeit, wenn Verwandte zugegen sind

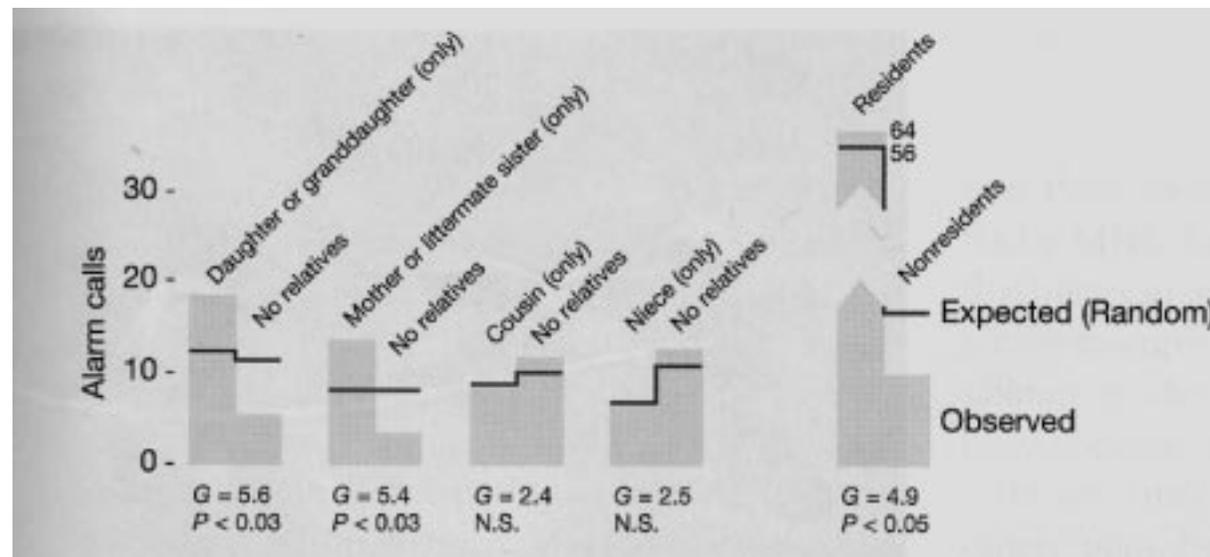


Fig. 10.3 Freeman & Herron (2001)

2) Kin selection

# Bsp.: Helfer bei Vögeln: Bienenfresser

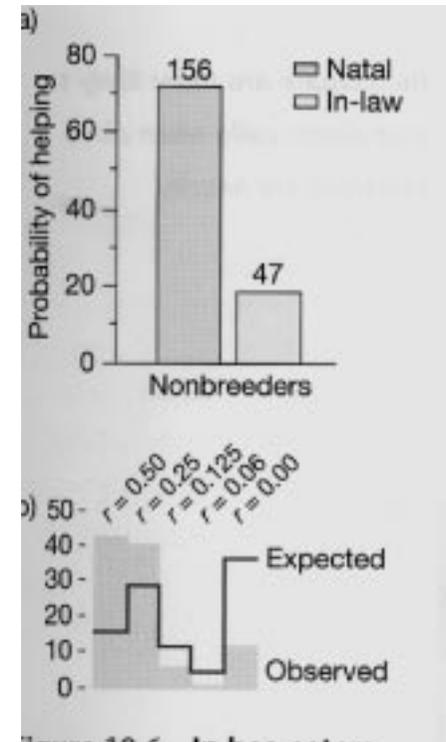
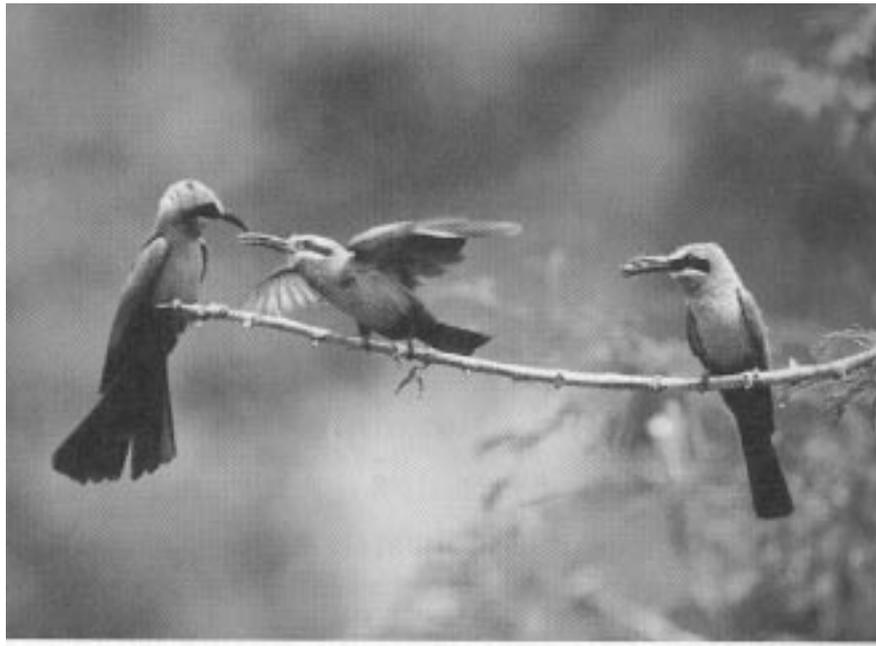


Fig. 10.5, 10.6 Freeman & Herron (2001)

## 2) Kin selection

### „Kin recognition“

wie erkennen Eltern ihre Kinder, oder den Grad der Verwandtschaft?

- Indirekt: über Lokalität und Zeit
- Direkt: z.B. olfaktorische, optische oder akkustische Signale

## 2) Kin selection

Bsp. für kin recognition:

- Indirekt: Eier im Nest bei Vögeln
- Direkt: Körperduft bei Honigbienen; Major Histocompatibility Complex (MHC) bei Säugern.

# 3) Evolution von Sozialverhalten

Faktoren die Evolution von Sozialverhalten begünstigen:

- Verwandtschaft: kin selection
- Ökologische Faktoren: z.B. Ressourcenausbeutung, Habitatsättigung
- Direkte Fitnessgewinne: Schutz, Teilnahme an Reproduktion, „Erben“ des Territoriums
- Demographie: Langlebigkeit, sex-ratio
- Phylogenie

## Kolonienbildende Wirbellose

z.B. Korallen, Moostierchen, sind oft perfekt organisierte Kolonien, in vieler Hinsicht den Zellen eines Organismus ähnlich.

Verwandtschaftskoeffizient ist oft 1, d.h. die Einzelorganismen sind genetisch mehr oder weniger identisch.

# Soziale Insekten

Ordnung **Hymenoptera** (Hautflügler):

Vespoidea (Faltenwespen)

Sphecoidea (Grabwespen)

Formicoidea (Ameisen)

Apoidea (Bienen)

Ordnung **Isoptera** (Termiten): alle Gruppen

### 3) Evolution von Sozialverhalten - Insekten

Es gibt viele Übergangsformen; nach Wilson (1971)

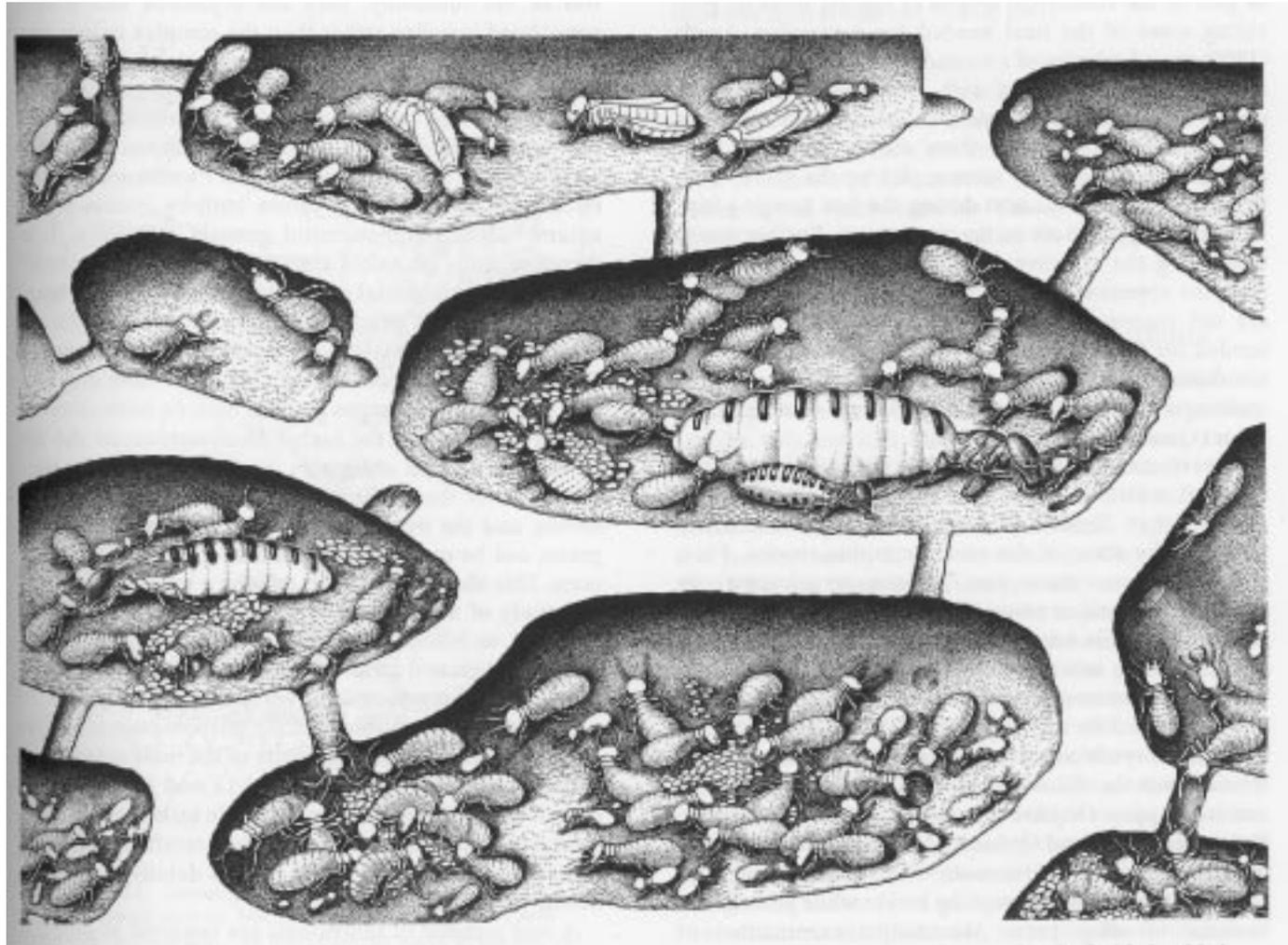
Art der Sozialität	Qualitäten der Sozialität		
	Gemeinsame Aufzucht des Nachwuchs	Reproduktive Kasten	Überlappung der Generationen
Solitär (Subsozial, Kommunal)	-	-	-
Quasisozial	+	-	-
Semisozial	+	+	-
Eusozial	+	+	+

## Definition **Eusozialität**:

- Individuen einer Art kooperieren in der Brutpflege
- Reproduktive Arbeitsteilung: sterile und fertile Individuen
- Überlappung der Generationen, Nachwuchs hilft den Eltern für gewisse Zeit

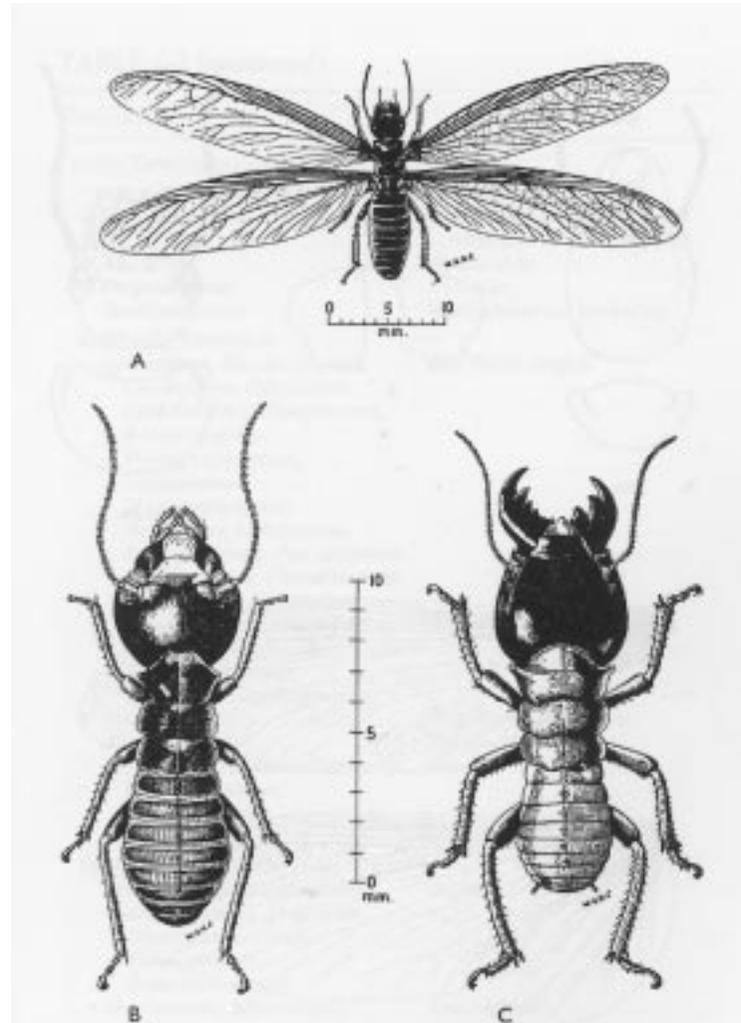
### 3) Evolution von Sozialverhalten - Insekten

## Termiten (Isoptera)



### 3) Evolution von Sozialverhalten - Insekten

## Termiten - Kasten



### 3) Evolution von Sozialverhalten - Insekten

Termiten: Wichtige Unterschiede zu sozialen  
Hymenopteren:

- „König“ bleibt bei Königin im Nest und hilft
- Es gibt Arbeiter und Arbeiterinnen
- Männchen und Weibchen sind diploid

### 3) Evolution von Sozialverhalten - Insekten

## Hymenopteren: Bienen

alle Übergangsformen von solitär bis hoch eusozial



Kommunale Nistweise: *Andrena carantonica*

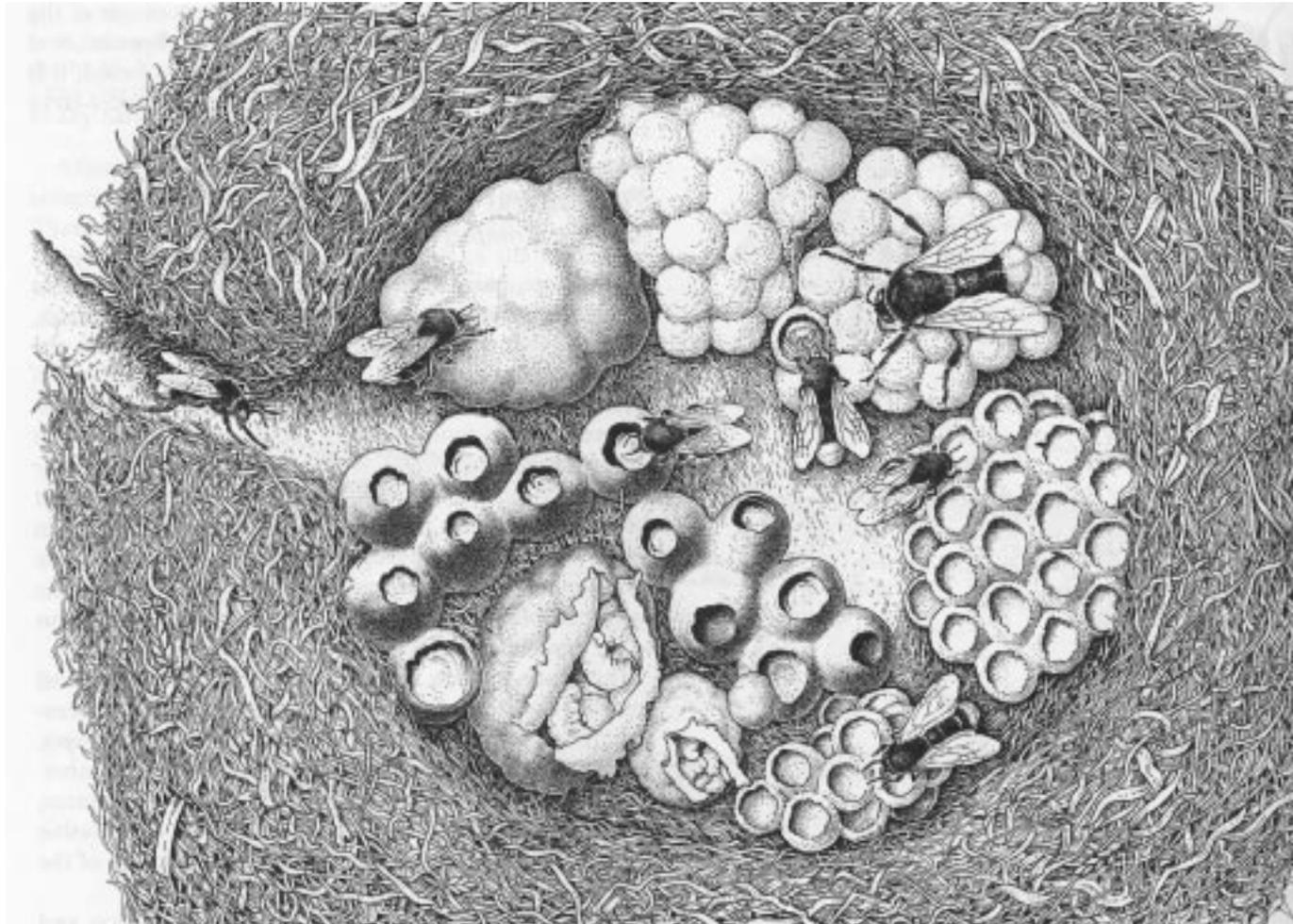
### 3) Evolution von Sozialverhalten - Insekten

semisozial – hoch eusoziale Bienen: Furchenbienen (Halictidae)



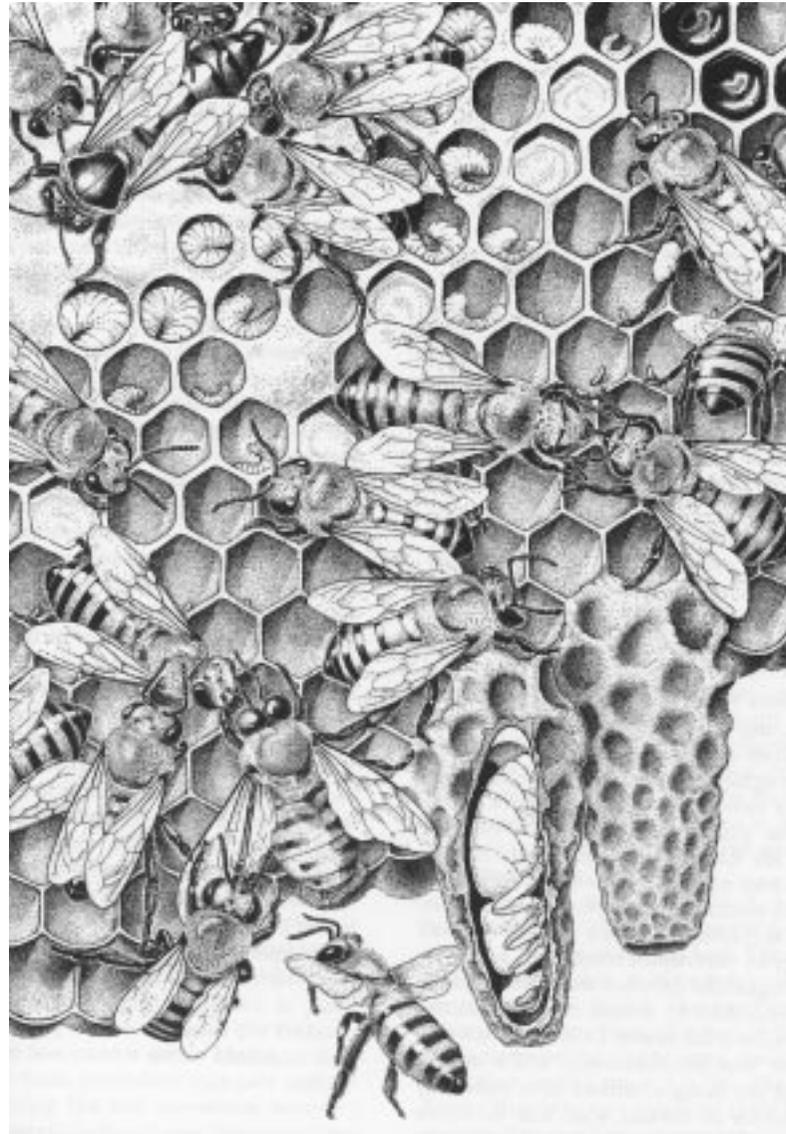
### 3) Evolution von Sozialverhalten - Insekten

primitiv eusoziale Bienen: Hummeln (*Bombus* spp.)



### 3) Evolution von Sozialverhalten - Insekten

## hoch eusoziale Bienen: Honigbiene (*Apis* spp.)



Warum ist Eusozialität gerade bei den Hymenopteren so häufig entstanden?

## **Haplo-Diploid Hypothese (Hamilton 1964)**

- Bei Hymenopteren sind Männchen haploid, d.h. sie schlüpfen aus unbefruchteten Eiern.
- Bei Geschwistern in einem Volk ist daher  $r = 0.75$ , während bei Mutter-Tochter  $r = 0.5$
- daher: Investition in Produktion von Schwestern bringt mehr Fitness als in eigene Töchter.

## Probleme der Haplo-Diploid Hypothese:

- Es gibt oft mehrere Väter in einem Volk (Kgin. paart sich mit mehreren Männchen)
- Mehrere Kginen können gemeinsam ein Volk gründen (polygyne Nester)
- Termiten sind nicht haplo-diploid; nicht alle Hymenopteren sind sozial.

### 3) Evolution von Sozialverhalten - Insekten

## Evolution von Sozialverhalten innerhalb der Hymenopteren

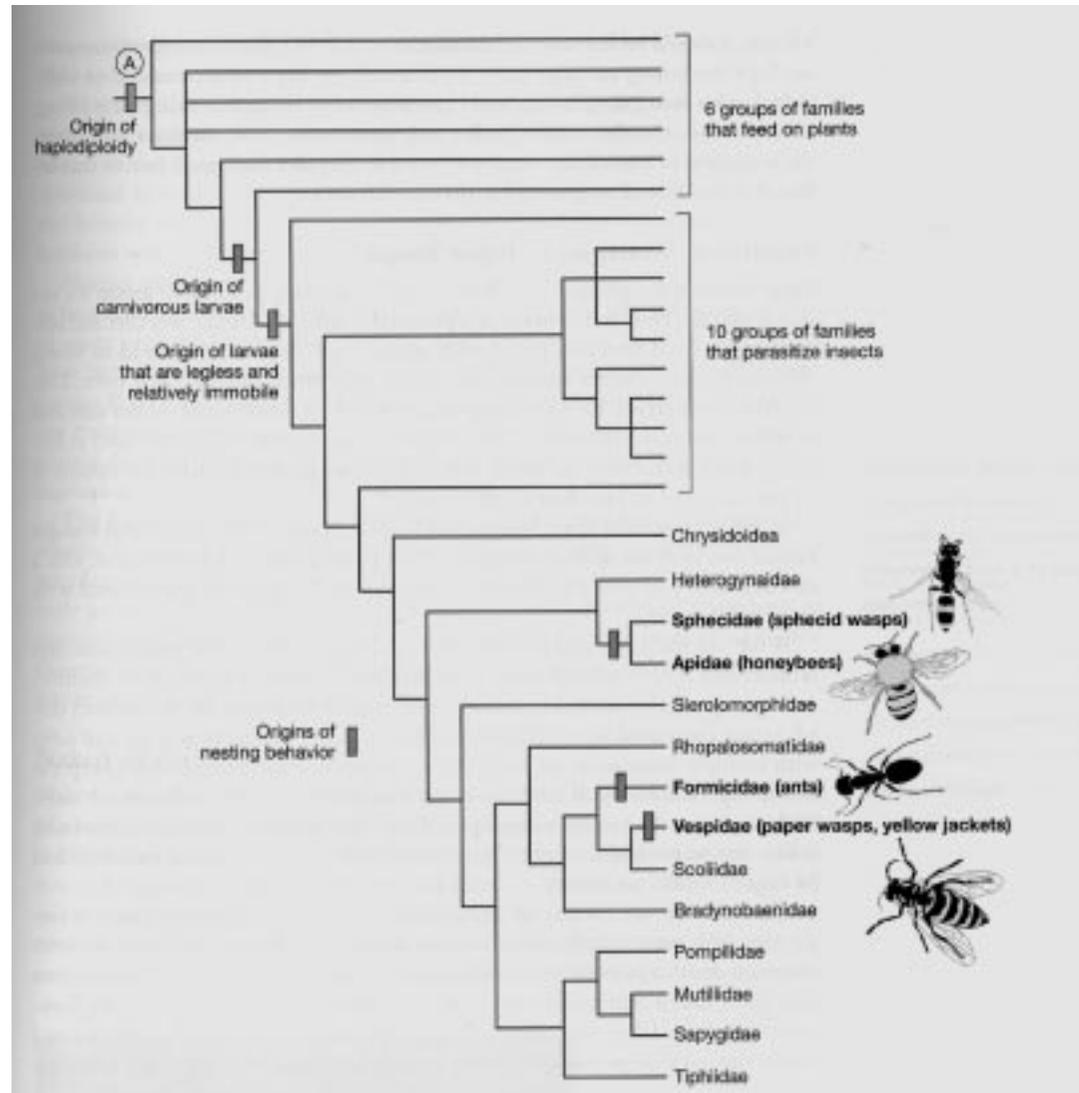


Fig. 10.9 Freeman & Herron, nach Hunt (1999)

### 3) Evolution von Sozialverhalten - Insekten

Bsp. für fakultatives Sozialverhalten: Feldwespen  
(*Polistes*)

Einzel-Nestgründungen oder Gruppengründungen möglich

Vorteile von Gruppengründungen:

- wenn Kgin stirbt kann eine Arbeiterin Nest übernehmen
- Gruppen bauen mit grösserer Wahrscheinlichkeit neues Nest, wenn altes zerstört wird.

Konflikte werden über Körpergrösse entschieden

## Bruthelfer bei Fischen

Bsp. *Neolamprologus pulcher*, Cichlide aus Tanganyika See

Wichtige Faktoren für Evolution dieses Sozialverhaltens:

Verwandtschaft spielt geringe Rolle, kein Hinweis auf „kin recognition“. Brüter profitieren von Helfern, Helfer profitieren von der Gruppe:

- Schutz vor Fressfeinden
- Beschränkt auch Aufzucht eigenes Nachwuchses

# Säugetiere

Grosse Vielfalt an sozialen Lebensweisen.  
Wichtiger Faktor: Abhängigkeit der Jungen von der  
Mutter (Milch). Mutter-Kind Gruppe ist wichtige  
Einheit des Sozialverhaltens.

### 3) Evolution von Sozialverhalten - Säugetiere

## Sonderfall: Eusozialität bei Säugern: Nacktmulle



### 3) Evolution von Sozialverhalten - Säugetiere

Nacktmulle zeigen aggressives Verhalten eher gegen weniger verwandte Individuen

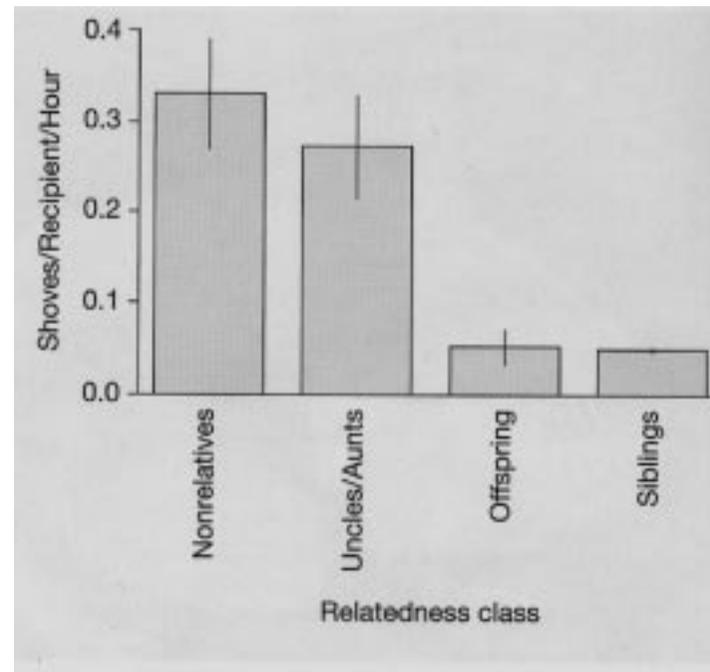


Fig. 10.12 Freeman & Herron (2001)

### 3) Evolution von Sozialverhalten - Säugetiere

**Inzucht** ist vorherrschend; 85% der Paarungen zw. Eltern und Nachkommen od. Geschwistern

...kann nicht allein die Evolution von Sozialverhalten erklären, sondern **ökologische Parameter** sind wahrscheinlich wichtig:

- längere Brutpflege,
- gemeinsame Verteidigung,
- restriktierte Brutmöglichkeiten.