

- Valen van, L., & P. R. Grant (1970): Variation and niche width reexamined. *Am. Nat.* 104: 589—590. ●  
 Wiley, R. H. (1973): The strut display of male sage grouse: A „fixed“ action pattern. *Behav.* 47: 129—152.  
 ● Yablokov, A. V. (1974): Variability of mammals. New Delhi: Amerind. Publ. Co. ● Willson, M. F. (1969): Avian niche size and morphological variation. *Am. Nat.* 103: 531—542.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. E. Curio, Ruhr-Universität Bochum, Abt. Biologie, Postfach 102148, D-4630 Bochum 1.

*Die Vogelwarte 29, 1977, Sonderheft: 120—127*

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen

## Intraspezifische Selektion und die Wechselbeziehungen zwischen natürlicher Auslese und geschlechtlicher Zuchtwahl

Von Jürgen Nicolai

Die so selbstverständlich erscheinende Tatsache, daß Angehörige einer Tierart sich untereinander besser verstehen, als mit Vertretern jeder anderen Art, daß zwischen ihnen ein Kommunikationssystem besteht, das allen Verständigungsmöglichkeiten mit anderen Arten überlegen ist, hat in der Evolution eine Vorgeschichte, die nicht weniger dramatisch verlaufen ist, als die anderer Entwicklungsvorgänge. Die soziale Kommunikation wird zwischen Artgenossen durch eine Vielzahl von optischen, akustischen und häufig auch olfaktorischen, taktilen und elektrischen Signalen aufrecht erhalten. Jedes dieser Signale verdankt seine gegenwärtige Form Selektionsvorgängen, die sich im wesentlichen innerhalb der Arten abgespielt haben, an deren Ergebnis allerdings die Umwelt immer ein entscheidendes Wort mitgesprochen hat. Die Entwicklung neuer Merkmale im Bereich des Sozialverhaltens ist wohl stets so vor sich gegangen, daß eine mutativ entstandene Neuerung oder eine Erfindung vom Artgenossen gegenüber dem bisherigen Merkmal bevorzugt und dadurch mit einem positiven Selektionswert belegt wurde.

In der Klasse der Vögel ist die Kommunikation zwischen Artgenossen auf den Austausch von optischen, akustischen und taktilen Signalen beschränkt. Optische Signale können als Dauersender tätig sein, so bestimmte Gefiederfarben und -strukturen oder sekundäre Geschlechtsmerkmale, wie Kamm- oder Lappenbildungen im männlichen Geschlecht, oder sie können nach Ablauf der Fortpflanzungsperiode durch Gefiederwechsel oder Rückbildung wieder abgeschaltet werden. Fast immer wird die Wirkung auffälliger Gefiederfarben und -strukturen durch auf den Artgenossen orientierte Bewegungsweisen unterstützt, die das Signal dem Adressaten gegenüber voll zur Geltung bringen.

Optische Signale können jedoch auch ohne Unterstützung durch Farben und Strukturen allein in typischen Veränderungen der Körperhaltung bestehen. Farbmerkmale und Gefiederstrukturen erlauben jedoch als Signalsender nur relativ einfache Mitteilungen, so über das Geschlecht ihres Trägers und seine Fortpflanzungsreife. Die Kommunikation durch akustische Signale hat dagegen nahezu unbegrenzte Möglichkeiten, Nachrichten mit differenzierten Aussagen zu ganz verschiedenen sozialen Situationen zu übermitteln. Die explosive Evolution der Passeres, deren Artenzahl mit 58% an der Gesamtzahl der Vogelarten beteiligt ist, und die Besetzung nahezu aller terrestrischen ökologischen Nischen durch Sperlingsvögel ist nach meiner Überzeugung ganz wesentlich durch ihre Fähigkeit zu differenzierter akustischer Kommunikation beeinflusst worden.

Wir wollen hier ein Kommunikationssystem näher betrachten: die Verständigung zwischen den Geschlechtern. Bei der Mehrzahl aller Vogelarten, die Brutpflege betreiben, sind beide Geschlechter in irgendeiner Form an der Brutfürsorge beteiligt. Das bedeutet, daß Männchen und Weibchen für einen kürzeren oder längeren Zeitraum im Jahresablauf zusammenbleiben und kooperieren müssen, um die gemeinsamen Aufgaben der Brutpflege zu bewältigen. Eine sinnvolle Kooperation ist aber nur durchführbar, wenn die Geschlechter sich

über eine Vielzahl von für beide Partner relevanten Situationen verständigen können. Die Ausdrucksmöglichkeiten, die eine Zusammenarbeit ermöglichen, müssen also über den reinen Austausch von Signalen, die das Zusammenfinden der Geschlechter anbahnen, hinausgehen. Die Balz der Männchen polygyner Vogelarten, wie der Rauhfußhühner (Tetraoninae), Paradiesvögel (Paradisaeidae) und Schmuckvögel (Pipridae) gelten immer der gesamten Weiblichkeit im Umkreis. Bei monogamen Vogelarten dagegen sind die sexuellen Verhaltensweisen der Männchen in der Regel auf ein einziges Individuum, die Partnerin, konzentriert.

Eine Sonderform der Monogamie ist die Dauerehe. In ihr treten auffällige Demonstrationen der Männchen zur Revierverteidigung und zum Anlocken von Weibchen zunehmend in den Hintergrund. Die Paarbildung ist häufig weit vorverlegt, im Extremfalle bis ins Kindesalter, wie beim europäischen Gimpel (*Pyrrhula pyrrhula*) oder beim südafrikanischen Granatastrild (*Uraeginthus granatinus*). Als Beispiel für diese Unterschiede sollen zwei paläarktische Finkenvögel dienen: der saisonhege Buchfink (*Fringilla coelebs*) hat noch einen auffälligen Reviergesang und ausgeprägtes Territorialverhalten, während der dauerehege Gimpel seinen Gesang nicht mehr zur Reviermarkierung, sondern im wesentlichen nur noch zur Werbung um das Weibchen benutzt und nur noch den engeren Bereich um das Nest herum gegen Rivalen schwach verteidigt. Die individuelle Bindung zwischen den Partnern ist beim Gimpel so stark, daß der fremde, gleichgeschlechtige Artgenosse kein ernstlicher Rivale ist, der die Partnerin abwerben könnte. Verliert ein Buchfinkenmännchen in einem Territorialkampf sein Revier an einen fremden Eindringling, so hat es damit gleichzeitig auch die Frau verloren. Das Weibchen ist nicht bereit, dem Verlierer auf der Suche nach einem neuen Revier zu folgen, sondern bleibt am Ort und wird vom Sieger übernommen. Ein Gimpelweibchen wandert in der gleichen Situation mit dem besieigten Partner ab, denn ihre Bindung an ihn ist stärker als die Bindung an das Territorium.

### Geschlechtliche Zuchtwahl und Sexualdimorphismus

Die Evolution von geschlechtsdimorphen körperlichen Strukturen und Verhaltensweisen ist sicher nicht durch ein einziges Erklärungsprinzip zu erfassen. DARWIN (1871) hat sich mit diesen Fragen auseinandergesetzt und zur Erklärung seine Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl (Sexual selection) entwickelt. Anstoß zu diesen Überlegungen waren Beobachtungen und Befunde aus dem Funktionskreis der Fortpflanzung, besonders das Phänomen des Sexualdimorphismus, die er nicht durch das Wirken der natürlichen Auslese erklären konnte. Obwohl DARWIN von Anfang an einräumte, daß durch sein neues Konzept nicht alle Erscheinungen des Sexualdimorphismus erklärt werden können und auch einige Formen sexualdimorpher Differenzierung aufzählte, die zweifellos auf andere Evolutionsvorgänge zurückgehen, wurde seine Theorie doch von seinen Zeitgenossen heftig angegriffen und fast durchweg abgelehnt. Sein Konzept der geschlechtlichen Zuchtwahl ist bis in die neuere Zeit die am heftigsten umstrittene seiner Theorien geblieben.

Der DARWIN am schwächsten erscheinende Punkt seines Konzeptes war seine Überlegung, daß ein Einfluß der Weibchen auf die Weiterentwicklung von Strukturmerkmalen und Verhaltensweisen im männlichen Geschlecht nur dann wirksam werden könne, wenn ein Überschuß an Männchen vorhanden ist. Denn nur wenn ein Weibchen unter mehreren Männchen auswählen kann, hat es die Möglichkeit, bestimmte Genotypen zu bevorzugen und damit den Beitrag dieser Genotypen zum Genreservoir der nächsten Generation zu begünstigen. DARWIN hat diese Schwierigkeit voll erkannt, nachdem er sich davon überzeugt hatte, daß das Geschlechterverhältnis bei nahezu allen Tierarten mit differenzierter Partnerwahl ausgeglichen ist. So bekommt bei allen Vogelarten, die in Einehe leben, letzten Endes jedes oder fast jedes Männchen ein Weibchen, denn vom Augenblick der Paarbildung ab ist ein Männchen an eine bestimmte Partnerin gebunden, seine Fortpflanzungskapazität ist auf diese beschränkt und für alle anderen Weibchen in der Population verloren. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei Vogelarten mit polygyner Fortpflanzung. Hier können die Weibchen frei wählen und selbst wenn das Geschlechterverhältnis ausgeglichen sein sollte, konzentriert sich das Interesse der Weibchen doch auf einige wenige Männchen. Diese geniale Vorstellung DARWINS konnte erst viel später verifiziert werden. Alle Untersuchungen am Kampfläufer (*Philomachus pugnax*), an Paradiesvögeln, Rauhfußhühnern und den neotropischen Schnurrivogeln (Pipridae) haben unabhängig voneinander ergeben, daß innerhalb der jeweiligen Population nur eines oder einige wenige Männchen zur Fortpflanzung kommen, alle anderen aber durch die Wahl der Weibchen

ausgeschaltet werden. Da die Weibchen sich gegenseitig nicht bei der Wahl ihrer Kopulationspartner beeinflussen, muß ihr Geschmack in Bezug auf die morphologischen und Verhaltensqualitäten der Männchen sehr einheitlich sein. Durch dieses Verhalten der Weibchen, die einige wenige Genotypen bevorzugen und alle anderen unberücksichtigt lassen, kann ein enormer Selektionsdruck auf bestimmte Eigenschaften und Tätigkeiten im männlichen Geschlecht ausgeübt werden. Die extremsten Gefiederstrukturen und Balzleistungen finden sich daher auch in Vogelgruppen mit polygyner Fortpflanzung.

Der Pessimismus DARWINS in Bezug auf die Anwendbarkeit seines Konzeptes auf monogame Vogelarten war übrigens nicht gerechtfertigt. Wir wissen heute, daß bei saisonhegen paläarktischen und nearktischen Zugvögeln schnelle Paarbildung nach der Rückkehr ins Brutgebiet und schneller Beginn des Nestbaues selektionsbegünstigt sind. Das ist um so ausgeprägter, je weiter nördlich die Brutgebiete liegen und je kürzer die Zeit ist, die im arktischen Sommer zur Aufzucht der Nachkommen zur Verfügung steht. Bei solchen Arten kann ein „Modetrend“ unter den Weibchen (Bevorzugung einer bestimmten Gesangsstrophe, einer Balzbewegung oder eines Farbsignals) dazu führen, daß die Träger dieser Merkmale früher zur Fortpflanzung kommen und ihre Nachkommen größere Überlebenschancen haben, da sie zu Beginn des gefährlichen und kräftezehrenden Herbstzuges weiter entwickelt sind, als die der anderen Männchen. Auf diese Weise können die Weibchen einen erheblichen Selektionsdruck auf die Fortentwicklung solcher Fähigkeiten ausüben und den Genomen der Träger dieser Merkmale einen Vorteil gegenüber denen der Durchschnittstypen innerhalb der Population verschaffen. — Die modernen populationsdynamischen Untersuchungen an Singvögeln haben auch ergeben, daß das Geschlechterverhältnis keineswegs immer ausgeglichen ist, daß vielmehr zu Beginn der Fortpflanzungszeit nicht selten ein deutlicher Männchenüberschuß vorliegt. Ein auch nur geringfügiges Überwiegen des männlichen Geschlechts liefert der sexuellen Zuchtwahl aber schon eine recht solide Basis für die Begünstigung bestimmter Genotypen.

Daß sexuelle Zuchtwahl in Vogelgruppen mit polygyner Fortpflanzung entscheidend an der Entwicklung extremen Sexualdimorphismus mitgewirkt hat, kann wohl kaum mehr bestritten werden. Fraglich ist nur, in welchem Umfange das geschehen ist, ob alle sexualdimorphen Merkmale allein auf das Wirken dieses Prinzips zurückzuführen sind oder ob noch andere Selektionsvorgänge mitgespielt haben. Um Argumente und Gegenargumente gegeneinander abzuwägen und neue Tatsachen in die Diskussion einzubringen, hat E. MAYR (1972) sich kürzlich mit dem Konzept der geschlechtlichen Zuchtwahl eingehend befaßt und zu einer weitgehenden Klärung beigetragen. Seine Argumentation kann hier nicht im Detail verfolgt werden, und ich möchte daher nur die wesentlichsten seiner Schlußfolgerungen — z. T. etwas umformuliert — wiedergeben.

1. DARWINS Annahme, daß die Weibchen vieler Tierarten bei der Partnerwahl selektiv verfahren und bestimmte Männchentypen bevorzugen, ist durch viele neue Untersuchungen bestätigt worden. Durch diese Selektivität der Weibchen können bestimmte Genotypen innerhalb der Population einen Selektionsvorteil gegenüber den anderen gewinnen und somit einen höheren Beitrag zum Geneservoir der nächsten Generation liefern.
2. Die Vorstellung DARWINS, daß Sexualdimorphismus in den meisten Fällen auf geschlechtliche Zuchtwahl zurückzuführen ist, war dagegen unrichtig. Eine Differenzierung der Geschlechter kann auch durch Selektionsprozesse eingeleitet sein, die Artisolierung zum Ziel haben, die mit der Brutpflege im Zusammenhang stehen und andere mehr.
3. Sexuelle Selektion bedeutet, daß Genotypen gefördert werden, die zwar keinen Beitrag zum Fortpflanzungserfolg der Art liefern, wohl aber dem Erbgut dieser Individuen einen überdurchschnittlich hohen Anteil am Geneservoir der nächsten Generation sichern.
4. Die natürliche Auslese greift überall dort regulierend ein, wo die Entwicklung sexualdimorpher Charaktere mit der interspezifischen Selektion in Konflikt gerät.

Aus diesen Feststellungen geht hervor, daß es im Einzelfalle sehr schwierig ist, zu entscheiden, ob der betreffende Selektionsdruck, der Sexualdimorphismus fördert und weiterentwickelt, primär vom Artgenossen oder von einer Fremdart ausging, etwa einer nahe verwandten, gegen die eine Fortpflanzungsbarriere errichtet werden sollte. Denn eine ursprünglich unter dem Selektionsdruck der Artisolierung eingeleitete Ausbildung eines Prachtkleides kann offenbar auch dann noch weitergeführt werden, wenn der Zweck, die Unterscheidbarkeit des Prachtkleides von dem der nächst verwandten Art, erreicht ist. An die Stelle des schwächer werdenden Selektionsdruckes, der die Artdifferenzierung zur Folge hatte, kann ein Selektionsdruck treten, der nunmehr vom weiblichen Geschlecht ausgeht und eine immer weitergehende Differenzierung des männlichen Prachtkleides bewirkt. Daß sexuelle Selektion anstelle interspezifischer Selektion getreten ist, scheint mir in all jenen Fällen wahrscheinlich, wo nächstver-

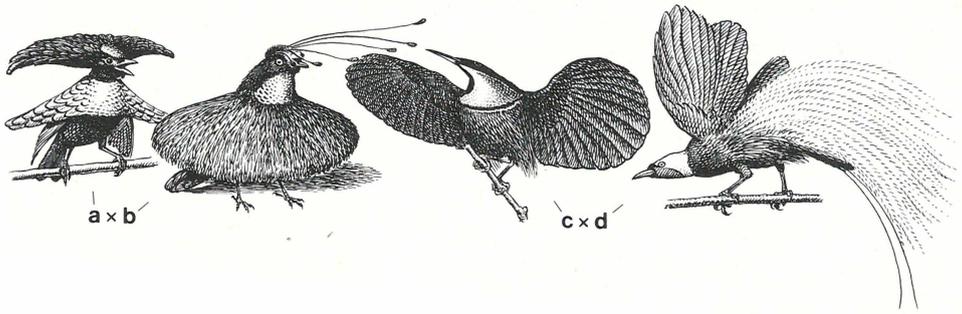


Abb. 1: Balzende Männchen von 4 Paradiesvogelarten. Von den Artenpaaren a und b sowie c und d ist Bastardierung im Freiland (Neu Guinea) von STRESEMANN nachgewiesen. a) *Lopborina superba*, b) *Parotia sefilata*, c) *Ptiloris magnifica*, d) *Paradisaea minor*. Zeichnungen: H. Kacher.

wandte Arten mit extrem verschiedenen Prachtkleidern geographisch nicht mehr in Kontakt kommen, wie der Indische Pfau (*Pavo cristatus*) und der Ährenträgerpfau (*Pavo muticus*), die nordamerikanische Brautente (*Aix sponsa*) und die asiatische Mandarinente (*Aix galericulata*).

### Bastardierung

In Vogelgruppen mit hochevoluierter Balz und extrem unterschiedlichen Prachtkleidern im männlichen Geschlecht sollte die Artisolierung besonders gut funktionieren. Das ist aber erstaunlicherweise nicht immer der Fall. Die überwiegende Mehrzahl von Vogelbastarden, die aus der freien Natur stammen, kommt aus Vogelgruppen mit polygyner Fortpflanzung und von Art zu Art sehr verschiedenen Prachtkleidern der Männchen. Solche Bastarde treten vor allem in den Familien der Hühnervögel, besonders der Rauhfußhühner, der Kolibris und der Paradiesvögel auf. Und als weitere Überraschung muß man feststellen, daß in diesen Familien Bastardierung, vor allem zwischen weit entfernten Gattungen mit extrem verschiedenen Prachtkleidern, zustande kommt. Die bisher bekannten Witwenmischlinge (*Viduinæ*) sind Bastarde zwischen jeweils morphologisch, in Stimme und Verhalten sehr verschiedenen Gattungen, den langschwänzigen Paradieswitwen (*Steganura*) und den einfarbig schwarzen, kurzschwänzigen Atlaswitwen (*Hypochoera*) oder der Dominikanerwitwe (*Vidua macroura*) und der Paradieswitwe (*Steganura paradisaea*).

Soll man daraus schließen, daß in diesen Vogelfamilien das Kommunikationssystem zwischen den Geschlechtern trotz des hohen Aufwandes, unter dem es sich entwickelte, nicht richtig funktioniert und daß die Weibchen sich daher bei der Partnerwahl zumindest gelegentlich irren? Dieser Schluß wäre sicher unrichtig. Das gelegentliche Auftreten von Bastarden in diesen Vogelgruppen ist auf eine Eigentümlichkeit im Verhalten der Weibchen zurückzuführen, die bei Vogelweibchen weit verbreitet ist.

Bei allen Vogelarten mit polygyner Fortpflanzung sind die Weibchen streng selektiv und zwar nicht nur in Bezug auf die Artzugehörigkeit des Männchens, sondern meist auch auf das Individuum, dem sie sich zur Kopulation anbieten. Von Rauhfußhühnern und seit kurzem auch von dem neotropischen Goldkopf-Schnurrvogel (*Pipra erythrocephala*, LILL 1976) ist bekannt, daß die Weibchen für alle Kopulationen innerhalb einer Fortpflanzungssaison immer wieder das gleiche Männchen in der Balzgesellschaft bevorzugt aufsuchen. Die Weibchen verhalten sich also ausgesprochen monogam. Die Männchen sind dagegen nicht nur polygyn, sondern auch weitgehend unselektiv in Bezug auf die Artzugehörigkeit des Weibchens. Sie balzen Weibchen verwandter Arten fast ebenso intensiv an, wie artgleiche und kopulieren mit ihnen, wann immer sich Gelegenheit dazu bietet. Diese Unselektivität der Männchen kann sogar Familien- und Ordnungsgrenzen überspringen. Bei meiner Feldarbeit in Westafrika habe ich mehrfach gesehen, wie Viduinen-Männchen Finkenvögel (*Ochrospiza mozambica*), Sperlinge (*Passer griseus*), Bienenfresser (*Melittophagus bullocki*) und sogar Tauben (*Streptopelia spec.*) anbalzten und mit ihnen zu kopulieren versuchten. Die sogenannten „tollen“ Auerhähne, die zur Balzzeit Holzfäller, Beerensammler und andere Waldbesucher mit ihren Anträgen belästigen, sind ein weiteres Beispiel für die gelegentlich extreme Unselektivität der Männchen polygyner Arten.

Leben von einer solchen Vogelfamilie mit polygyner Fortpflanzung mehrere Arten im gleichen Gebiet, so überschneiden sich die Reviere der Männchen häufig, denn die Männchen verhalten sich nur gegen gleichgeschlechtige Artgenossen streng territorial, dulden aber die Männchen anderer, verwandter Arten oft in erstaunlicher Nähe des Balzplatzes. Diese reduzierte Aggressivität gegen Artfremde schafft eine der Voraussetzungen für die Bastardierung.

Ein letzter drastischer Unterschied zwischen den Geschlechtern im Verlauf der Erregungskurve während und nach der Begattung kann schließlich zu der kritischen Situation führen, die die Panne der Bastardierung im Gefolge hat. Wenn ein Viduinenweibchen sich nach langem Zögern einem Männchen auf dessen Singwarte zur Begattung anbietet, so kopuliert das Männchen sofort. Aber gleich darauf zeigt sich ein drastischer Unterschied zwischen den Geschlechtern. Die Erregungskurve des Männchens fällt unmittelbar nach der Ejakulation steil ab, das Männchen fliegt vom Rücken des Weibchens ab und verschwindet ohne sich im geringsten noch weiterhin um die zurückbleibende Partnerin zu kümmern.

Das Weibchen hingegen verharrt nach der Kopulation regelmäßig noch mehrere Sekunden lang in der Begattungsstellung. Es befindet sich in einem regelrechten Trancezustand, in dem es die Kontrolle über das, was um es herum geschieht, fast völlig verliert. Volierenbeobachtungen zeigen, daß die Weibchen während dieser „Nachwehen“ auf weitere Kopulationen warten, und ich habe oft gesehen, daß sie in diesem Zustand von einem zweiten, gelegentlich sogar noch von einem dritten Männchen begattet wurden. Diese Männchen waren oft Artfremde, die auf die Begattungsstellung reflektorisch reagierten und vom Weibchen in seinem Trancezustand geduldet wurden. Daß solche Situationen auch in freier Wildbahn auftreten, konnte ich zweimal in Ostafrika beobachten. In beiden Fällen hatten Dominikanerwitwenmännchen (*Vidua macroura*) die Kopulation eines Atlaswitwen-Paares (*Hypochera*) beobachtet, eilten aus Entfernungen von über 50 m herbei und hatten die vom artgleichen Männchen im Stich gelassenen Weibchen fast schon erreicht, als diese aus ihrem Trancezustand erwachten und nunmehr den fremden Bewerber abwehrten. Es kann kein Zweifel daran bestehen, daß solche intervenierenden Fremdmännchen gelegentlich zum Erfolg gelangen und ich bin überzeugt, daß alle Witwenbastarde ihre Entstehung einer Doppelbegattung ihrer Mütter zu verdanken haben.

Fast alle Paradiesvogel-Bastarde, die durch den Federhandel um die Jahrhundertwende in die Hände der Ornithologen gelangten, waren Gattungsbastarde. STRESEMANN (1930) hat allein 13 Gattungsbastarde festgestellt und die vermutlichen Elternarten bestimmt. Sie alle sind Kreuzungsprodukte zwischen Arten, deren Männchen denkbar verschiedene Prachtkleider tragen. Aus zwei Filmen, die H. SELMANN (1967) in Neu Guinea und Australien über Paradies- und Laubenvögel gedreht hat und in denen Begattungen vorkommen, geht hervor, daß Paradies- und Laubenvogel-Weibchen unter den gleichen „Nachwehen“ der Kopulation zu leiden haben, wie Witwenweibchen und wohl überhaupt die Mehrzahl aller Singvogelweibchen. — Leben nun zwei Paradiesvogelarten im gleichen Gebiet und überschneiden sich die Reviere der Männchen, so genügt die geringere Aggressivität des Revierinhabers gegenüber dem Artfremden, daß dieser zumindest gelegentlich die Chance hat, sich in ähnlicher Weise zu betätigen, wie fremdkopulierende Witwenmännchen. Ich gebe daher der begründeten Vermutung Ausdruck, daß alle Paradiesvogel-Bastarde ihre Entstehung der gleichen Schwäche ihrer Mütter verdanken wie die Viduinen-Bastarde.

So ergibt sich die groteske Situation, daß die Männchen polygyner Vogelarten der Gefahr einer Bastardierung und damit des Verlustes eigener und weiblicher Gameten offenbar weniger Widerstand entgegensetzen als der Rivalität eines Artgenossen und damit einem Sieg dessen Genoms über das eigene. Denn erst durch die Gleichgültigkeit der Männchen nach der Kopulation wird die langanhaltende sexuelle Erregung der Weibchen mit jenem Risikofaktor behaftet, der die Gefahr einer Bastardierung heraufbeschwört. — Warum ist eine solche Fehlleistungs-Konstellation nicht von der natürlichen Auslese eliminiert worden? Wahrscheinlich tritt die beschriebene kritische Situation, die eine Bastardierung zur Folge hat, doch relativ selten auf, und in Anbetracht der Tatsache, daß Fremdbegattungen wohl ausschließlich als Nachfolgeereignis einer Kopulation zwischen Artgenossen zustande kommen, haben die Spermien des artgleichen Männchens in jedem Falle wenigstens 50% Chancen sich durchzusetzen.

Bei monogamen Vogelarten ist Bastardierung ein ausgesprochen seltenes Phänomen und sie tritt um so seltener auf, je weiter die Entwicklung von der Saisonehe zur Dauerehe vorangeschritten ist. In einer Familie, bei den Tauben (Columbidae), sind Bastarde aus freier

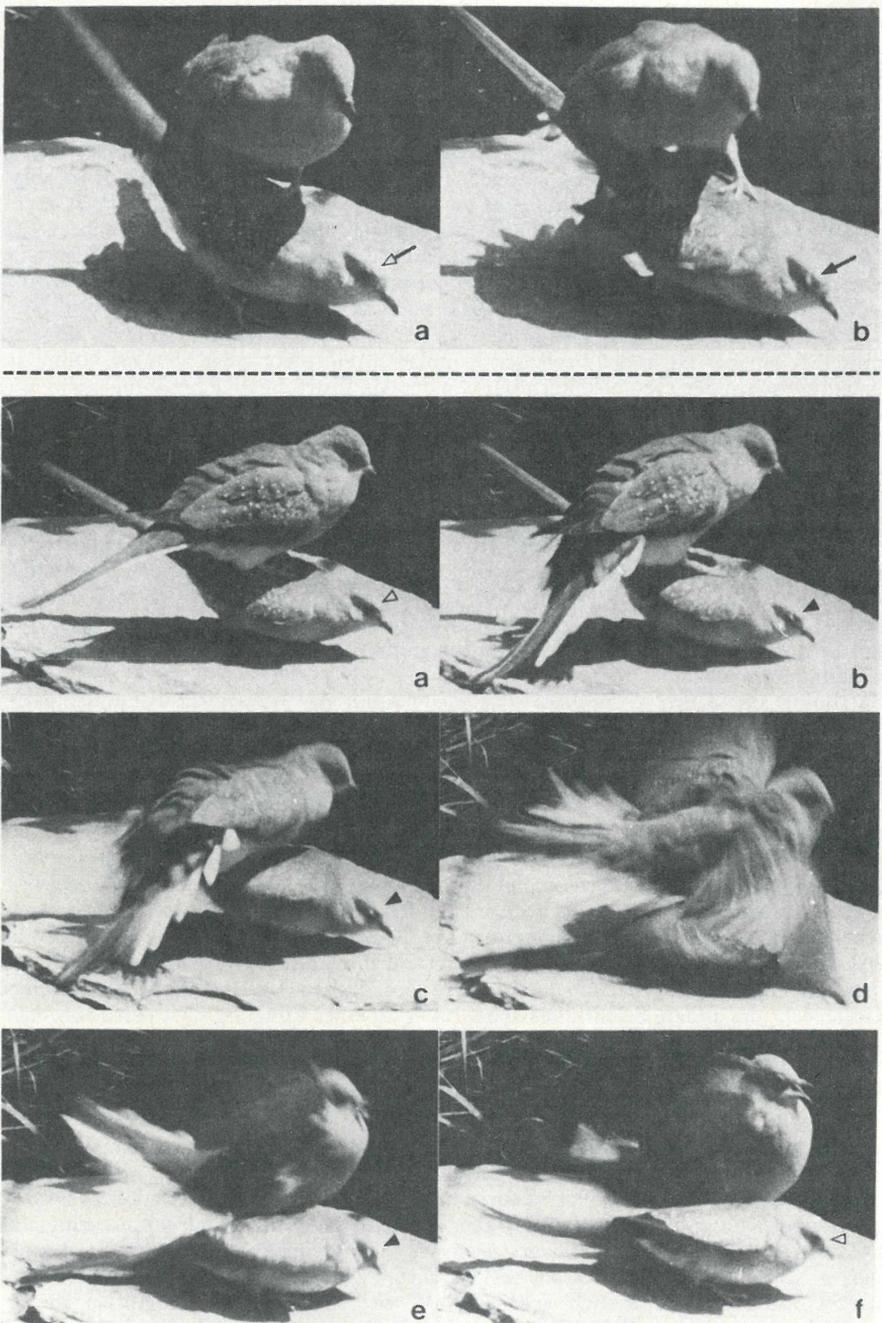


Abb. 2: Die Flügelschlagphase im Begattungsvorspiel des Diamanttäubchens (*Geopelia cuneata*). Die beiden oberen Reihen zeigen identische Handlungsmomente in zwei verschiedenen Flügelschlagphasen. a/a: Täuber springt auf den Rücken der Täubin; b/b: er verlagert sein Gewicht zur anderen Seite, lehnt sich dabei gegen ihren Schwanz und spreizt die Steuerfedern. Die Täubin schließt in Erwartung des Flügelschlages die Augen; c: unmittelbar vor dem Flügelaufschlag; d: Flügelausschlag; e: Flügelaufschlag und Absprung; f: Täuber steht mit aufgestellten Flügeln neben der Täubin. Sie hat die Augen wieder geöffnet. — Zeit von b—c =  $1/25$  s, von c—d =  $2/25$  s, von d—e =  $1/25$  s, von e—f =  $1/25$  s. Die Täubin hält während der Flügelschlagphase die Augen  $7/25$  s geschlossen. (Aus Film E 1711 kopiert.)

Wildbahn überhaupt unbekannt. Die Partner eines Taubenpaares haben eine so enge individuelle Bindung aneinander, daß sie — mit Ausnahme der Bebrütung des Geleges und beim Hudern der kleine Nestlinge — nahezu unzertrennlich sind. Der Begattung geht meist ein langes Vorspiel voraus, in dem ritualisierte Bewegungsweisen, auf die der Partner häufig in Sekundenbruchteilen reagieren muß, in zeitlich streng organisierter Aufeinanderfolge ablaufen. Zwar gibt es auch in dieser Vogelfamilie die beschriebene Diskrepanz zwischen den Geschlechtern im Verlauf der Erregungskurve nach dem Begattungsakt. Sie äußert sich darin, daß die Täubin nach der Kopulation häufig versucht, den Partner zu einer weiteren Begattung zu verführen (NICOLAI 1975) oder auch darin, daß sie (z. B. bei *Columba livia*) nach der Begattung und einem zwischen geschalteten Fütterungsakt nun ihrerseits die aktive Rolle übernimmt, den sich duckenden Partner besteigt und einen weiteren Kloakenkontakt herbeiführt. Bei allen mir bekannten Taubenarten findet nach der Kopulation ein mehr oder weniger kompliziertes Nachspiel zwischen den Geschlechtern statt, in dem die überschüssige Erregung des weiblichen Teiles ihren Ausklang findet. Allein Vor- und Nachspiel würden die Intervention eines fremden Freiers unmöglich machen.

Als Beispiel für ein kompliziertes Begattungsvorspiel sei die Kopulation beim australischen Diamanttäubchen (*Geopelia cuneata*) geschildert. Das Vorspiel besteht aus zwei obligatorisch gekoppelten Phasen. Die erste ist ein aus der Brutpflege abgeleitetes, ritualisiertes Füttern (Fütterungsphase). Der Täuber nimmt den Schnabel der Täubin in den seinen und vollführt schnell aufeinanderfolgende Würgebewegungen. Dann legt er seinen Kopf über ihren Hals, springt auf ihren Rücken, hebt die Flügel an, schlägt sie heftig nach unten, springt mit abermals hochgestellten Flügeln von ihrem Rücken und beginnt sie wiederum zu füttern (Flügelschlagphase). Fütterungs- und Flügelschlagphase folgen drei- bis viermal aufeinander, bevor es zur Vereinigung kommt.

Während der Flügelschlagphase hält die Täubin die Augen für Sekundenbruchteile geschlossen. Denn beim Abschlag saust der der Abspangseite gegenüberliegende Flügel des Täubers mit seiner Innenfläche mit voller Wucht seitlich gegen ihren Kopf, so daß sich seine Armschwingen nach außen biegen (Abb. 2, d). So genau ist die Täubin über das Zeitprogramm des Ablaufs informiert, daß sie die Augen schon schließt, wenn der Täuber nach dem Aufsprung durch Gewichtsverlagerung und Spreizen des Schwanzes den unmittelbar bevorstehenden Flügelschlag ankündigt. Die Einzelbildanalyse hat ergeben, daß die Täubin während jeder Flügelschlagphase im Begattungsvorspiel die Augen genau 7/25 sec geschlossen hält.

Soziale Verhaltensweisen, die nach einem solchen streng organisierten Zeitprogramm zwischen den Partnern ablaufen, sind eindrucksvolle Beispiele für das Wirken intraspezifischer Selektion. Da die einzelnen Handlungsabläufe und ihre zeitliche Organisation nicht gelernt werden können, sondern genetisch determiniert sind, muß im Verlaufe der Evolution einer Art ein Geschlecht das andere beeinflusst haben, bis es zu einer Einigung über jede Einzelheit und schließlich zum Konsensus über den Gesamtablauf kam.

Wie alle Evolutionsvorgänge unterliegen aber auch die Prozesse intraspezifischer Selektion dem Eingriff jener mächtigen Kontrollinstanz, die dafür sorgt, „daß die Bäume nicht in den Himmel wachsen“ — der natürlichen Auslese. Jede Weiterentwicklung von morphologischen Strukturen und Verhaltensweisen, die die Überlebenschancen ihrer Träger gravierend beeinträchtigen, wird von der Auslese durch Umweltfaktoren rigoros gebremst. Auffällige Prachtkleider, flugbehindernde Gefiederstrukturen und gefiederzerstörende Verhaltensweisen (Ringschlägertaube, NICOLAI 1976) setzen ihre Träger einem erhöhten Feinddruck aus. Flugfähigkeit und Widerstandsfähigkeit des Gefieders gegen Witterungseinflüsse — um nur zwei Beispiele zu nennen — dürfen aber nicht soweit beeinträchtigt werden, daß der Merkmalsträger durch Feindeinwirkung oder Krankheit ausgeschaltet wird, bevor er sich fortpflanzen konnte. Vermutlich bewegen sich aber viele exzessiven Prachtkleider und Balzleistungen von Vogel Männchen schon hart an der Grenze dessen, was die jeweilige Umwelt und die natürliche Auslese gerade noch tolerieren.

## Summary

### Intraspecific selection and the interrelationships between natural and sexual selection

Social behaviour patterns of animals all result from intraspecific selection. The exchange of signals between conspecifics is based on an extremely fine coordination of the actions of sender and receiver. In a reproductive context this coordination must be especially exact, as errors in partner choice lead to hybridization and thus to a waste of gametes. Nevertheless, hybridization does occasionally occur precisely in some bird families with highly evolved courtship behaviour; this however is not due to a malfunction of the signalling system, but to a particular behavioural fault constellation in both sexes.

Although the development of courtship displays has originally been subject to selection pressures exerted by the opposite sex, the final form of a particular display has always been decisively determined by the environment. Counterselection through environmental factors occurs whenever the further development of a courtship display would mean too great a risk to the survival of the individual.

## Literatur

Abrahams, C. N. (1939): A supposed hybrid whydah. *Avicult. Mag.* 43: 203—204. ● Darwin, Ch. (1871): The descent of man, and selection in relation to sex. London. ● Lill, A. (1976): Lek behavior in the golden-headed manakin, *Pipra erythrocephala*, in Trinidad (West Indies). *Z. Tierpsychol., Suppl.* 18. ● Mayr, E. (1972): Sexual selection and natural selection. In: B. Campbell, Editor, Sexual selection and the descent of man 1871—1971, 87—104. Chicago. ● Nicolai, J. (1975): *Geopelia cuneata* — Kopulation. *Encyclop. Cinematogr. E 1711.* Göttingen. ● Ders. (1976): Evolutive Neuerungen in der Balz von Haustaubenrassen (*Columba livia* var. *domestica*) als Ergebnis menschlicher Zuchtwahl. *Z. Tierpsychol.* 40: 225—243. ● Roberts, A. (1926): Some changes in nomenclature, new records of migrants and new forms of S. African Birds. *Ann. Transvaal Mus.* XI: 217—225. ● Sielmann, H. (1967): *Paradisaea raggiana* (Paradisaeidae) — Balz und Kopulation. *Encyclop. Cinematogr. E 1061.* Göttingen. — Ders. (1967): *Ptilonorhynchus violaceus* (Ptilonorhynchidae) — Balz und Kopulation. *Encyclop. Cinematogr. E 1077.* Göttingen. ● Stresemann, E. (1930): Welche Paradiesvogelarten der Literatur sind hybriden Ursprungs? *Nov. zool.* 36: 6—15. ● Yamashina, Y. (1930): On a new subspecies of *Prosteganura haagneri*. *Tori* 6: 113—115. — Yealland, J. J. (1959): The national exhibition of cage birds. *Avicult. Mag.* 43: 203—204.

Anschrift des Verfassers: Priv.-Doz. Dr. J. Nicolai, Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“, D-2940 Wilhelmshaven-Rüstersiel.

---

*Die Vogelwarte 29, 1977, Sonderheft: 127—135*

## Toward an ecological morphology

By Walter J. Bock

Department of Biological Sciences, Columbia University, New York and Department of Ornithology, American Museum of Natural History

### Introduction

Morphological tradition — that body of concepts, thoughts and techniques central to the historical development of morphology — has been one of a laboratory science ever since its beginnings in Greek antiquity and its later revival in the late Renaissance (RUSSELL 1916). This tradition remained little changed through the Darwinian revolution and the replacement of earlier ideas of typology and essentialism with concepts of organic evolution. To be sure, mention was made frequently in morphological studies of the environment of organisms and of the interaction between structural features and ecological demands on the animal. Birds fly in the air and some, such as auks and penguins, fly underwater. The bill of finches is used to open seeds. Yet such statements are part of laboratory conceived investigations of the function of these structures rather than true ecological analyses. This laboratory tradition has permitted morphologists to make great advances in the explanation of biological form (e. g., DULLEMEIJER 1974, GOULD 1973), but it is not sufficient for inquiry into all questions of central interest to

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde](#)

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [29\\_1977\\_SH](#)

Autor(en)/Author(s): Nicolai Jürgen

Artikel/Article: [Intraspezifische Selektion und die Wechselbeziehungen zwischen natürlicher Auslese und geschlechtlicher Zuchtwahl 120-127](#)