

Warum einfach, wenn es auch kompliziert geht? Das Wirken der sexuellen Selektion am Beispiel der Genitalstrukturen bei den Kurzflügelkäfern *Aleochara curtula* und *A. tristis* (Coleoptera, Staphylinidae)

Sexual Selection and Genital Structures in the Rove Beetles
Aleochara curtula and *A. tristis* (Coleoptera, Staphylinidae)

CLAUDIA GACK, JOSEF K. MÜLLER & KLAUS PESCHKE

Zusammenfassung: Die beiden Staphylinidenarten *Aleochara curtula* und *A. tristis* zeichnen sich durch komplexe Genitalstrukturen und komplizierte Vorgänge bei der Übertragung der Spermien aus. Bei *A. curtula* wird während der Paarung vom Männchen eine aus vielen verschiedenen Sekreten aufgebaute Spermatophore in die Genitalkammer des Weibchens abgegeben. Aus der Spermatophore wächst ein Schlauch, der in das Receptaculum seminis eindringt und sich dort zu einem Ballon aufbläht. Der Vorgang des Auswachsens beginnt in der Endphase der Kopplung der Geschlechter; im Wesentlichen läuft er jedoch nach der Trennung der Partner ab. Durch das Aufblähen des Spermatophorenschlauchs wird, bevor die Spermien aus der Spermatophore einfließen, eine entsprechende Menge des Receptaculuminhalts (Sekret oder Sekret mit Spermien von Vorgängern) aus dem Receptaculum verdrängt. Bei *A. tristis* führt das Männchen während der Paarung ein mehr als doppelt körperlanges, in Ruhe im männlichen Genital aufgerolltes Flagellum in den entsprechend langen, ebenfalls aufgewundenen Ductus receptaculi des Weibchens ein. Auch bei *A. tristis* wird eine Spermatophore übertragen. Wie die Spermien in das Receptaculum gelangen, ist noch nicht bekannt. Bei der Trennung der Partner nach der Paarung klemmen die Männchen das Flagellum zwischen Pro- und Mesonotum ein, ziehen es „kontrolliert“ aus dem Weibchen heraus und verstauen es geordnet wieder im Abdomen. In der Arbeit wird der Versuch unternommen, die extravaganten, mit der Paarung verbundenen Merkmale der beiden *Aleochara*-Arten als Ergebnis sexueller Selektion zu deuten.

Schlüsselwörter: komplexe Genitalorgane, Genitalmorphologie, Spermienverdrängung, Spermatophore, sexuelle Selektion

Summary: The two staphylinid species *Aleochara curtula* and *A. tristis* are distinguished by their complex genital morphology and complex processes during sperm transfer. During a mating in *A. curtula*, a spermatophore that is composed of many different secretions is deposited by the male into the female genital chamber. The spermatophore grows a tubular protuberance that enters into the spermatheca and balloons there. Although protuberance growth begins during the final phase of sexual coupling, its main part occurs after the members of the pair have separated. Due to inflation of the spermatophore tube, a corresponding amount of spermathecal content (secretion or secretion with predecessor's sperm) is flushed from the spermatheca prior to the influx of sperm from the spermatophore. During mating in *A. tristis*, the male introduces a long flagellum into the female spermathecal duct. The flagellum is twice as long as the male's body and, during rest, is coiled up inside the male genitalia; the female's duct is of corresponding length, and similarly coiled. *A. tristis* also transfers a spermatophore, but the mechanism of sperm transport into the spermatheca is not completely understood. When the members of a pair separate after copulation, males exhibit a

particular behaviour: the flagellum is pinched between pro- and mesonotum, is extracted from the female in a controlled manner, and is properly stored inside the male's abdomen. It is attempted to interpret the extravagant mating characteristics of the two *Aleochara* species as results of sexual selection.

Keywords: complex genital structures, genital morphology, sperm displacement, spermatophore, sexual selection

1. Einleitung

Bei vielen Organismen gibt es vor allem im männlichen Geschlecht sehr kompliziert ausgebildete Genitalorgane, wobei die Komplexität einen Grad erreichen kann, der mit der ursprünglichen Funktion der Genitalien, nämlich Spermien zu übertragen und zu speichern, nicht allein zu erklären ist. Innerhalb einer Art ist die Variabilität meist nur gering, so dass Genitalmerkmale zur Bestimmung herangezogen werden können; zwischen den Arten unterscheiden sich die Genitalien aber auffallend. Allgemein bekannt sind komplexe Genitalstrukturen bei vielen Insekten und Spinnen. Komplexe Genitalstrukturen sind aber nicht auf Arthropoden beschränkt, sondern finden sich in den verschiedensten Tiergruppen bis hin zu den Wirbeltieren (Übersicht bei EBERHARD 1985). Nicht nur morphologische Merkmale der Genitalien, sondern auch Merkmale des Verhaltens, welche im weitesten Sinne mit der Paarung zu tun haben, sind häufig in einer uns oft unerklärlichen, ja völlig übertrieben erscheinenden Art und Weise ausgebildet. Bekannte Beispiele hierfür sind das Rad eines Pfauenhahns, die aufwändige Balz der Kampfläufer oder die seltsam anmutenden Balzbauten der Laubenvögel.

Die angesprochenen Phänomene bedürfen einer evolutionsbiologischen Erklärung. Biologische Phänomene können ganz allgemein auf zwei unterschiedliche, gleichberechtigte Weisen erklärt werden (TINBERGEN 1963; ALCOCK 2001). Zum einen stellt sich die Frage, wie Merkmale beschaffen sind und wie sie funktionieren. Bei dieser so genannten proximalen Fragestellung sind die Antworten detaillierte Beschreibungen sowie Analysen von Funktionen und Verhaltensabläufen, wobei sowohl Studien an einzelnen Arten als auch vergleichende Untersuchungen solche Fragen beantworten können. Zum anderen stellt sich die Frage, wozu Merkmale so sind, wie sie sind, und welchen Vorteil der Träger eines bestimmten Merkmals gegenüber einem Individuum erzielt, das dieses Merkmal nicht oder in einer anderen Ausführung besitzt. Die ultimale Fragestellung oder Frage nach dem biologischen Zweck gibt Antworten darauf, warum Träger bestimmter Merkmale besser überlebt haben oder sich besser fortpflanzen konnten. Die ultimale Fragestellung versucht also, die evolutiven Hintergründe, die zur Ausprägung eines Merkmals geführt haben, zu erklären.

Für die Entstehung extravaganter Genitalstrukturen wurden drei Hypothesen vorge-

Abb. 1: Paarung und Genitalstrukturen bei *A. curtula*. **A:** Aedeagus mit ausgestülptem Endophallus. **B:** Receptaculum des Weibchens; **C:** Kopulationsstellung, Körpergröße eines Tieres 7-8 mm. **D:** Schema der äußeren Genitalien beider Geschlechter während der Endphase der Kopulation nach Abgabe der Spermatophore; **E:** Genitalkammer präpariert nach Trennung der Partner, der Spermiansack ist von Sekret überzogen (REM). Abkürzungen: ah = Aedeagushaken; am = amorphe Masse der Spermatophore; d = Drüse; dr = Ductus receptaculi; eb = Endophallusblasen; f = Flagellum; g = Genitalkammersklerit; m = Muskel; md = Mündung des Ductus receptaculi; ov = Oviductus communis; rz = Receptacularzähne; sl = Spermatophorenschlauch; ss = Spermiansack; v = Ventil; z = Zähnchen am Genitalkammerdach; zp = Zahnplatten. A und D verändert aus PESCHKE (1978), B und E verändert aus GACK & PESCHKE (1994).

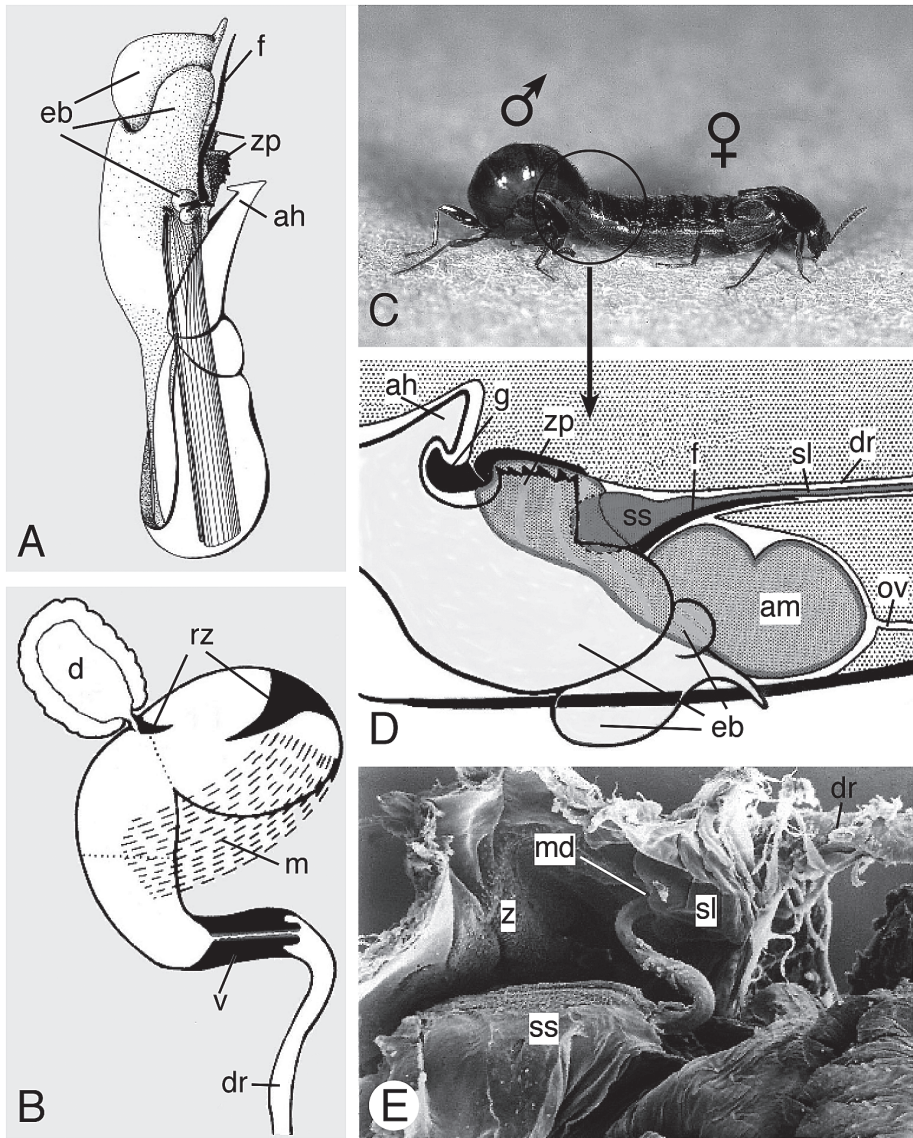


Fig. 1: Mating and genital morphology of *A. curtula*: **A:** Aedeagus, endophallus inflated. **B:** Spermatheca. **C:** Mating position, body length of a beetle 7-8 mm. **D:** Schematic drawing of the outer genitalia of male and female at the end of mating, the spermatophore was already transferred. **E:** SEM preparation of the genital chamber after termination of mating, the sperm sac is covered with secretion. Abbreviations: ah = hook of aedeagus; am = amorphous secretion of the spermatophore; d = gland; dr = spermathecal duct; eb = extrusions of the endophallus; f = flagellum; g = sclerite of genital chamber; m = muscle; md = opening of the spermathecal duct; ov = oviductus communis; rz = receptacular teeth; sl = tube of the spermatophore; ss = sperm sac; v = valve; z = small teeth at the roof of the genital chamber; zp = serrated sclerite. A and D modified after PESCHKE (1978), B and E modified after GACK & PESCHKE (1994).

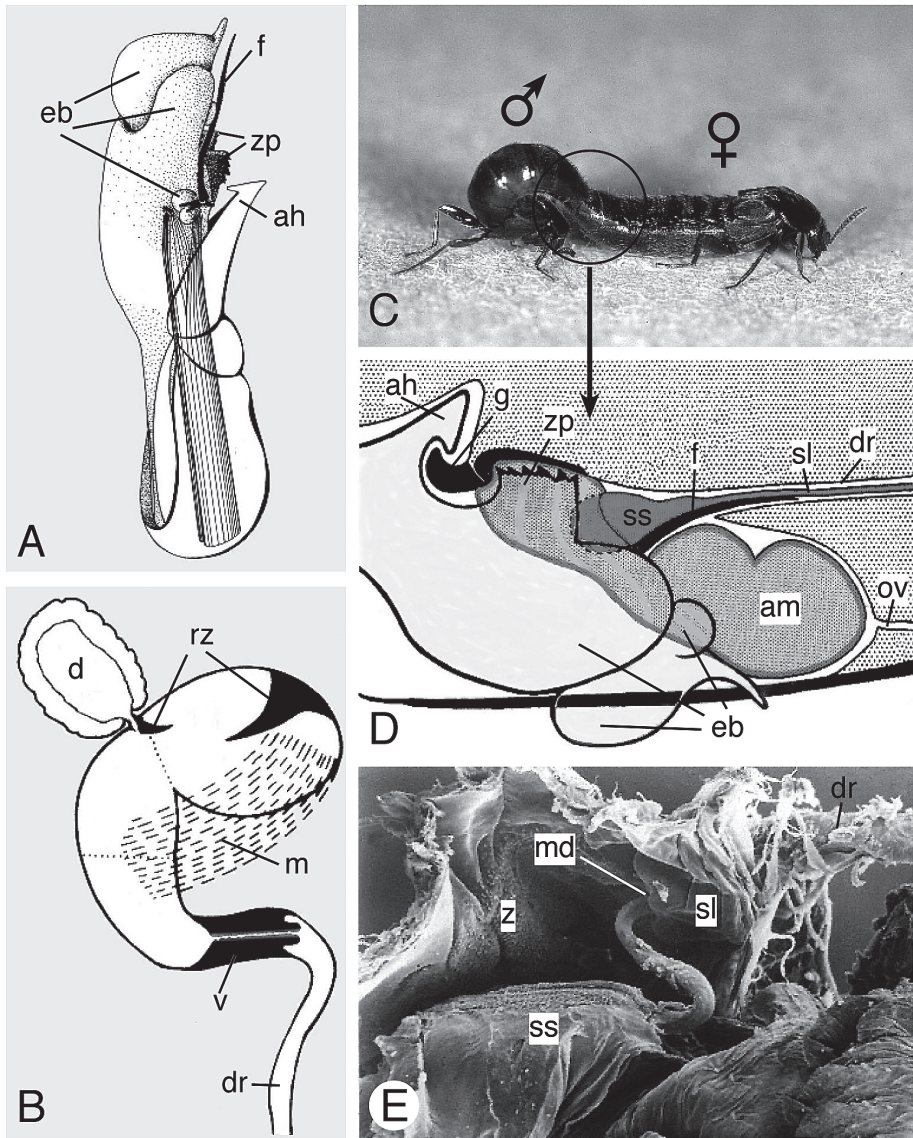


Fig. 1: Mating and genital morphology of *A. curtula*: **A:** Aedeagus, endophallus inflated. **B:** Spermatheca. **C:** Mating position, body length of a beetle 7-8 mm. **D:** Schematic drawing of the outer genitalia of male and female at the end of mating, the spermatophore was already transferred. **E:** SEM preparation of the genital chamber after termination of mating, the sperm sac is covered with secretion. Abbreviations: ah = hook of aedeagus; am = amorphous secretion of the spermatophore; d = gland; dr = spermathecal duct; eb = extrusions of the endophallus; f = flagellum; g = sclerite of genital chamber; m = muscle; md = opening of the spermathecal duct; ov = oviductus communis; rz = receptacular teeth; sl = tube of the spermatophore; ss = sperm sac; v = valve; z = small teeth at the roof of the genital chamber; zp = serrated sclerite. A and D modified after PESCHKE (1978), B and E modified after GACK & PESCHKE (1994).

schlagen (EBERHARD 1985; ARNQUIST 1997). Die Pleiotropie-Hypothese (1) besagt, dass komplexe Genitalien durch Zufall entstanden sind als Beiprodukte anderer Anpassungen, die ihrerseits nicht direkt mit der Fortpflanzung im Zusammenhang stehen. Nach der Schlüssel-Schloss-Hypothese (2) entstehen komplexe Genitalien als Anpassung, um Arten reproduktiv voneinander effektiv zu isolieren. Mit der Hypothese der sexuellen Selektion (3) erklärt man die Entstehung komplexer Genitalien damit, dass bei der Partnerfindung und Partnerauswahl Träger bestimmter Merkmale gegenüber anderen einen Vorteil haben.

Im Folgenden sollen exemplarisch an den beiden Kurzflügelkäfern *Aleochara curtula* und *A. tristis* einerseits die besonderen Ausformungen der Genitalstrukturen und die besonderen, mit der Paarung zusammenhängenden Verhaltensweisen beschrieben werden (Details siehe GACK & PESCHKE 1994, 2005), und andererseits soll versucht werden, die ultimativen Ursachen der Evolution der Merkmale zu finden.

2. Genitalstrukturen und Paarung bei *Aleochara curtula*

Bei *A. curtula*-Männchen zeichnet sich der Aedeagus durch einen kräftigen Aedeagushaken und zwei stark sklerotisierte Zahnplatten aus. Am Endophallus entspringt das Flagellum (Virga), ein stabförmiges, etwa 900 µm langes Sklerit (Abb. 1A). Die weiblichen Geschlechtsorgane entsprechen dem bei Käfern weit verbreiteten orthopteroiden Typ, der Oviductus communis mündet mit einer von Muskeln umgebenen Vagina am Dach einer Genitalkammer. Caudal von der Mündung des Oviductus communis öffnet sich der etwa 1 mm lange, schwach sklerotisierte Ductus receptaculi, der blind in einem u-förmig gekrümmten, stark sklerotisierten Receptaculum endet. Auf dem Receptaculum sitzen außen eine Drüse und ein Muskel (Abb. 1B). Im Eingangsbereich des Receptaculums befindet sich eine Ver-

engung (Ventil). An der Drüseneinmündung und am blinden Ende sind kräftige Zähne entwickelt. Bei virginellen Weibchen ist das Receptaculum mit Drüsensekret gefüllt, bei begatteten Weibchen befinden sich im Sekret etwa 15 000 ungefähr 100 µm lange, sich ständig bewegende Spermien. Während der Kopulation, die bei *A. curtula* im Mittel 40 min dauert, sind die beiden Tiere auf die für Aleocharinen charakteristische Weise miteinander verbunden (Abb. 1C): Das Männchen hat das Abdomen nach frontal gebogen; von außen ist kein Teil der männlichen Genitalien sichtbar, auch nicht die klammerartig ausgebildeten Parameren. Die Genitalien sind mit Hilfe des Aedeagushakens und der Zahnplatten innen fest in der Genitalkammer des Weibchens verankert. Detailliertere Beschreibungen der Genitalien und der Kopplung von *A. curtula* finden sich in PESCHKE (1978) und GACK & PESCHKE (1994).

Männchen der *Aleochara*-Arten übertragen in der Endphase der Kopulation eine Spermatophore in die weibliche Genitalkammer. Bei *A. curtula* besteht die Spermatophore äußerlich aus zwei gut erkennbaren Teilen, einem kleinen, birnenförmigen Spermien-sack und einer viel größeren, anhaftenden amorphen Masse. Der Spermien-sack enthält neben den Spermien unterschiedliche Sekrete in einer charakteristischen Anordnung (FÖRSTER et al. 1998).

Während der Kopulation liegt der mit Hilfe von Haemolymphdruck aufgeblähte Endophallus in seiner Lage fixiert in der Genitalkammer (Abb. 1D). Der Aedeagushaken inseriert am Genitalkammersklerit, die Zahnplatten liegen in je einer seitlich zum Genitalkammersklerit gelegenen Grube des Genitalkammerdachs; das Flagellum des Männchens ist ein Stück weit in den Ductus receptaculi des Weibchens eingeführt. Kurz vor Beendigung der Kopulation ist an der Basis des Flagellums die Spermatophore ausgetreten, die sich an der Spitze bereits als Schlauch ein Stück weit in den Ductus receptaculi ausgedehnt hat (Abb. 1D). Nach der Trennung der Partner

verbleibt die Spermatophore in der Genitalkammer. Die Spermatophore ist mit Sekret in kleinen Kutikulazähnen des Genitalkammerdachs und durch den auswachsenden Schlauch verankert (Abb. 1E).

Nach der Trennung der Partner dehnt sich der Schlauch ohne Zutun des Männchens weiter in den Ductus receptaculi bis zum Bereich des Ventils aus (Abb. 2A). Nach kurzer Pause dringt der Schlauch, dessen Inhalt glasklar ist, durch das Ventil in das Lumen des Receptaculum ein (Abb. 2B-C). In dieser Phase erkennt man einen zweiten Schlauch, der sich – innerhalb des ersten Schlauches – nach vorne schiebt (Abb. 2C). Im Receptaculum platzt die Spitze des ersten Schlauches, der Inhalt tritt aus und bleibt für eine Weile als Sekretwolke sichtbar, durch die der zweite Schlauch tritt (Abb. 2D-E, I). Hat die Spitze des zweiten Schlauchs das blinde Ende des Receptaculum erreicht (Abb. 2F), biegt sich der Schlauch um und bläht sich zu einem Ballon auf (Abb. 2G, H, J), der ohne jede Verletzung an den spitzen Zähnen vorbei gleitet. In den Ballon fließen rasch Spermien und Sekret aus dem Spermiensack ein. Bei dem Aufblähvorgang kann der Ballon eine unterschiedliche Größe erreichen; er kann nur einen Teil, aber auch beinahe das gesamte Receptaculum ausfüllen (Abb. 2K). Der Auswuchsprozess dauert etwa 45 min. Während der Ausdehnung des sehr stabilen Spermatophorenschlauchs im Receptaculum, vor allem während des Umbiegens und Aufblähens, sind an der Ventilregion und im Ductus receptaculi kräftige Strömungen zu erkennen. Im Spermatophorenschlauch fließen Sekrete und Spermien in Richtung Receptaculum, zwischen Spermatophorenschlauch und Ductuswandung fließt Receptaculuminhalt in Richtung der Genitalkammer heraus. Handelt es sich um ein virginales Weibchen, besteht der Inhalt des Receptaculum aus Sekret der Receptaculardrüse, handelt es sich um ein bereits begattetes Weibchen, aus Drüsensekret mit Spermien aus vorherigen Kopulationen. Durch den komplexen Aus-

wuchsprozess der Spermatophore werden also Spermien, die bereits im Receptaculum vorhanden sind, verdrängt. Durch die unterschiedliche Ausdehnung des Spermatophorenballons werden unterschiedliche Mengen von Spermien aus dem Receptaculum entfernt. Paarungsexperimente und Vaterschaftsanalysen (BENKEN et al. 1999) haben gezeigt, dass bei Zweifachpaarungen die Vaterschaft des zweiten Männchens (P_2 -Wert) im Mittel bei 87 % liegt, jedoch variiert der P_2 -Wert in weiten Grenzen (0-100 %). Die große Streuung in den Vaterschaften der zweiten Männchen kann man zumindest zum Teil auf die unterschiedlichen Ausdehnungen des Spermatophorenballons zurückführen.

Durch die komplexen Strukturen am männlichen Genitalapparat, Aedeagushaken, Zahnplatten und Endophallusblasen, sowie durch die entsprechenden Strukturen am Genitalkammerdach des Weibchens liegen die Genitalien beider Partner bei der Paarung so ineinander, dass das Flagellum direkt vor die Mündung des Ductus receptaculi zu liegen kommt und eingeführt werden kann. Das Flagellum dient so dem sich ausdehnenden Spermatophorenschlauch als Leitschiene beim beginnenden Auswuchsprozess. Löst sich das Männchen aus der Kopplung, ist die Spermatophore mittels Sekret und durch den bereits in den Ductus receptaculi auswachsenden Schlauch fest im Weibchen verankert. Bei *A. curtula* dienen die männlichen Strukturen und Produkte der Übertragung der eigenen Spermien, aber auch dem Ausräumen der Spermien von Vorgängermännchen.

3. Genitalstrukturen und Paarung bei *Aleochara tristis*

Bei *A. tristis* trägt der Aedeagus keine speziellen Strukturen zur Verankerung in der weiblichen Genitalkammer. Der Zusammenhalt während der Kopplung wird wahrscheinlich allein durch den sich aufblähenden Endophallus gewährleistet. Detailliertere Angaben zum Bau des Aedeagus finden sich bei DE

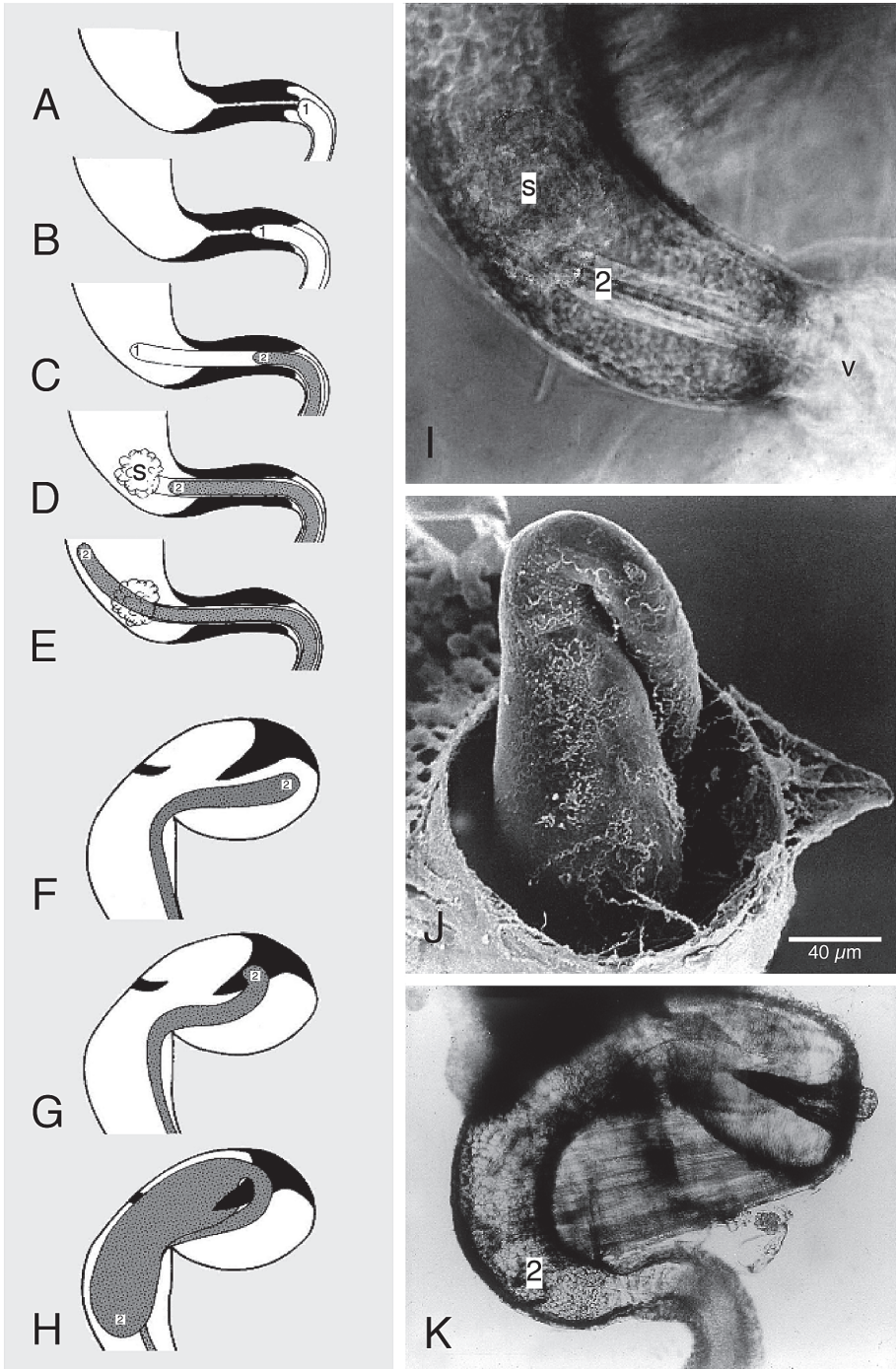


Abb. 2: Auswachsen einer Spermatophore in das Receptaculum bei *A. curtula*. **A-H:** Schematische Darstellung. **I:** (entspricht D im Schema) Vordringen des zweiten Schlauchs im geplatzten ersten Schlauch (Lichtmikroskop). **J:** (entspricht H im Schema) ausgewachsener Schlauch nach Entfer-

MARZO (1993). Das Flagellum ist in Ruhe hoch geordnet wie eine Uhrfeder planspiral im Inneren des männlichen Kopulationsapparates aufgewickelt; im Querschnitt zeigt sich, dass es eine Rinne bildet (Abb. 3A-C). Das Flagellum erreicht eine Länge von etwa 16 mm bei einer Körperlänge der Männchen von nur durchschnittlich 6 mm. Zieht man bei einem abgetöteten Männchen das Flagellum mit einer Pinzette aus dem Abdomen heraus und lässt es los, verwickelt es sich, was auf eine hohe Eigenelastizität zurückzuführen ist. Der Ductus receptaculi des Weibchens misst wie das Flagellum ungefähr 16 mm (Abb. 3D) und ist ebenfalls im Körper aufgewickelt. Der Verlauf der Windungen unterscheidet sich jedoch vom Verlauf des Flagellums. Mit der Mündung am Dach der Genitalkammer beginnend, verläuft der Gang in 3 1/2 Windungen, wendet um 180°, verläuft weitere 3 1/2 Windungen in die Gegenrichtung und dann zum Receptaculum seminis (Abb. 3E). Das kompliziert gebaute Receptaculum (Abb. 3F) weist nach dem Übergang vom Ductus in das Receptaculum einen Knäuel aus unregelmäßigen Windungen auf und ist in mehrere Abschnitte gegliedert; die Bedeutung dieser Strukturen ist unbekannt. Wie bei *A. curtula* sind am Receptaculum eine Drüse und ein Muskel entwickelt; an der dem terminalen Zahn von *A. curtula* vergleichbaren Stelle befindet sich ein großes, ambossartiges Gebilde.

Während der ungefähr 5 min dauernden Kopulation zeigt das Männchen heftige

Pumpbewegungen, die von Ruhephasen unterbrochen werden. Die Kopulationsstellung von *A. tristis* (Abb. 4A) unterscheidet sich nur wenig von der von *A. curtula*. Bei *A. tristis* liegen jedoch die Parameren, mit denen das Männchen ständig das Hinterleibsende des Weibchens betupft, während der Paarung außen auf dem Weibchen auf. Präparationen und histologische Schnitte gekoppelter Tiere zeigen, dass das Flagellum bei der Paarung in den Ductus receptaculi eingeführt wird (Abb. 3G) und zwar in alle Windungen, mindestens aber bis kurz vor das Receptaculum (Abb. 3H). Zum Ende der Kopulation überträgt das Männchen eine Spermatophore, die wie bei *A. curtula* aus einem Spermisack und einer anhaftenden amorphen Masse besteht; allerdings ist die Menge der amorphen Masse deutlich geringer. Vom Spermisack aus wächst ebenfalls ein Schlauch in den Ductus receptaculi, vermutlich in der Rinne des Flagellums. Der Schlauch ist jedoch sehr dünn; ob er bis in das Receptaculum gelangt, ist ungeklärt. Die Spermien sind im Receptaculum innerhalb weniger Minuten nach Übertragung der Spermatophore zu sehen.

Die Trennung des Paares wird offensichtlich vom Männchen eingeleitet. Bei der Trennung zieht das Männchen sein Flagellum ein kleines Stück heraus und führt es mit der Hinterleibsspitze seitlich in die Nähe der vorderen Elytrenkante in den Spalt zwischen Pronotum und Mesothorax (Abb. 4B). Kontinuierlich bewegt nun das Männ-

nung des blinden Endes des Receptaculums (REM). **K:** Ausgewachsener Spermatophorenschlauch im Receptaculum, zur besseren Sichtbarkeit ist die Kontur des Spermatophorenschlauchs verstärkt (Lichtmikroskop). Abkürzungen: 1 = Spitze des ersten Schlauchs; 2 = Spitze des zweiten Schlauchs; s = Sekret aus dem ersten Schlauch; v = Ventil. A-J aus GACK & PESCHKE (1994).

Fig. 2: Process of elongation of the tube of the spermatophore within the duct, the valve and the head region of the spermatheca of *A. curtula*: **A-H:** Schematic diagram. **I:** (Corresponding to D) expansion of the secondary tube within the burst primary tube (light microscope). **J:** (Corresponding to H) the expanded tube within the spermatheca after removal of the spermatheca's blind end (SEM). **K:** Expanded tube within the spermatheca, outline artificially traced (light microscope). Abbreviations: 1 = top of the primary tube; 2 = top of the second tube; s = secretion flowing out of the primary tube; v = valve. A-J after GACK & PESCHKE (1994).

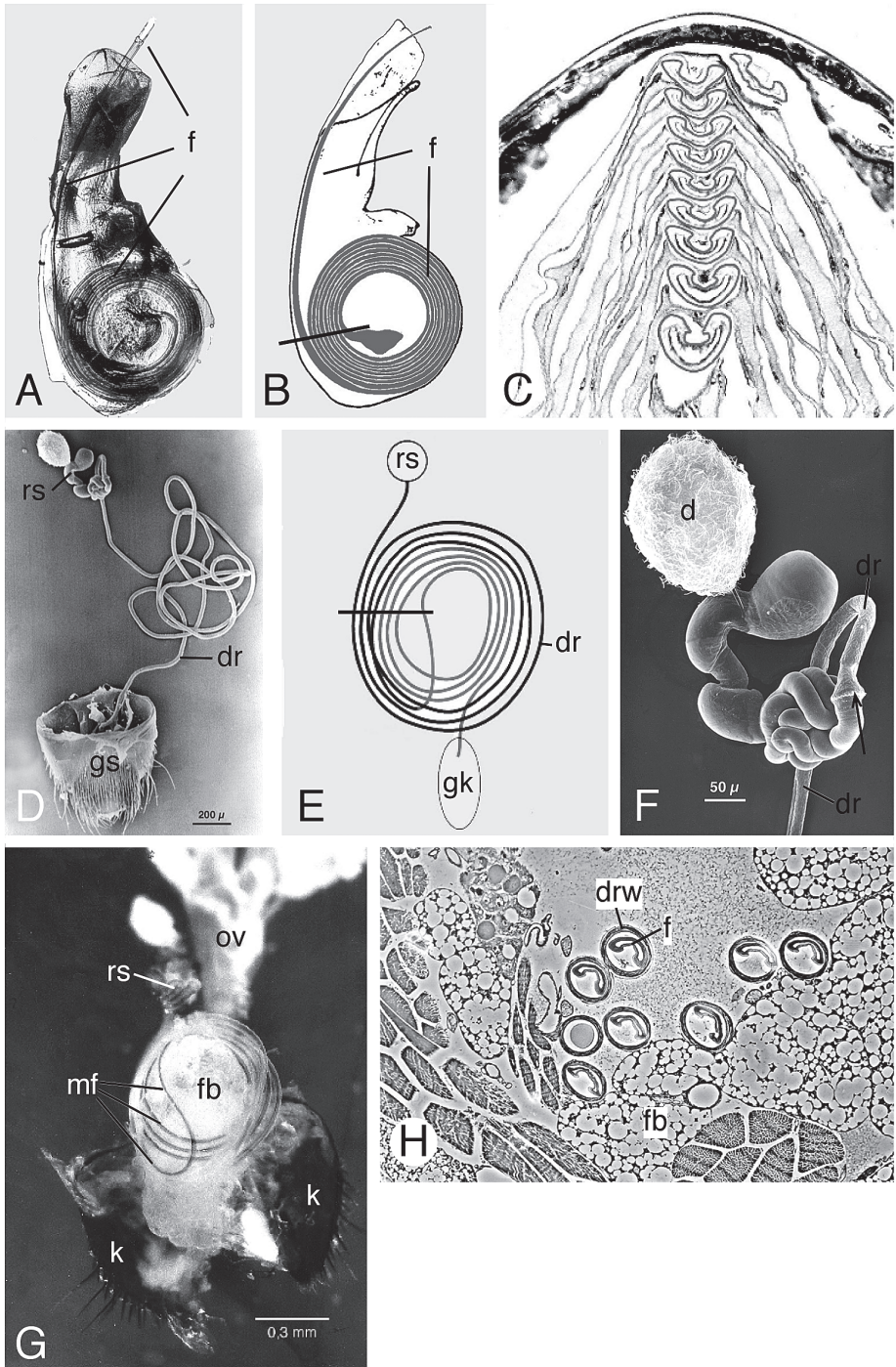


Abb. 3: Äußere und innere Genitalstrukturen bei *A. tristis*: **A:** Aedeagus (Lichtmikroskop). **B:** Aedeagus, schematische Darstellung (der Balken markiert die Schnittebene in Abb. 3C). **C:** Schnitt durch den hinteren Teil des Aedeagus und das aufgerollte Flagellum. **D:** Ductus receptaculi und

chen sein Abdomen in die normale, gestreckte Position, wobei ungefähr die Hälfte des straff gespannten Flagellums aus dem Weibchen herausgezogen wird (Abb. 4C-D, 5A). Um die andere Hälfte des Flagellums herauszuziehen, dreht sich das Männchen um 180° und läuft vom Weibchen weg (Abb. 4E, 5B). In dieser Phase, besonders nachdem das Flagellum aus dem Weibchenkörper herausgezogen ist, lässt die Spannung des Flagellums etwas nach – zu erkennen an einer leichten Wellung –, es läuft aber immer noch zwischen Pronotum und Mesothorax hindurch (Abb. 4F). Stück für Stück verschwindet nun das Flagellum im Körper des Männchens ohne ein Anzeichen von Verwicklung (Abb. 4F-G). Die Region zwischen Pronotum, Mesothorax und Elytre, in welcher das Flagellum geführt wird, zeigt keine speziellen morphologischen Anpassungen. Sie sieht genauso aus wie bei den als nächstverwandt geltenden Arten *A. mahagi* und *A. trivialis* (MAUS et al. 2001), die kein langes Flagel-

lum haben. Der Prozess des Herausziehens vom Einklemmen des Flagellums zwischen Pro- und Mesothorax bis zum vollständigen Austritt aus dem Weibchen dauert nur wenige Sekunden. Bis das Flagellum endgültig im Männchen verschwunden ist, vergehen etwa 2 min. Eine Vermutung ist, dass nur Männchen mit langen Flagellen ihre Spermien im Receptaculum des Weibchens deponieren können und Weibchen dann nur Spermien solcher Männchen zur Besamung der Eier nutzen. Man könnte aber auch vermuten, dass die Länge des Ductus receptaculi des Weibchens verhindern kann, dass Männchen, wie bei *A. curtula*, mit dem Spermatophorenschlauch in das Receptaculum eindringen können, um dabei Vorgängerspermien auszuräumen. Die beiden Deutungen schließen sich gegenseitig nicht aus, sie beschreiben lediglich zwei Szenarien der Evolution. Im ersten Fall wären im Verlauf der Evolution die Veränderungen bei Männchen führend, im zweiten Fall die der Weibchen.

Receptaculum (REM nach Mazeration, Ductus präparationsbedingt nicht in der natürlichen Lage). **E:** schematische Darstellung des Verlaufs des Ductus receptaculi in vivo (der Balken markiert die Schnittebene in Abb. 3H). **F:** Receptaculum (REM nach Mazeration, der Pfeil kennzeichnet den Übergang vom Ductus in das Receptaculum). **G:** Präparation während der Kopulation, in der Hälfte der Windungen ist das Flagellum sichtbar (Binokular). **H:** Schnitt durch ein Weibchen gegen Ende der Kopulation, in sieben Ductusanschnitten ist das Flagellum zu sehen. Abkürzungen: d = Drüse; dr = Ductus receptaculi; drw = Wand des Ductus receptaculi; f = Flagellum; fk = Fettkörper; gk = Genitalkammer; gs = Genitalsegment; k = Klappen des Genitalsegments (Sternit IX); mf = Ductus mit Flagellum; ov = Oviductus communis; rs = Receptaculum. A, G und H verändert nach GACK & PESCHKE (2005), B verändert nach KLIMASZEWSKI (1984).

Fig. 3: External and internal genital structures of *A. tristis*: **A:** Aedeagus (light microscope). **B:** schematic drawing of the aedeagus (the bar marks the section plane in Fig. 3C). **C:** Section through the hind part of the aedeagus and the coiled flagellum. **D:** Spermathecal duct and spermatheca (SEM after mazeration, duct out of the in vivo arrangement). **E:** Schematic drawing of the in vivo arrangement of the spermathecal duct (the bar marks the section plane in Fig. 3H). **F:** Spermatheca (SEM after mazeration, the arrow marks the transition of the duct to the spermatheca). **G:** Preparation done during mating, the flagellum is visible in half of the ductus' coils (binocular). **H:** Section through a female's abdomen at the end of mating, the flagellum is visible in seven sections of the spermathecal duct. Abbreviations: d = gland; dr = spermathecal duct; drw = wall of spermathecal duct; f = flagellum; fk = fat body; gk = genital chamber; gs = genital segment; k = covers of the genital segment (sternite IX); mf = duct, the flagellum within; ov = oviductus communis; rs = spermatheca. A, G and H modified after GACK & PESCHKE (2005), B modified after KLIMASZEWSKI (1984).

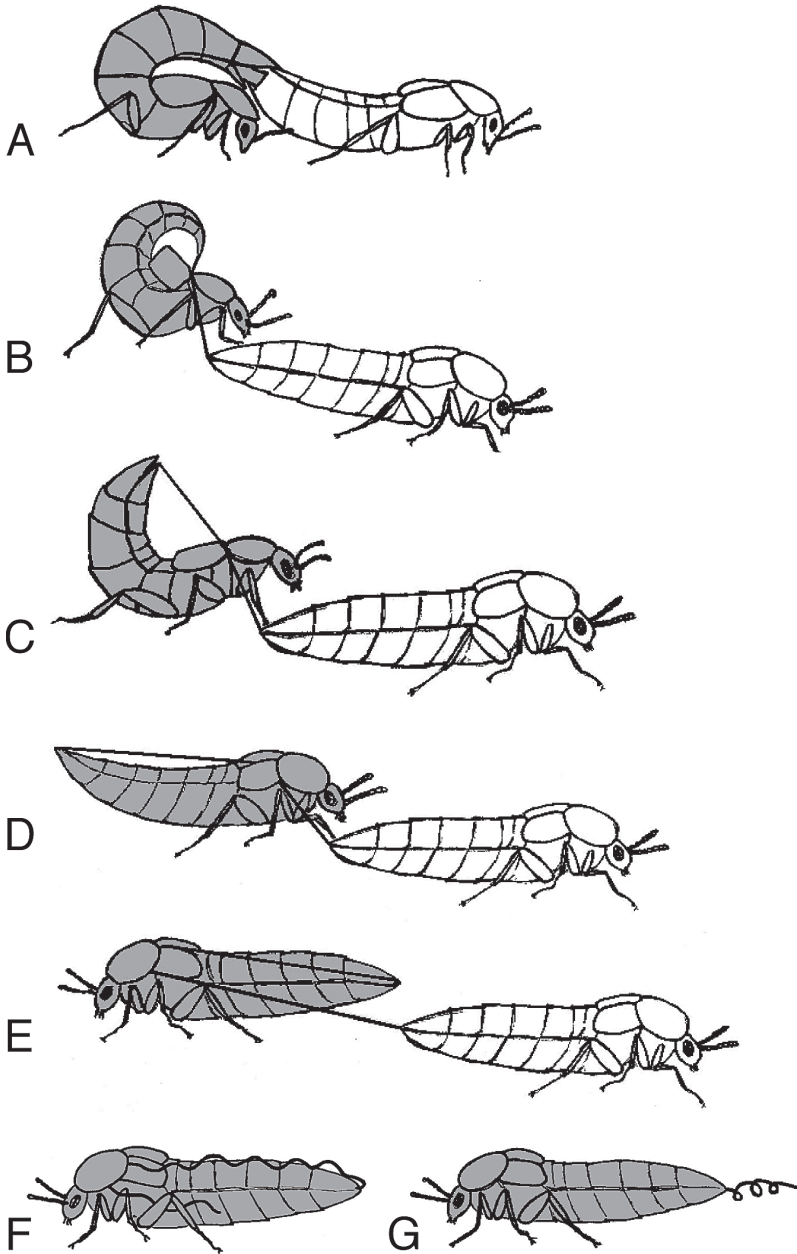


Abb. 4: Paarung bei *A. tristis*: Verhaltenssequenz beim Herausziehen des Flagellums bei der Trennung der Partner nach der Paarung: **A:** Kopulationsstellung. **B-G:** schematische Darstellung aufeinander folgender Verhaltensweisen, Flagellum im Verhältnis etwas zu dick gezeichnet. Erklärungen siehe Text. A-G aus GACK & PESCHKE (2005).

Fig. 4: Mating of *A. tristis*: behaviours at the extraction of the flagellum during the separation of male and female: **A:** mating position. **B-G:** A schematic drawing of the behavioural sequence, the flagellum is drawn disproportionately thick. Explanations see text. A-G after GACK & PESCHKE (2005).

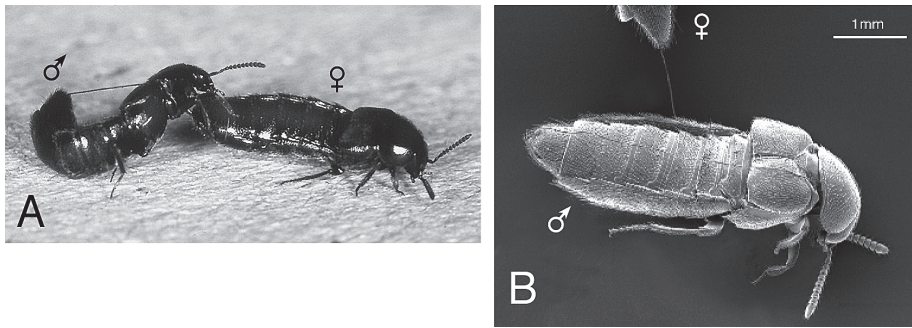


Abb. 5: Paarung bei *A. tristis*: zwei Phasen des Verhaltens beim Herausziehen des Flagellums: **A:** Herausziehen des Flagellums (entspricht Abb. 4C). **B:** Herausziehen des Flagellums (entspricht Abb. 4D-E).

Fig. 5: Mating of *A. tristis*: behaviours at the extraction of the flagellum during the separation of male and female: **A:** Extraction of the flagellum (corresponding to Fig. 4C). **B:** Extraction of the flagellum (corresponding to Fig. 4D-E).

4. Diskussion

In seiner Arbeit zu Zielstellung und Methodik der Verhaltensforschung hat TINBERGEN (1963: 411) vier Untersuchungsebenen benannt, auf denen man biologische Forschung betreiben und auf denen man biologische Erklärungen für beobachtete Phänomene finden kann. Die von ihm genannten Ebenen 'ontogeny, evolution, causation, reproductive value' – die ersten drei als proximate Ebenen zusammengefasst, die letzte wird als ultimate Ebene bezeichnet – können auf jegliche Forschungsdisziplin innerhalb der Biologie, also auch auf die Morphologie übertragen werden. Für die hier dargestellten komplizierten Genitalmerkmale und Verhaltensweisen zweier *Aleochara*-Arten soll exemplarisch nur eine Ebene betrachtet werden, und zwar die Ebene, auf der nach dem evolutiven Erfolg von Merkmalen ('reproductive value') gefragt wird. Zur Ontogenie der Merkmale und zu den Funktionsprinzipien gibt es keine Untersuchungen und Vorstellungen. Für eine mögliche phylogenetische Betrachtung der *Aleochara*-Arten liegen einige Überlegungen vor, die auf morphologischen Befunden (KLIMASZEWSKI 1984; MAUS et al. 1998) und molekulargenetischen Daten (MAUS et al. 2001) basieren. Es lässt sich jedoch außer der

qualitativen Aussage, dass in verschiedenen Claden auffallend komplizierte Genitalstrukturen vorkommen, zum Beispiel lange Flagellen bei Männchen und lange Ductus receptaculi bei den Weibchen, nur wenig über die phylogenetischen Zusammenhänge aussagen. Auf dem Stand der heutigen Kenntnis kann man davon ausgehen, dass komplizierte Genitalien selbst innerhalb der Gattung *Aleochara* und den Aleocharini mehrfach unabhängig voneinander entstanden sind.

Bei der Frage nach dem adaptiven Wert der Strukturen, also bei der Frage nach der ultimate Ursache des Entstehens der komplexen Strukturen, gibt es mehrere mögliche Antworten. Die erste und einfachste Antwort ist die, dass die Strukturen keine Funktion haben, dass sie zufällig als neutrale Merkmale oder als Byproduct anderer Merkmale entstanden sind. Die Pleiotropie-Hypothese (MAYR 1963) sagt genau dieses: Nach ihr könnten Gene, die nicht direkt etwas mit der Ausbildung von Genitalmerkmalen zu tun haben, sondern andere Merkmale steuern, sozusagen nebenher Genitalmerkmale beeinflussen. Die Einflüsse würde man dann als Pleiotropie-Effekte klassifizieren. Nach dieser Hypothese hätten die besonderen Ausformungen der Genitalstrukturen keinen Anpassungswert; sie könnten als selektionsneutral betrachtet werden. Verände-

rungen in den Strukturen hätten demnach keinen Einfluss auf den Fortpflanzungserfolg ihrer Träger.

Gegen eine Bedeutung von pleiotropen Effekten spricht, dass extravagante Bildungen vor allem bei Genitalien oder ganz allgemein bei Merkmalen, die bei der Paarung wichtig sind, auftreten. Würden Pleiotropie-Effekte bei der Evolution komplizierter Strukturen eine große Rolle spielen, würde man erwarten, dass auch andere Organe extravagante Merkmale zeigen. Auch die Tatsache, dass es bei Organismen mit äußerer Besamung keine komplexen Genitalstrukturen gibt (EBERHARD 1985), wohl aber andere extravagante Ausbildungen von Merkmalen, spricht gegen die Pleiotropie-Hypothese. Die Schwerter der Schwerträger (BASOLO 1995) oder die komplexen Rufe der Frösche wären solche Beispiele (KLUMP & GERHARDT 1997; WELCH et al. 1998). Auch die Tatsache, dass bei Organismen, bei welchen die Spermien nicht mit den primären Genitalstrukturen übertragen werden, unter anderem bei Webspinnen, Libellen und Diplopoden, die sekundären Übertragungsorgane – also männliche Pedipalpen, sekundäre Penes, Gonopoden – extravagante Bildungen aufweisen, kann durch die Pleiotropie-Hypothese nicht erklärt werden.

Bei vielen Organismen fällt neben der Komplexität der Genitalien auch eine perfekte Passung der Genitalorgane der beiden Geschlechter auf. Viele Männchen haben komplizierte „Schlüssel“, die genau in die entsprechend komplizierten Genitalien der Weibchen, das „Schloss“, passen. Die Schlüssel-Schloss-Hypothese besagt, dass Genitalstrukturen deshalb so komplex geworden sind und so perfekt ineinander passen, damit eine Hybridisierung zwischen Arten vermieden wird (DUFOR 1844; MAYR 1963). Komplexe Genitalien sollen hiernach entwickelt worden sein, um eine praezygotische mechanische Isolation von Arten zu bewirken; der Anpassungswert einer Steigerung der Komplexität wäre eine verbesserte praezygotische Isolation. Voraussetzung für die Gültigkeit der Erklä-

rung ist, dass Fehlpaarungen „unerwünscht“ sind, für die beteiligten Individuen also einen Nachteil haben. Gesetzt den Fall, dass die Komplexität der Genitalien aus Gründen der genetischen Isolation entwickelt wurde, sollte eine stabilisierende Selektion eine große Rolle spielen, das heißt in einer Population sollten Genitalmerkmale nur wenig variieren. Die Komplexität sollte außerdem eine Grenze haben oder ein Optimum erreichen, an dem eine weitere Steigerung nicht mehr effektiv ist. Wenige effektive Merkmale würden genügen, um Hybridisierungen zu verhindern; es müsste nicht so kompliziert sein, wie es oft ist. Außerdem sollte man mit Genitalmerkmalen eine Phylogenie erstellen können, da nahe verwandte Arten eine vergleichbare Genitalmorphologie besitzen müssten. Die Ausprägungen von Schwesterarten müssten sich auf einen gemeinsamen Ursprung zurückführen lassen, und die Veränderungen sollten nicht über das Maß einer effektiven Isolation hinausgehen.

Gegen die Hybridisierungsvermeidung als treibende Kraft für komplexe Genitalien im Allgemeinen und im Speziellen für *Aleochara* spricht, dass die oben gemachten Vorhersagen in den meisten Fällen nicht zutreffen. Die Erstellung einer Phylogenie aufgrund der Genitalmerkmale ist nicht widerspruchsfrei, und eine nach den Genitalmerkmalen erstellte Phylogenie, etwa basierend auf der Spiralisierung oder der Länge der Flagellen wäre nicht deckungsgleich mit den Phylogenien aufgrund von anderen morphologischen (KLIMASZEWSKI 1984; MAUS et al. 1998) oder molekulargenetischen Daten (MAUS et al. 2001). Betrachtet man die Verhältnisse bei *A. tristis*, so ist es auch kaum vorstellbar, dass das lange Flagellum für eine Isolation wirklich nötig sein könnte. Generell gilt, dass in der Regel Fehlpaarungen durch die unterschiedlichsten Signale bereits lange vor dem Kontakt der Geschlechter ausgeschlossen werden. Ein *A. tristis*-Männchen muss nicht zuerst versuchen, sein Flagellum einzuführen. Hinzu kommt, dass es zum Beispiel unter den In-

sekten, den Säugetieren, den Schlangen und den Fischen viele Arten gibt, bei denen nur die männlichen Genitalien extravagant sind, die weiblichen aber nicht (EBERHARD 1985). Hier würden viele Schlüssel in dasselbe Schloss passen.

Der dritte Erklärungsansatz ist die Überlegung, dass die komplexen Merkmale über die Wirkung von sexueller Selektion entstanden sind. Sexuelle Selektion bedeutet ganz allgemein, dass durch eine Wahl während der Partnersuche und der Paarung eine Bevorzugung eines Merkmalsträgers gegenüber einem anderen erfolgt, der dieses Merkmal nicht besitzt. Einfach gesagt ist sexuelle Selektion unterschiedlicher Erfolg bei Partnern. Merkmale, die von der sexuellen Selektion beeinflusst sind, sollten also stets im Zusammenhang mit der Partnerwahl, der Partnerakzeptanz und dem Zugang zu Partnern bei bisexuellen Arten stehen. Sexuelle Selektion sollte im Gegensatz zu natürlicher Selektion nicht zu Merkmalen führen, die das Überleben fördern, sondern zu Merkmalen, die den individuellen Paarungserfolg erhöhen. Der Paarungserfolg kann quantitativ maximiert werden, in dem ein Individuum möglichst viele Partner erreicht, er kann aber auch qualitativ optimiert werden, in dem ein Individuum die richtigen Partner erreicht.

Aufbauend auf der Theorie der sexuellen Selektion sind ganz verschiedene Vorstellungen und Modelle entwickelt worden, die alle das Ziel verfolgen, die unterschiedlichen Merkmale bei Männchen und Weibchen und damit verbunden die Entstehung extravaganter Strukturen hauptsächlich im männlichen Geschlecht zu erklären. Eine Zusammenfassung der verschiedenen Möglichkeiten gibt ANDERSSON (1994). Sowohl intra- als auch intersexuelle Selektion können Triebfedern für die Entstehung außergewöhnlicher Merkmale sein. Intrasexuelle Selektion wirkt, wenn Individuen eines Geschlechts, meist sind es die Männchen, miteinander in Konkurrenz um Weibchen treten. Konkurrenz kann stattfinden um den Zugang zu Paarungspartnern

allgemein. Konkurrenz kann auch stattfinden, wenn Männchen mit ihren Spermien um den Zugang zu befruchtungsbereiten Eizellen konkurrieren, letzteres wird als Spermienkonkurrenz bezeichnet (PARKER 1970). Bei der intersexuellen Selektion, der zweiten Form der sexuellen Selektion, steht das Wahlverhalten der Weibchen im Vordergrund. Selbst wenn Weibchen nur zufällig ein auffälliges Merkmal bevorzugen, ein Merkmal, das außer seiner Auffälligkeit ohne Bedeutung ist, so kann dies in der Evolution durch genetische Kopplung des männlichen Merkmals und des Wahlverhaltens der Weibchen zu komplexen Merkmalen führen. Den grundlegenden Vorgang dazu hat man zu Ehren seines Entdeckers als Fisher-Prozess oder runaway-Prozess bezeichnet (FISHER 1958; O'DONALD 1977). Bei einem Fisher-Prozess kann man sich vorstellen, dass besonders auffällige Merkmale die Aufmerksamkeit der Weibchen in hohem Maße auf sich ziehen, und so könnte man erklären, warum die Männchenmerkmale so auffällig und extravagant geworden sind. Benutzt dagegen ein Weibchen bei seiner Wahl das männliche Merkmal als Hinweis für gute Eigenschaften, gute Gesundheit (HAMILTON & ZUK 1982) oder gute Gene (TRIVERS 1976), so gibt das Merkmal offensichtlich dem Weibchen Informationen über das Männchen. Daher werden alle Modelle auf der Grundlage der Verwendung der männlichen Merkmale als Signale Indikatormodelle (ZAHAVI 1975, 1977) genannt. Aufwändige Signale sind teuer, daher werden außerordentlich extravagante Ausprägungen besonders „glaubwürdig“ sein (ZAHAVI 1977). Männchen müssen also besonders extravagante Merkmale ausbilden, damit sie als Signale wirken können. Man kann sich allerdings auch vorstellen, dass aufgrund der Empfindlichkeit der Sensorik der Weibchen bestimmte Merkmale eine größere Aufmerksamkeit erwecken als andere, dann sollten vor allem solche Merkmale von Männchen ausgebildet werden. Diese Überlegung wird als sensory-exploitation-Hypothese

(RYAN 1990, 1998) bezeichnet. Im Prinzip würde man aus letzterer Überlegung folgern, dass auch hier in der Komplexität der männlichen Merkmale eine Grenze erreicht wird, und zwar dann, wenn das Maximum der Empfindlichkeit der Weibchen erreicht ist. Warum die männlichen Merkmale trotzdem noch extravaganter werden können, erklärt die chase-away-Hypothese (HOLLAND & RICE 1998), nach der Weibchen für die Männchensignale immer unempfindlicher werden sollten, wenn Männchen nur noch auf die Ausprägung eines extravaganter Signals selektiert werden und nicht mehr auf eine allgemeine Überlebensfähigkeit. In der Folge davon entsteht ein noch stärkerer Selektionsdruck auf Extravaganz.

Alle Modelle der intersexuellen Selektion sind entwickelt worden, um für einen Betrachter besonders auffallende, männliche Ornamente zu erklären, also etwa auffällige optische Strukturen, die sensorisch von Weibchen wahrgenommen werden können. Jedoch hat EBERHARD (1985, 1991) darauf hingewiesen, dass Modelle, welche Merkmale mit sexueller Selektion erklären, auch gelten sollten, wenn man extravagantes männliches Kopulationsverhalten oder auffallende männliche Genitalstrukturen betrachtet.

Bei der Bewertung der Verhältnisse bei *A. curtula* gibt es eine einfache Erklärung: Männchen besitzen die Fähigkeit zur Ausbildung einer Spermatophore, mit welcher sie in einer Konkurrenzsituation mit anderen Männchen möglichst viele eigene Spermien im Receptaculum des Weibchens deponieren und möglichst viele Spermien potentieller Vorgänger entfernen können. Seit den Arbeiten von WAAGE (1979, 1982, 1984) an Libellen weiß man, dass die komplexen Penes vieler Kleinlibellen dazu dienen, die Spermien von Vorgängermännchen aus den weiblichen Speicherorganen herauszuholen. Komplexe Genitalien können also zu höherer Besamungswahrscheinlichkeit führen. Inzwischen sind viele weitere Beispiele dafür bekannt geworden, wie Männchen mit Hilfe morphologischer Anpas-

sungen (DIESEL 1990; YOKOI 1990; NEUNER & PESCHKE 1994) oder auch mit Hilfe der Produktion besonderer Spermatophoren, wie im Fall *A. curtula*, die eigene Besamungswahrscheinlichkeit erhöhen.

Weit weniger einfach zu erklären sind die ultimativen Ursachen der Verhältnisse bei *A. tristis*. Dies vor allem solange man nicht weiß, zu welchen Konsequenzen die Verlängerung der Virga und des Ductus receptaculi führt. Vier Denkmöglichkeiten gibt es; der Erklärungswert der jeweiligen Möglichkeit hängt von der Beantwortung der oben gestellten Frage nach der Konsequenz der Veränderung ab.

Eine erste Antwort auf die Frage nach der Konsequenz der Veränderungen könnte sein, dass in der rezenten Situation der Fortpflanzungserfolg für beide Partner größer ist, wenn sich beide Partner ähnlich sind (assortative mating). Für *A. tristis* würde das bedeuten, dass der Fortpflanzungserfolg besonders hoch ist, wenn Männchen mit langen Flagellen sich mit Weibchen mit langem Ductus verpaaren. In einem solchen Fall, könnte ein einfacher run-away-Prozess dazu führen, dass die Flagellen immer länger werden und mit ihnen die Ductus receptaculi.

Eine zweite Antwort auf die Frage nach der Konsequenz der Veränderungen könnte sein, dass in der rezenten Situation Weibchen mit längerem Ductus eine geringere Kopulationsrate haben oder seltener die übertragenen Spermien eines Männchens durch konkurrierende andere Männchen verlieren. Männchen mit langen Flagellen sollten dann bessere Möglichkeiten haben, Spermien der Vorgänger auszuräumen, vergleichbar mit der Situation bei *A. curtula*; aus irgendwelchen Gründen sollte gleichzeitig das Ausräumen gegen die evolutiven Interessen der Weibchen sein. Weibchen könnten sich dann nur gegen das Ausräumen der Spermien wehren, indem sie ihrerseits den Ductus immer mehr verlängern, was zu einem evolutiven Wetttrüben führen könnte. Die Situation bei *A. tristis* wäre dann ein Beispiel aus der Morphologie für das Phä-

nomen, das HOLLAND & RICE (1998) als chase-away-selection beschrieben haben.

Die dritte Antwort wäre, dass ein erhöhter Fortpflanzungserfolg dadurch entsteht, dass Männchen mit etwas längeren Flagellen, vergleichbar mit der Situation bei *A. curtula*, mehr Spermien eines Vorgängers ausräumen können als Männchen mit kürzeren Flagellen. Ein Ausräumen kann durch ein bloßes Ausschwemmen der Vorgängerspermien erfolgen, was durch eine mögliche bessere Platzierung der eigenen Spermien durch ein längeres Flagellum ermöglicht werden könnte. Träfe diese Erklärung zu, wäre die Ausbildung des langen Flagellums bei *A. tristis* eine Folge der intrasexuellen Selektion.

Eine vierte Antwort für die Entstehung der komplizierten Genitalien könnte sein, dass ein größerer Fortpflanzungserfolg von Männchen mit längeren Flagellen dadurch bedingt ist, dass Weibchen Spermien von Männchen mit langen Flagellen eher bevorzugen als solche von Männchen mit kürzeren Flagellen. Eine solche Bevorzugung müsste nicht direkt erfolgen, sie könnte auch indirekt ablaufen, indem etwa Weibchen nach einer Kopula mit einem Männchen mit langem Flagellum weitere Kopulationsversuche abwehren oder schneller Eier ablegen. Weibchen könnten auch die Länge des Flagellums messen und dessen erfolgreiche Benutzung bewerten. Sie könnten damit die Länge des Flagellums als Signal innerhalb einer inneren Balz im Sinne von EBERHARD (1996) benutzen und so das beste Männchen auswählen. Das Phänomen könnte man dann, wieder im Sinne von EBERHARD (1996), als cryptic female choice ansehen. Wenn nur Männchen mit langen Flagellen bei einer gegebenen Ductuslänge überhaupt Spermien in aussichtsreicher Position deponieren können, würde man von passiver Wahl der Weibchen sprechen.

Eine Entscheidung, welche der Modellvorstellungen das Phänomen bei *A. tristis* am besten erklären kann, ist aus zwei Gründen nicht eindeutig zu treffen. Zum einen sind die Vorhersagen aller vier Denkmöglichkeiten

in einem Punkt identisch, nämlich, dass es eine parallele Evolution der beiden Merkmale, Verlängerung des Ductus und Verlängerung des Flagellums geben muss. Der Unterschied in den Erklärungen liegt darin, dass die Vorhersagen, welches Geschlecht das Führende oder Takt gebende sein wird, dem das andere folgt, unterschiedlich sind: Bei einer intrasexuellen Selektion auf der Ebene der Männchen in der Konkurrenzsituation sollten die Männchen führend sein, bei einem einfachen run-away-Prozess könnte die Evolution mehr oder weniger synchron auf der Ebene beider Geschlechter verlaufen. Bei den Vorstellungen eines Wahlverhaltens der Weibchen und der chase-away-Überlegung wären die Weibchen führend.

Der zweite Grund für die Schwierigkeit, eine Entscheidung für eine Erklärungsmöglichkeit zu treffen, liegt darin, dass die Erklärungsmodelle sich nicht ausschließen und die zugrunde liegenden Mechanismen und Selektionsbedingungen gemeinsam zu den beobachteten Phänomenen geführt haben könnten. Dies gilt für beide dargestellten Fälle, für die Komplexität der Spermatophore mit ihren Auswachseigenschaften bei *A. curtula* genauso wie für die Entstehung der komplizierten Struktur des Flagellums und der Länge des Ductus receptaculi bei *A. tristis*.

Literatur

- ALCOCK, J. (2001): Animal Behavior. 7th edition. Sinauer; Sunderland (Massachusetts).
- ANDERSSON, M. (1994): Sexual Selection. Princeton University Press; Princeton (New Jersey).
- ARNQUIST, G. (1997): The evolution of animal genitalia: distinguishing between hypothesis by single species studies. Biological Journal of the Linnean Society 60: 365-379.
- BASOLO, A.L. (1995): A further examination of a pre-existing bias favouring a sword in the genus *Xiphophorus*. Animal Behaviour 50: 365-375.
- BENKEN, T., KNAACK, A., GACK, C., EBERLE, M., & PESCHKE, K. (1999): Variation of sperm

- precedence in the rove beetle *Aleochara curtula* (Coleoptera: Staphylinidae). *Behaviour* 136: 1065-1077.
- DE MARZO, L. (1993): Dettagli strutturali dell'armatura genitale maschile in *Aleochara tristis* Grav. *Memorie della Societa Entomologica Italiana* 72: 233-243.
- DIESEL, R. (1990): Sperm competition and reproductive success in the decapod *Inachus phalangium* (Majidae): a male ghost spider crab that seals off rival's sperm. *Journal of Zoology London* 220: 213-223.
- DUFOUR, L. (1844): Anatomie générale des Diptères. *Annales des Sciences Naturelles* 1: 244-264.
- EBERHARD, W.G. (1985): Sexual selection and animal genitalia. Harvard University Press; Cambridge (Massachusetts).
- EBERHARD, W.G. (1991): Copulatory courtship and cryptic female choice in insects. *Biological Reviews* 66: 1-31.
- EBERHARD, W.G. (1996): Female control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton University Press; Princeton (New Jersey).
- FISHER, R.A. (1958): The genetical theory of natural selection. 2nd edition. Dover; New York.
- FÖRSTER, M., GACK, C., & PESCHKE, K. (1998): Morphology and function of the spermatophore in the rove beetle, *Aleochara curtula* (Coleoptera: Staphylinidae). *Zoology* 101: 34-44.
- GACK, C., & PESCHKE, K. (1994): Spermathecal morphology, sperm transfer and a novel mechanism of sperm displacement in the rove beetle, *Aleochara curtula* (Coleoptera, Staphylinidae). *Zoomorphology* 114: 227-237.
- GACK, C., & PESCHKE, K. (2005): 'Shouldering' exaggerated genitalia: a unique behavioural adaptation for the retraction of the elongate intromittant organ by the male rove beetle (*Aleochara tristis* Gravenhorst). *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 307-312.
- HAMILTON, W.D., & ZUK, M. (1982): Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites. *Science* 218: 384-387.
- HOLLAND, B., & RICE, W.R. (1998): Chase-away sexual selection: antagonistic seduction versus resistance. *Evolution* 52: 1-7.
- KLIMASZEWSKI, J. (1984): A revision of the genus *Aleochara* Gravenhorst of America north of Mexico (Coleoptera: Staphylinidae, Aleocharinae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 129: 1-211.
- KLUMP, G.M., & GERHARDT, C.H. (1997): Use of non-arbitrary acoustic criteria in mate choice by female gray tree frogs. *Nature* 326: 286-288.
- MAUS, C., PESCHKE, K., & ASHE, S. (1998): *Aleochara*: tree of life. <http://ag.arizona.edu/tree/eukaryotes/a...ni/aleocharina/aleochara/aleochara.html>
- MAUS, C., PESCHKE, K., & DOBLER, S. (2001): Phylogeny of the genus *Aleochara* inferred from mitochondrial cytochrome oxidase sequences (Coleoptera: Staphylinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 18: 202-216.
- MAYR, E. (1963): Animal species and evolution. Harvard University Press; Cambridge (Massachusetts).
- NEUNER, C., & PESCHKE, K. (1994): Entfernung von Spermatophoren bei aufeinanderfolgenden Kopulationen von *Thanatophilus sinuatus* (Coleoptera, Silphidae). *Verhandlungen der deutschen Zoologischen Gesellschaft* 87.1: 51.
- O'DONALD, P. (1977): Theoretical aspects of sexual selection. *Theoretical Population Biology* 12: 298-334.
- PARKER, G.A. (1970): Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews* 45: 525-567.
- PESCHKE, K. (1978): Funktionsmorphologische Untersuchungen zur Kopulation von *Aleochara curtula* Goeze (Coleoptera, Staphylinidae). *Zoomorphologie* 89: 157-184.
- RYAN, M.J. (1990): Sexual selection, sensory systems, and sensory exploitation. *Oxford Survey of Evolutionary Biology* 7: 157-195.
- RYAN, M.J. (1998): Sexual selection, receiver biases, and the evolution of sex differences. *Science* 281: 1999-2003.
- TINBERGEN, N. (1963): On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20: 410-433.
- TRIVERS, R.L. (1976): Sexual selection and resource accruing abilities in *Anolis garmani*. *Evolution* 30: 253-269.
- WAAGE, J.K. (1979): Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science* 203: 916-918.
- WAAGE, J.K. (1982): Sperm displacement by male *Lestes vigilax* Hagen (Zygoptera: Lestidae). *Odonatologica* 11: 201-209.

- WAAGE, J.K. (1984): Sperm competition and the evolution of odonate mating systems. S. 251-290. In: SMITH, R.L. (Hrsg.): Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Academic Press; New York.
- WELCH, A.M., SEMLITSCH, R.D., & GERHARDT, H.K. (1998): Call duration as an indicator of genetic quality in male gray tree frogs. *Science* 280: 1928-1930.
- YOKOI, N. (1990): The sperm removal behaviour of the yellow spotted longicorn beetle *Psacotheta hilaris* (Coleoptera: Cerambycidae). *Applied Entomology and Zoology* 25: 383-388.
- ZAHAVI, A. (1975): Mate selection: a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205-214.
- ZAHAVI, A. (1977): The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Journal of Theoretical Biology* 67: 603-605.

Dr. Claudia Gack
Prof. Dr. Josef K. Müller
Prof. Dr. Klaus Peschke
Institut für Biologie I (Zoologie)
Albert-Ludwigs-Universität Freiburg
Hauptstr. 1
D-79104 Freiburg im Breisgau
E-Mail: claudia.gack@biologie.uni-freiburg.de
josef.mueller@biologie.uni-freiburg.de
klaus.peschke@biologie.uni-freiburg.de

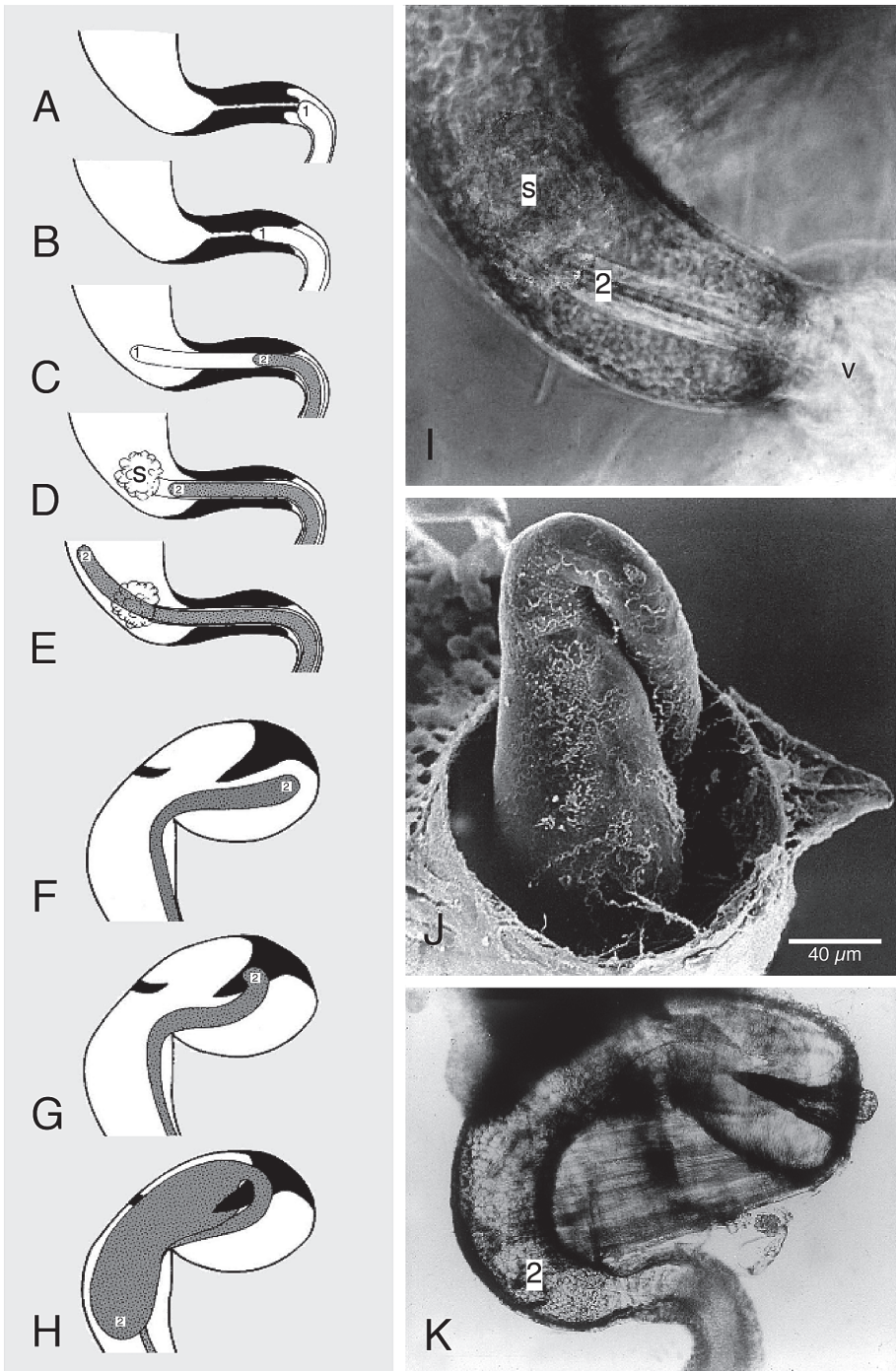


Abb. 2: Auswachsen einer Spermatophore in das Receptaculum bei *A. curtula*. **A-H:** Schematische Darstellung. **I:** (entspricht D im Schema) Vordringen des zweiten Schlauchs im geplatzten ersten Schlauch (Lichtmikroskop). **J:** (entspricht H im Schema) ausgewachsener Schlauch nach Entfer-

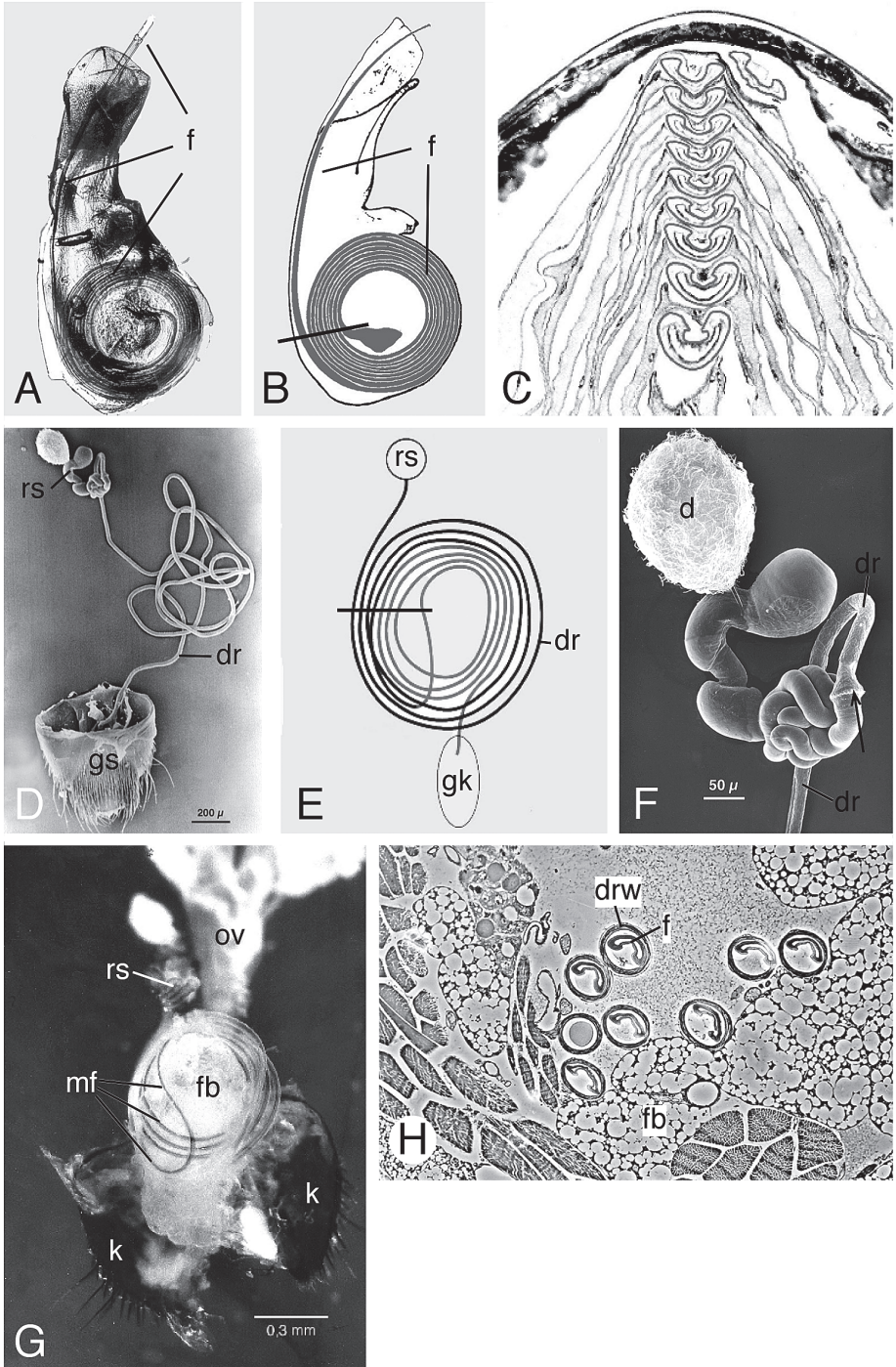


Abb. 3: Äußere und innere Genitalstrukturen bei *A. tristis*: **A:** Aedeagus (Lichtmikroskop). **B:** Aedeagus, schematische Darstellung (der Balken markiert die Schnittebene in Abb. 3C). **C:** Schnitt durch den hinteren Teil des Aedeagus und das aufgerollte Flagellum. **D:** Ductus receptaculi und

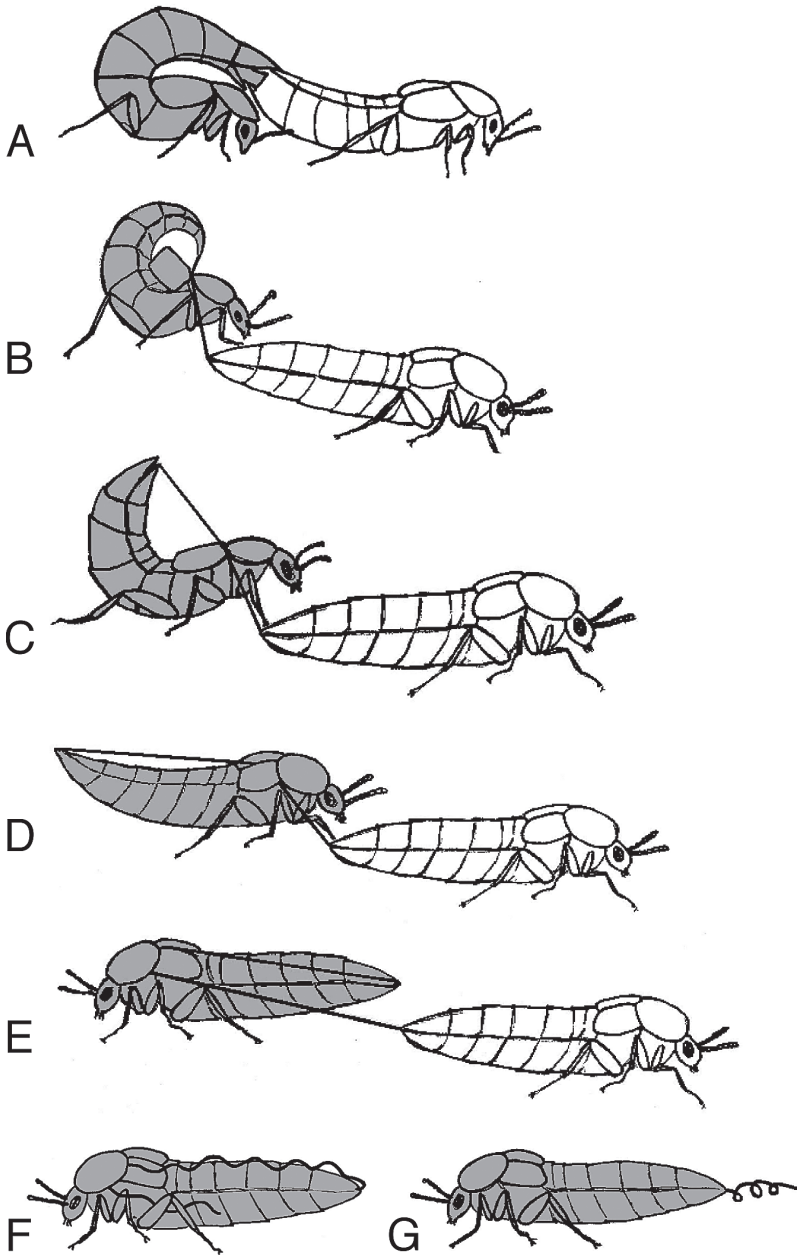


Abb. 4: Paarung bei *A. tristis*: Verhaltenssequenz beim Herausziehen des Flagellums bei der Trennung der Partner nach der Paarung: **A:** Kopulationsstellung. **B-G:** schematische Darstellung aufeinander folgender Verhaltensweisen, Flagellum im Verhältnis etwas zu dick gezeichnet. Erklärungen siehe Text. A-G aus GACK & PESCHKE (2005).

Fig. 4: Mating of *A. tristis*: behaviours at the extraction of the flagellum during the separation of male and female: **A:** mating position. **B-G:** A schematic drawing of the behavioural sequence, the flagellum is drawn disproportionately thick. Explanations see text. A-G after GACK & PESCHKE (2005).

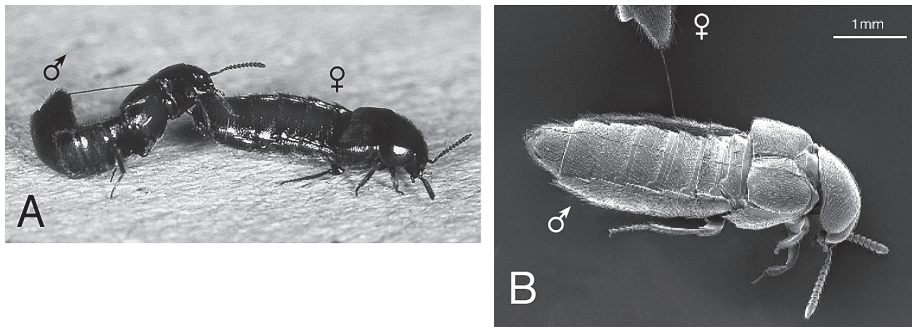


Abb. 5: Paarung bei *A. tristis*: zwei Phasen des Verhaltens beim Herausziehen des Flagellums: **A:** Herausziehen des Flagellums (entspricht Abb. 4C). **B:** Herausziehen des Flagellums (entspricht Abb. 4D-E).

Fig. 5: Mating of *A. tristis*: behaviours at the extraction of the flagellum during the separation of male and female: **A:** Extraction of the flagellum (corresponding to Fig. 4C). **B:** Extraction of the flagellum (corresponding to Fig. 4D-E).

4. Diskussion

In seiner Arbeit zu Zielstellung und Methodik der Verhaltensforschung hat TINBERGEN (1963: 411) vier Untersuchungsebenen benannt, auf denen man biologische Forschung betreiben und auf denen man biologische Erklärungen für beobachtete Phänomene finden kann. Die von ihm genannten Ebenen 'ontogeny, evolution, causation, reproductive value' – die ersten drei als proximate Ebenen zusammengefasst, die letzte wird als ultimate Ebene bezeichnet – können auf jegliche Forschungsdisziplin innerhalb der Biologie, also auch auf die Morphologie übertragen werden. Für die hier dargestellten komplizierten Genitalmerkmale und Verhaltensweisen zweier *Aleochara*-Arten soll exemplarisch nur eine Ebene betrachtet werden, und zwar die Ebene, auf der nach dem evolutiven Erfolg von Merkmalen ('reproductive value') gefragt wird. Zur Ontogenie der Merkmale und zu den Funktionsprinzipien gibt es keine Untersuchungen und Vorstellungen. Für eine mögliche phylogenetische Betrachtung der *Aleochara*-Arten liegen einige Überlegungen vor, die auf morphologischen Befunden (KLIMASZEWSKI 1984; MAUS et al. 1998) und molekulargenetischen Daten (MAUS et al. 2001) basieren. Es lässt sich jedoch außer der

qualitativen Aussage, dass in verschiedenen Claden auffallend komplizierte Genitalstrukturen vorkommen, zum Beispiel lange Flagellen bei Männchen und lange Ductus receptaculi bei den Weibchen, nur wenig über die phylogenetischen Zusammenhänge aussagen. Auf dem Stand der heutigen Kenntnis kann man davon ausgehen, dass komplizierte Genitalien selbst innerhalb der Gattung *Aleochara* und den Aleocharini mehrfach unabhängig voneinander entstanden sind.

Bei der Frage nach dem adaptiven Wert der Strukturen, also bei der Frage nach der ultimate Ursache des Entstehens der komplexen Strukturen, gibt es mehrere mögliche Antworten. Die erste und einfachste Antwort ist die, dass die Strukturen keine Funktion haben, dass sie zufällig als neutrale Merkmale oder als Byproduct anderer Merkmale entstanden sind. Die Pleiotropie-Hypothese (MAYR 1963) sagt genau dieses: Nach ihr könnten Gene, die nicht direkt etwas mit der Ausbildung von Genitalmerkmalen zu tun haben, sondern andere Merkmale steuern, sozusagen nebenher Genitalmerkmale beeinflussen. Die Einflüsse würde man dann als Pleiotropie-Effekte klassifizieren. Nach dieser Hypothese hätten die besonderen Ausformungen der Genitalstrukturen keinen Anpassungswert; sie könnten als selektionsneutral betrachtet werden. Verände-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2006

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Gack Claudia, Müller Josef K., Peschke Klaus

Artikel/Article: [Warum einfach, wenn es auch kompliziert geht? Das Wirken der sexuellen Selektion am Beispiel der Genitalstrukturen bei den Kurzflügelkäfern *Aleochara curtula* und *A. tristis* \(Coleoptera, Staphylinidae\). Sexual Selection and Genital Structures in the Rove Beetles *Aleochara curtula* and *A. tristis* \(Coleoptera, Staphylinidae\) 27-43](#)