

## WIE KANN KANNIBALISMUS EINE EVOLUTIONÄR STABILE STRATEGIE SEIN? EIN MODELL

Thomas Stephan und Christian Wissel

### ABSTRACT

A model for the evolution of cannibalism is discussed. It is analysed by the method of Evolutionarily Stable Strategies (ESS). The energetic gain of the cannibals by obtaining additional food is taken into account. Multiplied with an efficiency factor, this gain is used for producing eggs. We consider as well territorial animals eating only the own children as non-territorial animals eating also other juveniles. Our model indicates that cannibalism can only evolve if the energy growth of juveniles is greater than their mortality without cannibalism. Other results are: Cannibalism is likely to be an ESS if

- (1) the efficiency factor for producing additional eggs is high,
- (2) the difference between energy growth and mortality without cannibalism is high,
- (3) many juvenile stages are cannibalized,
- (4) and territoriality is low.

keywords: *cannibalism, energy, ESS*

### 1. EINLEITUNG

Als Kannibalismus bezeichnet man das Töten und Fressen von Tieren der gleichen Art und Population, ein Verhalten, das man an vielen Stellen im Tierreich beobachten kann. Solche Beobachtungen werden oft unter abnormen experimentellen Bedingungen, wie z.B. Futterknappheit oder extrem hohe Populationsdichte, gemacht; jedoch tritt Kannibalismus auch unter natürlichen Bedingungen auf (FOX 1975, POLIS 1981). Dieser Beitrag bezieht sich stets auf diesen natürlichen Kannibalismus. Es soll geklärt werden, ob die Evolution des Kannibalismus im Rahmen des Konzeptes von Evolutionär Stablen Strategien (ESS) verstanden werden kann.

### 2. EVOLUTIONÄR STABILE STRATEGIEN (ESS)

Das ESS-Konzept basiert auf dem Mechanismus individueller Selektion. Es erfordert ferner eine konstante bzw. sich hinreichend langsam verändernde Umwelt. Man betrachtet hierbei eine Population im Gleichgewicht, d.h. mit der Reproduktionsrate  $R = 1$ . Ihre Reproduktionsstrategie wird als evolutionär stabil bezeichnet, wenn in geringer Zahl vorhandene Abweichler mit anderer Strategie stets eine kleinere Reproduktionsrate aufweisen. Solch eine Gruppe von Abweichlern kann z.B. durch Mutation, Immigration oder genetische Variabilität auftreten (MAYNARD SMITH und PRICE 1973, REED und STENSETH 1984, STENSETH 1985, WISSEL 1989).

Im folgenden sei  $c$  ein evolutionärer Parameter, beispielsweise der Grad des Kannibalismus,  $N$  die Individuenzahl und  $R$  die Reproduktionsrate.  $R$  wird als Funktion von  $c$  und  $N$  aufgefaßt. Hierbei sind sowohl Abweichler (Markierung der entsprechenden Größen durch einen Strich (')) als auch der Hauptteil der Population (Markierung durch einen Stern (\*)) zu berücksichtigen.

Folgt der Hauptteil einer ESS, so gilt aufgrund des bisher Gesagten:

$$R^*(c^*, N^*) = 1 \quad (1)$$

$$R'(c', c^*, N^*) < 1 \quad \text{falls } c' \neq c^* \quad (2)$$

In (1) fehlen die Argumente  $c'$  und  $N'$ , da in geringer Zahl vorhandene Abweichler die Reproduktionsrate des Hauptteils nicht beeinflussen können. Umgekehrt kann aber die Strategie des zahlenmäßig weit überlegenen Hauptteils von entscheidender Bedeutung für die Reproduktionsrate der Abweichler sein. Ferner wird  $R'$  von der Individuenzahl  $N^*$  des Hauptteils, welche dichteabhängige Regulation bewirkt, mitbestimmt. Vernachlässigbar ist in (2) lediglich die Individuenzahl  $N'$  der Abweichler, die zu gering ist, als daß sie dichteabhängige Effekte hervorbringen könnte.

Die Ungleichung (2) läßt sich, indem man lediglich ein lokales Maximum der Reproduktionsrate an der Stelle  $c^*$  fordert, durch folgende Bedingungen ersetzen:

$$(dR'/dc')_{c' = c^*} = 0 \quad (3)$$

$$(d^2R'/dc'^2)_{c' = c^*} < 0 \quad (4)$$

(3) und (4) sind mathematisch leichter handhabbar als (2). Insbesondere (3) spielt für die in weiten Teilen analytischen Modellrechnungen eine große Rolle.

### 3. BIOLOGISCHE VORAUSSETZUNGEN DES MODELLS

Kannibalismus wird in diesem Modell als Energietransfer aufgefaßt. Adulte Kannibalen fressen Jungtiere, entnehmen dem juvenilen Teil der Population also Energie. Diese Energie wird benutzt, um mehr Eier zu produzieren. Ein derartiger Sachverhalt liegt vor, wenn juvenile Opfer andere Ressourcen verbrauchen als adulte Tiere. POLIS (1981) zitiert eine Reihe solcher Fälle. Das Modell ist rein deterministisch. Über Zufallseinflüsse im Rahmen ökologischer Vorgänge kann, so wird angenommen, auf einer evolutionären Zeitskala hinweggemittelt werden. Desweiteren wird die Genetik in einfachster Weise behandelt. ESS-Betrachtungen mit (1) und (2) gehen immer von einer ausreichenden genetischen Variabilität aus, die das Vorkommen von Kannibalismus verschiedener Stärke ermöglicht.

### 4. DAS MODELL

#### a) Allgemeines

Es werden folgende Bezeichnungen eingeführt:  $\hat{a}$  sei das Alter der Tiere,  $a$  das maximale Alter juveniler Tiere (und somit das Mindestalter adulter Tiere). Ferner wird angenommen, daß juvenile Tiere bis zum Alter  $g \cdot a$  ( $0 < g < 1$ ) mit der Wahrscheinlichkeit  $c$  pro Zeit dem Kannibalismus zum Opfer fallen. Die als konstant angesehene Wahrscheinlichkeit pro Zeit, daß ein juveniles Tier aus anderen Gründen stirbt, wird mit  $k$  bezeichnet.

Diese einfachen Annahmen führen auf ein exponentielles Gesetz für die Überlebenswahrscheinlichkeit  $f(\hat{a})$  der juvenilen Tiere:

$$\begin{aligned} f(\hat{a}) &= \exp(-(k+c)\hat{a}) & \text{für } 0 < \hat{a} < g \cdot a \\ f(\hat{a}) &= \exp(-(k\hat{a} + cga)) & \text{für } g a < \hat{a} < a \end{aligned} \quad (5)$$

Die Energie  $e_1$  eines juvenilen Tieres worunter sein Nährwert für einen Kannibalen verstanden werden soll, wird als exponentiell ansteigend mit dem Alter modelliert:

$$e_1(\hat{a}) = \delta \cdot \exp(\alpha \hat{a}) \quad (6)$$

$\delta$  ist hierbei die Startenergie, d.h. die Energie eines lebensfähigen Eies.  $\alpha$  wird im folgenden als exponentieller Wachstumsfaktor bezeichnet.

Die Modellannahmen (5) und (6) sind natürlich sehr einschränkend. Natürliche Verhältnisse werden oft davon abweichen. Hier muß aber daran erinnert werden, daß Modelle immer idealisieren und abstrahieren müssen. Wir konzentrieren uns hier auf die Frage, welche qualita-

tiven Bedingungen erfüllt sein müssen, damit Kannibalismus eine ESS sein kann. Wie üblich, berücksichtigen wir im Modell nur Schlüsselfaktoren, die für diese Frage entscheidend sind, auf mathematisch einfachste Weise. Dies ist hier bei (5) und (6) mit der Überlebensrate und dem individuellen Wachstum geschehen. Wir erwarten, daß die generellen, qualitativen Aussagen des Modells erhalten bleiben, wenn (5) und (6) durch kompliziertere Ausdrücke zu ersetzen sind. Zumindest sollte dies der Fall sein, wenn die realen Verhältnisse von (5) und (6) nicht allzu weit entfernt sind.

Der Energieverlust  $E_1$  eines mittleren Tieres an den Kannibalismus ergibt sich nun zu:

$$E_1 = \int_0^{g_a} c \exp(-(k+c)\hat{a}) \delta \exp(\alpha\hat{a}) d\hat{a} \quad (7)$$

Dies erklärt sich wie folgt:  $\delta \exp(\alpha\hat{a})$  ist die Energie eines Individuums im Alter  $\hat{a}$ , Multiplikation mit der Wahrscheinlichkeit, dieses Alter zu erreichen,  $\exp(-(k+c)\hat{a})$ , ergibt die mittlere Energie eines Tieres im Alter  $\hat{a}$ . Multipliziert man dies wiederum mit der Wahrscheinlichkeit  $c \cdot d\hat{a}$ , von einem Kannibalen innerhalb eines Zeitintervalls  $d\hat{a}$  gefressen zu werden, so ergibt sich der Energieverlust eines mittleren Individuums im Alter zwischen  $\hat{a}$  und  $\hat{a}+d\hat{a}$  an den Kannibalismus. Integration über das gesamte dem Kannibalismus gegenüber anfällige Altersintervall von 0 bis  $g_a$  liefert den gesamten Energieverlust.

Die Berechnung des Integrals (7) ist einfach. Man erhält

$$E_1/\delta = c (\exp((\alpha - k - c)g_a) - 1) / (\alpha - k - c) \quad (8)$$

Dieser Energieverlust geht im allgemeinen nicht direkt in die Reproduktionsrate ein. Zu ermitteln ist hierfür der Energiegewinn, den ein Individuum aus dem Kannibalismus zieht. Betrachtet man zunächst den Hauptteil der Population, so läßt sich sagen, daß dessen Energiegewinn  $E^*$  praktisch nur vom Fressen der Hauptteil-Jungtiere herrührt. Juvenile Abweichler sind in so geringer Zahl vorhanden, daß sie diesen Energiegewinn nicht beeinflussen. Es gilt daher:  $E^*(c^*) = E_1^*$

Der Gewinn  $E'$  der Abweichler hingegen stammt sowohl vom Fressen eigener Jungtiere, für die aufgrund territorialer Effekte eine Präferenz bestehen mag, als auch vom Fressen der weit häufiger vorhandenen Hauptteil-Jungtiere. Im allgemeinen ist daher:  $E'(c', c^*) \neq E_1'$   
Ist der Energiegewinn  $E$  bekannt, so läßt sich die Reproduktionsrate  $R$  wie folgt modellieren:

$$R = \beta \cdot f(\hat{a}) + \epsilon E/\delta \quad (9)$$

$\beta$  ist hierbei die Anzahl der Nachkommen eines nicht-kannibalisches Tieres, welches das "Erwachsenenalter"  $a$  erreicht. Multipliziert mit der Wahrscheinlichkeit  $f(\hat{a})$ , dieses Alter zu erreichen, ergibt der erste Summand die Reproduktionsrate nicht-kannibalisches Tiere. Der zweite Summand beschreibt den Zuwachs der Reproduktionsrate, den Kannibalen aufweisen. Man erhält diesen Zuwachs, indem man den Energiegewinn  $E$  der Kannibalen mit der Effizienz  $\epsilon$  ( $\epsilon < 1$ ), mit der diese Energie in lebensfähige Eier umgesetzt wird, multipliziert und durch die Energie  $\delta$  eines lebensfähigen Eies dividiert.

Glchg. (9) läßt sich sowohl für den Hauptteil als auch für die Abweichler formulieren. Es gilt:

$$R^*(c^*) = \beta \cdot \exp(-(k+c^*g)a) + \epsilon E^*(c^*)/\delta = 1 \quad (10)$$

$$R'(c', c^*) = \beta \cdot \exp(-(k+c'g)a) + \epsilon E'(c', c^*)/\delta \quad (11)$$

Glchg. (3) gibt eine notwendige Bedingung für eine ESS an. Einsetzen von (11) in (3) ergibt:

$$-g\beta \cdot \exp(-(k+c^*g)a) + \epsilon/\delta \cdot (dE'/dc')_{c'=c^*} = 0 \quad (12)$$

Dividiert man nun (12) durch  $g$  und addiert (10), so wird  $\beta$  eliminiert, und man erhält:

$$\epsilon/\delta \cdot (E^*(c^*) + 1/ga \cdot (dE'/dc')_{c'=c^*}) = 1 \quad (13)$$

Abgesehen von den Modellparametern hängt (13) nur noch von  $c^*$  ab. Man kann also, sofern  $E'(c', c^*)$  bekannt ist,  $c^*$  bestimmen, was in der Regel numerisch geschehen wird. Mit dem so gefundenen  $c^*$  ist die Maximumsbedingung (4) zu überprüfen. Ist sie erfüllt, so gibt  $c^*$  ein Maß für den Kannibalismusgrad an, der eine evolutionär stabile Strategie repräsentiert. Den numerischen  $c^*$ -Werten kann hier allerdings keine allzu große Bedeutung beigemessen werden,

da die mathematisch überaus einfache Struktur des Modells keine quantitative Betrachtungsweise erlaubt. Die Werte können lediglich dazu dienen, qualitative Tendenzen zu veranschaulichen.

## b) Territoriales Modell

Zur Ermittlung von  $c^*$  muß der Energiegewinn  $E'$  der Abweichler als Funktion der kannibalischen Sterberaten  $c'$  und  $c^*$  bekannt sein.  $E'$  läßt sich direkt angeben, wenn Kannibalen lediglich die eigenen Kinder fressen, was für Tiere mit ausgeprägten Territorialverhalten zutreffen könnte. Da hier zwischen Abweichlern und Hauptteilangehörigen keinerlei Wechselwirkung besteht, muß der mittlere Gewinn eines Abweichlers gleich dem Verlust  $E_1'$  sein. Somit gilt (vgl.(8)):

$$E'/\delta = c'(\exp((\alpha - k - c')ga) - 1) / (\alpha - k - c') \quad (14)$$

Einsetzen von (14) in (13) ergibt unter Benutzung der Vereinfachungen

$$x' = (\alpha - k - c') ga \text{ bzw. } x^* = (\alpha - k - c^*) ga \quad (15)$$

$$\text{und} \quad A = (\alpha - k) ga \quad (16)$$

nach ein wenig Rechnung folgende Beziehung:

$$(1-\epsilon)x^{*2}/\epsilon A + x^* = \exp(x^*) - 1 \quad (17)$$

Die numerische Lösung von (17) zeigt Abb. 1. Aufgetragen ist hier  $c^*ga$  als Maß für die Stärke des Kannibalismus gegen  $(\alpha - k) ga$ , im wesentlichen also die Differenz aus Energiewachstum und Sterberate der Jungtiere ohne Kannibalismus. Die wichtigsten qualitativen Ergebnisse sind:

- (i) Nur für Abszissenwerte  $> 0$ , d.h. wenn  $\alpha$  um einen gewissen Betrag größer als  $k$  ist, kann Kannibalismus eine ESS sein.
- (ii) Die Stärke des ESS-Kannibalismus steigt bei Zunahme der Energiewachstumsrate  $\alpha$ , bei Abnahme der "natürlichen" Sterberate  $k$ , bei Zunahme des Höchstalters  $ga$  der z fressenden Tiere oder bei Zunahme der Effizienz  $\epsilon$ .
- (i) Ist aus folgendem Grund plausibel: Im Modell entnimmt ein Kannibale der juvenilen Population die Energie  $E$ , gibt aber nur  $\epsilon E$  wieder an diese zurück. Dies kann auf Dauer nur dann funktionieren, wenn der juvenile Teil der Population in den Freßpausen der Kannibalen an Energie zunimmt. Also muß die Energiewachstumsrate  $\alpha$  größer als die Sterberate  $k$  ohne Kannibalismus sein.

(ii) Erscheint ebenfalls einsichtig: Wenn die Jungtiere schneller wachsen, wenn weniger Tiere sterben oder wenn das Höchstalter der Opfer erhöht wird, führt dies jeweils zu einem Anstieg der Gesamtenergie des juvenilen Teils der Population. Dies gilt auch, wenn die Energieeffizienz  $\epsilon$  erhöht wird. In jedem dieser Fälle steht den Kannibalen mehr Nahrung zur Verfügung, was eine Erhöhung des Kannibalismusgrades plausibel erscheinen läßt.

Glchg. (9) bedarf bei genauerer Betrachtung einer Korrektur. Der Zuwachs der Reproduktionsrate der Kannibalen beträgt hier  $\epsilon E/\delta$ , steigt also linear mit dem Energiegewinn  $E$  an und wächst für hohe  $E$  über alle Grenzen. Da die Tiere aber nicht beliebig viele Eier produzieren können, erscheint es angebracht, an dieser Stelle eine Sättigung einzuführen. Der Term  $\epsilon E/\delta$  wird hierbei ersetzt durch  $(\epsilon E/\delta)/(1 + \epsilon ED/\delta)$ .  $D$  beschreibt die Stärke der Sättigung.

Für kleine Energie  $E$  kann im Nenner des obigen Ausdrucks der zweite Summand gegen Eins vernachlässigt werden, man erhält (9). Bei hohem  $E$  ist die Eins im Nenner vernachlässigbar, der Term nähert sich dem Sättigungswert  $1/D$  (siehe Abb. 2).

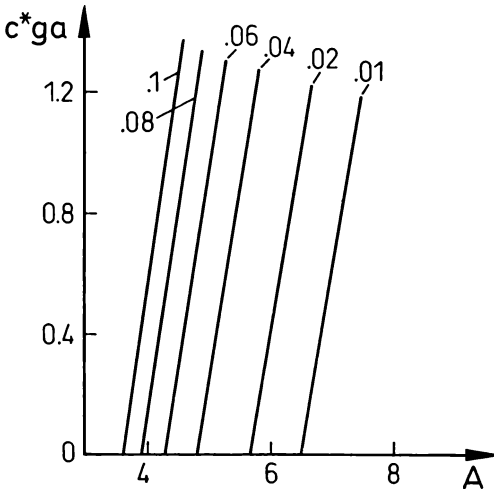


Abb. 1: Territoriales Modell:  $c^*ga$  gegen  $A=(\alpha-k)ga$  für verschiedene Werte der Energieeffizienz  $\epsilon$ . Die Zahlen an den Kurven bezeichnen die entsprechenden  $\epsilon$ -Werte.

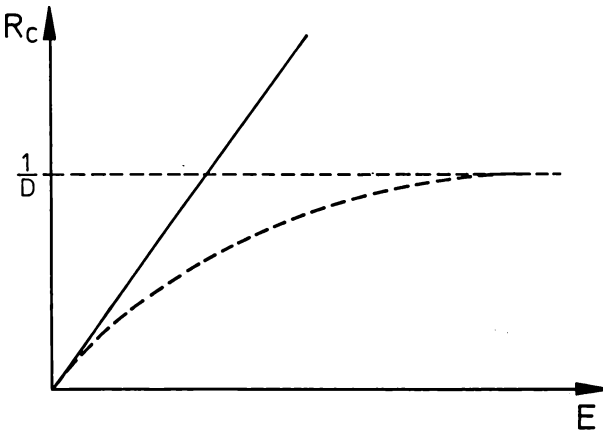


Abb. 2: Kannibalischer Zuwachs  $R_c = R - \beta f(a)$  der Reproduktionsrate in Abhängigkeit vom Energiegewinn  $E$  der Kannibalen. Skizziert sind die Fälle ohne Sättigung (durchgezogene Linie,  $R_c = \epsilon E/\delta$ ) und mit Sättigung (gestrichelt,  $R_c = (\epsilon E/\delta)/(1 + \epsilon ED/\delta)$ ).

Gesucht sind also nun die  $c^*$ -Werte, welche die Gleichung

$$(\epsilon E^*/\delta)/(1 + \epsilon E^*D/\delta) + 1/ga \cdot d/dc'[(\epsilon E^*/\delta)/(1 + \epsilon E^*D/\delta)] c' = c^* = 1 \quad (18)$$

erfüllen. Die Ergebnisse nehmen die in Abb. 3 gezeigte Form an. Aufgetragen ist wieder  $c^*ga$  gegen  $A = (\alpha - k)ga$ , diesmal für verschiedene Werte des Sättigungsparameters  $D$ . Hier entspricht  $D=0$  dem bisherigen Modell. Anwachsendes  $D$  führt zu langsamerem Anstieg des ESS-Kannibalismusgrades. Für  $D=1$  steigt der optimale Kannibalismusgrad bei hohen  $A$ -Werten nicht weiter an, für  $D > 1$  sinkt er sogar wieder ab. Dieses Absinken erklärt sich dadurch, daß hier die Sättigung beim Fressen großer Tiere sehr schnell erreicht wird. Stärkeres Fressen ergibt dann keinen Nutzen mehr für die Reproduktionsrate. Es entsteht lediglich Schaden, da die Population dezimiert wird.

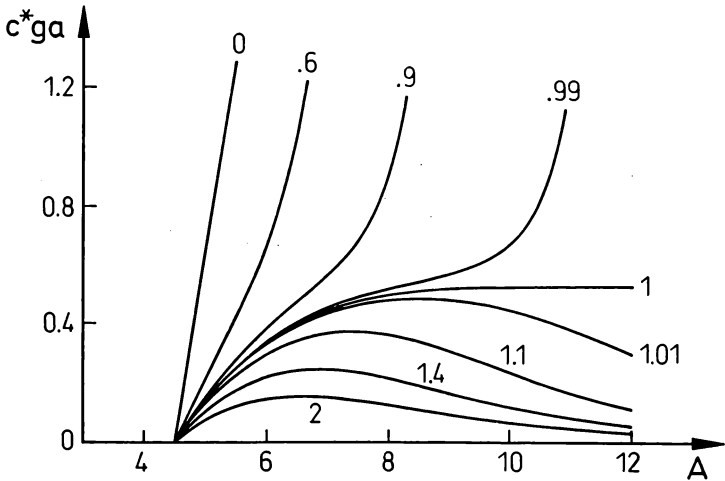


Abb. 3: Territoriales Modell:  $c^*ga$  gegen  $A=(\alpha-k)ga$  für verschiedene Werte des Sättigungsparameters  $D$  (siehe Abb. 2). Die Zahlen an den Kurven bezeichnen die entsprechenden  $D$ -Werte ( $\epsilon=0.05$ ).

### c) Nichtterritoriales Modell

Gestattet man den Kannibalen auch das Fressen "fremder" Kinder, so gestaltet sich die Berechnung des Energiegewinns  $E'$  der Abweichler wesentlich schwieriger.  $E'$  ist nun nicht mehr gleich dem Verlust  $E_1'$ .

Das Problem wird wie folgt gelöst: Die Anzahl eigener und fremder Kinder werden in das Modell miteingebracht, ebenso die Individuenzahlen für adulte Abweichler und Hauptteilangehörige. Ferner ist ein Faktor zu berücksichtigen, der die Präferenz, eigene Kinder zu fressen, beschreibt. Nach Einführung "spezifischer" kannibalischer Sterberaten für die möglichen Prozesse (Hauptteil frißt Hauptteil, Abweichler frißt Hauptteil usw.) lassen sich analog zu (7) die Energieverluste von Hauptteil und Abweichlern an die Abweichler bestimmen. Unter Berücksichtigung der Individuenzahlen läßt sich dann auch hier der Gewinn eines mittleren Abweichlers ermitteln. Da nur sehr wenige Abweichler vorhanden sind, wird schließlich der Grenzübergang Abweichleranzahl/Hauptteilanzahl gegen Null durchgeführt. Aus Platzgründen kann ich leider nicht näher auf die mathematische Modellierung eingehen, sondern lediglich das Ergebnis angeben. Für den Energiegewinn der Abweichler erhält man:

$$E'/\delta = (c' - c^*I_j^*/(\sigma + I_j^*)) \cdot (I' + I_j I^*/\sigma) \quad (19)$$

Hierbei gilt:

$$I_j' = \int_0^{ga} \exp(-(k+c')\hat{a})d\hat{a}, I_j^* = \int_0^{ga} \exp(-(k+c^*)\hat{a})d\hat{a}$$

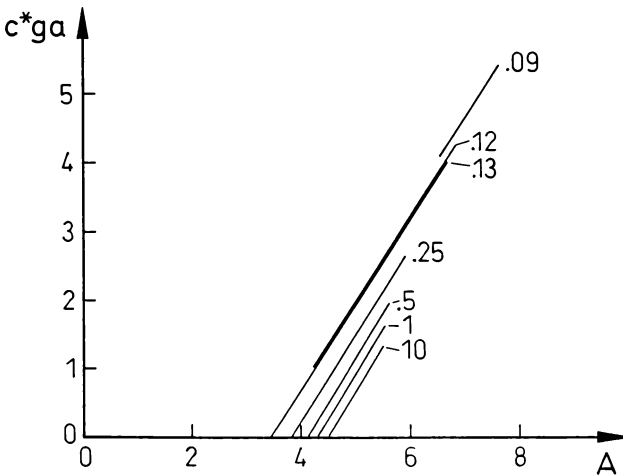
$$I' = \int_0^{ga} \exp((\alpha-k-c')\hat{a})d\hat{a}, I^* = \int_0^{ga} \exp((\alpha-k-c^*)\hat{a})d\hat{a}$$

$\sigma$  enthält die Zahl der eigenen Kinder und den Präferenzfaktor, diese zu fressen.  $\sigma \rightarrow \infty$  bedeutet hierbei, daß praktisch nur eigene Kinder gefressen werden, was dem obigen Fall für territoriale Tiere entspricht. Für sehr kleine  $\sigma$  besteht andererseits so gut wie keine Präferenz für diese.

Eine kurze Interpretation von (19) läßt sich mittels eines Vergleichs mit (14) geben. (14) lautet unter Berücksichtigung der Definition von I':

$$E'/\delta = c' I' \quad (14a)$$

In (14a) ist der Energiegewinn  $E'$  der Abweichler proportional zur kannibalischen Sterberate  $c'$  juveniler Abweichler, da diese nur von ihren eigenen Eltern gefressen werden. Im allgemeinen Fall (19) muß der Anteil  $c \cdot I_j^* / (\sigma + I_j^*)$  subtrahiert werden, der das Fressen von Abweichler-Opfern durch den Hauptteil beschreibt. Dieser Anteil trägt nichts zum Energiegewinn der Abweichler bei. Weiterhin enthält der Energiegewinn  $E'$  in (14a) das Integral  $I'$ , welches die Energie der Gruppe der Abweichler beschreibt. Werden auch fremde Jungtiere gefressen, so muß hierzu der Term  $I_j^* / \sigma$  addiert werden. Dieser gibt die Energie der von Abwechlern gefressenen Hauptteil-Opfer wieder. Der durch (19) gegebene Energiegewinn  $E'$  kann nun in (13) eingesetzt werden. Die numerische Lösung von (13) zeigt Abb. 4.



**Abb. 4:**  $c \cdot g \cdot a$  gegen  $A = (\alpha - k)ga$  für verschiedene Werte des Territorialitätsparameters  $\sigma$  (Stärke der Territorialität). Die Zahlen an den Kurven bezeichnen die entsprechenden  $\sigma$ -Werte. Der zusammengesetzte Parameter  $A$  kann nicht wie im territorialen Fall als Ganzes variiert werden. Die Variation von  $A$  geschieht hier durch Variation von  $g$ , was die Existenz eines maximal möglichen  $A$ -Wertes  $A_{\max} = (\alpha - k)a$  zur Folge hat (hier  $A_{\max} = 8$ ). ( $\epsilon = 0.05$ ,  $\alpha a = 13$ ,  $ka = 5$ ).

Aufgetragen ist wieder  $c \cdot g \cdot a$  gegen  $(\alpha - k)ga$ , diesmal für verschiedene Werte von  $\sigma$ . Man erkennt, daß Kannibalismus bei zunehmendem Fressen fremder Kinder (abnehmendes  $\sigma$ ) bereits unter ungünstigeren Bedingungen, d.h. bei niedrigeren Abszissenwerten, einsetzt. Dieser Effekt überrascht nicht: Stärkere kannibalische Abweichler werden umso eher begünstigt, je weniger sie der eigenen Gruppe schaden.

In diesem nichtterritorialen Modell wurde bislang keine Sättigung analog zu Glchg. (18) eingeführt. Dies hat u.a. den unschönen Effekt, daß die Kurven bei geringen  $\sigma$ -Werten (im Bild bei  $\sigma = 0.09$  und  $\sigma = 0.12$ ) unten "abgeschnitten" werden, da in diesem Bereich das Maximum der Reproduktionsrate in ein Minimum umschlägt. Wie Abb. 5 zeigt, verschwindet dieser Effekt bereits für geringe Werte des Sättigungsparameters  $D$  (hier bei  $D = 0.15$ ), wenn man eine Sättigung analog zum territorialen Fall in das Modell einführt.

Hier ist, wie in Abb. 3,  $c \cdot g \cdot a$  gegen  $A = (\alpha - k)ga$  für verschieden starke Sättigungen aufgetragen. Die Ergebnisse sind die gleichen wie dort: Erhöhen der Sättigung führt zu langsamerem Anstieg des optimalen Kannibalismus; für  $D > 1$  sinkt der optimale Kannibalismus bei großen  $A$ -Werten wieder ab, wenn  $A$  weiter erhöht wird.

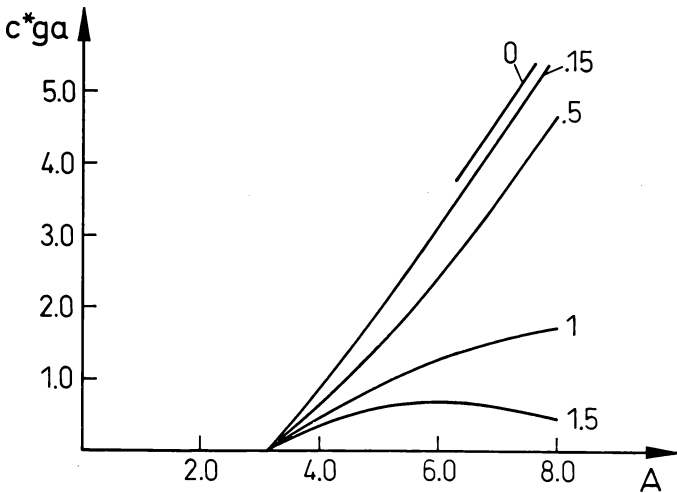


Abb. 5: Nichtterritoriales Modell:  $c^*ga$  gegen  $A = (\alpha - k)ga$  für verschiedene Werte des Sättigungsparameters  $D$ . Die Zahlen an den Kurven bezeichnen die entsprechenden  $D$ -Werte. Die  $A$ -Variation geschieht (vgl. Abb. 4) durch Variation von  $g$ . ( $\epsilon = 0.05$ ,  $\alpha a = 13$ ,  $ka = 5$ ,  $\sigma = 0.09$ ).

## 5. RESÜMEE

Die Frage, ob Kannibalismus mit Hilfe des Konzeptes der evolutionär stabilen Strategien (EES) verstanden werden kann, ist im Rahmen dieses einfachen Modells zu bejahen. Notwendige Bedingung für das Vorkommen von Kannibalismus ist hier stets, daß die Energiewachstumsrate  $\alpha$  der juvenilen Tiere ihre Sterberate ohne Kannibalismus übersteigt. Es sei betont, daß das Modell aufgrund seiner mathematisch recht einfachen Struktur (die es andererseits "rechenbar" macht) keine quantitativ verwertbaren Ergebnisse liefern kann. Die hier vorgestellte Untersuchung einer Fragestellung mit einfachen mathematischen Mitteln führt jedoch zu Ergebnissen, die sich verhältnismäßig leicht nachvollziehen und qualitativ interpretieren lassen. Es ist zu erwarten, daß auch bei komplizierteren Modellen der qualitative Trend der Resultate erhalten bleibt und die obige Aussage generelle Gültigkeit hat.

## LITERATUR

- FOX L.R., 1975: Cannibalism in natural populations. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: 87-106.  
MAYNARD SMITH J., PRICE G.R., 1973: The logic of animal conflict. - *Nature* 246: 15-18.  
POLIS G.A., 1981: The evolution and dynamics of intraspecific predation. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 225-251.  
REED, J., STENSETH N.C., 1984: On Evolutionarily Stable Strategies. - *J. Theor. Biol.* 108: 491-508.  
STENSETH N.C., 1985: On the evolution of cannibalism. - *J. Theor. Biol.* 115: 161-177.  
WISSEL C., 1989: Theoretische Ökologie. Eine Einführung. - Springer Verlag.

## ADRESSE

Dipl.-Phys. Thomas Stephan  
Prof. Dr. Christian Wissel  
Philipps-Universität  
FB Physik und Biologie  
Renthof 6  
D-W-3550 Marburg



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [19\\_3\\_1991](#)

Autor(en)/Author(s): Stephan Thomas, Wissel Christian

Artikel/Article: [Wie kann Kannibalismus eine evolutionär stabile Strategie sein? Ein Modell 719-726](#)