

4.) Allgemeine Gedankengänge über die Dichteschwankungen bei der Erdmaus (*Microtus agrestis*)

Von Dennis Chitty (Bureau of Animal Population, Oxford)

Vortrag gehalten auf der 28. Hauptversammlung am 31. 7. 1954.

Mit zwei Abbildungen im Text.

Das Problem, das ich hier erörtern will, ist von ziemlich allgemeiner Bedeutung im Tierreich. Es kann nicht nur durch Tatsachen illustriert werden, die die Säugetiere betreffen, sondern auch durch solche, die uns über Vögel und Insekten bekannt sind. Man beobachtet oft, daß eine Population eine bestimmte Zeit lang zunimmt und dann vielleicht mehrere Jahre hintereinander im Abnehmen begriffen ist. Dieses Geschehen kann man durch die Kurve (Abb. 1) darstellen. Beim Hasen (*Lepus americanus*) und bei gewissen Insekten kann sich die Periode der Populationsabnahme über fünf Jahre er-

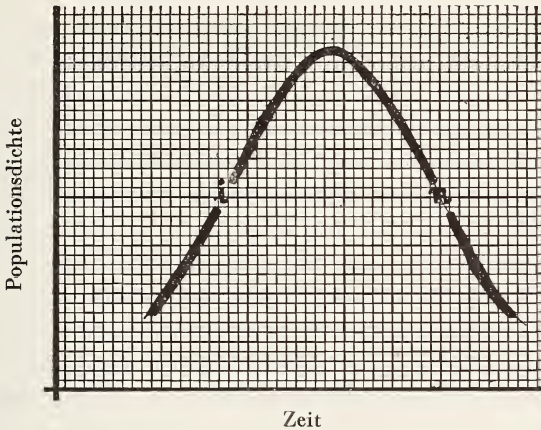


Abb. 1

strecken. Manchmal erklärt sich diese Abnahme zum Teil aus einer reduzierten Fruchtbarkeit, aber daneben wird sie gewöhnlich durch eine hinzukommende hohe Sterblichkeitsziffer bewirkt.

Lassen Sie uns zuallererst einige einfache, aber grundlegende Betrachtungen anstellen: Wir beobachten z. B. im Zeitpunkt i (Abb. 2) eine bestimmte Sterblichkeitsziffer (S_i) und im Zeitpunkt n eine höhere Ziffer (S_n), obgleich die Populationsdichte in beiden Zeitpunkten ähnlich sein mag. Es ist klar, daß die Sterblichkeitsziffer immer das Ergebnis der Wechselwirkung ist, die zwischen den Organismen (O) und den von außen kommenden Todesursachen (T) besteht. Nun wollen wir wissen, warum S_n größer ist als S_i . Die erste Hypothese (a), die wir untersuchen müssen, ist die, daß wir es in beiden Zeitpunkten mit Organismen zu tun haben, deren biologische Eigenschaften identisch sind (\equiv). In diesem Fall müssen wir nach einem Unterschied zwischen T_i und T_n suchen. Mit anderen Worten, wir erwarten zu finden, daß es im Zeitpunkt n mehr tödliche Feinde oder Parasiten oder Krank-

heiten gab, oder daß das Wetter ungünstiger war, oder daß eine Nahrungsknappheit herrschte. Solche Unterschiede in den Todesursachen sind in der Tat vorgekommen, und einige Populationsveränderungen können gewiß auf diese Weise erklärt werden. Aber andererseits hat diese Untersuchungsmethode sehr oft unsere Fragen nicht beantworten können. Lassen Sie uns daher das Problem von einem anderen Gesichtspunkt aus betrachten.

\acute{i}	n	\acute{i}	n
$S_i < S_n$		$S_i < S_n$	
$O_i \equiv O_n$		$O_i \neq O_n$	
\Downarrow	\Downarrow	\Downarrow	\Downarrow
$T_i \neq T_n$		$T_i \equiv T_n$	
(a)		(b)	

Abb. 2

Stellen wir uns vor, daß die Bedingungen in der Umgebung der Organismen zu allen Zeiten die gleichen sind, das heißt, daß T_i gleich T_n ist. Dann muß natürlicherweise jede Änderung in der Sterblichkeitsziffer auf einer Änderung der Organismen selbst beruhen, auf einer Änderung, die sie den normalen Sterblichkeitsfaktoren gegenüber weniger widerstandsfähig macht. Zum Beispiel könnten die Tiere während kalten Wetters sterben, das sie in früheren Jahren überlebt haben. Ich weiß nicht, ob diese angenommenen Änderungen wirklich eintreten, aber wenn das zuträfe, so ist es doch höchstwahrscheinlich, daß eine Kombination beider Hypothesen notwendig ist, um die Freilandbeobachtungen erklären zu können. Ich kann nur sagen, daß die zweite Hypothese sich bei unseren eigenen Studien fruchtbar erwiesen hat, ganz abgesehen davon, ob sie richtig oder falsch ist. Diesen Studien will ich mich nun zuwenden.

Die Freilandbeobachtungen, die meine Frau und ich angestellt haben, betreffen die Erdmaus (*Microtus agrestis*). Bei dieser Mäuseart dauert ein Populationszyklus im allgemeinen vier Jahre. Was wir herausfinden wollen, ist die Antwort auf die Frage: Tritt eine Veränderung in den biologischen Eigenschaften dieser Tiere ein, und wenn das geschieht, wie geht sie vor sich? Das im Freiland gewonnene Material deutet auf einen wichtigen Punkt hin: Wenn man die Gewichtsverteilung einer *Microtus*-Population untersucht, findet man auffallende Unterschiede während der verschiedenen Stadien eines Zyklus. In einem Jahr der Populationszunahme ist das Körpergewicht — wenigstens das der männlichen Tiere — folgendermaßen verteilt: Im Hochsommer gibt es eine große Zahl von Tieren, die das Muttertier gerade abgesetzt hat, einige alte Tiere und eine Gruppe mit mittleren Gewichten, die sich aus den ersten Jungen des Jahres zusammensetzt. In einem Höhepunktsjahr fehlt dagegen diese mittlere Gewichtsgruppe. Vielleicht wachsen die Tiere nicht in normaler Weise, oder vielleicht sterben sie, worauf unsere

Markierungsversuche hinzuweisen scheinen. Was auch in Wirklichkeit die Ursache für das Fehlen dieser Mittelklasse sein mag, die Tatsachen scheinen darauf hinzudeuten, daß in einer gedrängten Population ungünstige Wirkungen durch den Kontakt zwischen Individuen hervorgerufen werden.

Kurz nachdem diese Ideen im Jahre 1949 festere Formen angenommen hatten, hatte ich das große Glück, einen Studenten, J. R. Clark e, zu haben, der Forschungen auf demselben Gebiet anstellte und diese ein gutes Stück vorwärtsbrachte. Clark e fand, daß Erdmäuse, die sich fremd sind, in hohem Maße aggressiv sind und daß besondere Vorsichtsmaßregeln getroffen werden mußten, damit sie sich nicht sofort gegenseitig töteten. Nachdem es ihm gelungen war, diese Schwierigkeit zu umgehen, konnte er zeigen, daß solche Kämpfe große Veränderungen im Gewicht gewisser Organe verursachen. Die Nebennieren wurden schwerer und der Thymus kleiner, Veränderungen, die nach den physiologischen Theorien Dr. Hans Sely e s über die Wirkungen übergroßer Anstrengungen zu erwarten waren. Eine auffallende Veränderung war jedoch die Gewichtserhöhung der Milz, und diese Veränderung findet sich nicht immer in Sely e s Adaptations-Syndrom.

Ich möchte die Bedeutung dieser Gewichtsveränderungen von Organen nicht eingehend erörtern, sondern nur sagen, daß diese Tatsache die Ansicht stützt, daß sich die biologischen Eigenschaften der Organismen verändert haben. Wir haben jedoch keinen Beweis dafür, daß diese Veränderungen größere Sterblichkeit unter den Tieren verursachen. Und in der Tat finden wir, daß in einem Höhepunktsjahr eine gute Zahl ausgewachsener Erdmäuse am Leben bleibt. Auch im Laboratorium beobachten wir, was die Lebensdauer betrifft, keine bemerkenswerten Wirkungen; natürlich machen die Tiere eine Ausnahme, die im Kampf ernstlich verwundet wurden. In dieser Hinsicht unterscheiden sich meine Ansichten über die Ursachen der Zyklen von denen der meisten anderen Autoren: ich glaube, daß es die Nachkommen dieser kämpfenden Tiere sind, bei denen die wirklichen physiologischen Störungen auftreten. Ich werde später auf diesen Punkt zurückkommen.

Lassen Sie uns inzwischen zu den Freilandbeobachtungen zurückkehren. Es wird von Nutzen sein, die drei erwähnten Organe, die Nebennieren, den Thymus und die Milz, in freilebenden Populationen zu studieren. Aber diese Untersuchungen haben erst im Jahre 1952 begonnen, und da die kleinste Zeiteinheit für solche Untersuchungen die vier Jahre eines Zyklus umfaßt, können wir noch nicht wissen, ob sie irgendwelche Ergebnisse zeitigen werden.

Es gibt jedoch gewisse andere Faktoren im Zusammenhang mit den Zyklen der Erdmauspopulation, für die wir ziemlich vollständiges Tatsachenmaterial besitzen. Diese sind:

1. Das Körpergewicht. Eine der charakteristischsten Erscheinungen in einer gedrängten Population ist, daß die ausgewachsenen Tiere im Frühling ausnahmsweise schwer sind.

2. Die Wurfstärke. Diese kann auch in einem Höhepunktsjahr größer sein als in irgendeinem anderen. Hamilton hat das so in New York gefunden, Bodenheimer und Sulman in Palästina, und Stein hat Unterschiede zwischen den Wurfstärken seiner primären und sekundären Fundorte beobachtet. Wir selbst finden die größte Anzahl von Embryonen in Höhepunktsjahren, haben aber, wie Sie sehen werden, unsere eigene Erklärung für diese Tatsache.

3. Die Dauer der Fortpflanzungszeit. Sehr häufig, wenn auch nicht immer, endet die Fortpflanzungszeit in einem Höhepunktsjahr im August. Frank spricht auch von einem frühen Ende der Brutzeit in einem Höhepunktsjahr.

Hier sind also drei interessante Tatsachen, die erklärt werden müssen, nämlich: das hohe Körpergewicht (das hier nicht erörtert werden soll), die große Zahl der Embryonen und eine kurze Fortpflanzungszeit. Der Versuch, diese Veränderungen experimentell hervorzubringen, scheint der Mühe wert.

Eine der Methoden, die wir bei diesen Versuchen angewandt haben, ist die folgende: Wir haben vier Käfige nebeneinander; in jedem von ihnen ist entweder nur eine einzelne Erdmaus oder ein Erdmauspaar. Jeden Tag oder einen Tag um den anderen werden diese vier Käfige für zwei Stunden miteinander verbunden. Wir tun das, indem wir von einem Käfig zum anderen einen Tunnel legen, durch den die Erdmäuse laufen und sich Besuche abstaten können. Wir halten gleichzeitig Geschwister aus demselben Wurf unter Kontrolle, und diese nehmen nicht an diesen periodischen Besuchszeiten teil. Bei den Experimenten mit gepaarten Tieren haben wir nicht immer auf die Wurfziffer einwirken können, aber in einem Fall wurde eine höchst bedeutsame Änderung erzielt. Wir hatten drei „experimentelle“ und drei „kontrollierte“ Paare, und durch einen besonderen Glücksfall hatten sie je sieben Würfe. Eine statistische Analyse ergab diese Resultate: die als Kontrolle gehaltenen Paare: $4,62 \pm 0,175$; die im Experiment: $5,33 \pm 0,175$. Diese Zahlen sind die durchschnittlichen Wurfstärken.

Und nun will ich etwas über die Länge der Fortpflanzungszeit sagen: Im Februar 1950 richtete Dr. Clarke zwei Erdmauskolonien im Freien ein. Die eine begann mit einem einzelnen Paar, die andere mit fünf Paaren. Jedes Gehege hatte eine Bodenfläche von ungefähr 70 Quadratmetern, und es war immer ein großer Überfluß an Nahrung vorhanden. Zu allererst zeigte sich ein auffallender Unterschied in der Fruchtbarkeit der Weibchen: In der gedrängten Kolonie betrug diese Fruchtbarkeit ein Achtel von der in der anderen Kolonie, die mit nur einem Paar angefangen hatte. Dieser Vergleich bezieht sich nur auf die Monate der gleichzeitigen Brutzeit in beiden Kolonien. Zweitens dauerte die Nicht-Brutzeit in der kleineren Kolonie nur etwa drei Monate, während sie in der anderen etwa sechs Monate währte.

Auf den ersten Blick mag es vielleicht seltsam scheinen, wenn man

die große Wurfstärke wie auch die kurze Fortpflanzungsperiode als Glieder ein und derselben Erscheinung zu erklären versucht. Erlauben Sie mir daher, erst eine Stelle aus „The Principles of Animal Ecology“ von Prof. Allee und seinen Kollegen anzuführen: „Die Lebensprozesse vollziehen sich schneller und günstiger, wenn die Population sich vermehrt, bis eine Höchstdichte erreicht ist. Jenseits dieser Höchstlinie bewirkt eine weitere Vermehrung die gegenteilige Entwicklung.“ (Fig. 139 B, p. 396).

Nun ist es möglich, daß sich dasselbe Prinzip auf die Fruchtbarkeit der Erdmaus — und vielleicht auf die mancher Vögel — anwenden läßt, das heißt, daß es ein Höchstmaß der Populationsdichte gibt und daß unterhalb und überhalb desselben die Fruchtbarkeit reduziert ist. Wir wissen noch nicht mit Sicherheit, ob diese Annahme richtig ist, da diese vorläufigen Beobachtungen sich erst bestätigen müssen.

Das letzte Experiment, das ich noch erwähnen möchte, unternahmen wir in den Koloniekäfigen unseres Laboratoriums. Diese Käfige bestehen im wesentlichen aus untereinander verbundenen Laufgängen, die übereinander liegen und an einem Ende Abteilungen zum Schlafen und am anderen solche zum Fressen haben. Die ersten Ergebnisse zeigen, daß eine große Anzahl von Tieren zusammenleben kann, ohne sich zu bekämpfen, vorausgesetzt, daß sie gemeinsam aufwachsen. Fremdlinge werden jedoch fast sofort getötet und ebenso Mitglieder der Kolonie, die für einen Tag oder zwei entfernt und dann wieder zurückgebracht wurden. Eine unserer größten technischen Schwierigkeiten ist, Kolonien zu schaffen, in denen die Tiere sich weder so gut kennen, daß sie sich gar nicht zanken, noch sich so gründlich hassen, daß sie sich gegenseitig zerreißen. Die goldene Mitte kann jedoch erreicht werden. Wenn ein Weibchen in einer solchen Gruppe trächtig ist, wird es unmittelbar vor dem Gebären isoliert und kann seine Jungen in Frieden aufziehen. Es darf die Hälfte des Wurfs behalten. Die andere Hälfte wird fortgenommen und durch Junge von einer als Kontrolle gehaltenen Mutter ersetzt. In allen bisher beobachteten Fällen hatten die Jungen, die von den Experiment-Tieren gesäugt wurden, Untergewicht, als sie abgesetzt wurden; das bedeutet, daß die Milcherzeugung scheinbar ungünstig beeinflusst worden war. Wir haben jedoch kein Material, um zu zeigen, ob auch pränatale Störungen vorkamen.

Ich bedaure, in der Tat sagen zu müssen, daß ich im Augenblick noch kein ausreichendes experimentell gewonnenes Beweismaterial besitze, das den umstrittensten Teil der Hypothese stützen würde, nämlich, daß die Nachkommen, die von im Raum beschränkten Tieren abstammen, anomal seien. Wenn wir auf Abb. 1 zurückgehen, so will ich sagen, daß die im Zeitpunkt n geborenen Tiere wahrscheinlich aus Ursachen starben, die auf Ereignisse vor ihrer Geburt zurückgehen.

Es ist eine verbreitete Ansicht bei Geflügelzüchtern, daß der physiologische Zustand der Eltern eine starke Wirkung auf die Lebensfähigkeit der

Küken ausübt. Es ist wohl auch vernünftig, wenn angenommen wird, daß solche Wirkungen durch Störungen im Zustand der nährenden Mutter hervorgerufen werden. Ich glaube aber, daß bei den freilebenden Säugetieren noch tiefere Vorgänge diese Wirkungen verursachen und nicht allein eine unzureichende Milchbildung. Daß es uns noch nicht gelungen ist, dieses tiefere Etwas experimentell zu erfassen, beweist entweder, daß meine Ansichten darüber ganz falsch sind, oder aber daß wir noch nicht gelernt haben, Fehler in unseren Experimenten zu vermeiden. Wir hoffen, bald herauszufinden, welche von diesen beiden Alternativen die rechte ist.

Zum Schluß möchte ich nur kurz auf eine sehr interessante Tatsache hinweisen, die im Zusammenhang mit unserer gegenwärtigen Ansicht über die Ursachen der Zyklen steht. Neben der Tatsache der auffallenden Sterblichkeit unter den Arten, deren Populationszahl regelmäßigen Schwankungen unterworfen ist, steht eine zweite Tatsache: Die ökologisch isolierten Populationen zeigen oft Schwankungen in der Zeitübereinstimmung der Zyklen. Es lassen sich viele Beispiele anführen, die zeigen, daß das nicht immer geschieht. Auf der anderen Seite finden wir so oft Zeitübereinstimmung, daß wir diese nicht einfach als Zufälligkeit hinstellen können. Wir wissen bis jetzt noch nicht, wie diese Übereinstimmung zustande kommt. Doch denke ich, daß man auf das Wetter als koordinierendes Element schließen muß. Wenn das so ist und wir unsere Hypothese auf den Zyklus bei dem nordamerikanischen Hasen anwenden, dann ziehen wir folgenden Schluß: Entweder ist ein völlig ungeahntes Element mit diesem Zyklus verknüpft, oder aber der sogenannte zehnjährige Zyklus ist gar kein zehnjähriger Zyklus. Ich werde die einzelnen Stufen der Beweisführung auslassen und ganz einfach das Endergebnis geben: Tatsachen, die kürzlich von meiner Frau analysiert worden sind, zeigen, daß es seit 1925 drei vollständige Zyklen im östlichen Nordamerika, dagegen nur zwei in Alaska gegeben hat. Seitdem wir uns über den starken Einfluß klar geworden sind, den das Wetter auf die Dauer der biologischen Zyklen ausübt, haben wir die Entdeckung einer solchen Verschiedenheit erwartet. Nach jetzt vorhandenem Beweismaterial war also die zeitliche Übereinstimmung auf dem ganzen großen Kontinent, die man in den zwanziger Jahren dieses Jahrhunderts fand, ein Zufallsergebnis, und die Dauer der Zyklen ist in der Tat in den verschiedenen Regionen eine verschiedene.

Diese Feststellung, wie die meisten anderen, die ich heute gemacht habe, ist nur vorläufiger Natur. Und doch hielt ich es für wichtig, Sie mit unseren Ansichten bekannt zu machen und mit den Methoden, die wir anwenden, um sie auf ihre Richtigkeit hin zu prüfen, selbst wenn wir sie in der nächsten Zukunft beträchtlich modifizieren müssen.

Frau R. H e n d e w e r k und Herrn G. S t e i n habe ich für Hilfe am deutschen Text zu danken.
