

Gerald Dick

Zur evolutiven und ökologischen Bedeutung von Sexualität, Partnerwahl und Paarzusammenhalt

Einleitung

Da bei der Partnerwahl, als zentrales Thema, nicht nur die Fragen der Wahl, also die Auswahlkriterien mit ihrer Ausformung und Entstehungsgeschichte, sondern auch die Partner von wesentlicher Bedeutung sind, soll aus zoologischer Sicht folgendes behandelt werden: Wie kam es in der Evolution zur Entstehung von verschiedenartigen Partnern, bringt Sexualität evolutiv oder ökologisch Vorteile und über welche Mechanismen kann ein Zusammenhalt der Partner gewährleistet sein?

1. Sexualität

Sexualität und Vermehrung (= Reproduktion) sind zwei grundsätzlich voneinander zu unterscheidende Phänomene. Obwohl die exakte Grenzziehung zwischen diesen beiden Begriffen noch eher vage bestimmt ist, lassen sich doch 2 Phänomene unterscheiden:

- * Vermehrung ohne Sexualität (= ungeschlechtliche Fortpflanzung)
(vegetative Vermehrung, z. B. Knospung, Teilung)
- * Vermehrung mit Sexualität (= geschlechtliche Fortpflanzung)

Während bei der Vermehrung direkt Nachkommen entstehen, führen sexuelle Vorgänge generell zum Austausch von genetischem Material. Vorstufen sexueller Vorgänge finden sich bereits bei den Prokaryota (= zellig organisierte Lebewesen ohne einen durch eine Membran abgegrenzten Zellkern): Bei Bakterien spricht man von *Parasexualität*, wenn zwei Zellen über eine Plasmabrücke miteinander in Beziehung treten. Die als Donorzelle bezeichnete Zelle befördert genetisches Material in die Rezeptorzelle (= Konjugation, Abb. 1). Nach diesem Transfer gehen die Zellen auseinander, ohne daß Nachkommen entstanden wären. Bei den Eukaryota (= Organismen, deren Zellen einen abgegrenzten Zellkern besitzen) verschmelzen Gameten nach der Meiose (bei der der Chromosomensatz um die Hälfte reduziert

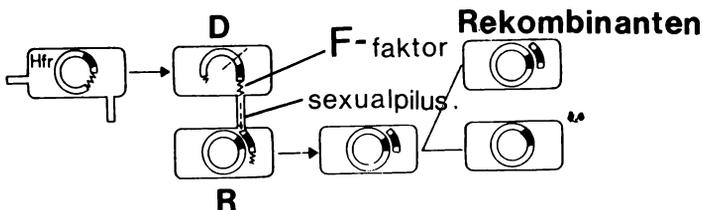


Abb. 1: Rekombination bei Bakterien. Bei den sogenannten Hfr-Bakterien (= high frequency of recombination) wird über den Sexualpilus sowohl ein Stück des ringförmigen Bakteriengenoms als auch der sogenannte F-Faktor vom Donor (D) zum Rezeptor (R) übertragen. (Aus: Czihak et al. 1976)

wird) zur *Zygote*, aus der ein neues Individuum entsteht. Bei vielen Protozoen und Grünalgen sind diese Gameten in Größe, Aussehen und Bewegung gleich (*Isogamie*). Gewöhnlich aber gibt es eine Differenzierung der Gameten in eine größere, passive und eine kleinere, aktive Keimzelle (*Anisogamie*). Dies ist der Ausgangspunkt für die Entstehung von männlichen und weiblichen Individuen. Per definitionem wird die größere Zelle als die weibliche, die kleinere als die männliche bezeichnet.

Bei den einzelligen Wimpertierchen (Ciliata) gibt es allerdings auch eine Form der Konjugation, wobei sich zwei Zellen aneinander legen und sogenannte Migrationskerne (*Micronuclei*) übertragen. Diese werden dann Teil der Erbinformation des jeweiligen Partners.

Eine besondere Art der Vermehrung, die sich an mehreren Stellen in der Evolution unabhängig voneinander entwickelt hat, ist die Jungferzeugung oder *Parthenogenese*: Bei dieser Vermehrung entwickeln sich Nachkommen aus weiblichen Keimzellen ohne einer vorherigen Vereinigung mit einer männlichen Geschlechtszelle. Diese eingeschlechtliche Fortpflanzung kann entweder zyklisch (z. B. jahreszeitlich) oder spontan auftreten.

Die funktionale Bedeutung der Sexualität ist heute noch ein sehr kontroverses Thema (Maynard-Smith 1971). Die Folge der geschlechtlichen Fortpflanzung ist das Zusammenbringen von Genen zweier Elternzellen in einer einzigen Zelle. Durch den Austausch von genetischem Material kommt es zur Neuorganisation von Eigenschaften (= Rekombination), die neben Mutationsvorgängen den wesentlichen Motor für evolutive Änderungen darstellt. Die entstandenen Rekombinanten fördern die Vielfalt und sind der Selektion unterworfen. Die evolutive Bedeutung der Sexualität beruht daher in der Neuordnung (= Rekombination) von Erbgut und nicht primär in der Entstehung von Nachkommen, wie die Einzeller besonders deutlich zeigen. Bei der Frage nach der Entstehung von Sexualität beschäftigen sich besonders zwei Theorien mit dem Vorteil der sexuellen gegenüber der un- und eingeschlechtlichen Fortpflanzung:

1. Beschleunigung der evolutiven Anpassung (oder „Langzeit-Erklärung“):

Gibt es zum Beispiel in einer Population zwei vorteilhafte Mutationen A und B, so können sich diese nur durch sexuelle Vorgänge genetisch vereinen. In einer sich ungeschlechtlich fortpflanzenden Population müßten sie nebeneinander existieren, außer es tritt zufällig die zweite Mutation zusätzlich zur ersten auf. Vor allem große Populationen, die sich geschlechtlich fortpflanzen, können so schneller evolvieren und mit einer veränderten Umwelt besser fertig werden. Dies ist auf die lange Sicht ein Vorteil (Fisher 1930; Maynard Smith 1971). Zusätzlich wird durch Rekombination die Akkumulation nachteiliger Mutationen vermieden.

Sollte diese Theorie alleine zutreffen, so müßten sich sexuell fortpflanzende Populationen schneller entwickeln können und asexuelle aussterben. Da dies aber nicht der Fall ist und diese Langzeit-Vorteile über die sehr umstrittene Gruppenselektion entstanden vorzustellen sind (Wynne-Edwards 1962, 1986, Maynard-Smith 1976) wird noch eine zweite Theorie diskutiert:

2. Nachkommen mit hohem Anpassungswert (oder „Kurzzeit-Erklärung“):

Dieser Vorteil ist besonders unter extremen, sich von Generation zu Generation ändernden Umweltverhältnissen vorstellbar. Bei zwei genetisch unterschiedlichen Populationen, die in eine neue Umwelt gelangen, wäre der bestadaptierte Genotyp eine Kombination aus beiden.

So produzieren sexuell sich fortpflanzende Individuen solche mit verschiedenartigen Phänotypen (d. s. Erscheinungsbilder), die ihrerseits Junge mit hohem Anpassungswert erzeugen. Ungeschlechtlich oder auch parthenogenetisch sich fortpflanzende Populationen hingegen haben einen vergleichsweise engen Bereich von Variabilität der Genotypen (der Gesamtheit der Erbinformation eines Individuums) und können sich deshalb nicht so kurzfristig an eine veränderte Umwelt anpassen.

Es gibt einige Arten, die sich sowohl parthenogenetisch als auch zweigeschlechtlich fortpflanzen (*Heterogonie*). Die Tatsache, daß dieses Phänomen relativ häufig auftritt, spricht für den kurzzeitigen Vorteil der geschlechtlichen Vermehrung. Zum Beispiel pflanzen sich die Wasserflöhe, *Daphnia sp.* (Blattfußkrebse – Phyllozoa) hauptsächlich parthenogenetisch fort, aber es kommt wahrscheinlich in Folge zu hoher Populationsdichte vor dem Winter zur Ausbildung von Männchen und Weibchen. Diese produzieren sogenannte Winter- oder Dauereier, die auf den Gewässergrund sinken und dort, ohne Schaden zu nehmen, austrocknen können. So überdauern sie ungünstige Bedingungen und dienen der Verbreitung. Die sexuelle Vermehrung dient hier offensichtlich dazu, mit Hilfe der größeren Variabilität die ungünstigen Bedingungen auszugleichen.

Dasselbe Prinzip gibt es auch bei anderen zyklisch-parthenogenetischen Gruppen, wie zum Beispiel bei Gallwespen (Cynipidae) oder den Rädertieren (Rotatoria). Bei den letztgenannten entstehen auch vor der Produktion der Wintereier Männchen. Nach den Frühjahrsregenfällen entstehen aus diesen Wintereiern in den temporären Lebensräumen, für die diese Tiere typisch sind, kurzfristig viele Generationen durch Parthenogenese.

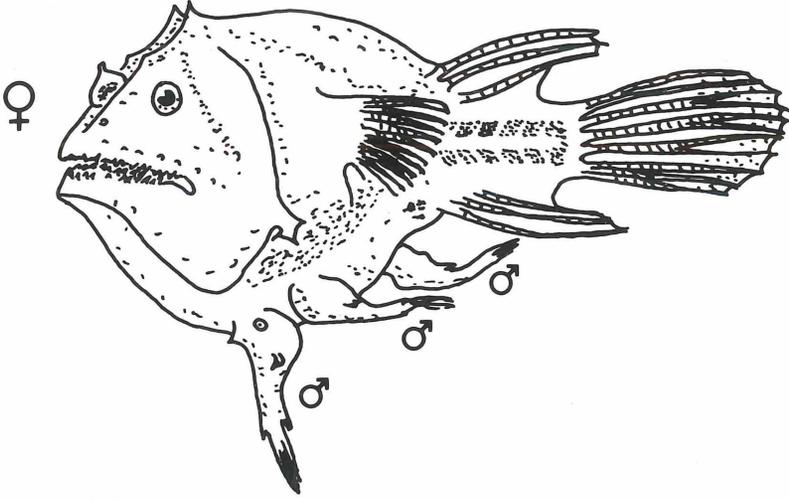
Interessant ist, daß auch bei Pflanzen, die sich sowohl vegetativ als auch geschlechtlich fortpflanzen können, immer der geschlechtlich entstandene Nachkomme mit den Mitteln der Verbreitung ausgestattet ist.

Bei unsicheren Umweltverhältnissen, wie zum Beispiel strengen Wintern oder der Besiedlung neuer Lebensräume, ist also genetische Vielfalt ganz offensichtlich von Vorteil. Die der Selektion unterworfenen Dauerstadien oder Verbreitungseinheiten haben durch ihre sexuell entstandene Mannigfaltigkeit eine bessere Überlebenschance, während unter gleichförmigen Bedingungen darauf verzichtet werden kann.

2. Sexuelle Selektion, Partnerwahl

Wie auch immer die Theorien über die Vorteile der Sexualität bewertet werden, die Ausbildung zweier Geschlechter bringt das Problem der Zusammenfindung und der Wahl der Partner mit sich. Im Tierreich haben sich viele unterschiedliche Möglichkeiten zur Bewältigung dieser Hürde entwickelt: niedere sessile Organismen, wie z. B. die Nesseltiere – Cnidaria durch die räumliche Nähe, einige hermaphroditische Tierarten durch die Selbstbefruchtung. Einen Spezialfall zur Lösung des Problems stellt auch die dauerhafte körperliche Verbindung der beiden Geschlechtspartner dar. Dies findet sich z. B. beim Pärchenegel (*Schistosoma haematobium*), einem Plattwurm (Plathelminthes), der die Bilharziose, eine tropische Parasitenkrankheit, verursacht. Bei diesem Egel lebt das Weibchen in der Bauchfalte des Männchen. Solche Dauervereinigungen gibt es auch unter den Fischen: Beim Tiefseeangler (*Edriolychnus schmidti*) sind die Zwergmännchen am Bauch des Weibchens festgewachsen (Abb. 2).

Abb. 2: Der Tiefseeangler *Edriolychnus schmidti* mit an der Bauchseite verwachsenen Zwergmännchen. (Aus: Buddenbrock 1953)



Bei frei beweglichen Tieren haben sich eine Unzahl von Körper- und Verhaltensmerkmalen sowie Handlungsabläufe entwickelt, die das Zusammenfinden der Geschlechtspartner ermöglichen sollen. Im allgemeinen spielt es dabei eine wichtige Rolle, ob sich Tiere durch eine „äußere Befruchtung“, also einer Befruchtung außerhalb des Körpers, vermehren (wie z. B. beim Stichling, wo die Abgabe der Geschlechtsprodukte durch mehrere Reaktionsketten synchronisiert werden muß), oder ob sich die Geschlechtspartner zu einer „inneren Befruchtung“ durch Kopula zusammenfinden.

Bei vielen Arten unterscheiden sich Männchen und Weibchen vor allem während der Fortpflanzungszeit recht stark in Aussehen und Verhalten voneinander. Die Erklärung der Evolution dieser Unterschiede ist das Ziel der Theorie der sexuellen Selektion:

Darwin unterscheidet 1. die *intrasexuelle* Selektion, die auftritt, wenn Männchen untereinander konkurrieren und es zur Entstehung von Stärke und zur Ausbildung von Waffen kommt; und 2. die *intersexuelle* Selektion, wenn Männchen mit ihren Strukturen und ihrem Verhalten die Weibchen anlocken (Darwin 1871). Die sexuelle Selektion wirkt dort, wo Weibchen Präferenzen für bestimmte männliche Merkmale (z. B. Zeichnungen) oder Verhaltensweisen haben.

Diese Grundidee wurde von Fisher (1930) erweitert: auch er nimmt an, daß Weibchen eine bestimmte Präferenz für Männchen-Merkmale haben. Damit das zur Evolution des Geschlechtsdimorphismus führt, muß aber auch ein gewisser Vorteil für dieses Individuum entstehen, welches die Präferenz zeigt. Fisher erklärt, daß durch die Wahl eines attraktiven Männchens durch das Weibchen im allgemeinen attraktive Söhne entstehen, die wiederum erhöhte Chancen auf Nachkommen haben. Der Vorteil für das Weibchen besteht also darin, mehr Enkel zu bekommen.

Diese Theorie erklärt allerdings nicht die Frage, wie die Attraktivität des Männchens ursprünglich fixiert wird und wie die Präferenz des Weibchens überhaupt entsteht. Fisher schlug

vor, daß anfangs ein attraktives Merkmal mit einem Überlebensvorteil für das Männchen gekoppelt ist und dann erst vom Weibchen gewählt wird. So kann man sich zum Beispiel auch das extreme epigame Merkmal (= Merkmal, das zur Anlockung des Geschlechtspartners dient) beim Pfau – ursprünglich als verlängerter Stoß mit Flugvorteilen entstanden – denken. Durch die sexuelle Selektion würden nun Männchen mit immer längerem Stoß begünstigt werden, solange bis die Flugfähigkeit der Söhne wieder vermindert ist und eine Selektion in die Gegenrichtung einsetzt. Simulationsberechnungen von Arnold (1983) zeigten, daß unter alleiniger Einwirkung der natürlichen Selektion ein relativ kürzerer Stoß entstanden wäre.

Ein anderes Beispiel bietet der Teichmolch *Triturus vulgaris*: zur Balzzeit bilden die Männchen einen großen Hautkamm am Rücken aus. Die Länge der Balz unter Wasser wird beim Männchen durch die vorhandene Atemluft begrenzt. Bei Experimenten stellte sich heraus, daß bei Verwehren des Atmens an der Wasseroberfläche Molche in der Balz länger überleben, als solche außerhalb der Balz (Foxon 1964). Der von Gefäßen durchzogene Hautkamm ist in der Evolution also vielleicht primär als Hautatmungsorgan entstanden, der Anreiz für das Weibchen kam möglicherweise erst sekundär hinzu (Halliday 1977).

Eine Präferenz für auffällige Reizobjekte wird in der Ethologie in mehreren Zusammenhängen beschrieben. Sogenannte Auslöser, die von angeborenen auslösenden Mechanismen (AAM) erkannt werden, dienen als Signale. Eindrucksvolle Beispiele für solche Signale beim Geschlechterfinden sind:

– **optische:**

Winkerkrabben (*Uca sp.*): die Männchen winken mit einer der beiden Scheren, welche vergrößert ist.

Leuchtkäfer (Lampyridae): die Weibchen sitzen in der Laubstreu und locken Männchen durch Leuchten („Glühwürmchen“).

Fregattvogel (*Fregata sp.*): die Männchen haben leuchtend rote vergrößerte Kehlsäcke.

Beifußhuhn (*Centrocercus urophasianus*): weithin sichtbare Schaubalz der Männchen in der Beifußsteppe Nordamerikas.

– **akustische:**

der Gesang und die Instrumentallaute bei Vögeln; die Rufe der Amphibien;

die Instrumentallaute der Insekten;

– **olfaktorische:**

das Freisetzen von Sexuallockstoffen (Pheromonen), z. B. bei Insekten und Säugern.

Weitere Beispiele seien hier noch angeführt: eine ganz besonders farbenprächtige Erscheinung ist die Gruppenbalz der Paradiesvögel (Paradisaeinae), die durch buntgefärbte, teils verschnökelte, zarte oder extrem verlängerte Federn und sogar verkehrt am Baum hängend und tänzelnd die Weibchen anlocken. Eine andere Strategie verfolgen die naheverwandten Laubenvögel (Ptilonorhynchinae), die ausschließlich für die Weibchenwerbung eigene „Liebeslauben“ aus tierischem und pflanzlichem Material erbauen. Diese Lauben haben nichts mit dem Nest, das erst später errichtet wird, zu tun.

Diese Beispiele zeigen, daß manche Merkmale einen Hang zur „Übertreibung“ haben. Ein eindrucksvolles Experiment soll besser erläutern, was damit gemeint ist: Austernfischer (*Haematopus ostralegus*) bevorzugen ein experimentell angebotenes Gelege mit 5 Eiern gegen-

über dem eigenen 3er Gelege, welches sie allerdings gar nicht erfolgreich bebrüten könnten. Auch ein angebotenes Riesenei wird dem arteigenen, kleineren Ei beim Einrollen ins Nest vorgezogen (Tinbergen 1952).

Solche übertriebenen Auslöser werden auch als „übernormale“ Auslöser bezeichnet. Der Hang zur Übertreibung dürfte ein durchgehendes Phänomen im Tierverhalten sein und besonders bei den Wahrnehmungseigenschaften der Tiere und beim Menschen (Lorenz 1943, Hückstedt 1965, Gardner & Wallach 1965, Koenig 1974, Fullard & Rieling 1976, Eibl-Eibesfeldt 1984). Diese prinzipielle Tendenz zum Auffälligen läßt nun Fishers Annahme, ein epigames Merkmal müsse mit adaptiven Eigenschaften gekoppelt sein, als nicht notwendig erscheinen.

Die strenge Unterscheidung von natürlicher und sexueller Selektion im Sinne Darwins, also die Fähigkeiten zum Überleben und zur Fortpflanzung einerseits und der Erwerb von Paarungspartnern andererseits, wird heute nicht mehr gemacht (vgl. Mayr 1972). Besonders die Soziobiologie, eine ökologisch orientierte Ethologie, die mit mathematischen Modellen (z. B. Kosten-Nutzen-Analyse) evolutionäre Vorhersagen berechnet, hat hier völlig neue Blickwinkel eröffnet. Diese modernen soziobiologischen Überlegungen und Theorien (z. B. Wilson 1975, Dawkins 1976, Barash 1980, Krebs & Davies 1984, Trivers 1985) gehen von den Merkmalsträgern, den Genen und ihren Vorteilen im Anpassungswert (fitness) für die Individuen aus. Die Weitergabe von Genen, die die „fitness“ erhöhen, gehört zu den Grundüberlegungen, bei denen eine Unterscheidung in sexuelle und natürliche Selektion nicht notwendig ist. Vielmehr ist es wahrscheinlich besser, die sexuelle Selektion als Spezialfall der natürlichen Selektion zu betrachten.

3. Paarungstypen und Zusammenhalt

Je nach Organisation der Paarungspartner können zwei Paarungsgrundtypen unterschieden werden:

1) In *polygamen* Systemen paaren sich einige Mitglieder des einen Geschlechts mit mehreren Mitgliedern des anderen. Man unterscheidet *polygyne* Arten (bei denen wenige Männchen mit jeweils mehreren Weibchen kopulieren) und *polyandrische* Arten (bei denen bestimmte Weibchen mit mehreren Männchen kopulieren).

2) Im *monogamen* System verpaart sich jeweils ein Geschlechtspartner mit nur einem Vertreter des anderen Geschlechts (zur Evolution von Monogamie, siehe Wittenberger & Tilson 1980). Dieses System gilt bei den Vögeln als vorherrschend (McFarland 1987).

Bei all diesen Paarungstypen fällt auf, daß das Weibchen sehr oft mehr oder gar allein die Aufzucht besorgt (Trivers 1972). Hierfür sind einige Gründe anzuführen: wenn es sich nicht um eine äußere Befruchtung handelt, so muß das Männchen (im Gegenteil zum Weibchen) beim Eierlegen nicht dabei sein. Es kann sich aber auch nie sicher sein, daß es sich beim entstehenden Nachwuchs um die eigenen Jungen handelt. Aus diesem Grund wird das Interesse des Männchens an der Brut nicht so groß sein, wie das des Weibchens. Dazu kommt, daß das Weibchen seine „fitness“ nicht durch die Zahl der Eier, sondern nur durch die Zahl erfolgreich aufzogener Jungen erhöhen kann, es wird sich daher mehr auf diese konzentrieren.

Ganz anders verhält sich dies bei polyandrischen Arten, die aber eher selten vorkommen:

beim Blatthühnchen (*Jacana spinosa*), einem südamerikanischen Regenpfeifer, ist das Weibchen viel auffälliger gefärbt und territorial. Das Männchen brütet die Eier aus, während das Weibchen versucht weitere Männchen für andere Nester zu gewinnen.

Beim Odinshühnchen (*Phalaropus lobatus*) balzt das Weibchen sogar und gestaltet nur eine Nestmulde, die das Männchen fertigstellt. Das Weibchen versorgt mehrere Männchen (bis zu 4) mit Eiern.

Beim Sanderling (*Calidris alba*) gibt es Männchen, die ein Gelege bebrüten, während sich das Weibchen ein zweites Männchen sucht und das zweite Gelege dann selbst bebrütet.

Die Brutstrategie ist offensichtlich in Gebieten mit hohen Eiverlusten, sei es durch Räuber oder Witterungsunbilden, von Vorteil. Der große Anpassungswert liegt darin, unter extremen ökologischen Verhältnissen in kurzer Zeit möglichst viele Nachkommen zu erzeugen.

Polygynie ist im Gegensatz zu Polyandrie weit verbreitet. Ihr Auftreten wird auch immer mehr durch die Kenntnis ökologischer Bedingungen verständlich. Weibliche Ochsenfrösche (*Rana catesbeiana*) bevorzugen die Reviere älterer Männchen, wobei sich herausstellte, daß diese Reviere eine hohe Qualität mit einer geringen Mortalität der Embryonen aufwiesen. Dies wiederum hing mit der Temperaturverteilung und der geringeren Anzahl an Egelns zusammen. Hier wird also Polygynie durch das Verteidigen einer Ressource erreicht (Howard 1978).

Eine Verteidigung der Ressourcen und der Weibchen gibt es bei einigen harem bildenden Tieren (z. B. Impalas, Fasan und einige Primaten). Auch hier spielt primär die intrasexuelle Selektion die Hauptrolle: starke Männchen mit guten Ressourcen und großem Harem sind gefragt.

Anders bei der Arenabalz, z. B. bei Birkhuhn oder Uganda Kob (Antilope), wo die Weibchen alleine aufgrund der vom Männchen zur Schau gestellten Merkmale wählen. Hier wird also nur der Status, die Rangordnung verteidigt.

Neuere Untersuchungen an Singvögeln haben ergeben, daß Polygynie relativ verbreitet ist (Moller 1986). Von den 122 dort untersuchten Sperlingsvögeln waren 39% polygyn. Diese Arten waren meist typisch für offenes Gelände, wie Marschen, Wiesen, Weiden oder niedriges Gebüsch, ein erneuter Hinweis auf den ökologischen Zusammenhang (Lack 1968). Als polygyne Arten gelten z. B. Feldlerche, Rauchschwalbe, Schafstelze, Rotkehlchen, Schwarzkehlchen, Gartenrotschwanz. Jüngst deuten einige Publikationen erneut auf die weitere Verbreitung von Polygynie hin (z. B. Rubenstein & Wrangham 1986, Hoi 1989, Pinxten et al. 1989) sowie auf eine ökologische Einpassung der Paarungssysteme als evolutiven Vorteil.

Ein Aufrechterhalten der Beziehung der Partner auch außerhalb der Brutzeit gibt es bei Schwänen, Gänsen, Kranichen und Gibbons. Der Zusammenhalt der Partner kann grundsätzlich entweder über die Umwelt oder durch den Partner selbst gewährleistet sein. Ein eindrucksvolles Beispiel für den Umweltfaktor liefert die Garnele *Spongicula venusta*. Sie wandert bereits im jugendlichen Alter in den Schwamm *Euplectella oweni* ein und wächst dort langsam heran. Infolge des Wachstums bleibt sie dann in diesem Schwamm gemeinsam mit ihren Artgenossen eingeschlossen.

Bei den Weißstörchen ermöglicht die Bindung an einen bestimmten Ort das Zusammen-

finden der Geschlechter – die sogenannte Ortsehe. Dadurch, daß von beiden Partnern immer derselbe Brutplatz aufgesucht wird, finden dieselben Partner wieder zusammen, ohne daß ein individuelles Erkennen notwendig ist.

Bei den Mechanismen, die direkt über den Partner funktionieren, gibt es zahlreiche Ausprägungen. Die Paarbindungsverhaltensweisen stammen oft aus dem Bereich der Balz und werden von beiden Partnern zugleich oder alternierend ausgeführt. Beim Australischen Zebrafink kommt es auch außerhalb der Fortpflanzungsperiode zum Anbalzen. Die Verhaltensweisen sind dabei dieselben wie bei der Balz, es kommt aber in der Regel nicht zur Kopula.

Weiters tritt das Balzfüttern bei vielen Papageien und beim Kolkraben während des ganzen Jahres auf. Hierbei wird der Zusammenhalt durch das Absenken der innerartlichen Aggression gestärkt.

Auch die sogenannten Duett-Gesänge (alternierendes oder simultanes Singen beider Partner) können außerhalb der Paarungszeit auftreten und fördern den Paarzusammenhalt. Der oft in sehr dichter Vegetation vorgetragene Duettgesang erleichtert außerdem das Sichfinden unter diesen ökologischen Bedingungen. Ein Beispiel für diesen Duett-Gesang ist der Afrikanische Scharlachwürger (*Laniarius barbarus*).

Bei den Primaten sind die Verhältnisse viel komplizierter: die Kopulation kann als „Binde-mechanismus“ wirken, so zum Beispiel bei Pavianen oder beim Rhesusaffen, jedoch kommt es hierbei nicht zur Ejakulation. Bei den uns nächstverwandten Schimpansen sind die Sozialbeziehungen noch vielschichtiger und zum Beispiel vom Nahrungsangebot, der Anzahl von Weibchen im Östrus (= Eireife) oder Rangordnungsveränderungen abhängig. Das Zusammentreffen bestimmter Individuen oder das Alleinebleiben ist kaum vorhersagbar und deshalb wird diese Organisationsform als Vereinigungs-Trennungs-Gesellschaft bezeichnet (Goodall 1986).

Die bei vielen Säugern und Vögeln übliche gegenseitige Fell- und Gefiederpflege wird auch in einem Funktionswandel als Binfefunktion diskutiert.

Das Zusammentreffen von Geschlechtspartnern im Dienste der Fortpflanzung ist natürlich sexuell motiviert, der Zusammenhalt dauert aber in den meisten Fällen nur eine Fortpflanzungsperiode. Das Zusammentreffen allein zur Samenübertragung findet sich bei den meisten Wirbellosen, bei vielen Fischen, bei allen Amphibien und der Mehrzahl von Reptilien sowie bei einigen Vögeln und Säugern.

Dort wo Verhaltensweisen, die dem Zusammenhalt dienen, auch außerhalb der Keimdrüsenaktivität auftreten, liegt der Schluß nahe, daß dabei eine eigene Motivation zugrunde liegt und eine rein sexuelle Motivation auszuschließen ist. In diesem Zusammenhang wird sogar von einem „Bindungstrieb“ gesprochen. Hinweise für einen solchen Trieb, also auch für das Vorhandensein einer Appetenz, wurden bis jetzt allerdings nur bei zwei Tierarten gefunden:

Bei den Graugänsen dient die Zeremonie des „Triumphgeschreis“, die sich aus mehreren Verhaltensweisen zusammensetzt, dem Zusammenhalt eines Gänsepaars. Das Schnattern als wesentliches Element tritt unabhängig von sexuellem Verhalten auf, und bei Verlust des Partners wird dieser als auslösende Reizsituation aktiv gesucht (Appetenzverhalten) (Fischer 1965).

Die Männchen der Harlekin-Garnele, *Hymenocera picta*, sitzen neben bestimmten Weib-

chen („Paarsitzen“) und suchen diese, nach experimentellem Entfernen, gezielt auf (Appetenz). Dabei werden fremde Weibchen ignoriert. Zu sexuellem Verhalten kommt es dabei nicht. Im Gegensatz dazu wird zur Fortpflanzungszeit jedes Weibchen akzeptiert (Wickler & Seibt 1972).

Literatur

- Arnold, S. J. (1983): Sexual selection: the interface of theory and empiricism. In: Bateson, P. (ed.): *Mate Choice*. Cambridge University Press, Cambridge – London – Sidney. 67-107.
- Barash, D. P. (1980): *Soziobiologie und Verhalten*. Paul Parey, Berlin und Hamburg.
- Buddenbrock, W. von (1953): *Das Liebesleben der Tiere*. Athenäum – Gerhard v. Reutern K. G., Bonn.
- Czihak, G., Langer, H. & H. Ziegler (1976): *Biologie. Lehrbuch für Studenten der Biologie*. Springer, Berlin – Heidelberg – New York.
- Darwin, C. (1871): *The descent of Man, and selection in relation to sex*. John Murray, London.
- Dawkins, R. (1976): *The selfish gene*. Oxford University Press, Oxford.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1984): *Die Biologie des menschlichen Verhaltens*. Piper, München – Zürich.
- Fischer, H. (1965): Das Triumphgeschrei der Graugans (*Anser anser*). *Z. Tierpsychol.* 22: 247-304.
- Fisher, R. A. (1930): *The genetical theory of natural selection*. The Clarendon Press, Oxford.
- Foxon, G. E. H. (1964): Blood and respiration. In: Moore, J. A. (ed.): *Physiology of the Amphibia, Vol I*, 151-209. Academic Press, New York.
- Fullard, W. & A. M. Rieling (1976): An investigation of Lorenz' Baby Babyness. *Child Develop.* 47: 1191-1193.
- Gardner, B. T. & L. Wallach (1965): Shapes of figures identified as a baby's head. *Perceptual & Motor Skill* 20: 135-142.
- Goodall, J. (1986): The chimpanzees of Gombe, Patterns of behavior. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge – Massachusetts & London – England.
- Halliday, T. R. (1977): The effects of experimental manipulation of breathing behaviour on the sexual behaviour of the smooth newt, *Triturus vulgaris*. *Anim. Behav.* 25: 39-45.
- Hoi, H. (1989): *Ökologie und Paarungssystem der Bartmeise (Panurus biarmicus)*. Diss. Univ. Wien.
- Howard, R. D. (1978): The evolution of mating strategies in Bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *Evolution* 32: 850-871.
- Hückstedt, B. (1965): Experimentelle Untersuchungen zum „Kindchenschema“. *Z. exp. & angew. Psychologie* 12: 421-450.
- Koenig, O. (1974): Blickfang Auge. In: Swoboda, F. (ed.): *Werbepolitik*. Böhlau, Wien – Köln – Graz, 88-103.
- Krebs, J. R. & N. B. Davies (1984): *Behavioural Ecology, An Evolutionary Approach*. Blackwell, Oxford – London, 2nd ed.
- Lack, D. (1968): *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- Lorenz, K. (1943): Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. *Z. Tierpsychol.* 5: 235-409.
- Maynard Smith, J. (1971): What use is sex? *J. theor. Biol.* 30: 319-335.
- Maynard Smith, J. (1976): Group selection. *Qu. Rev. Biol.* 51: 277-283.
- Mayr, E. (1972): Sexual selection and natural selection. In: Campbell, B. (ed.): *Sexual selection and the descent of Man*. Heinemann, London, 87-103.
- McFarland, D. (1987): *The Oxford Companion to Animal Behaviour*. Oxford University Press, Oxford – New York.
- Moller, A. P. (1986): Mating systems among European passerines: a review. *Ibis* 128: 234-250.
- Pinxten, L. R., Eens, M., van Elsacker, L. & R. F. Verheyen (1989): An extreme case of polygyny in the European Starling, *Sturnus vulgaris*. *Bird Study* 36: 45-48.
- Rubenstein, D. I. & R. W. Wrangham (Eds.) (1986): *Ecological aspects of social evolution. Birds and Mammals*. Princeton University Press, Princeton – New Jersey.
- Tinbergen, N. (1952): *Instinktlehre*. Paul Parey, Berlin – Hamburg.
- Trivers, R. L. (1972): Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B. (ed.): *Sexual selection and the descent of Man*. Heinemann, London, 136-179.
- Trivers, R. L. (1985): *Social Evolution*. The Benjamin – Cummings Publishing Company Inc., Menlo Park – Amsterdam – Singapore.
- Wickler, W. & U. Seibt (1972): Über den Zusammenhang des Paarsitzens mit anderen Verhaltensweisen bei *Hymenocera picta* Dana. *Z. Tierpsychol.* 31: 163-170.
- Wilson, E. O. (1975): *Sociobiology, The New Synthesis*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge – Massachusetts and London – England.
- Wittenberger, J. F. & R. L. Tilson (1980): The evolution of monogamy. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 197-232.
- Wynne-Edwards, V. C. (1962): *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Oliver & Boyd, Edinburgh and London.
- Wynne-Edwards, V. C. (1986): *Evolution through group selection*. Blackwell, Oxford – London – Melbourne.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Matreier Gespräche - Schriftenreihe der Forschungsgemeinschaft Wilheminenberg](#)

Jahr/Year: 1989

Band/Volume: [1989a](#)

Autor(en)/Author(s): Dick Gerald

Artikel/Article: [Zur evolutiven und ökologischen Bedeutung von Sexualität, Partnerwahl und Paarzusammenhalt 24-32](#)