*Hans Peter Kollar*

# *Innerartliche Konflikte und Selektion: Beispiele*

Die Mauerbiene *Osmia adunca* (Abb. 1) ist eine von etwa 17 000 Bienenarten, die nicht wie unsere bekannte Honigbiene staatenbildend, sondern solitär lebt (Batra 1984). Die Weibchen legen ihre Nester in vorhandenen Hohlräumen in senkrechten Geländeanrissen wie Sand-, Lehm- und Lößwänden und in morschem Holz, in der Kulturlandschaft aber auch in Mauerwerk und Holzpfosten, an (Schmiedeknecht 1886, Malyshev 1937). Meist benutzen sie verlassene Nester anderer steilwandbewohnender Hymenopterenarten oder der eigenen Art. Die Bienen erweitern den Hohlraum und mauern darin Zellen aus, in die sie Pollen und Nektar der einzigen Futterpflanze, dem Gemeinen Natternkopf *Echium vulgare*, eintragen und ihr Ei daran legen. Die schlüpfende Larve lebt dann von diesem Futtervorrat. Die Zelle wird verschlossen, und zwar mit dem gleichen Mörtel, aus dem die Zellwände bestehen: Sand, den die Biene in den Mundwerkzeugen einträgt und mit Speichel vermischt. Ist der verfügbare Hohlraum mit Zellen angefüllt, das sind meist 1 bis 7, im Mittel 4 Zellen (Kollar 1986, Westrich 1988), verschließen die Mauerbienen auch den Nesteingang mit einem Deckel und gleichen ihn so der Umgebung an, daß er in der Steilwand praktisch nicht mehr sichtbar ist (Kollar 1986).

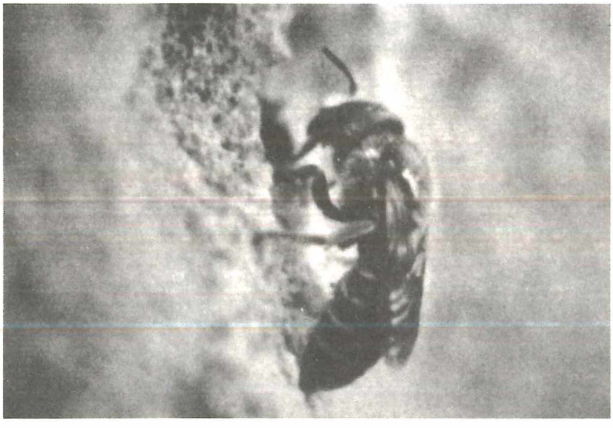

**Abb 1:** Eine Mauerbiene *Osmia adunca* sitzt vor dem Nesteingang in einer Steilwand aus Löß (Aufnahme H. P. Kollar).

Die Weibchen erscheinen (kurz nach den Männchen) etwa Mitte Juni und fliegen bis Ende August. Bereits in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen kann man in größeren Steilwänden die rege Bautätigkeit zumeist gleich mehrerer Mauerbienenweibchen beobachten. Zwischen den Flügen zur Baumaterial- und Futterbeschaffung sitzen die Bienen oft minutenlang im Nesteingang. Sie füllen die Öffnung fast völlig aus, drehen den Kopf in Richtung vorüberfliegender Insekten und öffnen und schließen die Mandibeln. Dieses Verhalten läßt den Beobachter bald an Verteidigung des Nestes denken. Und so ist es: Osmia-adunca-Weibchen verteidigen ihre Nester gegen Artgenossinnen. Auf der Suche nach geeigneten Nisthöhlen treffen frisch geschlüpfte oder aber solche, die bereits ein Nest fertiggestellt und verschlossen haben, auch auf gerade in Arbeit befindliche Nester und versuchen, diese zu übernehmen.

Häufig kommt es zum Kampf zwischen Nestbesitzerin und Eindringling. Die meisten Kämpfe sind sehr kurz und tragen eher den Charakter einer kurzen informativen Begegnung. Seltener kommt es jedoch auch zu sehr langen, sehr erbittert ausgetragenen Auseinandersetzungen. Besonders wenn eine zu ihrem Nest zurückkehrende Biene eine andere im Nest vorfindet, entspinnen sich minutenlange Kämpfe unmittelbar am Nesteingang, aber auch im Luftraum davor. In rund 80% der Fälle echter Kämpfe blieb die Nestbesitzerin siegreich (Kollar 1986). Kämpfe, aus denen die Angreiferin als Sieger hervorging, dauerten signifikant länger als Kämpfe, bei denen sich die Nestbesitzerin durchsetzte.

Wozu diese Kämpfe? Oder, anders gefragt, welchen evolutiven Anpassungswert haben diese innerartlichen Konflikte?

Lößwände und andere Geländeanrisse, Abbruchkanten u. dgl. sind meist von Hymenopterenbauten förmlich durchlöchert (vgl. Kollar 1988), und es scheint dem menschlichen Betrachter nahezu unmöglich, nicht innerhalb kürzester Zeit eine geeignete leerstehende Nisthöhlung für Bienen zu finden. Tatsächlich ist stets ein Angebot an verlassenen Hymenopterenbauten vorhanden, das von den Bienen auch häufig inspiziert und nach Tagen dann doch bezogen wird. Dennoch suchen Osmia-adunca-Weibchen oft tagelang die Steilwand ab, bis sie in ein bereits begonnenes Nest einer Artgenossin schlüpfen und den Kampf mit der Nestbesitzerin aufnehmen. Wäre dieses Verhalten nicht adaptiv, gäbe es keine Kämpfe: Selektion hätte einen geringeren Fortpflanzungserfolg aggressiver Weibchen bewirkt und für ihr Verschwinden aus den Populationen gesorgt.

Nestraub bedeutet für die Angreiferin Zeit- und Energieersparnis. Sie erspart sich zumindest das Säubern und Herrichten des Nestes, meist aber auch das Ausmauern einer eigenen Zelle und deren Verproviantierung. Tatsächlich brauchten in der untersuchten Aggregation Nesträuberinnen zur Fertigstellung des geraubten Nestes bedeutend weniger Zeit als Nestbesitzerinnen. Nestraub bringt also sehr wohl einen Vorteil, vor allem, wenn man zuvor schon ein eigenes Nest fertiggestellt hat. Denn in diesem Fall kann das entsprechende Individuum nur noch gewinnen: Es hat seinen »regulären« Beitrag zur Verbreitung seiner Gene in der Population während der folgenden Generationen ja bereits geleistet und kann seinen Fortpflanzungserfolg durch eskalierende Konflikte mit Artgenossinnen nicht mehr wesentlich senken, wohl aber auf recht billige Art erhöhen. Der Nutzen in dieser Kosten-Nutzen-Rechnung ist hier wie stets in solchen Betrachtungen der Fortpflanzungserfolg des Individuums (vgl. Darstellungen z. B. bei Dawkins 1987, 1989).

Die Selektion sollte also im Lauf der Evolution jene Individuen begünstigt haben (d. h. die Verbreitung ihrer Gene im Gesamtgenom der Population gefördert haben), die etwa nach der folgenden Strategie verfahren: Stelle zunächst (nach dem Schlüpfen) möglichst rasch ein eigenes Nest fertig und verteidige es mit vollem Einsatz gegen Artgenossinnen, dann schmeiß, wenn die Gelegenheit günstig ist, eine Artgenossin aus ihrem Nest und übernehme dieses (oder schmeiß sofort eine Artgenossin aus ihrem Nest, wenn du keine eigene leerstehende Wohnung findest). Die Sache ist jedoch komplizierter: Neben Nestraub kommt nämlich auch das Wiedereröffnen bereits verschlossener und von ihren Besitzerinnen verlassener Nester vor. Die Osmia-adunca-Weibchen spüren diese gewöhnlich ausgezeichnet getarnten und für das menschliche Auge so gut wie unsichtbaren Nestverschlüsse offensichtlich olfaktorisch auf, öffnen den Nestdeckel, beseitigen das Ei in wahrscheinlich nur einer Zelle, legen ihr eigenes Ei darin ab und verschließen das Nest wieder. Dies erscheint als eine noch billigere Methode, den eigenen Fortpflanzungserfolg aufzufetten. Allerdings mit geringerem Effekt, denn es wird ja nur eine Zelle geöffnet, und zudem mit geringerer Wahrscheinlichkeit: denn Nester, die bereits zum zweiten Mal verschlossen worden sind, werden in der Folge mit größerer Wahrscheinlichkeit wiederentdeckt und nochmals geöffnet (Kollar 1986).

Hier taucht die Frage auf, ob es sich nicht lohnen könne (im Hinblick auf Fortpflanzungserfolg natürlich), sich auf das Rauben und Wiedereröffnen

von Nestern zu spezialisieren. Das wäre selbstverständlich nur für einen Teil der Population möglich, denn wenn alle diese aggressive »Falkenstrategie« spielten, blieben keine »Tauben«, die also friedlich und regulär nisten, übrig, und die Population würde sehr rasch mangels Fortpflanzungserfolg der Selektion zum Opfer fallen (Maynard Smith 1974).

Solche obligate Nesträuberinnen sind jedoch bei keiner der Bienenarten, bei denen Nestraub vorkommt, nachgewiesen (Batra 1978, Eickwort 1975).

Allerdings bestehen dennoch große Unterschiede im Fortpflanzungserfolg der Individuen der untersuchten Aggregation von Osmia adunca. In drei aufeinanderfolgenden Jahren stellten 61, 77 und 100% der Weibchen eines oder mehrere Nester ungestört fertig und sorgten für die Hälfte bis drei Viertel aller Nestverschlüsse (einschließlich Nestraub und -wiedereröffnung). Auf den Rest der Weibchen entfielen zwar immer noch 1,3 bis 2 Nestverschlüsse/Individuum, sie kamen jedoch alle nicht zur Fertigstellung eines kompletten Nestes. In Summe entfielen in den drei Jahren 1,2, 1,5 und 1,8 Nestverschlüsse auf jedes Weibchen, also deutlich über 1. Der Fortpflanzungserfolg scheint somit gesichert, die Strategie ist erfolgreich.

Keine andere Strategie, weder obligate Nesträuberei noch Beschränkung auf einmaliges Nisten und dann Nichtstun bis zum Tod im Herbst, könnte erfolgreicher sein und diese Strategie verdrängen. Das aber ist genau die Definition einer »evolutionsstabilen Strategie« (EES; Maynard Smith 1974).

Der Begriff »Strategie«, der sich mittlerweile auch in der deutschsprachigen Literatur eingebürgert hat, kann vielleicht mit dem von Tinbergen (1953) verwendeten Begriff der »Instinkttätigkeit« gleichgesetzt werden. Die Instinkttätigkeit ist der dem Instinktverhalten übergeordnete Begriff und bezeichnet die Gesamtheit aller Instinktverhaltensweisen oder Instinkthandlungen, die zu einem Funktionskreis gehören (z. B. Fortpflanzung). Sie führt also zu einem Ziel, in diesem Fall der Sicherstellung des Fortpflanzungserfolges, und schließt eine Reihe von Verhaltensweisen ein, die einzeln auch im Dienste anderer Funktionskreise stehen können (z. B. fliegen). Der Begriff »Strategie« betont nun die Variabilität der stammesgeschichtlich entstandenen Methoden, zum selben Ziel zu kommen, und die Anpassung dieser Wege an verschiedene Umweltbedingungen, seien diese durch abiotische Faktoren, unterschiedliche Selektionsdrucke während der Ontogenese oder unterschiedliche Populationsdichten bedingt.

Eines der ersten beschriebenen Beispiele für Strategien oder variable In-

stinkttätigkeiten war die Grabwespe *Sphex ichneumoneus*. Auch hier gibt es Weibchen, die ihr Nest selbst graben und versorgen (»diggers«), und andere, die in fremde Nester eindringen (»enterers«). Die beiden Rollen sind, wie bei Osmia adunca, nicht bestimmten Individuen fix zugeteilt, sondern jedes Individuum durchläuft in seinem Leben eine Reihe von Wahlmöglichkeiten zwischen den beiden Strategien. Kämpfe zwischen den Weibchen kommen auch hier vor, und wieder sind sie sehr ausdauernd und können bis zur Fertigstellung des Nestes dauern. Erst dann entscheidet sich jedoch, welche der beiden Konkurrentinnen ihr Ei im Nest ablegt, denn oft arbeiten beide Grabwespen am selben Nest weiter und bekämpfen einander, wann immer sie zusammentreffen (Brockmann et al. 1979). Die Schere zwischen Kosten und Nutzen klafft hier demnach weit auseinander. Dennoch konnten Brockmann et al. (1979) und Dawkins & Brockmann (1980) zeigen, daß sich diese Strategie für beide in Summe lohnt, zumal die Wespe, die weniger in das Nest investiert hat, meist auch eher den Kampf aufgibt als die andere. Sind Kosten und Nutzen wie in diesem Fall bekannt, läßt sich der Ausgang von evolutiven Wettbewerben vorausberechnen und die beste Strategie herausfinden. Innerartliche Konflikte dienen häufig als Weichenstellungen für die Realisierung variabler Instinkttätigkeiten.

Der einfachste Fall eines Konfliktmodells ist Maynard Smiths (1974) Falken-Tauben-Modell, das bei den Ausführungen über Osmia adunca bereits angedeutet worden ist. Es wird in diesem Modell angenommen, daß nur zwei mögliche Strategien in einer hypothetischen Population vorkommen: »Falken« und »Tauben«: Falken kämpfen immer und mit vollem Einsatz, Tauben (entgegen ihrer wahren Natur) ziehen sich bei Angriff stets zurück. Den einzelnen Strategien können nun Punkte zugeordnet werden, um eine »Währung« einzuführen und den Ausgang des Spiels zu quantifizieren. Für bestimmte Populationen mit verschiedener Ausgangszusammensetzung, Mutationsrate, Gendrift usw. können nun verschiedene Evolutionslinien nachgespielt werden, und es kann u. a. gezeigt werden, daß sich Populationen unter bestimmten Bedingungen auf eine um einen Gleichgewichtspunkt oszillierende Mischung aus Falken und Tauben hinentwickeln.

Eine Ausweitung dieser Modelle ist das im Amerikanischen als »Prisoner's Dilemma« bekannte Spiel, das in etwa mit unserem »Knobeln« vergleichbar ist. Hier stehen zwei Strategien zur Auswahl: »Kooperieren« und »Schädigen«. Jeder Strategie ist eine bestimmte Punktezahl zugeordnet, und

zwar so, daß jeder Spieler beim »Schädigen« des anderen am meisten gewinnt, beim »Geschädigtwerden« ebensoviel verliert und beim »Kooperieren« etwas weniger gewinnt als beim »Schädigen«. Wie beim Knobeln weiß keiner der Spieler, was der andere als nächstes spielen wird. Die Karten werden zugleich auf den Tisch gelegt. Die entscheidende Änderung zum Falken-Tauben-Modell ist jedoch, daß beide Spieler Langzeitstrategien entwickeln können, die auch auf dem bisherigen Verlauf der Auseinandersetzung beruhen. Spielen etwa beide vorwiegend auf Schädigen, werden sich Verluste und Gewinne mehr oder minder ausgleichen. Den größten Gewinn können beide machen, wenn sie sich auf lange Sicht für das Kooperieren entscheiden: Beide gewinnen zwar nicht so viel wie einer bei dauernder Schädigung des anderen, aber mehr als bei wechselseitigem Schädigen. Da jedoch beide nicht wissen, was der andere vorhat und daher dauerndes Mißtrauen und Vorsicht sowie Versuchung zum Schädigen entsteht, ist eine solche Einigung sehr unwahrscheinlich. Computersimulationen haben nun gezeigt, daß unter solchen Voraussetzungen eine Tit-for-Tat-Strategie auf lange Sicht die erfolgreichste ist, eine Strategie also, bei der jeweils komplementär auf die gerade vorangegangene Entscheidung reagiert wird (nach Dawkins 1989; vgl. aber Farell 1989).

| | | WAS DU TUST | |
|---|---|---|---|
| | | kooperieren | schädigen |
| WAS ICH TUE | kooperieren | Recht gut<br>BELOHNUNG<br>für Zusammenarbeit<br>3 Punkte | Sehr schlecht<br>UNDANK ALS LOHN<br>0 Punkte |
| | schädigen | Sehr gut<br>VERSUCHUNG<br>zu schädigen<br>5 Punkte | Recht schlecht<br>STRAFE<br>für gegenseitige Schädigung<br>1 Punkt |

Axelrods Computerbewerb: Was für mich herausschaut. Nach *Dawkins* 1989.

Konzepte der Kosten-Nutzen-Rechnung enthalten zwar viele vereinfachende Voraussetzungen, helfen jedoch, Selektion als Triebkraft der Evolution nüchtern und basalen Naturgesetzlichkeiten gehorchend zu sehen und Vorstellungen verwaschener überindividueller Steuerungsmechanismen der Evolution zu überwinden.

Die Beispiele, an denen Voraussagen etwa der Spieltheorie in der Natur nachgeprüft und bestätigt wurden, sind zwar spärlich, aber vorhanden. So entsprachen beim nordamerikanischen Weißkopfseeadler *Haliaeetus leucocephalus* die Anteile der beiden Instinkttätigkeiten Futterstehlen und Selberjagen den aus Kosten-Nutzen-Rechnungen ermittelten Werten (Hansen 1986).

Bisher war von innerartlichen Konflikten die Rede, die in unmittelbarer körperlicher Auseinandersetzung ausgetragen werden. Unter bestimmten Bedingungen kann Selektion jedoch Formen der Konfliktaustragung fördern, die auf dem möglichst anhaltenden und intensiven Zur-Schau-Tragen von Signalen beruhen (»Zermürbungstaktik«, »war of attrition«, Maynard Smith 1974). Dies wird vor allem dort der Fall sein, wo von vornherein eine Asymmetrie unter den Kontrahenten besteht, etwa in Körpergröße, Färbung oder anderen körperlichen Merkmalen. Diese Asymmetrie kann signalisiert werden, und Beschädigungs- oder Abnützungskämpfe werden vermieden. Aber auch der auf dem Spiel stehende Einsatz, das, was es zu erringen oder verlieren gilt, kann ungleich verteilt sein und eine Asymmetrie herstellen, der man besser durch gefahrloses Imponieren bzw. geordneten Rückzug Rechnung trägt. Schließlich kann die Asymmetrie auch mehr oder weniger zufällig entstehen: z. B. einfach dadurch, wer zuerst da ist.

Beim Waldbrettspiel *Pararge aegeria,* einem Schmetterling, verteidigen die Männchen Sonnenflecken auf dem Waldboden, wo sie Weibchen anlokken. Bei Auseinandersetzungen zwischen Besitzern von Sonnenflecken und Nichtbesitzern gewinnen stets die Besitzer (Davies 1978). Der Rest der Männchen patroulliert die Baumkronen ab oder wartet einfach auf einen freien Platz an der Sonne. Das Abfliegen der Baumkronen oder Verweilen im Schatten ist energetisch aufwendiger als das Balzen an der Sonne, abgesehen vom verminderten Fortpflanzungserfolg. Wo liegt also der Anpassungswert dieses Verhaltens? Er liegt einerseits darin, daß 90% der Nicht-Sonnenfleckbesitzer zu einem späteren Zeitpunkt selbst Sonnenfleckinhaber werden (die Sonne wandert ja), und andererseits darin, daß auf diese Art eine nahezu optimale freie Verteilung der Männchen im Raum gewährleistet wird, die das

Auffinden und rasche Nutzen neu entstehender Sonnenflecken sicherstellt (»ideale freie Verteilung«).

Wozu aber überhaupt Kämpfe? Korona (1989) weist darauf hin, daß die kurzen Auseinandersetzungen zwischen Sonnenfleckinhabern und Nichtinhabern kaum als Kämpfe bezeichnet werden können. Sie dienen eher als Mittel zur Informationsübertragung und dazu, die Schmetterlinge im Raum zu verteilen. Dafür spricht auch, daß in größeren Sonnenflecken sehr wohl mehr als ein Männchen anzutreffen ist (Davies 1978). Darüber hinaus änderte sich das Verhalten in Abhängigkeit von Witterungsbedingungen: Bei kaltem Wetter traten tatsächlich längere Kämpfe auf, wohl aus Gründen des Energiehaushaltes der Schmetterlinge. Unter verschiedenen äußeren Bedingungen, die den Energiehaushalt beeinflussen, aber auch unter den Bedingungen unterschiedlicher Populationsdichten, die über Nahrungs- und Raumkonkurrenz ebenfalls die Energiebilanz verschieben, können unterschiedliche evolutionsstabile Strategien zur Ausprägung kommen. Das ist die Variabilität in den Instinkttätigkeiten (Tinbergen 1953). Die Entscheidung, ob etwa ein Territoriumsinhaber Eindringlinge duldet oder nicht, oder ob er sogar selbst das Gebiet verläßt, obwohl er z. B. der Stärkere ist (paradoxe Strategie), wird durch das Zusammenspiel mehrerer endogener und exogener Faktoren bestimmt, wie Kampfkraft, Populationsdichte, räumlich-zeitliche Verfügbarkeit von Ressourcen usw. sowie unterschiedliche abiotische Umweltverhältnisse wie Wetter und Jahreszeit.

Im Falle des Schmetterlings Pararge aegeria dienten kurze Auseinandersetzungen zur Informationsübertragung. Innerartliches Konfliktverhalten als Signal, also Anzeigeverhalten (»advertising«) ist bei Insekten weit verbreitet (West-Eberhard 1974). Eines der geläufigsten Beispiele dafür, daß zwei potentielle Kontrahenten einander ihre Kampfstärke signalisieren und dadurch entscheiden, ob gekämpft wird oder nicht, ist der Rothirsch *Cervus elaphus*.

Bevor Rothirsche kämpfen, sind in ihrem Imponierverhalten zwei Schritte eingeschalten, die es ihnen erlauben, sich rechtzeitig zurückzuziehen: das Röhren und der Parallelmarsch (Clutton-Brock et al. 1982). Nur in einem kleinen Prozentsatz aller Herausforderungen kommt es tatsächlich zum Kampf, und nur Haremsbesitzer im besten Alter (7–10 Jahre) kämpfen längere Zeit und intensiv. Kämpfe sind teuer: Es besteht hohe Verletzungsgefahr, und beide kämpfenden Hirsche können infolge Verletzung, Erschöpfung oder zu langer Kampfdauer Hirschkühe aus ihrem Harem verlieren. Der Selektionsdruck auf

verläßliches Abschätzen der gegnerischen Kampfstärke muß daher groß sein. Allgemein wird angenommen, daß die Kampfkraft über die relative Größe des Geweihs angezeigt wird. Wie Clutton-Brock et al. jedoch herausfanden, korreliert die Geweihgröße weder mit dem Kampferfolg noch mit dem Fortpflanzungserfolg. Sehr wohl stehen diese Parameter aber mit dem Körpergewicht der Hirsche in Beziehung. Dieses wieder verändert sich im Verlauf der Brunftzeit, im Gegensatz zur Geweihgröße natürlich. Die augenblickliche körperliche Kondition ist also ein verläßlicheres Kriterium zum Abschätzen der Kampfkraft als die Geweihgröße, wenn diese auch sicher in einem bestimmten Rahmen mit jener korreliert. Sie ist aber eben nur ein grobes Signal, während die entscheidenden feinen Signale anders vermittelt werden. Offensichtlich ist es das Vorspiel zum Kampf, dem diese Funktion zukommt. Experimente zeigten, daß die Entscheidung, ob der Kampf aufzunehmen ist oder nicht, durch das Anbieten verschiedener Intensitäten des Röhrens beeinflußt werden konnte (Clutton-Brock & Albon 1979). Geht der Röhrwettbewerb unentschieden aus (im wahrsten Sinne des Wortes), dient der Parallelmarsch als zweite Stufe. Während die Tiere langsam in knappem Abstand aneinander vorüberparadieren, schätzen sie vermutlich optisch anhand der körperlichen Verfassung, vielleicht auch olfaktorisch, die Kampfstärke des Kontrahenten ab.

Das Beispiel des Rothirsches zeigt, wie verschiedene Wissensbereiche und ihre Methoden integriert werden, um Aussagen über stammesgeschichtliche Entstehung, Funktion und Stellung von Verhaltensweisen im Verhaltensrepertoire der Art und ihren evolutiven Anpassungswert treffen zu können. Gerade Fragen, die mit dem Hausverstand so einfach beantwortbar scheinen wie die Frage nach dem Anpassungswert der Austragung innerartlicher Konflikte, sind oft nur unter Einbeziehung einfacher Kosten-Nutzen-Überlegungen und ihrer Verknüpfung mit Ergebnissen aus der Verhaltensforschung zu beantworten. Diese aber, die ethologische Feldarbeit unter Berücksichtigung ökologischer Rahmenbedingungen, Öko-Ethologie also, steht immer an der Wurzel der evolutiven Betrachtungen. Die Forderung nach dieser gewissenhaften Langzeitbeobachtung im Freiland ist oft erhoben worden (z. B. Tinbergen 1958). Sie ist Grundlage für weitere Überlegungen. Evolutives Denken verbindet heute zunehmend klassische Verhaltensforschung, Öko-Ethologie, Populationsbiologie, Physiologie, Physik, Biochemie, Genetik und Mikrobiologie sowie Mathematik und weitere Wissensgebiete miteinander.

Die Wissenschaft von der Natur ist sehr integrativ geworden.

Batra, S. W. T. (1978): Aggression, territoriality, mating and nest aggregation of some solitary bees (Hymenoptera: Halictidae, Megachilidae, Colletidae, Anthophoridae). Journal Kansas Entomol. Soc. 51: 547–559.

Batra, S. W. T. (1984): Solitary Bees. Scientific American 250: 86–93.

Brockmann, H. J., Grafen, A., und Dawkins, R. (1979): Evolutionary Stable Nesting Strategy in a Digger Wasp. J. Theor. Biol. 77: 473–496.

Clutton-Brock, T. H., und Albon, S. D. (1979): The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. Behaviour 69: 145–170.

Clutton-Brock, T. H., Guiness, F. E., und Albon, S. D. (1982): Red Deer. Behavior and Ecology of Two Sexes. Edinburgh University Press, 378 pp.

Davies, N. B. (1978): Territorial defense in the speckled wood butterfly (Pararge aegeria): the resident always wins. Anim. Behav. 26: 138–147.

Dawkins, R. (1987): Der blinde Uhrmacher. Ein neues Plädoyer für den Darwinismus. Deutsche Ausgabe Kindler, München, 384 pp.

Dawkins, R. (1989): The Selfish Gene. New Edition. Oxford University Press, Oxford New York, 352 pp.

Dawkins, R., und Brockmann, H. J. (1980): Do Digger Wasps Commit the Concord Fallacy? Anim. Behav. 28: 892–896.

Eickwort, G. C. (1975): Gregarious nesting of the mason bee Hoplitis anthocopoides and the evolution of parasitism and sociality in Megachilid bees. Evolution 29: 142–150.

Farell, J. (1989): Evolutionary Stability in the Repeated Prisoner's Dilemma. Theoretical Pop. Biol. 36: 161–166.

Hansen, A. J. (1986): Fighting behavior in bald eagles: a test of game theory. Ecology 67 (3): 787–797.

Kollar, H. P. (1986): Freilanduntersuchungen zu Biologie, Ethologie und Bionomie von Osmia adunca Latr. (Hymenoptera: Megachilidae) im östlichen Niederösterreich. Diss. Universität Wien 1986, 111 pp.

Kollar, H. P. (1988): Steilwände – Zentren faunistischer Artenvielfalt. ÖKO. L 10 (3): 20–26.

Korona, R. (1989): Evolutionary stable strategies in competition for resource intake rate maximization I. The model. Behav. Ecol. Sociobiol. 25: 193–199.

Malyshev, S. I. (1937): Lebensgeschichte der Osmien (Osmia Latr.) (Hymenoptera: Apoidea). Zool. Jahrb. Syst. 69: 107–176.

Maynard Smith, J. (1974): The theory of games and the evolution of animal conflict. J. Theoretical Biol. 47: 209–221.

Schmiedeknecht, H. L. O. (1886): Apidae Europaeae Vol. II. Genus Osmia Pz. Berlin: R. Friedländer & Söhne.

Tinbergen, N. (1953): The Study of Instinct. Oxford University Press, London, 256 pp.

Tinbergen, N. (1958): Curious Naturalists. Country Life Ltd., London. Dt. Ausg.: Tierbeobachtungen zwischen Arktis und Afrika. Forscherfreuden in freier Natur. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg 1967, 200 pp.

West-Eberhard, M. J. (1984): Sexual Selection, Competitive Communication and Species-specific Signals in Insects. P. 283–323. In: Insect Communication, T. Lewis, ed., Academic Press, New York.

Westrich, P. (1989): Die Wildbienen Baden-Württembergs. 2 Bde. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 972 pp.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Matreier Gespräche - Schriftenreihe der Forschungsgemeinschaft Wilheminenberg

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: 1992

Autor(en)/Author(s): Kollar Hans Peter

Artikel/Article: Innerartliche Konflikte und Selektion: Beispiele 112-121