

Sexuelle Selektion

Die Bedeutung genetischer und sozialer Faktoren für die weibliche Partnerwahl

K. Witte

1 | Einleitung

● Eines der spannendsten biologischen Phänomene ist die Evolution auffälliger sekundärer Geschlechtsmerkmale. Obwohl seit über 130 Jahren verschiedene Aspekte der sexuellen Selektion untersucht werden, hat dieses interessante Forschungsfeld bis heute keinesfalls an Faszination verloren [1].

Die sexuelle Selektion ist die treibende Kraft für die Evolution sekundärer Geschlechtsmerkmale. Sie fördert Merkmale, die die Attraktivität eines Individuums für das andere Geschlecht erhöhen und bzw. oder den Zugang zum anderen Geschlecht ermöglichen. Sie fördert Merkmale, die den Fortpflanzungserfolg eines Individuums durch die Wahl des Sexualpartners erhöhen. Damit ist die sexuelle Selektion klar von der natürlichen Selektion abgegrenzt, die wiederum Merkmale fördert, die die Überlebenswahrscheinlichkeit eines Individuums erhöhen.

Bei der sexuellen Selektion unterscheidet man zwei Vektoren. Die intrasexuelle Selektion fördert sekundäre Geschlechtsmerkmale, die die Konkurrenzfähigkeit eines Geschlechts um den Zugang zum anderen Geschlecht wahrscheinlicher machen. Dies sind meist waffenähnliche Strukturen wie z. B. das Geweih des Rothirschs (*Cervus elaphus*) und das Gehörn des Alpen-Steinbocks (*Capra ibex*) oder die massigen Körper männlicher See-Elefanten (*Mirounga angustirostris*). Bei vielen Tierarten konkurrieren die Männchen um den Zugang zu den Weibchen, da Weibchen als Paarungspartner der Männchen oft eine begrenzte Ressource darstellen. Dies gilt vor allem für polygyne Paarungssysteme, in denen wenige Männchen jeweils viele Weibchen monopolisieren und somit den Paarungserfolg anderer Männchen mindern.

1.1 Intersexuelle Selektion

Die intersexuelle Selektion fördert Merkmale, die die Attraktivität eines Individuums für das andere Geschlecht erhöhen.

Bereits 1871 hat Darwin [5] in seinem bahnbrechenden Buch „The Descent of man and selection in relation to sex“ Vermutungen darüber geäußert, wie wohl die Ausbildung von derart extravaganten Merkmalen, wie das Prachtgefieder der Paradiesvögel, die faszinierenden Farben bestimmter Fische, Vögel, Reptilien etc. erklärbar sei. Denn mit dem bisherigen Konzept der natürlichen Selektion waren diese Merkmale nicht in Einklang zu bringen. Welche Vorteile hat der Pfauenschweif für den Merkmalsträger, wenn dieser ihn doch eher an der Flucht behindert, als dass er sein Überleben fördern könnte. Für diese Art von Merkmalen musste es eine andere Erklärung geben. Auch hier bot Darwin eine Lösung an. Er vermutete, dass die Weibchen die treibende Kraft für die Ausbildung dieser Merkmale seien. Weibchen würden Männchen mit solchen Schmuckmerkmalen gegenüber schmucklosen Männchen bevorzugen. Durch diese weibliche Zuchtwahl nehmen die geschmückten Männchen in der Population zu, denn nur diese können sich mit den Weibchen fortpflanzen und ihre Gene in die nächste Generation einbringen. Aber warum bevorzugen Weibchen Männchen, deren Schmuck ihre Wahrscheinlichkeit zu Überleben eher senkt statt fördert? Diesen Widerspruch konnte Darwin nicht auflösen.

2 | Genetische Faktoren

2.1 Durch Selbstverstärkung zur Extravaganz

Erst ca. 60 Jahre später bot der britische Mathematiker R. A. Fisher eine Erklärung für die weibliche Bevorzugung geschmückter Männchen an. Nach dem Runaway-Prozess (= Selbstverstärkungsprozess) [6] haben Weibchen, die mit bestimmten Männchen attraktive Söhne zeugen, einen höheren Fortpflanzungserfolg als anders wählende Weibchen. Die Söhne pflanzen sich in ihrer Generation aufgrund ihrer hohen Attraktivität für Weibchen erfolgreicher fort als andere Männchen. So erhalten die Weibchen

mehr Enkel und weitere Nachkommen als andere Weibchen, und ihre Gene sind häufiger in der nächsten Generation vertreten. Der Runaway-Prozess setzt voraus, dass innerhalb einer Population die Männchen in einem bestimmten Merkmal variieren und auch die Weibchen unterschiedlich ausgeprägte Wahlpräferenzen für dieses sekundäre Geschlechtsmerkmal der Männchen zeigen. Durch assortatives Paaren (= sortengleiches Paaren, d. h. Weibchen einer bestimmten Präferenz paaren sich mit Männchen, deren Merkmal eine bestimmte Ausprägung zeigt) kommt es zu einer genetischen Kopplung zwischen den Genen für das männliche Merkmal und den Genen für die weibliche Präferenz für dieses Merkmal. Das Merkmal und die Präferenz für dieses Merkmal evolvieren gemeinsam.

Da die Gene beider Eigenschaften an die weiblichen und männlichen Nachkommen weitergegeben werden, kann sich die Entwicklung von dem männlichen Merkmal und der weiblichen Präferenz so lange gegenseitig „aufschaukeln“, bis dieser Prozess durch andere Selektionskräfte gestoppt wird. Wichtiges Kennzeichen dieses Prozesses ist die genetische Kopplung zwischen dem männlichen Merkmal und der weiblichen Präferenz für dieses Merkmal. Das männliche Merkmal steigert zwar die Attraktivität des Merkmalsträgers, ist aber kein Indikator für andere Männchenqualitäten.

Ein Nachweis des Runaway-Prozesses ist äußerst schwierig. Es muss eine genetische Kovarianz zwischen den Genen für die weibliche Präferenz für ein männliches Merkmal und den Genen für das männliche Merkmal nachgewiesen werden. Ferner sollen die Nachkommen der Weibchen nur in der Anzahl anderen Nachkommen überlegen sein, aber nicht in anderen Eigenschaften, wie z. B. der Konkurrenzfähigkeit. Die geforderte genetische Kovarianz konnte schon mehrfach nachgewiesen werden, aber dies allein reicht für den Nachweis des Runaway-Prozesses noch nicht aus.

T. Bakker [2] untersuchte am Stichling, ob eine genetische Kopplung zwischen einem Männchenmerkmal und der weiblichen Präferenz für dieses Merkmal existiert. Als Modelltierart wählte er den Stichling *Gasterosteus aculeatus*. Stichlingsmännchen entwickeln neben anderen Merkmalen im Frühjahr einen roten Bauch. Frühere Wahlversuche haben gezeigt, dass Weibchen Männchen anhand der Rotfärbung auswählen. Zunächst konnte Bakker zeigen, dass die Rotfärbung des Vaters an die Söhne vererbt wurde. In einem Züchtungsexperiment konnte er nachweisen, dass die Rotfärbung der männlichen Nachkommen mit der Ausprägung der Rotpräferenz bei den weiblichen Nachkommen, also ihren Schwestern, signifikant korrelierte. Diese Korrelation weist auf die Kopplung der Gene für die weibliche Präferenz mit den Genen des männlichen Merkmals hin. Diese Kopplung lässt den Runaway-Prozess als Erklärung für die Partnerwahl bei Stichlingen zu, schließt aber andere Erklärungsmodelle noch nicht aus (s. u.).

Beim Guppy (*Poecilia reticulata*) bevorzugen Weibchen orangefarbene Männchen. Brooks [3] konnte an dieser Art zeigen, dass auch hier die Färbung der Männchen an die Söhne vererbt wird. Gleichzeitig haben Züchtungsversuche ergeben, dass die Nachkommen der sexuell attraktiven Männchen weniger gut überleben und gerade die Söhne weniger häufig die Geschlechtsreife erreichen. Es scheint, dass in diesem System die Gene für Attraktivität mit anderen Fitness verringern den Eigenschaften gekoppelt sind oder pleiotrope Wirkungen haben. Attraktivität hat hier echte Fitnesskosten. Dieser Befund ist bislang nur mit dem Runaway-Prozess plausibel zu erklären.

2.2 Qualitätsanzeiger

Nach den Gute-Gene-Hypothesen oder Indikatormodellen dienen die Ornamente der Männchen den Weibchen als Anzeiger für genetisch determinierte Männchenqualitäten, die die Wahrscheinlichkeit zu überleben und die Konkurrenzfähigkeit des Männchens erhöhen. Unter den Gute-Gene-Hypothesen werden mehrere verschiedene Hypothesen zusammengefasst. Zahavi entwickelte das Handikap-Prinzip [15]. Er interpretiert die sekundären Schmuckmerkmale der Männchen als Merkmale, die dem Merkmalsträger Fitnesskosten verursachen. Männchen, die trotz dieser kostenträchtigen Merkmale überleben, zeigen eine besonders

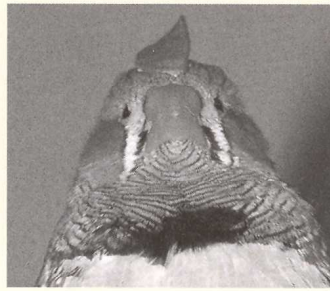


Abb. 1

(2) nur das Männchen wurde mit einer roten Scheitelfeder geschmückt,

(3) nur die Mutter war geschmückt,

(4) keiner der Eltern war geschmückt.

Anschließend konnte jedes Pärchen die eignen Jungen getrennt von anderen Vögeln aufziehen. Die Nachkommen blieben bis zum 60. Tag bei ihren Eltern und kamen danach mit den anderen Nachkommen weiterer Pärchen derselben Prägungsgruppe zusammen. Nach Erreichen der Geschlechtsreife (um den 100. Tag) wurden die Weibchen in Zweifachwahlversuchen in Käfigen auf eine sexuelle Präferenz für oder gegen den neuen geschmückten männlichen Phänotyp getestet.

Ergebnis und Diskussion: Die Weibchen,

die von geschmückten Eltern oder geschmück-

ten Vätern aufgezogen worden waren, zeigten eine signifikante Präferenz für geschmückte Männ-

chen (Abb. 3). Diese Versuche zeigen eindeutig, dass durch soziales Lernen neue Partnerpräferenzen bei Weibchen entstehen können. Der Einfluss sozialer Faktoren auf die Partnerwahl ist enorm hoch, da er bereits in der nächsten Generation zum Tragen kommt. Soziale Faktoren steigern die Dynamik der sexuellen Selektion auch ohne Veränderung des Genotyps.

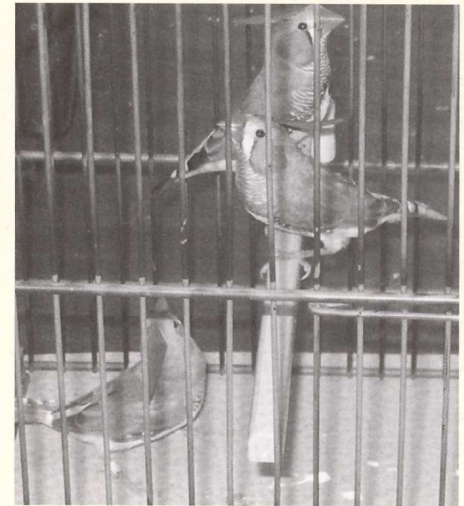


Abb. 2

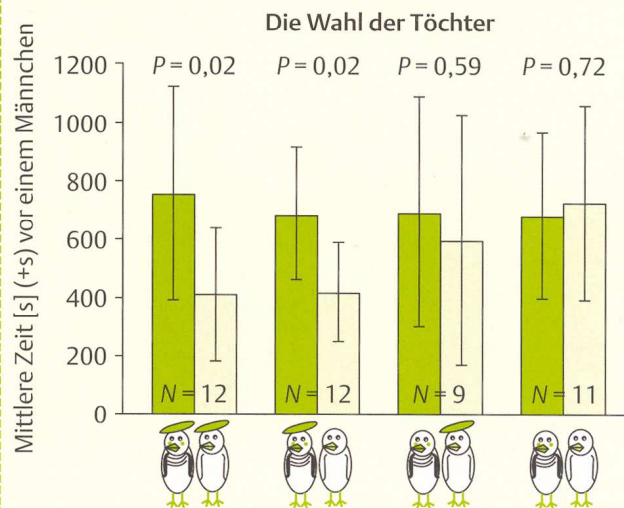


Abb. 3

Kasten 1: Experiment zur sexuellen Prägung bei Zebrafinken [13]

gute genetische Qualität an. Dabei ist die genetische Qualität umso besser, je stärker die Merkmale ausgeprägt sind. Die genetische Qualität wird an die Nachkommen weitergegeben, aber die Söhne erben auch das kostenträchtige Merkmal.

Nach der Parasiten-Last-Hypothese von Hamilton und Zuk [7] zeigt ein farbenprächtig-

es Gefieder der Männchen ihre Resistenz gegen derzeit wirkende Parasiten an. Weibchen, die sich mit Männchen paaren, welche resistent gegen Parasiten sind, haben direkte und indirekte Vorteile. Die Weibchen entgehen zum einen einer Ansteckung durch Parasiten und zum anderen erben ihre Nachkommen die Resistenz des

Fragestellung: Um zu überprüfen, ob und in welcher Situation Weibchen kopieren, muss ein ausgeklügeltes Experiment helfen. Als Modelltierart wurde der Breitflossenkärpfling *Poecilia latipinna* ausgewählt. Es ist bekannt, dass die Weibchen eine genetisch determinierte Präferenz für größere Männchen haben. Im Kopierexperiment soll überprüft werden, ob Weibchen – entgegen ihrer genetischen Präferenz – die „Wahl“ eines kleineren Männchens kopieren würden.

Durchführung: Die Abbildung erläutert den Versuchsablauf eines Kopierexperimentes.

Eingewöhnungsphase: Zunächst wird das Testweibchen vorsichtig in einen Plexiglaszylinder in das große Versuchsbecken gegeben. In die kleineren Randbecken werden diagonal zueinander ein großes und ein kleines Männchen eingesetzt. Für den ersten Präferenztest wird das Weibchen aus dem Zylinder entlassen und es wird die Zeit gemessen, die das Weibchen in den markierten Präferenzzonen vor den Männchenbecken verbringt. Nach 10 min werden die Männchen seitengetauscht und wieder für 10 min dem Weibchen zur Wahl geboten. Die Zeit, die ein Weibchen mit einem Männchen verbringt, ist ein zuverlässiges Maß für die sexuelle Präferenz der Weibchen. Nach diesem Versuch ist klar, welches Männchen vom Weibchen bevorzugt worden ist.

Für die folgende Beobachtungsphase wird das Weibchen wieder in den mittig stehenden Plexiglaszylinder gegeben. Zu jedem Männchen wird

nun in die noch leeren Aquarien ein Weibchen gegeben. Dasjenige Weibchen, das sich neben dem bevorzugten Männchen, in diesem Fall dem größeren Männchen, befindet, ist jedoch durch eine undurchsichtige Scheibe für das Testweibchen nicht sichtbar. Für das Testweibchen ergibt sich daher die folgende Beobachtungssituation. Das kleinere Männchen interagiert mit einem Weibchen, das größere Männchen ist scheinbar alleine. Diese Beobachtungsphase dauert 20 min. Anschließend werden die Weibchen wieder entfernt und das Testweibchen kann wieder, wie im 1. Präferenztest, zwischen denselben Männchen wählen.

Ergebnis und Diskussion: Im ersten Präferenztest haben die Weibchen, wie erwartet, das größere Männchen gegenüber den kleineren bevorzugt. Im 2. Präferenztest, also nach der 20-minütigen Beobachtungsphase, zeigten die Weibchen eine Präferenz für das kleinere Männchen (Grafik). Die Weibchen haben also die Wahl der anderen Weibchen kopiert. In Kontrollversuchen werden Alternativverklärungen wie etwa Inkonsistenz in der Wahl der Weibchen oder Schwarmverhalten überprüft. Dieses Experiment zeigt wiederum den großen Einfluss sozialer Faktoren auf die Partnerwahl.

Weibchen kopieren die Wahl für kleinere Männchen

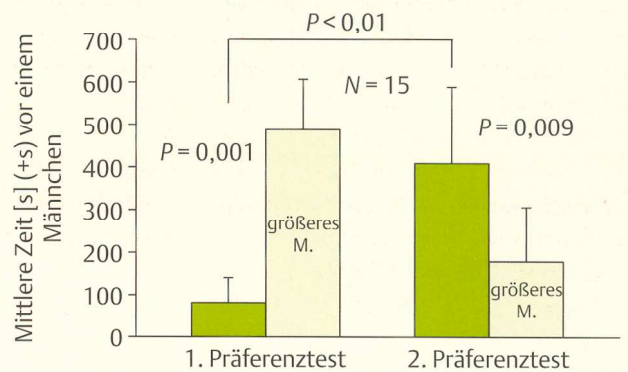


Abb. 2

Die Weibchen, die im 2. Präferenztest das kleinere der zwei Männchen bevorzugt hatten, zeigten diese gelernte Präferenz noch bis zu 5 Wochen später. Diese Weibchen könnten demnach in einem Schwarm als Kopiermodelle für andere Weibchen dienen. So ist vorstellbar, dass innerhalb kurzer Zeit sich neue Partnerpräferenzen verbreiten können.

Anregungen für den Unterricht

Als alternative Erklärungen zum beobachteten Kopierverhalten sind die sogenannte Wahl-inkonsistenz der Weibchen bzw. ihr Schwarmverhalten zu nennen.

Alternative Wahl-inkonsistenz: Es könnte sein, dass die Weibchen im Experiment nicht konsistent wählen, also nicht dasselbe Männchen in den zwei Präferenztests bevorzugen, auch wenn sie keine Gelegenheit zum Kopieren haben.

Abb. 1

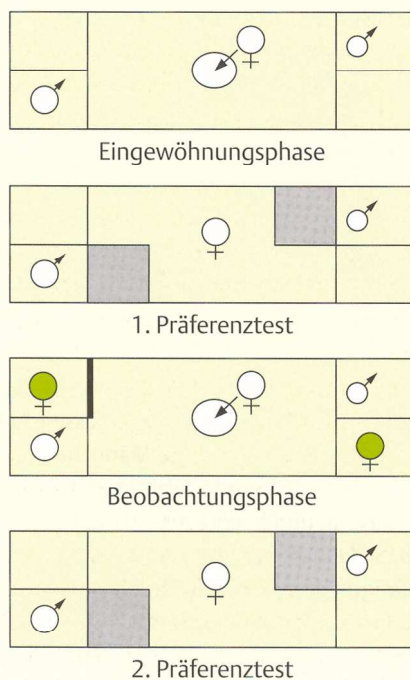


Abb. 3

Lösung: Kontrolle zum Schwarmverhalten

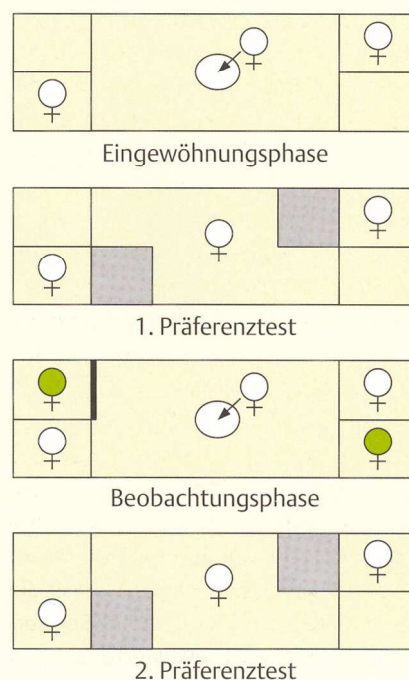
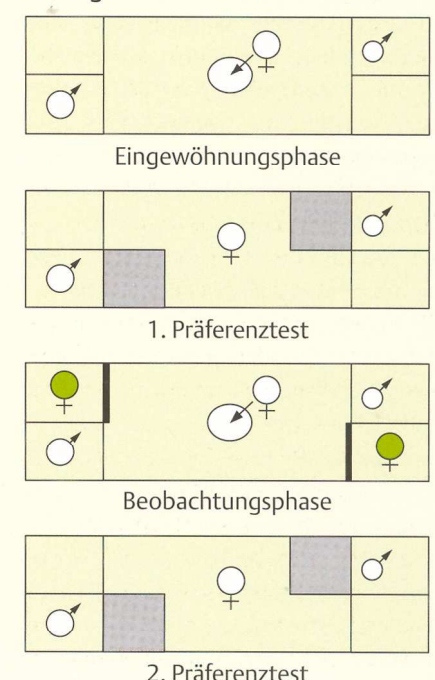


Abb. 4

Lösung: Kontrolle zur Wahlkonsistenz



Aufgabe: Schauen Sie sich den Versuchsaufbau genau an und entwickeln Sie einen Versuchsaufbau, der überprüft, ob Weibchen ohne eine Gelegenheit zum Kopieren in der Situation konsistent wählen. Bedenken Sie, dass eine Kontrolle immer eine Wiederholung des eigentlichen Versuches ist, wobei nur einer der zu untersuchenden Parameter verändert werden soll. Skizzieren Sie einen Versuchsaufbau.

Alternatives Schwarmverhalten: Breitflössenkärpflinge leben im Schwarm. Von daher ist

es gut möglich, dass das Testweibchen nach der Beobachtungsphase die Seite des Beckens bevorzugt, auf der sie zuvor zwei Fische (das Männchen und das Modellweibchen) gesehen hat.

Aufgabe: Entwickeln Sie eine Kontrolle, die überprüft, ob diese Erklärung zutrifft. Skizzieren Sie den Versuchsaufbau wie für das Kopierverhalten dargestellt.

Kasten 2 (Fortsetzung)

Vaters. Inzwischen gibt es überzeugende Belege für die Gute-Gene-Hypothesen. Auch hier muss eine genetische Kovarianz zwischen der weiblichen Präferenz und dem Männchenmerkmal vorliegen. Ferner müssen die Nachkommen konkurrenzfähiger sein als die Nachkommen anders wählender Weibchen.

2.3 Was evolvierte zuerst – männliches Merkmal oder weibliche Präferenz?

Der Runaway-Prozess und die Indikatormodelle erklären den Ist-Zustand einer Population mit den derzeit wirkenden Präferenzen und vorhanden Merkmalsausbildungen bei den Männchen. Aber wie nahm der Prozess der sexuellen Selektion seinen Anfang? Was war zuerst da – das männliche Merkmal oder die weibliche Präferenz für dieses Merkmal? Die Sensory-exploitation-Hypothese (= sensorische Ausnutzungshypothese) wurde von Ryan [10] entwickelt. Sie bietet eine funktionale Erklärung für die Entstehung der sekundären Geschlechtsmerkmale der Männchen. Bei dieser Hypothese geht man davon aus, dass die Weibchen eine latente Präferenz für männliche sekundäre Geschlechtsmerkmale besitzen, bevor die Männchen diese Merkmale entwickelt haben. Die latenten Präferenzen der Weibchen sind wahrscheinlich durch andere Selektionskräfte als die der sexuellen Selektion entstanden und auf die Partnerwahl übertragen worden. Das folgende Beispiel soll dies verdeutlichen. Laubenvögel (Ptilonorhynchidae) sind dafür bekannt, dass die Männchen sehr eindrucksvolle Lauben bauen und sie mit verschiedenen Materialien (Blüten, Beeren, Wäscheklammern u. a.) schmücken, um die Weibchen anzulocken. Die Weibchen verschiedener Laubenvögel wiederum zeigen bestimmte Farbpräferenzen bei der

Futterwahl. Dies hat man an Vögeln in Zoos getestet, indem man ihnen künstlich verschieden gefärbte Weintrauben als Futter anbot. Interessanterweise deckte sich die Farbpräferenz der Weibchen bei der Futterwahl mit der Farbwahl der Männchen für die Dekoration der Laube durch Weintrauben. Dieser Zusammenhang macht deutlich, dass die Männchen die vorhandene Farbbevorzugung der Weibchen aus dem Funktionskreis Nahrungswahl für den sexuellen Kontext „ausnutzen“ [9].

Die Sensory-exploitation-Hypothese wurde am Túngara-Frosch (*Physalaemus pustulosus*) von Ryan entwickelt und überprüft. Wichtiges Kriterium dieser Hypothese ist die Kenntnis über die Phylogenie der untersuchten Arten. Es muss wahrscheinlich gemacht werden, dass die genetische Basis für die weibliche Präferenz eher evolviert ist als die genetische Komponente des männlichen Merkmals.

Die Studien an Schwertträgern (Gattung *Xiphophorus*) sind exzellente Belege für die Sensory-exploitation-Hypothese. Innerhalb dieser Gattung sind bei den Männchen einiger Arten (z. B. *X. helleri*) mehrere basale Schwanzflossenstrahlen zu einem Schwert verlängert, bei anderen Arten (*X. maculatus*, *X. variatus*) fehlt den Männchen diese Verlängerung. Die Weibchen der schwertlosen Arten *X. maculatus* und *X. variatus* bevorzugen jedoch Männchen mit einem künstlichen Schwert gegenüber den natürlich schwertlosen Männchen. Sogar Weibchen von *Priapella olmecae*, eine schwertlose Schwesternart von *Xiphophorus*, zeigen eine signifikante Bevorzugung von Männchen mit künstlichem Schwert. Eine molekulargenetische Studie belegt, dass die weibliche Präferenz für männliche Schwert tatsächlich eher evolvierte als das Schwert der Männchen. Weitere Belege für die Sensory-exploitation-Hypothese wur-

den bei einer Reihe von Tierarten gefunden (Wassermilben, Wolfsspinne, Schnurrvögel, Alken, Grillen, Paradiesvögel u. a.)

3 | Soziale Faktoren

● Die hier beschriebenen drei Hypothesen sind die bedeutendsten innerhalb der Theorien zur sexuellen Selektion. Bei dem Runaway-Prozess und den Gute-Gene-Hypothesen koevolvieren die weibliche Präferenz und das männliche Merkmal, während bei der Sensory-exploitation-Hypothese beide Eigenschaften getrennt voneinander evolviert sind.

Bei allen Hypothesen wird eine genetisch determinierte Präferenz der Weibchen für ein genetisch determiniertes männliches Merkmal vorausgesetzt. Daher standen bisher genetisch determinierte Partnerwahlpräferenzen im Vordergrund der Forschung. In den letzten Jahren wird jedoch deutlich, dass auch soziale Faktoren entscheidend auf die weiblichen Partnerwahlpräferenzen einwirken können [4]. Soziale Interaktionen mit Artgenossen während der frühen Entwicklung als auch zu späteren Zeitpunkten können die Partnerwahl beeinflussen. Die Individuen lernen bestimmte Merkmale oder Eigenschaften der Artgenossen durch Beobachten und Interaktionen mit diesen und erhalten so Informationen über diese.

Im Folgenden werden zwei Formen des sozialen Lernens, die sexuelle Prägung und das Kopieren bei der Partnerwahl, vorgestellt.

3.1 Sexuelle Prägung

Die sexuelle Prägung umfasst Lernvorgänge in der frühen Entwicklung eines Individuums, die die spätere Partnerwahl maßgeblich bestimmen. Während der sensiblen Phase lernen die Jungtiere bestimmte elterliche Merkmale und präferieren später solche Individuen zum Partner, die in diesen Merkmalen ihren Eltern ähnlich sehen. Als geläufigste Untersuchungsmethode von sexueller Prägung sind Fremdaufzucht-Experimente an Prachtfinken [8]. Diese zeigen, dass sich die Nachkommen auf artfremde Zieheltern sexuell prägen lassen. Auf artfremde Eltern geprägte Männchen balzen später artfremde Weibchen (Ziehelternart) an und bevorzugen diese als Partner. Seit einigen Jahren gewinnt die sexuelle Prägung als wirksamer Mechanismus für die Evolution neuer sekundärer Schmuckmerkmale [13] und sogar zur sympatrischen Artbildung an Bedeutung [11]. Ein Experiment hierzu wird in Kasten 1 beschrieben.

3.2. Kopieren der Partnerwahl

Eine weitere Form des sozialen Lernens ist das Kopieren bei der Partnerwahl. Beim Kopieren beobachtet ein Weibchen eine sexuelle Interaktion zwischen einem Männchen und einem anderen Weibchen und erhält über das Verhalten des Weibchens Informationen über das Männchen. Die Beobachtung dieser sexuellen Interaktion hat dann Auswirkungen auf die Partnerwahl des zuschauenden Weibchens. Je nachdem, ob das andere Weibchen das Männchen bevorzugt oder abgelehnt hat, wird auch das zuschauende Weibchen dieses Männchen als Partner akzeptieren oder ablehnen.

Das Kopieren der Partnerwahl bringt den Weibchen viele Vorteile: Sie sparen Zeit bei der Partnersuche, junge Weibchen können sich auf die „richtige“ Wahl erfahrener Weibchen verlassen, und lernen, welche männlichen Phänotypen gewählt werden.

Das Kopieren ist inzwischen bei mehreren promiscuen Fischarten (Guppy, Reiskärpfling, Breitflossenkärpfling, Seenadeln, Übersicht in [12]) und an Vogelarten wie dem Wermutshuhn, Birkhuhn und der Japanwachtel sowie beim Zebrafinken nachgewiesen worden. Ein Experiment hierzu wird in Kasten 2 beschrieben.

4 | Fazit

● Bei der sexuellen Selektion sind also nicht nur die genetisch determinierten Partnerpräferenzen wichtig, sondern auch soziale Einflüsse verändern in erstaunlich kurzer Zeit die Partnerbevorzugung der Weibchen. Gerade die sozialen Faktoren bringen eine große Dynamik in den Prozess der sexuellen Selektion und eröffnen neue Perspektiven in der evolutionsbiologischen Forschung.

Literatur

- [1] M. Andersson, *Sexual Selection*. Princeton University Press (1994)
- [2] T. M. C. Bakker, Positive genetic correlation between female preference and preferred male ornament in sticklebacks. *Nature* 363 (1993), S. 255–257
- [3] R. Brooks, Negative genetic correlation between male sexual attractiveness and survival. *Nature* 406 (2000), S. 67–70
- [4] E. Danchin, L.-A. Giraldeau u. F. Cézilly, *Behavioral Ecology: An Evolutionary Perspective on Behaviour*. Oxford University Press (2008)
- [5] C. R. Darwin, *The Descent of man and selection in relation to sex*. J. Murray London (1871)
- [6] R. A. Fisher, *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press (1930)
- [7] W. D. Hamilton u. M. Zuk, Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218 (1982), S. 384–387

- [8] K. Immelmann, *The evolutionary significance of early experience*. Clarendon Press (1975)
- [9] J. R. Madden u. K. Tanner, Preferences for coloured bower decorations can be explained in a non sexual context. *Animal Behaviour* 65 (2003), S. 1077–1083
- [10] M. J. Ryan, Sexual selection, sensory systems and sensory exploitation. *Oxford Survey of Evolutionary Biology* 7 (1990), S. 156–195
- [11] M. N. Verzijden, R. F. Lachlan u. M. R. Servedio, Female mate-choice behavior and sympatric speciation. *Evolution* 59 (2005), S. 2097–2108
- [12] K. Witte, *Learning and Mate Choice In: Fish Cognition and Behavior*. Blackwell Publishing (2006), S. 70–95
- [13] K. Witte u. N. Sawka, Sexual imprinting on a novel trait in the dimorphic zebra finch: sexes differ. *Animal Behaviour* 65 (2003), S. 195–203
- [14] K. Witte u. B. Noltemeier, The role of information in mate-choice copying in female sailfin mollies (*Poecilia latipinna*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52 (2002), S. 194–202
- [15] A. Zahavi, Mate selection – a selection for a handicap. *Journal of theoretical Biology* 53 (1975), S. 295–214

Anschrift der Verfasserin

Prof. Dr. Klaudia Witte, Universität Siegen,
Biologie und ihre Didaktik, FG Ökologie und Verhaltensbiologie, Adolf-Reichwein-Str. 2, 57068 Siegen,
E-Mail: witte@biologie.uni-siegen.de

Sexuelle Selektion und die Evolution von Paarungssystemen bei Primaten

einschließlich des Menschen

M. Eberle und C. Fichtel

1 | Einleitung

● Mit seinem Werk zur natürlichen Selektion präsentierte Darwin 1859 eine Erklärung von adaptiven Unterschieden in den verschiedensten Merkmalen zwischen Individuen und Arten [7]. Er erkannte jedoch, dass er damit viele auffällige geschlechtsspezifische Merkmale, die teilweise die Überlebenschancen der Träger reduzierten (wie z. B. das prächtige Gefieder des Pfau), nicht erklären konnte. So entwickelte er das Konzept der Selektion weiter und formulierte 1871 das Prinzip der sexuellen Selektion, um die Ausprägung der auffälligen sekundären Geschlechtsmerk-

male im Tierreich zu erklären. In „The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex“, von 1871 definiert er sexuelle Selektion als “the advantages that certain individuals have over others of the same sex and species, in exclusive relation to reproduction” [8]. Angelpunkt von natürlicher und sexueller Selektion ist das Individuum (siehe [www](#) Online-Ergänzung: Ebene(n) der Selektion). Sexuelle Selektion bedeutet Varianz im Fortpflanzungserfolg zwischen Individuen desselben Geschlechts. Das Ausmaß dieser Varianz beschreibt die Intensität der Selektion. Sexuelle Selektion ist weder Gegenteil noch Spezialfall von natürlicher Selektion. Unter den

Einfluss der natürlichen Selektion fällt die Überlebensrate der Individuen, unter jenen der sexuellen Selektion alle diejenigen Merkmale, die zur Variation im Fortpflanzungserfolg innerhalb eines Geschlechts führen. Diese beiden Prozesse lassen sich nicht immer klar abgrenzen [6]. Die Konsequenzen der sexuellen Selektion erstrecken sich nicht nur auf die Morphologie und das Verhalten von Individuen, sondern auch auf die Paarungssysteme. Schon Darwin erkannte dies. Aber die Weiterentwicklung seines Konzeptes besonders im Rahmen der Verhaltensökologie und Soziobiologie zeigen diese Konsequenzen im Detail auf.