

Ber. Vogelwarte Hiddensee H. 1 (1981) S. 20 - 30

Burkhard Stephan

Populationsdynamik und evolutive Wandlungen  
bei Vögeln

Den Kern der modernen Evolutionstheorie bilden Ergebnisse von Untersuchungen mikroevolutiver Prozesse, d.h. Wandlungen, die innerhalb von Populationen vor sich gehen und mit der Artbildung enden (SAWADSKIJI 1968). Alle Arten setzen sich aus Populationen (hier als evolutionsbiologischer Terminus verwendet) zusammen. Sie sind die raumzeitliche Existenzform der Arten. Sie haben ihre Geschichte, Entwicklung und zeitliche Begrenzung und ihre genetische sowie eine Alters- und Raumstruktur. Ihre genetische Struktur oder Zusammensetzung ist sowohl gesetzmäßig auf Grund ihrer Geschichte als auch zufällig durch die Wirkung vieler Faktoren. Ihre räumliche Struktur ist nicht nur durch das jeweilige Habitat und das Vorhandensein benötigter Requisiten (z.B. Baumhöhlen) vorgegeben, sondern in hohem Maße auch durch die gesetzmäßig auftretenden Sozialstrukturen der betreffenden Art. Ortstreue und Streuung sind hiermit aufs engste verbunden.

Durch die Dynamik der Populationen hinsichtlich Individuenzahl, Geschlechterverhältnis und Alterezusammensetzung werden ihre genetischen Strukturen fortwährend verändert.

Die Population ist für jedes Individuum wesentlicher Teil seiner Umwelt, denn im Gefüge der Population realisiert das Individuum viele seiner Eigenschaften. Jungvögel werden z.B. von den Alttieren betreut, sie wachsen im Familienverband auf, müssen sich in eine eventuelle Rangordnung fügen und in das territoriale Gefüge einpassen. In dieser Hinsicht ist die synthetische Theorie der Evolution wesentlich zu erweitern.

Evolutive Wandlungen sind Prozesse, die ständig innerhalb von Populationen unter ganz konkreten Bedingungen ablaufen. Als Evolutionsfaktoren sind heute anerkannt: 1. Mutation und Re-

kombination (Rekombination alter und durch Mutationen neu entstandener Varianten), 2. Zufallswirkungen, 3. Isolation, 4. Selektion. Durch Mutation und Rekombination kommt die individuelle Variabilität in den Populationen zustande. Es entstehen immer wieder neue ökologische, physiologische, morphologische und ethologische Varianten - jedoch nur im Rahmen der gegebenen Möglichkeiten, die hinsichtlich der Reaktionsnorm durch die bisherige Stammesgeschichte gegeben sind. Dieser Aspekt wird oft entweder stillschweigend vorausgesetzt oder übersehen. Es ist jedoch notwendig, ihn besonders zu betonen, da jedes Entwicklungsniveau und jede erreichte Spezialisierung nur eine Weiterentwicklung in begrenztem Umfang zuläßt.

Entsprechend den genannten Varianten lassen sich auch verschiedene Isolationsmechanismen unterscheiden, die bestimmte Fortpflanzungsschranken innerhalb bestehender Populationen errichten und damit den Genfluß systematisch beeinflussen: morphologische, ökologische, ethologische, physiologische, gametische und postzygotäre (TEMBROCK 1980). Es haben also nur bestimmte Individuen in jeder Population die Möglichkeit, sich miteinander zu paaren. Darüber hinaus scheidet ein Teil ihrer Nachkommen infolge gametischer und postzygotärer Isolation bald aus.

Eine bedeutende Rolle in der Evolution spielen Zufallswirkungen. Die Individuenzahl in den Populationen ist nicht unbegrenzt. So schwanken auch die Zahlenrelationen der Allele. Es gibt also ständig zufallsbedingte Verschiebungen. Bei der Paarung können sich bestimmte Genotypen zufällig in überdurchschnittlicher Häufigkeit zusammenfinden. Der Umfang der Populationen und die Verbindung zwischen ihnen ist sehr unterschiedlich, so daß der Genaustausch ebenfalls unterschiedlich ist. In einer kleinen Population, die von anderen relativ gut isoliert ist, kommt den Zufallswirkungen größere Bedeutung zu als in großen Populationen. Divergenz zwischen solchen Populationen ist möglich. Es kommt dabei zu Häufungen bestimmter Allele und somit zur Häufung bestimmter Eigenschaften.

der Tiere. Haben diese Eigenschaften erhöhten adaptiven Wert, werden die Genotypen durch die Selektion weiter begünstigt. Der nun gerichtete Evolutionsprozeß wird verstärkt.

Es gibt kaum Arten, deren Populationen nicht wenigstens hin und wieder einen Engpaß ("Flaschenhals") passieren müssen. Es verbleibt danach eine mehr oder weniger kleine Anzahl von Individuen, die sich zur Fortpflanzung zusammenfinden. Die selektive Partnerwahl beschränkt sich dann notwendigerweise auf diese Individuen.

Die Abundanzdynamik ist vor allem bei solchen Tieren auffällig, deren Nahrungsangebot großen Schwankungen unterliegt, z.B. Eulen und Greifvögel. Dabei hängt viel davon ab, welche Individuen sich bei günstigem Nahrungsangebot (Mäuse, Lemminge) fortpflanzen und welche Eigenschaften die aufwachsenden Jungen haben. Die Tauglichkeit (Fitness) wird trotz gleicher äußerer Bedingungen sehr verschieden sein. Unter günstigen Bedingungen gelangen auch Individuen mit geringerer Eignung zur Fortpflanzung.

In jüngster Zeit erweitern viele Vogelarten ihr Areal vor allem im Zusammenhang mit der Umgestaltung der Landschaft durch den Menschen. Aber auch innerhalb der Areale gibt es Neuan-siedlungen, z.B. werden städtische Neubaugebiete, wieder auf-geforstete Bergbaubereiche, neu geschaffene Stauseen u.a. sehr bald von entsprechenden Vogelarten besiedelt. Diese Erstbe-siedlung kann durch sog. Gründerpopulationen erfolgen, die zu-nächst aus wenigen Individuen bestehen und einem Engpaß der Population analog sind. Dichteschwankungen an der Arealgrenze können zugleich eine Erprobung neuer Genotypen sein, die für die Art neuen Selektionsbedingungen ausgesetzt sind. Ergebnis können neue Eigenschaften der Art sein, z.B. Zugverhalten mit allen physiologischen Konsequenzen. Bei Ausbreitungsvorgängen mit nachfolgender Dichtezunahme verschmelzen die Populations-inseln dieser Gründerpopulationen miteinander.

Zu wenig Beachtung bei der Analyse mikroevolutiver Prozesse fanden bisher die Sozialstrukturen und das entsprechende So-zialverhalten der Tiere (vgl. STEPHAN 1977). Besonders von

Säugetieren ist gut bekannt, daß sich bei hoher Populationsdichte weniger Individuen fortpflanzen, die Fruchtbarkeit geringer ist und die Geschlechtsreife später einsetzt. Veränderungen der Populationsdichte wirken sich also unmittelbar auf die Intensität der Vermehrung aus. Das führt zu einer schroffen Veränderung der Altersstruktur der Populationen. Die konkrete Erscheinung dieser Gesetzmäßigkeit ist selbst bei nahe verwandten Arten verschieden (SCHWARZ 1980). Es bleibt zu prüfen, in welchem Umfang derartige Erscheinungen bei Vögeln auftreten. Koloniebrüter sind dabei sicher anders zu beurteilen als andere Arten. Zu prüfen bleibt auch, wie intensiv der Individuenaustausch zwischen verschiedenen Populationen bzw. wie groß die Isolation einzelner Populationen ist und welche Besonderheiten bestimmte Populationen im Vergleich zu anderen auszeichnen. Bei geringer Siedlungsdichte ist es z.B. auch den jungen Individuen möglich, weitgehend ortstreu zu sein, wodurch ein Genaustausch zwischen benachbarten Populationen relativ gering bleibt.

Die Territorialität bei Vögeln führt zur Dispersion der Individuen. Im Herbst verteilen sich die jungen Tiere stärker als die alten, sie neigen stärker zum Ortswechsel. Durch die Dominanz der revierverteidigenden Alttiere sind sie zugleich hierzu gezwungen. So wird selbst bei Arten, bei denen Partner lebenslänglich zusammenbleiben (Elster, Kleiber, Kranich u.a.), Panmixie garantiert. Wenn die jungen Individuen mehr streuen als die alten, so ist es nicht verwunderlich, wenn Gründerpopulationen vor allem aus Jungtieren bestehen. Nach SCHWARZ (1980) haben sie eine andere genetische Struktur als ihre Herkunftspopulationen. Dem genetischen Wandel der Populationen durch den Wandel ihrer Altersstruktur kommt große Bedeutung zu (SCHWARZ 1980).

Viel zu wenig berücksichtigt wird der Anteil des Verhaltens (Definition s. TEMBROCK 1980, S. 13) sowohl an den evolutiven Wandlungen als auch an der Populationsdynamik. Das angeborene Verhalten scheint dabei allerdings keinen größeren Einfluß zu haben als etwa die morphophysiologischen Eigenschaften, die ja ebenso durch Mutationen und Rekombinationen abwandeln.

Weit größere Bedeutung kommt dem während des individuellen Lebens erworbenen Verhalten, dem Lernen und auf dieser Grundlage den Traditionen zu. Tradition ist "Übertragung individueller Verhaltenseigenschaften und Fähigkeiten über Lernvorgänge (selten auch Lehr-Lern-Systeme)" (TEMBROCK 1978) an die Nachkommen und andere gleichzeitig lebende Individuen der selben Art.

Tiere lernen die Nahrung zu nutzen, die am leichtesten zugänglich ist, wie am Verhalten von Greifvögeln, Raubvögeln und Möwen leicht zu erkennen ist. Bei Finkenvögeln ist der Bau des Schnabels nach der bevorzugten Samennahrung selektiert, die nun wiederum am leichtesten mit ihrem Schnabel zu bearbeiten ist, so daß in der Zeiteinheit eine maximale Menge an Samen gefressen werden kann. Das entspricht dem Prinzip der Ökonomie und Effektivität. Es gibt eine weitere Spezialisierung der Finken: Arten, die leicht genug sind, die Nahrung an den Zweigen hängend zu erlangen (Zeisig) sowie schwerere Arten, die das nicht vermögen. Man kann sich vorstellen, wie über die individuelle Variabilität bei gleichzeitiger Traditionsbildung sich diese Unterschiede herausbildeten. An diesen Beispielen wird deutlich, daß bestimmtes Verhalten bestimmte Strukturen und Struktureigenschaften voraussetzt (Einheit von Bau bzw. Struktur und Funktion).

Es wird in diesem Zusammenhang vor allem auf die Bedeutung des Sozialverbandes hingewiesen: 1. Familienverbände der Vögel, in denen Lehr-Lern-Beziehungen eine wichtige Rolle spielen, 2. Herden (z.B. Junggesellenherden bei Trappen), Brutkolonien und Trupps zur Nahrungssuche (Flamingos, Pelikane u.a.). Der Zusammenhalt der Individuen im Verband ist für Verhaltensänderungen über Traditionsbildung eine wichtige Voraussetzung. Wie jedoch der Schlafplatzwechsel bei Amseln zeigt (STEPHAN, im Druck), kann es auch ohne das Leben in einem engen Verband zu Traditionen kommen, unter der Voraussetzung, daß eine genügend hohe Siedlungsdichte vorhanden ist.

WICKLER (1967) u.a. betonen die Schrittmacherfunktion des Verhaltens in der Evolution. Verhaltensänderungen haben die

Abwandlung anderer Eigenschaften zur Folge. Nach WICKLER (1967) gehen die Verhaltensweisen deshalb der Evolution voraus, weil sie im Rahmen der Anpassung das variabelste Element sind. Dies wird besonders deutlich in der Gegenüberstellung zur Umbildung morphologischer und physiologischer Eigenschaften, wie die Ausbildung von Kropf und Magen sowie der unterschiedlichen Schnäbel in Beziehung zur Art des Nahrungserwerbs. Der eingeschlagene Weg der Gewinnung zunächst bevorzugter Nahrung (frei oder durch Umweltbedingungen erzwungen) wurde durch gerichtete Selektion geeigneter morphophysiologischer Eigenschaften (Organe, Verdauung) begünstigt. Die neuen Eigenschaften konnten sich schneller herausbilden und zur Spezialisierung führen (z.B. Schnäbel der Limikolen). Es veränderten sich nicht nur die Schnäbel. Zugleich wandelte sich der gesamte Organismus: Proportionen, Beine, Zehen, Halslänge u.a.

Wenn wir Erscheinungen wie die Verstädterung der Vögel, die Umwandlung von Zug- in Standvogelpopulationen, den Schlafplatzwechsel u.a. als mikroevolutive Prozesse betrachten können, weil die Voraussetzungen dafür die durch Mutationen und Rekombination zustandekommende individuelle Variabilität bietet und durch Selektion die für die betreffenden Bedingungen geeignetsten Varianten ausgelesen werden, so haben wir es in all diesen Fällen, die wir direkt beobachten können, mit Wandlungen zu tun, die innerhalb des bisherigen Artrahmens erfolgen bzw. diesen höchstens erweitern. Dennoch ist wohl gerade hier der Ansatz für die Entstehung neuer Arten zu suchen.

Erscheinungen des Polymorphismus, wie Eiweiß- und Chromosomenpolymorphismus oder die bei Vögeln häufigen Farbphasen sowie die evolutiven Wandlungen, die bei der Erweiterung des Areals erfolgen und die wir als klinale Abwandlungen oder Unterarten auffassen, sprengen den Artrahmen ebenfalls nicht. Auch isolierte Populationen werden nicht zwangsläufig zu neuen Arten.

Zur Artbildung, die bisher noch niemand beobachten konnte und

für die es deshalb nur Modellvorstellungen geben kann (vgl. MAYR 1968, 1974, SAWADSKIJI 1968, SENGLAUB 1979, SCHWARZ 1980), gehören offenbar tiefgreifendere Erscheinungen als die genannten. Sie sind, wie DUBININ (1976) u.a. hervorheben, mit dem Auftreten von einschneidenden Veränderungen in der Umwelt, d.h. veränderten Evolutionsbedingungen verbunden, auf die die Organismen mit genetisch abgewandelter Reaktionsnorm antworten müssen. Eine abgewandelte Reaktionsnorm gestattet es den Tieren auch, sich der Art bisher unzugängliche Lebensbereiche zu erschließen. SCHMALHAUSEN (1968) erinnert an so großräumige Veränderungen wie Gebirgsbildungen sowie mit Klimawechsel verbundene Floren- und Faunenänderungen. Die geringe oder hohe ökologische Plastizität der einzelnen Arten bietet unterschiedliche Selektionsbedingungen (MAYR 1968). Ein Wandel der ökologischen Plastizität einer Art hat demnach einen Wandel der Selektionsbedingungen und des Evolutionsprozesses selbst zur Folge.

Die Selektion wirkt auf bestimmende Eigenschaften. Das führt zugleich zur Entwicklung der mit ihnen korrelierten Eigenschaften und Merkmale. Diese können ein Niveau erreichen, auf dem sie unter bestimmten Bedingungen selektive Bedeutung erlangen (SCHWARZ 1980). Ferner muß vorausgesetzt werden, daß im gegebenen Artrahmen Umbrüche oder Umschwünge vorbereitet werden, wenn evolutive Wandlungen auf mehreren Gebieten so erfolgen, daß sie, sobald sie nicht mehr unabhängig von-einander in Erscheinung treten, sondern plötzlich im Komplex, eine neue Qualität höheren Grades hervorrufen. Es erfolgt der qualitative Sprung zu einer neuen Art. Die Isolation ist auf Grund ihrer neuen Qualität gegeben.

In Analogie zu den Vorgängen der Verstädterung, der Umwandlung von Zug- in Standvogelpopulationen u.a. kann man davon ausgehen, daß zunächst nur ein Teil der Individuen der betreffenden Population diese neue Qualität zu besitzen braucht. Die Individuen mit den neuen Eigenschaften veranlassen über Traditionsbildung die anderen, die diese Eigenschaften noch nicht besitzen und mit denen sie im Verband

vereint sind, unter neuen Bedingungen zu leben. Beide sind an der Fortpflanzung und damit an der Weitergabe der neuen Eigenschaft beteiligt. Hinzu kommt, daß die Jungen durch Lernprozesse (z. B. Prägung) an die neuen Existenzbedingungen bereits besser gewöhnt sind als die Alten. So kann es selbst unter solchen Bedingungen relativ schnell zur Isolation in verschiedenster Hinsicht und damit zu beschleunigter Abgrenzung des Neuen gegenüber dem Alten, daneben weiter Existierenden, kommen."

Vom Standpunkt des Evolutionsbiologen sind Arten biologisch selbständig und morphophysiologisch einmalig. Mit der Artbildung erreichen nahe verwandte Formen evolutive Selbständigkeit (SCHWARZ 1980). Nach ihrer Entstehung kann eine neue Art ihr Areal erweitern und eine Reihe von Landschaftstypen besiedeln. Ihre Herkunft bleibt erkennbar. So halten sich z.B. die vom Wald her die Waldtundra oder Waldsteppe besiedelnden Arten an deren bewaldete, die Arten subarktischer Herkunft an die unbewaldeten Regionen. Bei diesen Ausbreitungsprozessen entstehen noch keine neuen Arten. SCHWARZ (1980) unterscheidet zwischen Anpassungen der Art an neue Existenzbedingungen und Artbildung. Anpassungen an höhere Breiten im Artrahmen geschehen z.B. durch intensivere Atmung, was u.a. durch ein größeres Herz der Tiere im Vergleich zu den anderen deutlich wird. Bei der Artbildung treten solche Erscheinungen nicht auf, da hier durch genetische Veränderungen die Ökonomisierung des Stoffwechsels erreicht wird, also ein vollkommeneres Angepaßtsein an die spezifischen Umweltbedingungen. Bei sonst gleichen Bedingungen ist die Anpassung effektiver, die keine zusätzliche Energie erfordert. Artbildung bedeutet Erhöhung der Effektivität durch Adaptation. Das Ökonomieprinzip wird erkennbar, wenn wir darauf verweisen, daß alle insektenfressenden Wirbeltiere klein sind. Nahrungsgewinnung erfordert Zeit und Energie. Doch können Tiere, die von Ameisen und Termiten oder nicht ausschließlich von Insekten leben, größer sein. Die von Nektar und Pollen lebenden Arten sind noch kleiner, wie Nektarvögel

und Kolibris. Kolibris verteidigen ein Nahrungsrevier. Dieses Verhalten ist vom Nahrungsangebot abhängig. Energiegewinnung und Energieaufwand stehen in direktem Verhältnis. Die Reviere sind um so größer, je weniger Blüten geöffnet sind. Wenn die Nahrung knapp wird, müssen die Reviere energischer verteidigt werden (POLEY 1972). Das erfordert mehr Zeit und Energie für die Revierverteidigung. Der erforderliche Energieaufwand darf jedoch ein bestimmtes Maß nicht überschreiten, sonst wird die Territorialität sinnlos. Es zeigt sich, daß auch in ökologischer Hinsicht die synthetische Theorie der Evolution noch wesentlich ergänzt, bereichert werden muß.

Evolutive Wandlungen sind Anpassungsprozesse an konkrete Existenzbedingungen der Populationen. Das trifft für alle Eigenschaften zu, über die die betreffenden Arten verfügen. Ihre Existenz unter extremen geographischen und ökologischen Bedingungen, die Besonderheiten des Nahrungserwerbs, der Fortpflanzungsbiologie und des Sozialverhaltens lassen diese Zusammenhänge besonders sichtbar werden.

### Zusammenfassung

Der enge Zusammenhang zwischen Populationsdynamik und evolutiven Wandlungen der Arten wird anhand einiger Aspekte skizziert, die bisher zu wenig berücksichtigt wurden. Hierzu zählen der Einfluß des Verhaltens, der Sozialstrukturen, des Verhältnisses von Zufall und Notwendigkeit, des Verhältnisses von Energiegewinnung und Energieaufwand u.a. Deshalb kann die synthetische Theorie der Evolution nicht als abgeschlossen gelten.

### Literatur

- BELITZ, H.-J. (1974): Die Selektionstheorie. - In: HEBERER, G., Die Evolution der Organismen, Stuttgart, Bd. II/1, 364-394.
- DUBININ, N. P. (1966):(Evolution und Radiation)- Moskau (russ.).
- ECK, S. (1968): Intraspezifische Evolution bei Graumeisen (Aves, Paridae:Parus, Subgenus Poecile). - Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden 36, 135 u. 219.

- HINDE, R. A. (1975): (Animal Behaviour. A synthesis of ethology and comparative psychology) russ., Moskau.
- LEWONTIN, R. C. (1978): (The genetic basis of evolutionary change) russ., Moskau.
- LÜERS, H., SFERLING, K. & B. E. WOLF (1974): Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren.-In: HEBERER, G. (Hrsg.): Die Evolution der Organismen. Stuttgart. Bd. II/1, 190-363.
- MAYR, E. (1968): (Animal species and evolution) russ., Moskau.
- MAYR, E. (1974): (Populations, species and evolution) russ., Moskau.
- POLEY, D. (1972): Kampf- und Kontaktverhalten bei Kolibris.- Bonn. Zool. Beitr. 23, 197-218.
- SAWADSKIJI, K. M. (1968): (Art und Artbildung) russ., Leningrad.
- SCHMALHAUSEN, J. J. (1968): (Evolutionsfaktoren) russ., Moskau.
- SCHWARZ, S. S. (1980): (Ökologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution) russ., Moskau.
- SENGLAUB, K. (1979): Zur Theorie der Speziation. - Säugertierkd. Inf. H. 3, 3-16.
- STEPHAN, B. (1970): Die Erweiterung der Areale bei Vögeln durch aktive Ausbreitung.- Mitt. Zool. Mus. Berlin 46, 121-133.
- STEPHAN, B. (1973): Populationsdynamik und Vogelzug.- Mitt. Zool. Mus. Berlin 49, 175-183.
- STEPHAN, B. (1976): Die evolutive Bedeutung der Territorialität bei Vögeln.- Falke 23, 297-305.
- STEPHAN, B. (1977): Die Evolution der Sozialstrukturen, Berlin.
- STEPHAN, B. (1979): Evolutive Wandlungen der Zehenproportionen bei Vögeln.- Wiss. H. Päd. Hochsch. Köthen 6, 205-215 (Naumann-Festschrift).

- STEPHAN, B. (1980): Veränderungen der Fauna am Beispiel der Verstädterung von Vögeln.- Festschrift z. 200. Geburtstag v. J. F. Naumann. Berlin, 102-115.
- STEPHAN, B. (i. Dr.): Zurruhegehen und Schlafplatzwechsel einer Amselpopulation.
- TEMBROCK, G. (Hrsg.) (1978): Verhaltensbiologie. Jena.
- TEMBROCK, G. (1980): Grundriß der Verhaltenswissenschaften. 3. Aufl., Jena.
- TIMOFEEFF-RESSOVSKY, N. V., VORONCOV, N. N. & A. N. JABLOKOV (1975): Kurzer Abriß der Evolutionstheorie. Jena.
- WICKLER, W. (1967): Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik.- In: HEBERER, G.: Die Evolution der Organismen. Stuttgart. Bd. I, 420-508.

Dr. Burkhard Stephan  
Museum für Naturkunde  
der Humboldt-Universität  
DDR-1040 BERLIN  
Invalidenstr. 43

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte aus der Vogelwarte Hiddensee](#)

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [1981\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Stephan Burkhard

Artikel/Article: [Populationsdynamik und evolutive Wandlungen bei Vögeln  
20-30](#)