

# Evolution, Spermienkonkurrenz und Parasiten

H. HOI

**Abstract:** Already Darwin realized that besides “natural selection“ there is a second driving force in evolution, he identified as “sexual selection“. Mate choice and competition for mates are the two important forces of “sexual selection“ and important to explain extravagant ornaments like the enormous antlers of red deer or the peacocks tail. Also extreme behavioural performances in relation to mate choice can be explained by “sexual selection“. The importance of mate choice in evolution has been ignored for a long time. Some decades ago the significance of “sexual selection“ to explain evolution grew, especially with the discovery of what is called “sperm competition“. “Sperm competition“ is a part of the “sexual selection“ theory and includes all processes in the female reproductive tract namely sperm selection by the female and sperm competition by sperm of rival males. Sperm competition is a frequent phenomenon in many animal taxa and special adaptations are described. Furthermore, the importance of pathogens and parasites for mate choice is discussed. In particular, why are parasites and consequently the immune system of the host such important in “sexual selection“.

**Key words:** Sperm competition, mate choice, extravagant ornaments, parasite resistance, immunocompetence.

Mutation und Selektion sind die zwei bedeutendsten Mechanismen der Evolution. Was man unter Mutation und Selektion genau versteht wird im Kapitel Evolution und Verhalten von Hans Winkler im Detail beschrieben. – Ein Pfau schlägt ein Rad, mit zitternden aufgestellten Federn präsentiert er die schillernden Augen an den Enden der oft über einen Meter langen Federn um seine Weibchen zu beeindrucken. Je mehr Augen umso attraktiver ist der Pfauenmann für die Weibchen (PETRIE & WILLIAMS 1993, PIKE & PETRIE 2005). Ein Teichrohrsängermännchen, ein kleiner unscheinbarer brauner Vogel sitzt auf einem Schilfhalm im Schilfwald des Neusiedler Sees und trällert sein kompliziertes Lied. Unablässig, Tag und Nacht, mit nur kurzen Pausen produziert er eine Silbe nach der anderen und selten gleicht eine der anderen. 100erte von verschiedenen Silben in einer Minute. 30 m weiter sitzt sein Rivale und gibt sein Bestes. Sobald er mit seiner Leistung ein Weibchen für sich gewinnt hört er auf zu singen.

Die bunten Federn des Pfaus und die „akustischen Pfauenfedern“ des Rohrsängermännchens sollen durch Kopierfehler (zufällige Mutationen) bei der Reproduktion entstanden sein? DARWIN (1871) wusste bereits, dass neben der natürlichen Selektion auch noch eine sexuelle Selektion existiert. Die treibende Kraft ist die Partnerwahl und der Konkurrenzkampf der Männchen um Weibchen. Weibchen bevorzugen Männchen mit komplizierten Gesängen (CATCHPOLE 1980, 1986, LAMPE & ESPMARK 1994, LAMPE & SAETRE 1995) oder „schillernden Augen“ auf langen Federn (PETRIE &

WILLIAMS 1993). D.h., wenn ein Männchen noch besser singt oder noch längere Federn hat wird es von Weibchen bevorzugt. So sind meist die Weibchen die Designer der oft unglaublichsten Ornamente die man im Tierreich findet (Abb. 1).

Trotzdem ist der Weibchenwahl, als treibende Kraft in der Evolution, über sehr lange Zeit relativ wenig Bedeutung beigemessen worden. Heute, wo man die Vaterschaft genetisch feststellen kann, werden diese genetischen Vaterschaftstests auch in der Verhaltensforschung eingesetzt und Vaterschaftsuntersuchungen, vor allem an Vögeln, haben überraschende Ergebnisse erbracht (z. B. PETRIE & KEMPENAERS 1998). Bei 75 % aller Singvogelarten bei dem ein Männchen und ein Weibchen sich gemeinsam um die Jungen kümmern, gehen die Weibchen fremd. Ein oder mehrere Junge im Nest sind nicht vom Männchen, das die Jungen füttert. Bartmeisenmännchen *Panurus biarmicus* (Abb. 2), liebevolle Väter, die sich oft mehr als das Weibchen um die Jungen kümmern, sind oft nicht die Väter dieser Jungen (HOI & HOI-LEITNER 1997). Oft findet man in einer Brutgruppe in mehr als der Hälfte der Nester fremde Nachkommen (HOI & HOI-LEITNER 1997). Die Ergebnisse von Vaterschaftsuntersuchungen, vor allem bei Singvögeln, führen uns vor Augen, dass Weibchen entscheidend in die Partnerwahl eingreifen (GOWATY 1994, PETRIE & KEMPENAERS 1998). Ein beunruhigendes Ergebnis für das männliche Geschlecht generell? Schlussfolgerungen dieser Ergebnisse sind jedenfalls:



**Abb. 1:** Männlicher Kronentyrann *Onychorhynchus coronatus*. Weibchen sind die Designer des eleganten Kopfschmuckes der Männchen. Foto: Hans Winkler.

Monogame Weibchen (solche die im Prinzip mit einem Männchen über längere Zeit zusammenleben) sind häufig untreu, anders als von DARWIN (1871) und bis vor kurzem auch von ANDERSSON (1994) traditionell angenommen wurde.

Paarbindungen zum Zwecke der gemeinsamen Fortpflanzung sind oft voller Konflikte bei dem die Interessen der beiden Geschlechtspartner nicht übereinstimmen (LIFJELD et al. 1994, GOWATY 1996).

Sexuelle Selektion ist nicht mit der Paarung zu Ende, da sich Weibchen häufig mit mehreren Männchen paaren. Der Konkurrenzkampf der Männchen und die Partnerwahl setzen sich im Genitaltrakt des Weibchens fort. Man fasst diese Prozesse unter dem Begriff „Spermienkonkurrenz“ zusammen (BIRKHEAD & MØLLER 1992, 1998). Im engeren Sinn meint man damit alle physiologischen Vorgänge im weiblichen Genitaltrakt die nach der Paarung mit mehreren Männchen ablaufen

**Abb. 2:**

Bartmeisenmännchen *Panurus biarmicus*. Die Männchen haben schwarze Bartstreifen und eine gelbe Schnabelfärbung. Foto: Herbert Hoi.



(BIRKHEAD & MØLLER 1992, 1998). In weiterem Sinn meint man damit verschiedenste morphologische, physiologische und Verhaltensaspekte: z. B. Größe, Menge und Struktur der Spermien, Morphologie männlicher und weiblicher Sexualorgane, Spermien-speicherorgane, Balzrituale und Kopulationsverhaltenweisen (z. B. GOWATY 1994). Während der Verpaarung gibt es mehrere Momente wo Weibchen in die Entscheidung, wer letztendlich der Vater ist, eingreifen.

**(a) Vor der Kopulation:** Der Zeitpunkt der Kopulation ist ausschlaggebend für die Sicherung der Vaterschaft. Je näher Kopulation und Ovulation zusammenfallen, umso wahrscheinlicher die Paternität. Weibchen haben also über die Wahl des Kopulationszeitpunktes Einfluss auf den tatsächlichen Vater. „Mann“ könnte diesen Mechanismus mit dem Sprichwort „Die Letzten werden die Ersten sein“ umschreiben (BIRKHEAD & MØLLER 1992, 1998). Entscheidend ist die Menge an Spermien, die von einem Männchen zur Verfügung stehen. Weibchen vieler Tierarten können zwar Spermien speichern, verlieren aber mit der Zeit konstant eine gewisse Menge an Spermien. Bei Vögeln stellen solche Spermien-speicher Ausbuchtungen am Übergang zwischen dem Vaginal und Uterusbereich dar (Fig. 3a). Insekten haben meist eine eigene Speicherkammer für Spermien (Fig. 3b).

Bei Vogelarten ist die Verlustrate artspezifisch und bei manchen Arten wie z. B. Bartmeisen sehr hoch (SAX et al. 1998). Daher stehen immer von dem Männchen das zuletzt kopuliert am meisten Spermien zur Verfügung. Auch die Kopulationshäufigkeit hängt teilweise von der Höhe der Verlustrate ab.

**(b) Während der Kopulation:** Weibchen können manchmal beeinflussen, ob es zu einer Ejakulation kommt oder nicht. Sie können zum Teil auch die Menge der Spermien regulieren, die bei der Kopulation in den Genitaltrakt gelangen. Der Spermientransfer wird auch durch die Größenunterschiede der Paarungspartner beeinflusst.

**(c) Nach der Kopulation aber vor der Befruchtung:** Weibchen können Spermien nach dem Transfer wieder ausscheiden (ca. 80%). Haushühner pressen nach der Kopulation mit einem rangniederen Hahn möglichst alle Spermien wieder aus. Selektion der Spermien findet dann im Vaginalbereich statt. Die dabei ablaufenden physiologischen Vorgänge sind noch relativ unklar. Ausgewählte Spermien werden in den Spermien-speichern eingelagert. Von einem Ejakulat mit ca. 5 Mill. Spermien sind dann nur mehr wenige 10tausende übrig. Damit ist es aber noch nicht genug. Weibchen verschiedener Tierarten können unterschiedlich selektiv auf bestimmte Spermien-speicher und sogar Sper-

mien zugreifen. Die Spermien treten dann den letzten Weg an – zum Ei! Auch hier gibt es physiologische Hindernisse der Weibchen um sicherzustellen, dass nur die besten und gesündesten Spermien das Ei erreichen. Auch der Weg kann unterschiedlich lang sein. Nur wenige (einige Hunderte bis Tausende) erreichen das Ei und nur ein Spermium kann das Ei befruchten.

**(d) Nach der Befruchtung:** Selbst nach der Befruchtung kann das Weibchen noch Einfluss auf die Vaterschaft nehmen. Selektiver Schwangerschaftsabbruch (Bruceeffekt) kommt bei verschiedenen Tierarten vor.

Angesicht dieser Vielzahl an Möglichkeiten, die Weibchen zur Verfügung stehen, scheint die Situation für das männliche Geschlecht eher trist. Männchen haben natürlich Strategien entwickelt, um ihre Chancen auf die Vaterschaft der Jungen eines Weibchens zu erhöhen. Im morphologischen Bereich gibt es unterschiedlichste Penisstrukturen (Fig. 4).

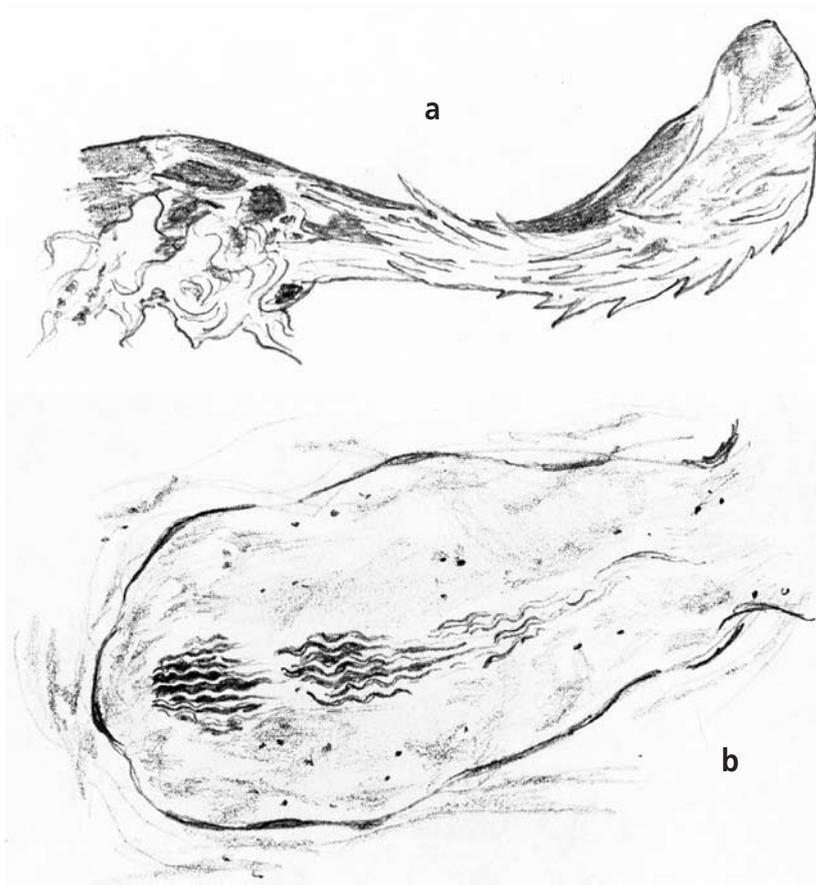
Bei Wild- und Hausschweinen ist der Penis der Eber extrem lang und hat eine korkenzieherartige Spitze. Die passt ideal zu der spiralgigen Cervix der weiblichen Schweine. Der Eber kann so sein Ejakulat direkt in den Uterus abgeben. Eber geben bei der Befruchtung außerdem riesige Mengen an Spermien und Spermienflüssigkeit ab. Die Anpassungen der genitalen Strukturen der beiden Geschlechter bei vielen Tierarten legt den Schluss nahe, dass sie sich in Koevolution miteinander entwickelt haben. Auch die Morphologie der Spermien oder Menge der Spermien können variiert werden. Männchen können weiters mit Hilfe verschiedener Verhaltensmaßnahmen versuchen, die Sicherheit über die Vaterschaft zu erhöhen (BIRKHEAD & MØLLER 1992). Partnerbewachung ist eine Möglichkeit. Bei vielen Vogelarten weichen die Männchen ihren Weibchen während ihrer rezeptiven Phase nicht von der Seite. Partnerbewachung rund um die Uhr ist aber nicht immer möglich. Mann muss oft Nahrung herbeischaffen, das Territorium und Nest vor Konkurrenten bewachen. Damit ist eine lückenlose Bewachung der Partnerin nicht mehr möglich. In diesem Fall versuchen Männchen so oft wie möglich mit dem Weibchen zu kopulieren. Vogelarten mit Partnerbewachungen kopulieren ca. 10 bis 20mal pro Gelege. Im Vergleich dazu kopulieren Paare ohne Partnerbewachung 200mal z.B. Haussperlinge, oder 600mal manche Greifvogelarten. Bei Tieren die in Kolonien brüten ist z.B. eine effiziente Partnerbewachung nicht möglich. Bei vielen Insekten, Amphibien und Reptilien bleiben die Männchen nach der Kopulation einfach auf dem Weibchen hängen. Kopulationen die mehrere Tage dauern wie z.B. bei Stabheuschrecken, ist eine andere Alternative. Den berühmten Keuschheitsgürtel gibt es im Tierreich wirklich. Zementdrüsen helfen oft Stöpsel zu produzieren, mit de-

nen die Männchen die Genitalöffnung der Weibchen verschließen (z. B. bei vielen Insekten, Reptilien und Säugetieren wie Meerschweinchen).

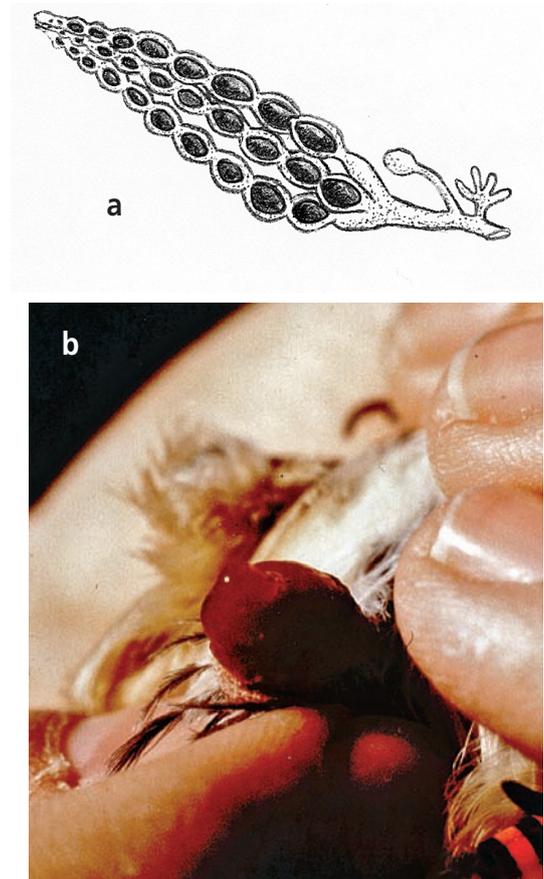
Auch Vergewaltigungen (Abb. 5) oder den Partner durch aggressives Verhalten einzuschüchtern ist eine Möglichkeit, um die Vaterschaft zu sichern (VALERA et. al. 2003). Warum ist die Partnerwahl der Weibchen so bedeutend für die Evolution? Warum ist die Wahl eines Partners so wichtig? Warum sind die Interessen der Geschlechter oft so gegensätzlich? Warum gehen Weibchen fremd?

Männchen können ihren Fortpflanzungserfolg erhöhen, wenn sie mit mehreren Weibchen kopulieren. Können Weibchen ihren Fortpflanzungserfolg erhöhen wenn sie sich mit mehreren Männchen verpaaren? Ja, ein Weibchen kann zwar nicht mehr Junge bekommen, aber sie kann das Risiko eines unfruchtbaren Männchens reduzieren, sie kann Nahrung oder andere Ressourcen von mehreren Männchen bekommen, die ihr auch bei der Jungenaufzucht helfen. Bei manchen Tierarten, vor allem Insekten, sind sogar die Spermien selbst eine wichtige Nahrungsressource, die sich dann auf die Zahl der Nachkommen auswirkt. Nachkommen von mehreren Männchen sind genetisch unterschiedlich, Weibchen streuen damit die Möglichkeit, dass wenigstens einige Junge resistent gegenüber neuen Krankheiten oder Parasiten sind. Weibchen gehen oft mit attraktiveren Männchen fremd und damit sind auch ihre Söhne attraktiver und werden erfolgreicher sein. Auch die genetische Qualität der Paarungspartner kann eine Rolle spielen. Qualitäten wie ein gutes Immunsystem zur Abwehr von Krankheiten und Parasiten können entscheidend bei der Partnerwahl sein. Neue Parasiten entstehen, Viren mutieren mit unglaublicher Geschwindigkeit. Parasiten und Krankheitserreger sind vielleicht sogar eine der bedeutendsten treibenden Kräfte in der Evolution. Warum? W.D. Hamilton entwickelte in den 80 Jahren des letzten Jahrhunderts die Idee, dass Fitnessunterschiede – Unterschiede in der Qualität von Individuen – einer Population über lange Zeiträume aufrecht bleiben können, indem sie sich mit ihren Parasiten interaktiv entwickeln (z. B. HAMILTON & ZUK 1982). Jedes Tier, groß genug, dass man es sieht, hat Parasiten. Parasiten, weil kleiner, vermehren sich auch schneller und haben auch kürzere Generationszyklen.

Von Generation zu Generation vergehen beim Menschen ca. 25 Jahre, bei Bakterien oft nur 20 Minuten. D. h., 100e Generationen von Parasiten können sich an ihren Wirt anpassen bis schließlich der Wirt einmal die Möglichkeit hat, auf die Parasiten zu reagieren. Für Parasiten sind die Wirte ihre Umwelt, an die sie sich anpassen müssen und der Körper des Wirtes beeinflusst das Wohlergehen der Parasiten. Umgekehrt, für



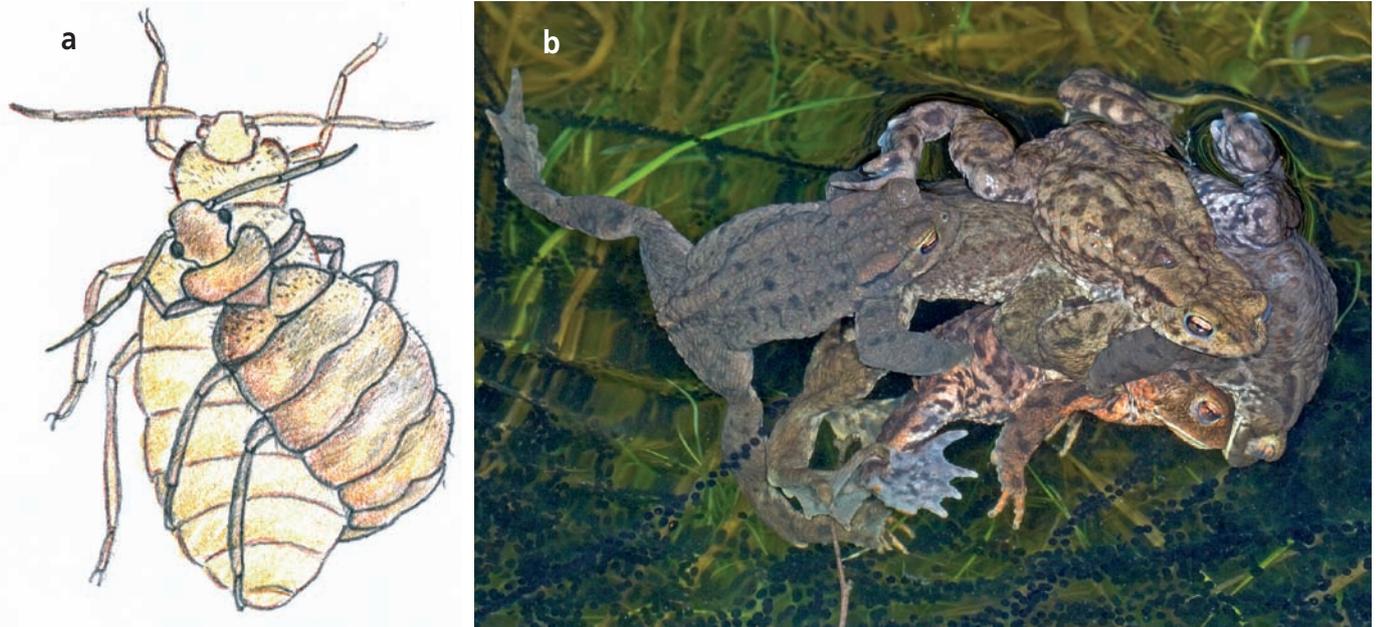
**Abb. 3:** (a) Spermienreservoir eines Bartmeisenweibchens. Das sind Ausbuchtungen am Übergang zwischen Vagina und Uterus (hier gefüllt mit Spermien) und, (b) Ovarium, Spermathek (Blase über dem Ovarium wird mit Spermien gefüllt) und die verzweigte Anhangsdrüse (nahe der Genitalöffnung) eines Insekts. Skizzen: Christine Hoi.



**Abb. 4:** (a) Genitalien einer männlichen Kleinlibelle. Das Horn dringt in die Spermathek des Weibchens und dient zur Entfernung bereits vorhandener Spermien. (b) Kopulationsorgan eines Bartmeisenmännchens. Skizze: Christine Hoi, Foto: Herbert Hoi.

die großen Tiere (Wirte) sind die Parasiten ein Teil ihrer biologischen Umwelt und ihre Eigenschaften beeinflussen ihre Lebensqualität. Da sich die Parasiten dauernd ändern, sind Gene, die heute vorteilhaft sind um Parasiten abzuwehren, vielleicht morgen schon nutzlos. Dadurch, dass sich Parasiten dauernd verändern können, sich nie alle Wirte auf sie einstellen und es werden daher nie alle Individuen gleich gut sein. Da die Abwehrkräfte zwischen Individuen variieren, haben manche Tiere weniger, andere mehr Probleme mit Krankheitserregern und Parasiten. Hier kommt die Sexuelle Selektion ins Spiel. Die Partnerwahl sollte bei solchen Merkmalen ansetzen, die Indikatoren für Parasitenresistenz und Immunabwehr darstellen (PENN & POTTS 1998). Bei Menschen z. B. ist dieses Organ, das über den Körper verteilt ist, eines der größten und wiegt ca. 2 kg. MHC-Moleküle, Gewebemarker auf allen Körperzellen, stellen sozusagen das immunologische Passbild dar. Mäuse, Ratten und wahrscheinlich auch der Mensch können diese Molekülstruktur riechen und sie spielt auch eine Rolle bei Sympathie, Antipathie und Part-

nerwahl. Ornamente, die dem Weibchen sagen, dass der Träger resistent gegen Bakterien, Viren oder irgendwelche Darmparasiten ist (z. B. MÖLLER & PETRIE 2002). Lange schillernde Federn eines Pfauenmännchens oder der virtuose Gesang des Teichrohrsängers verspricht „Ich hab meine Parasiten und Krankheitserreger besiegt, sonst würde ich nicht so ausschauen (Pfau) und ich nicht so toll singen (Teichrohrsänger).“ „Werde meine Partnerin, dann werden deine Nachkommen meine Eigenschaften erben.“



**Abb. 5:** (a) Bettwanze *Cimex lectularius*. Bettwanzenmännchen befruchten die Weibchen brutal durch die Körperwand. (b) Mehrere Erdkrötenmännchen (*Bufo bufo*) hängen sich bei ihren Paarungsversuchen of rücksichtslos auf ein Weibchen. Solche Vergewaltigungen führen sogar zum Tod des Weibchens. Skizze: Christine Hoi, Foto: H. Bellmann.

## Zusammenfassung

Bereits Darwin erkannte, dass es neben der „Natürlichen Selektion“ auch noch eine zweite nämlich die „Sexuelle Selektion“ gibt. Die treibende Kraft dahinter ist die Partnerwahl und die Konkurrenz um Paarungspartner. Außergewöhnliche Körpermerkmale wie z. B. das Geweih der Hirsche oder die langen Federn eines Pfauhahns, aber auch rekordverdächtige Verhaltensleistungen, die der Balz dienen, können damit erklärt werden. Erst vor ca. 30 Jahren hat man entdeckt, dass die Prozesse „Sexueller Selektion“ sich nach der Verpaarung fortsetzen. In diesem Zusammenhang werden alle Prozesse, die sich im weiblichen Genitaltrakt abspielen, als „Spermienkonkurrenz“ zusammengefasst. Selektion der Spermien durch Weibchen und Konkurrenzkampf der Spermien im Genitaltrakt der Weibchen sind ein häufiges Phänomen und Anpassungen daran werden im Detail besprochen. Eine große Rolle bei der Partnerwahl spielen Krankheitserreger und Parasiten. Warum gerade Parasiten und als Konsequenz auch das Immunsystem der Wirte so bedeutend bei der „Sexuellen Selektion“ sind wird erläutert.

## Literatur

- ANDERSSON M. (1994): Sexual selection. — Princeton, Princeton University Press.
- BIRHEAD T.R. & A.P. MÖLLER (1992): Sperm competition in birds: Evolutionary causes and consequences. — Academic Press, London, San Diego.
- BIRHEAD T.R. & A.P. MÖLLER (1998): Sperm competition and sexual selection. — Academic Press, London, San Diego.
- CATCHPOLE C.K. (1980): Sexual selection and the evolution of complex songs among European warblers of the genus *Acrocephalus*. — *Behaviour* **74**: 149-166.
- CATCHPOLE C.K. (1986): Song repertoires and reproductive success in the Great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* **19**: 439-445.
- DARWIN C. (1871): The descent of man and selection in relation to sex. — London, John Murray.
- GOWATY P.A. (1994): Architects of sperm competition. — *Trends Ecol. Evol.* **9**: 160-162.
- GOWATY P.A. (1996): Battles of the sexes and origins of monogamy. — In: BLACK J.L. (Ed.), Partnerships in Birds, Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford: Oxford University Press: 21-52.
- HAMILTON W.D. & M. ZUK (1982): Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? — *Science* **218**: 384-387.
- HOI H. & M. HOI-LEITNER (1997): An alternative route to coloniality in bearded tits. — *Behav. Ecol.* **8**: 113-119.
- LAMPE H.M. & Y.O. ESPMARK (1994): Song structure reflects male quality in pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. — *Anim. Behav.* **47**: 869-876.
- LAMPE H.M. & G.P. SAETRE (1995): Female pied flycatcher prefer males with larger song repertoires. — *Proc. Roy. Soc. B* **262**: 163-167.
- LIFFIELD J.T., DUNN P.O. & D.F. WESTNEAT (1994): Sexual selection by sperm competition in birds – male-male competition or female choice. — *J. Avian Biol.* **25**: 244-250.
- MÖLLER A.P. & M. PETRIE (2002): Condition dependence, multiple sexual signals, and immunocompetence in peacocks. — *Behav. Ecol.* **13**: 248-253.
- PENN D. & W.K. POTTS (1998): Chemical signals and parasite-mediated sexual selection. — *Trends Ecol. Evol.* **13**: 391-396.
- PETRIE M. & A. WILLIAMS (1993): Peahens lay more eggs for Peacocks with larger trains. — *Proc. Roy. Soc. London B* **251**: 127-131.

- PETRIE M & B. KEMPENAERS (1998): Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and populations. — *Trends Ecol. Evol.* **13**: 52-58.
- PIKE T.W. & M. PETRIE (2005). Offspring sex ratio is related to paternal train elaboration and yolk corticosterone in peafowl. — *Biology Letters* **1**: 204-207
- SAX A., HOI H. & T.R. BIRKHEAD (1998): Copulation rate and sperm utilization by female bearded tits *Panurus biarmicus*. — *Anim. Behav.* **56**: 1199-1204.
- VALERA F., HOI H. & A. KRISTIN (2003): Male shrikes punish unfaithful females. — *Behav. Ecol.* **14**: 403-408.

**Anschrift des Verfassers:**

Dr. Herbert HOI  
Konrad Lorenz-Institut für  
Verhaltensforschung der  
Österreichischen Akademie der Wissenschaften  
Savoyenstr. 1a  
1160 Wien  
Austria  
E-Mail: [h.hoi@klivv.oeaw.ac.at](mailto:h.hoi@klivv.oeaw.ac.at)

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denisia](#)

Jahr/Year: 2007

Band/Volume: [0020](#)

Autor(en)/Author(s): Hoi Herbert

Artikel/Article: [Evolution, Spermienkonkurrenz und Parasiten 173-178](#)