

Geschlechterbeziehungen

3.1 Geschlechtliche Konkurrenz und Partnerwahl – 104

- 3.1.1 Wettbewerb durch Zurschaustellung und Bevorzugung Fitnesssteigernder Merkmale – 104
- 3.1.2 Partnerwahl gemäß genetischer Passung – 114
- 3.1.3 Spermienkonkurrenz und postkopulatorische Partnerwahl – 116
- 3.1.4 Wettbewerb mit alternativen Taktiken – 124
- 3.1.5 Manipulation und Ausbeutung – 130
- 3.1.6 Fazit: Die Funktionslogik der sexuellen Selektion – 136
- 3.1.7 Partnerwahl und Ehe – Menschliche Arenen der Geschlechterbeziehungen – 140

3.2 Fortpflanzungssysteme – 148

- 3.2.1 Polygynie – 150
- 3.2.2 Polyandrie – 156
- 3.2.3 Monogamie – 158

Zweigeschlechtliche Fortpflanzung setzt notwendigerweise immer ein Zusammenspiel zwischen Männchen und Weibchen voraus, weshalb im Verlauf persönlicher Fitnessinteressen immer auch die Fitnessinteressen von Geschlechtspartnerinnen oder Geschlechtspartnern berührt werden. Dabei können männliche und weibliche Interessen parallel verlaufen oder aber konfliktieren und mit dem immerwährenden »Krieg der Geschlechter« einen Treibstoff der sexuellen Selektion bereitstellen.

3.1 Geschlechtliche Konkurrenz und Partnerwahl

Darwin (1871) formulierte zweierlei Modi sexueller Selektion: Der eine wirkt über Konkurrenz »between individuals of the same sex, generally the males; in order to drive away or kill their rivals, the females remaining passive; whilst in the other, the struggle is likewise between the individuals of the same sex, in order to excite or charm those of the opposite sex, generally the females, which no longer remain passive, but select the most agreeable partners«. Diese in der angloamerikanischen Literatur häufig mit den Schlagworten *male competition* und *female choice* bezeichneten Verhaltensweisen spiegeln Bestrebungen nach bestmöglicher Verpaarung wider, wobei aber nicht übersehen werden darf, dass beide Geschlechter auch beides zeigen, sowohl innergeschlechtliche Konkurrenz als auch Partnerwahl – wenngleich häufig mit je unterschiedlicher Gewichtung.

Wettbewerb und strategische Partnerwahl (► Abschn. 3.1.1–3.1.4) sind allerdings nur zwei, wenngleich ethologisch auffällige und deshalb gut untersuchte Mechanismen der sexuellen Selektion. Darüber hinaus entstehen aus geschlechtlicher Konkurrenz auch weniger offensichtliche Strategien wie Spermienkonkurrenz (► Abschn. 3.1.3) und ferner manipulatives und ausbeuterisches Verhalten wie Täuschung, Infantizid und sexuelle Gewalt (► Abschn. 3.1.5).

3.1.1 Wettbewerb durch Zurschaustellung und Bevorzugung Fitnesssteigernder Merkmale

In der Regel konkurrieren Männchen untereinander um befruchtungsfähige Eier. Im gleichsam »einfachsten Fall« sind Männchen motiviert, eine möglichst große Zahl von Weibchen sexuell zu kontrollieren. Vergleichbare Interessen werden sich bei Weibchen in der Regel nicht finden lassen, denn ihr Reproduktionserfolg ist durch eine Vermehrung von Sexualpartnern nicht zu steigern (Ausnahmen: ► Abschn. 3.2.2). Die Fitness der Weibchen hängt vorrangig davon ab, wie viele Eier sie zu produzieren vermögen, vor allem aber auch davon, was nach der Befruchtung mit den Zygoten geschieht.

Übt der männliche Fortpflanzungsbeitrag einen merklichen Einfluss auf die Fitness der gemeinsamen Nachkommen aus, sollten Weibchen eine sorgfältige Auswahl unter den möglichen Partnern treffen und dabei auf Erfolg versprechende Merkmale achten. Entsprechend sollten Männchen in genau diese Merkmale investieren und sie zwecks Erhöhung ihrer Chancen in der Paarungskonkurrenz gebührend ausspielen. Um welche Merkmale es dabei im Einzelnen gehen kann und welche Aspekte des Fortpflanzungserfolgs sie beeinflussen können, ist dann wiederum höchst variabel. In einem ersten Schritt können Partnerwahlstrategien danach unterschieden werden, ob sie unmittelbar nützliche Merkmale im Blick haben, was gegeben ist, wenn beispielsweise Männchen nach der Güte ihrer Territorien, ihrer Fekundität oder ihres Investmentpotenzials ausgesucht werden (► Abschn. 3.1.1.1), oder ob vielmehr die Partnerwahlstandards sich an Merkmalen festmachen, die keine unmittelbare Nützlichkeit erkennen lassen, wie etwa Schmuckgefieder oder Balzgesänge, wohl aber Hinweise auf verborgene Nützlichkeit enthalten (► Abschn. 3.1.1.2).

3.1.1.1 Nützlichkeit direkt anzeigende Merkmale

Weibliche Ochsenfrösche (*Rana catesbeiana*) bevorzugen eine Verpaarung mit möglichst großen Männchen. Dies ist biologisch adaptiv, weil die

Körpergröße der Männchen mit der Güte ihrer Territorien kovariert. Howard (1978) konnte zeigen, dass die Embryonalsterblichkeit aus Gründen von Raubdruck und Wasserüberhitzung in den Territorien der größeren Männchen geringer ist (■ Abb. 3.1). Männchen konkurrieren in ihrem Tümpel um die nach Vegetation und Wasserqualität besser geeigneten Stellen zur Laichablage, und dabei verteilen sich die Gewinnchancen nach Körpergröße der Konkurrenten.

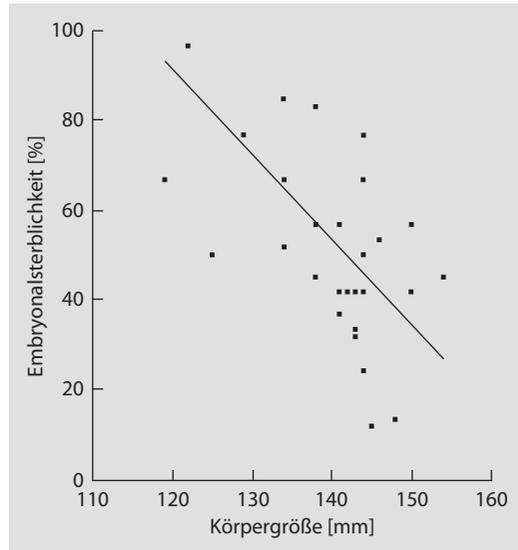
Auch die während der Balz unter Vögeln häufig zu beobachtenden **Futtergaben** signalisieren biologische Nützlichkeit. Flussseseschwalben (*Sterna hirundo*) weisen eine signifikante Korrelation zwischen dem Umfang des Werbe-Fütterns und Parametern des Bruterfolgs auf (Nisbet 1971).

Auch Mückenhafter der Art *Hylobittacus apicalis* kennen das Werbe-Füttern (Thornhill 1988). Männchen fangen mit ihren Hinterextremitäten verschiedenartige Beute, wie Fliegen, Spinnen oder Blattläuse und bieten diese den mittels Duftstoffsekretion herbeigelockten Weibchen als »Hochzeitsgeschenk« dar (■ Abb. 3.2). Sobald das Weibchen zu fressen beginnt, leitet das Männchen die Kopulation ein.

Die *Hylobittacus*-Weibchen sind jedoch sehr wählerisch bei der Annahme dieser Gaben, indem sie nur hinreichend große oder genießbare Beutestücke akzeptieren und verzehren. Entspricht die Werbegabe nicht ihren Gütestandards, brechen die Weibchen die Kopulation ab. Dies geschieht meist innerhalb der ersten fünf Minuten. Akzeptiert hingegen das Weibchen die Gabe, dauern Kopulation (und Beuteverzehr) im Mittel 23 Minuten an. Dann bricht die Paarung abrupt ab, und die Partner streiten um die verbliebene Restbeute.

Diese Zäsur wird verständlich, wenn man die Abhängigkeit der übertragenen Samenzellen von der Kopulationsdauer betrachtet (■ Abb. 3.3): Nach ca. 23 Minuten haben weder Männchen noch Weibchen etwas von einer fortgesetzten Paarung, weil dies den Reproduktionserfolg nicht mehr steigern kann. Die Restbeute wird dann interessanter.

Die wegen zu kleiner Beute abgelehnten Männchen haben praktisch keine Chance zur Fortpflanzung. Folglich wird die sexuelle Selektion solche Männchen hervorbringen, die mit möglichst großer Beute zu werben vermögen, und in der Tat prüfen



■ **Abb. 3.1** Die Abhängigkeit der Embryonalsterblichkeit von der Körpergröße des Territoriumseigners bei Ochsenfröschen (*Rana catesbeiana*) (aus Howard 1978)

die Männchen sehr selbstkritisch ihr Jagdglück, bevor sie Weibchen anlocken. Ist ihr Objekt zu klein, fressen sie es selbst.

Wählerische Weibchen haben in zweierlei Hinsicht einen Vorteil von der Paarungskonkurrenz der Männchen. Je größer nämlich die Beutestücke sind, je reichhaltiger also die angebotene Nahrung, desto seltener müssen die Weibchen selbst auf Beutefang gehen. Sie laufen so seltener Gefahr, in ein Spinnennetz zu geraten oder sonst wie Opfer eines Räubers zu werden. Im Hochsommer bleibt den Weibchen das Risiko der eigenen Nahrungssuche praktisch vollständig erspart. Thornhill (1988) konnte darüber hinaus einen zweiten Effekt des Werbefütterns nachweisen. Wählerische Weibchen, die nur Männchen mit großer Beute akzeptieren, legen im Mittel mehr Eier pro Zeiteinheit ab als die weniger wählerischen. Mit diesem Zusammenhang stellt sich das Werbefüttern der Männchen als indirektes **väterliches Investment** dar.

Die zweifellos aufwendigste Form des **Ressourcentransfers** ist erreicht, wenn Männchen ihre Verpaarung mit dem Leben bezahlen, weil sie vom Weibchen gefressen werden. **Sexueller Kannibalismus** ist von einigen Spinnen, Skorpionen und Gottesanbeterinnen bekannt. Seine Logik beruht auf



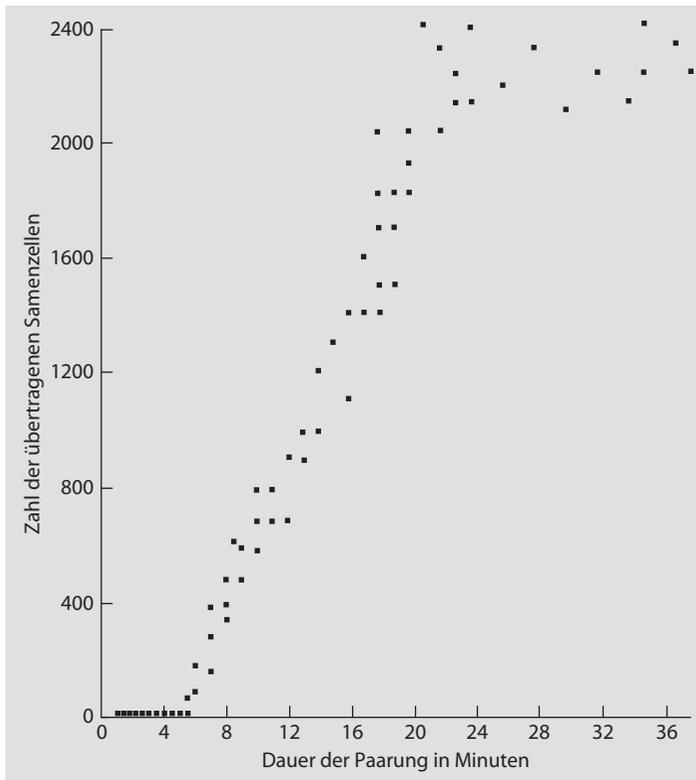
■ **Abb. 3.2** Paarung unter Mückenhaften der Art *Hylobittacus apicalis*: Während der Kopulation frisst das Weibchen von der Schmeißfliege, die ihm das Männchen als »Werbegeschenk« dargeboten hat (Foto: R. Thornhill)

einfacher Ökonomie, denn durch den terminalen Einsatz der Männchen ist Vaterschaft zu steigern. Sofern Männchen nur wenig Aussicht haben, auf ein weiteres Weibchen zu treffen und sich auch keine Möglichkeit bietet, die persönliche Fitness über Brutpflegeverhalten zu erhöhen, ist die Selbststopferung der Männchen die ertragreichste aller Reproduktionsmöglichkeiten. Feldforschung an australischen Kugelspinnen der Art *Latrodectus hasselti* zeigen, dass über 80% aller Männchen sterben ohne jemals eine Chance zur Verpaarung gehabt zu haben und dass 65% aller Verpaarungen mit der Kannibalisierung des Männchen enden (Andrade 2003). Berechnungen zeigen weiter, dass selbst wenn es bei dieser Art keinen sexuellen Kannibalismus gäbe, Männchen sich im Durchschnitt weniger als nur einmal in ihrem Leben verpaaren könnten. Unter diesen speziellen Bedingungen tun Männchen das Beste für ihre Fitness, was sie tun können, nämlich die in ihren Körpern gespeicherten Baustoffe direkt den Weibchen für die Eierproduktion zur Verfügung zu stellen.

Vogelgesang spielt bei der Partnerwahl eine ganz herausragende Rolle, denn werbende Männchen mit einem umfangreicheren und komplexeren Gesangsrepertoire vermögen Weibchen in besonderem Maße sexuell zu stimulieren, und sie verpaaren sich häufig früher in der Brutsaison als ihre weniger eloquenten Mitkonkurrenten. Für die Sensibilität der Weibchen gegenüber den Signalen der Männchen gibt es mehrere Gründe (Garamszegi 2005, ▶ Abschn. 3.1.1.2). Unter anderem haben gute Sän-

ger Vorteile bei der Verteidigung ihres Territoriums gegen Nachbarn und Eindringlinge, so dass man gemeinhin die Evolution des Vogelgesangs ursächlich der innergeschlechtlichen Männchen-Konkurrenz zuschreibt. Reichhaltigkeit und Komplexität eines Gesangs lassen jedenfalls Voraussagen über die aus der Größe und Güte seines Territoriums erwachsene Fitness eines Männchens zu, und sollte deshalb auch die Weibchen interessieren. Unklar bleibt allerdings häufig, ob Weibchen den im Vogelgesang enthaltenen Informationsgehalt tatsächlich nutzen, oder ob der überdurchschnittliche Paarungserfolg der dominanten Sänger nicht durch ein individuenblindes, ausschließlich Territorienorientiertes Wahlverhalten der Weibchen zu Stande kommt. Die alleinige Präferenz der Weibchen für gute Territorien würde die konkurrenzfähigen Männchen begünstigen ohne dass dabei weibliches Partnerwahlverhalten im eigentlichen Sinn eine Rolle spielt.

Bei Drosselrohrsängern (*Acrocephalus arundinaceus*) konnte man diese beiden Möglichkeiten analytisch trennen. Danach bevorzugen Weibchen sowohl große Territorien als auch Männchen mit einem umfangreichen Gesangsrepertoire. Letzteres wird vor allem offensichtlich, wenn bereits verpaarte Weibchen, also solche, die sich bereits für ein Territorium entschieden haben, mit fremden, benachbarten Männchen mit elaborierten Gesangsqualitäten kopulieren. Aus diesen zusätzlichen Verpaarungen erwachsen keine Ressourcengewinne, stattdessen aber genetische Vorteile, denn die Nach-



■ **Abb. 3.3** Die Zahl der übertragenen Samenzellen in Abhängigkeit von der Paarungsdauer bei Mückenhaften der Art *Hylobittacus apicalis* (aus Thornhill 1988)

kommen dieser attraktiven Männchen genießen bessere Überlebensraten, auch noch nach der Zeit des Flüggegerdens (Hasselquist et al. 1996). Bei der weiblichen Partnerwahl unter Drosselrohrsängern kommt es also zu einer Überlagerung zweier Präferenzen, nämlich sowohl für produktive Territorien als auch für *good genes* (► Abschn. 3.1.1.2), und beides ist im Gesang der Männchen angezeigt.

Schon allein die Alltagserfahrung lehrt, dass inner- und zwischengeschlechtliche Konkurrenz auch das **menschliche Partnerwahlverhalten** begleitet. Eine reichhaltige Literatur zeigt, wie Männer und Frauen in geschlechtstypischer Weise körperliche, soziale und psychische Merkmale, die reproduktive Aussichten signalisieren, als Entscheidungshilfe bei ihrer Partnerwahl verwenden. In erster, grob verallgemeinernder Annäherung lässt sich feststellen, dass Männer auf Indikatoren des generativen Potenzials achten, während für Frauen eher soziale Indikatoren eine große Bedeutung bei der

Einschätzung von Männern besitzen (Buss 1989: ► Kasten 3.1).

Zusammenfassend lässt sich also festhalten, dass ein Teil der weiblichen Partnerwahlentscheidungen durch direkte Vorteile belohnt werden, sei es durch einen ökologisch produktiven Lebensraum, durch unmittelbare materielle Vorteile, wie Nahrung, aber auch durch väterliche Fürsorge oder Schutz gegen Prädatoren oder andere Männchen. Diese Zusammenhänge sind sehr gut untersucht, und ihre Funktionslogik ist geradeheraus und plausibel. Dies ist jedoch nicht der Fall bei einer anderen Klasse von Partnerwahlentscheidungen beeinflussenden Merkmalen, nämlich jenen, die keine direkte Nützlichkeit erkennen lassen.

Kasten 3.1: Geschlechtstypische Partnerwahlpräferenzen (aus Buss 1989).

Als Merkmale eines/einer Heiratspartners/Heiratspartnerin bewerteten in 37 Gesellschaften:

Frauen signifikant höher als Männer:	
»gute finanzielle Aussichten«	36 mal
»Ehrgeiz und Fleiß«	29 mal
Männer signifikant höher als Frauen:	
»Jugend«	37 mal
»äußere Erscheinung«	34 mal
»Virginität«	23 mal

3.1.1.2 Nützlichkeit indirekt anzeigende Merkmale

Es gibt zahlreiche Arten, bei denen die Männchen außer ihren Keimzellen nichts in Reproduktion investieren. Sie bieten den Weibchen weder ein Territorium, noch Brutplätze, noch Nahrung, noch väterliche Jungenfürsorge an, so dass die Weibchen eigentlich keinen Grund hätten, ihre Partner sorgfältig auszuwählen. Paradoxerweise sind es aber gerade diese Arten, in denen *female choice* eine ganz entscheidende Rolle in der sexuellen Selektion spielt und Männchen mit auffälligen Merkmalen behaftet sind. Bekannte Beispiele sind die überaus langen Schwanzfedern der Paradiesvögel, das schmucke Pfauenrad oder die roten Kehlsäcke der Fregattvögel, die offensichtlich zu nichts anderem nützlich sind, als um Akzeptanz bei Weibchen zu werben. Bei saisonal brütenden Arten kann dieser auffällige Sexualdimorphismus möglicherweise nur während der Paarungszeit in Erscheinung treten.

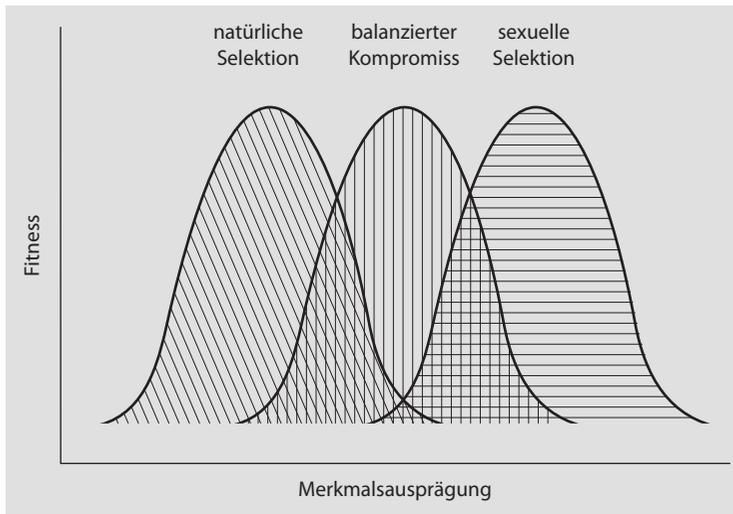
Die Evolution dieser geschlechtsgebundenen, der so genannten **epigamen Merkmale** der Männchen, zu denen neben den genannten morphologischen auch ethologische Merkmale wie spezifische **Balzrituale** gehören, erklärt man sich durch ihre wiederholte Bevorzugung im Zuge weiblicher Partnerwahl, denn wenn Weibchen regelmäßig Männchen nach der Länge ihrer Schwanzfedern aussuchen, nimmt – soweit die Ausprägungsunterschiede des Merkmals auf erblichen Unterschieden beruhen – die durchschnittliche Schwanzfedernlänge in der Population auf Dauer zu.

Allerdings steckt die natürliche Selektion dem evolutionären Erfolg epigamer Merkmale mehr oder weniger enge Grenzen. Beispielsweise beeinträchtigen lange Schwanzfedern das Flug- und Beutefangvermögen. Zudem erhöhen derartige Merk-

male das Risiko, erbeutet zu werden, denn Signale, die Weibchen anlocken sollen, locken freilich auch Prädatoren an, so dass sexuelle und natürliche Selektion gegensätzlich wirken können. Was sich als vorteilhaft in der Paarungskonkurrenz erweist, kann durchaus nachteilig im »Alltagsleben« sein und umgekehrt (■ Abb. 3.4).

Das offensichtliche Paradox gegensätzlicher Effekte aus natürlicher und sexueller Selektion haben Evolutionsbiologen verschiedenartig zu erklären versucht. Im Wesentlichen werden dabei zwei deutlich voneinander verschiedene Argumentationslinien verfolgt, die als *runaway selection*, beziehungsweise als *good genes*-Modell in die Literatur eingegangen sind.

Befürworter des **good genes-Modells** sehen in den epigamen Merkmalen Zeichen der Lebensfähigkeit eines Männchens und damit letztlich Signale seiner genetischen Ausstattung. Aus dieser Sicht belegen Männchen mit beispielsweise überdurchschnittlich langen Schwanzfedern ihre überdurchschnittliche Vitalität und zeigen damit öffentlich an, dass sie über »gute Gene« für ein überdurchschnittlich erfolgreiches Leben verfügen. Ein gleichsam »natürliches Experiment« an Hausfinken (*Carpodacus mexicanus*) unterstützt auf beeindruckende Weise die Annahme, dass extravagante Männchen Träger ökologisch besonders gut angepasster Genotypen sind: Zwischen 1994 und 1996 sind in den USA mehrere zehn Millionen Individuen dieser Art in einer Vogelgrippe-Epidemie (hervorgerufen durch den Erreger *Mycoplasma gallisepticum*) zugrunde gegangen, und wie sich herausstellte, waren die überlebenden Männchen im Durchschnitt durch eine kräftigere Rotfärbung gekennzeichnet als die gestorbenen (Nolan et al. 1998). Sie mussten logischerweise in der besseren Kondition gewesen



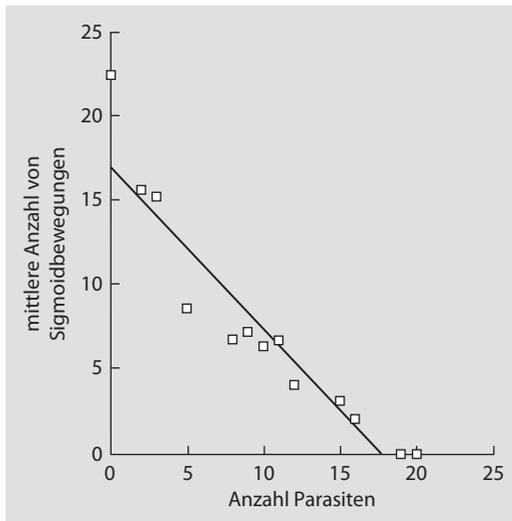
■ **Abb. 3.4** Wenn natürliche und sexuelle Selektion zu unterschiedlichen Optima in der Ausprägung geschlechtsgebundener Merkmale führen, wird die tatsächliche Merkmalsverteilung einem ausbalancierten Kompromiss entsprechen

sein. Ein Weibchen steigert dementsprechend seine Fitness, wenn es bei seiner Partnerwahl Männchen mit möglichst starker Gefiederfärbung bevorzugt, weil so dessen »lebenstaugliche« Gene an die eigenen Nachkommen weitergegeben werden können.

Befürworter des **runaway selection-Modells** sehen demgegenüber keinen ökologisch adaptiven Hintergrund in der Ausprägung epigamer Merkmale. Sie begreifen die sexuelle Selektion vielmehr als einen sich in dieser Hinsicht verselbständigenden Vorgang, dessen Eigendynamik allein ausreicht, die Evolution der übertriebenen männlichen Attribute zu erklären. Wenn zu irgendeinem Zeitpunkt in der Stammesgeschichte die Weibchen einer Art ein bestimmtes männliches Merkmal – aus welchen ursprünglichen Gründen auch immer, oder sei es auch nur zufällig gewesen – bevorzugt haben, konnte sich daraus eine eigenständig »davonlaufende« Dynamik entwickeln. Denn Weibchen mit dieser anfänglichen Paarungspräferenz geben die genetische Basis für ihr Wahlverhalten an ihre Töchter und die genetische Basis für die bevorzugten männlichen Attribute an ihre Söhne weiter. Dies führt zu einem sich selbst verstärkenden genetischen Rückkopplungsprozess, der die gleichzeitige Ausbreitung der weiblichen Präferenzen und der männlichen Attribute in der Population bewirkt. Aus dieser Sicht gibt es die langen Schwanzfedern allein deshalb,

weil die Weibchen sie mögen, ohne dass damit ein »echter« Lebens- oder Reproduktionsvorteil verbunden wäre. Und Weibchen wiederum bevorzugen die mit diesem Merkmal gesegneten Männchen allein deshalb, damit auch ihre Söhne über diese Attribute verfügen und entsprechend gut bei den Weibchen ankommen, weshalb man in diesem Zusammenhang auch von der »**sexy-son-Hypothese**« spricht.

Forschungsstrategisch ist es nicht ganz einfach, diese beiden miteinander konkurrierenden Modelle einem direkten Vergleich zu unterziehen. Für das runaway selection-Modell sprechen vor allem die Theorie und die Ergebnisse ausgefeilter Computersimulationen. Aber natürlich bedeutet der Nachweis einer theoretischen Möglichkeit nicht automatisch, dass solche denkbaren Prozesse in der Stammesgeschichte der Organismen auch wirklich eine bedeutende Rolle gespielt haben, und tatsächlich fehlen dem runaway selection-Modell nicht nur verallgemeinerbare empirische Belege (Huk und Winkel 2008). Dass nach einer sehr umfangreichen statistischen Metaanalyse an Insekten, Spinnen, Fischen und Vögeln sich eine positive Korrelation zwischen der Ausprägungsstärke der epigamen Merkmale und der Langlebigkeit findet, spricht sogar ausdrücklich gegen das runaway selection-Modell (Jennions et al. 2001). Außerdem belegen Fall-



■ **Abb. 3.5** Abhängigkeit der Werbeintensität, gemessen als mittlere Anzahl von »Sigmoidbewegungen«, vom Befall an Darm- und Hautparasiten für männliche Guppies (*Poecilia reticulata*) (aus Kennedy et al. 1987)

studien, wie beispielsweise am Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*), dass sich die Attraktivität der Väter nicht auf die Söhne zu übertragen braucht. Die Ausprägungsstärke der epigamen Merkmale hängt nämlich auch vom Elterninvestment ab, und weil sich der Fürsorgeaufwand eines attraktiven Männchens, weil mehrfach verpaart, auf viele Nachkommen verteilt, reduziert dies möglicherweise die Qualität jedes einzelnen (Gustafsson und Qvarnström 2006). Insgesamt steht das *runaway*-Modell auf nur schwacher empirischer Grundlage.

Für das *good genes*-Modell spricht nicht nur die Robustizität seiner Theorie, sondern vor allem auch die Empirie, denn was zunächst für nordamerikanische Singvögel gefunden wurde, nämlich eine negative Korrelation zwischen dem Belastungsrisiko durch Blutparasiten, dem eine Art ständig ausgesetzt ist, und der Gefiederprächtigkeit ihrer Männchen (Hamilton und Zuk 1982), gilt vergleichbar für viele andere Arten: Je aufwendiger, übertriebener und farbenprächtiger sich die Männchen einer Art in Morphe oder Verhalten darstellen, desto gefährdeter ist die Art durch Parasiten.

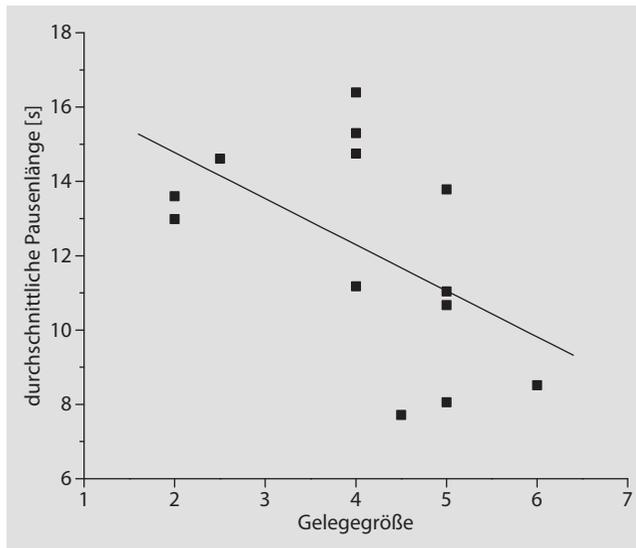
Die als »**Hamilton und Zuk-Hypothese**« in die Literatur eingegangene Annahme einer durch pathogenen Stress angetriebenen sexuellen Selektion

wurde zunächst durch den zwischenartlichen Vergleich inspiriert und unterstützt. Die ihr inhärente Logik greift freilich auch im innerartlichen Vergleich, weil nur gesunde, möglichst parasitenfreie Männchen in der Lage sind, ihre epigamen Show-Merkmale (Prachtgefieder, Farbsignale, Balzrituale) maximal auszuprägen (■ Abb. 3.5). Deshalb spiegeln diese Werbe-Merkmale in ihrer Ausprägungsstärke nicht nur den artspezifischen pathogenen Stress, sondern auch die je individuell unterschiedlichen Konditionen der Männchen, und aus diesem Grund vermitteln sie den wählenden Weibchen wichtige Information über die Qualität der sich anbietenden Männchen und werden zum maßgeblichen Scharnier zwischen Ökologie und sexueller Selektion.

Wer gut wirbt, hat folglich einen guten Paarungserfolg und kann diesen im Durchschnitt auch in Reproduktionserfolg (und letztlich in genetische Fitness) übersetzen. Die Gelegegröße von Hausfinken (*Carpodacus mexicanus*) korreliert direkt mit der Gesangsperformanz: Wer in schneller Folge singt, also nur kurze Erholungspausen zwischen den Strophen braucht, hat mehr Eier im Nest (■ Abb. 3.6), und wessen Gesänge länger sind, kann früher mit dem Brüten beginnen (Mennill et al. 2006).

Weibchen verfügen so über einen verlässlichen Maßstab, die werbenden Männchen nach ihrer Widerstandskraft und Vitalität einzuschätzen. Wenn beispielsweise die Abwehrkraft gegen Parasiten zumindest zu einem gewissen Teil auf genetischer Veranlagung beruht, bevorzugen Weibchen damit ganz automatisch die »guten Gene« für Vitalität. Von ganz entscheidender Frage ist allerdings, ob die Fitness der Männchen eigentlich erblich ist, ob also die wählenden Weibchen die *good genes* der Männchen an ihre Nachkommen weitergeben können oder nicht.

Bei Pfauen (*Pavo cristatus*) jedenfalls ist dies der Fall (Petrie 1994). Weibchen bevorzugen jene Männchen mit den meisten, größten und farbenprächtigsten »Augen« im Schwanzgefieder, und es sind genau diese Männchen, deren Nachwuchs nicht nur besser gedeiht (gemessen an der Gewichtszunahme) (■ Abb. 3.7), sondern auch besser überlebt. Dieser Befund einer **Erblichkeit von Fitness** konnte inzwischen für mehrere Arten wieder-



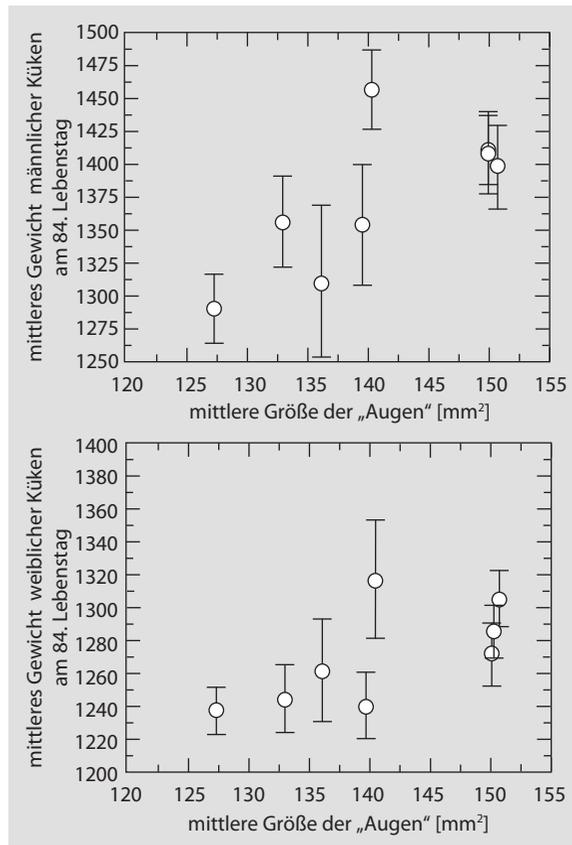
■ **Abb. 3.6** Zusammenhang zwischen der durchschnittlichen Pausenlänge zwischen zwei Gesängen und der Gelegegröße für Hausfinken (*Carpodacus mexicanus*) (aus Mennill et al. 2006)

holt werden, wenngleich die gefundenen Effekte nicht selten quantitativ eher bescheiden ausfallen (Møller und Alatalo 1999).

Wir haben es also bei biologischen Merkmalen mit zwei grundsätzlich verschiedenen Typen zu tun: »Handicaps« und »nützliche Merkmale« (Zahavi und Zahavi 1998). Während nützliche Merkmale evolviert sind, weil mit ihrer Hilfe Selbsterhaltung und Reproduktion besser gelingen, handelt es sich bei Handicaps um Merkmale, die ohne selbst direkt nützlich zu sein, nur deshalb in der Welt bestehen, weil sie als **teure Signale** verborgene Nützlichkeit anzeigen. Der Unterschied ist gravierend: Während die Nützlichkeitsselektion ökonomische Effizienz fördert, maximiert die Handicapselektion kommunikative Zuverlässigkeit. Effizienz wird erreicht, wenn mit einem Minimum an Investition ein Maximum an Nützlichkeit erreicht wird. Selektion auf Zuverlässigkeit führt demgegenüber zu dem, was auf den ersten Blick wie eine unökonomische Verschwendung knapper Ressourcen erscheint, nämlich zu vermeintlich funktionsloser Redundanz und Extravaganz der Signale – und dies nur deshalb, weil Signale teuer ein müssen, um überzeugen zu können. Für nützliche Merkmale sind ihre Herstellungskosten nachteilig, aber unvermeidbar. Bei Signalen kommt es demgegenüber gerade auf

die Zusatzkosten an. Entgegen landläufiger ökonomischer Rationalität steigt die Nachfrage mit ihrem Preis. Nützliche Merkmale verlieren nicht an Nützlichkeit, wenn ihr Preis sinkt. Signale hingegen verlieren ihre Funktion, wenn ihre Herstellung inflationär billig wird (■ Tab. 3.1).

Die Ausprägungsstärke der männlichen »Show-Merkmale« kann selbstverständlich nur dann als zuverlässiger Indikator für verborgene Qualitäten dienen, wenn keine Täuschung möglich ist. Wäre sie möglich, und könnten somit auch Männchen minderer genetischer »Tauglichkeit« die in Frage stehenden Merkmale ebenfalls maximal ausbilden, würden sie im Interesse des eigenen Paarungserfolgs zweifellos geneigt sein, dies auch tatsächlich zu tun, also genetische Qualitäten nur vortäuschen. In der Folge würde die Korrelation zwischen Merkmalsausprägung und Fitness verschwinden, und die epigamen Merkmale verlören ihren Wert als sexuellen Qualitätsmaßstab. Dass dies aber tatsächlich nicht der Fall ist, liegt an den Kosten dieser Merkmale. Ein attraktiver Pfauenschwanz, das kräftige Rot des Stichlings, der stramm aufrechte Hahnenkamm, der kräftezehrende Gesang der Nachtigall, die dunkelbraune Löwenmähne und all die anderen sexuell wirksamen Indikatoren »guter Gene« können schlichtweg nicht billig



■ **Abb. 3.7** Zusammenhang zwischen der Größe der Augenflecken im Schwanzgefieder von Pfauen (*Pavo cristatus*) und dem Gewicht seiner männlichen und weiblichen Nachkommen am 84. Lebenstag (aus Petrie 1994)

nachgeahmt werden. Sie sind teuer in der Herstellung und/oder Unterhaltung und deshalb **ehrliche Signale**. Männchen, die ihre teuren Merkmale aufwendig zur Schau stellen, müssen sich dies notwendigerweise auch leisten können. Wer nicht ganz so fit ist, kann die teuren Signale entweder gar nicht produzieren, oder es würden Kosten entstehen, die einzugehen sich verbietet, weil dies zwangsläufig zu dramatischen Lebenseinbußen an anderer Stelle führen müsste. ■ **Abbildung 3.8** veranschaulicht diesen Zusammenhang. Die Grafik zeigt, wie für Signalgeber geringerer Qualität schneller die Kosten eines Signals seinen Vorteil übersteigen als für Signalgeber höherer Qualität. Dieser Zusammenhang war Anlass für Zahavi (1975), das **Handicap-Prinzip** zu entwickeln. In der anglo-amerikanischen Literatur werden diese Ideen häufig auch unter dem Namen *costly signaling theory* geführt (Maynard

Smith und Harper 2003). Die Logik erscheint auf den ersten Blick einfach: Wer es sich leisten kann, teure Signale herzustellen, sich selbst gleichsam zu handicappen, muss wirklich gut sein, weshalb Weibchen ihre Partnerwahlpräferenzen an diese Merkmale binden und so für deren evolutionäre Persistenz sorgen.

Weshalb diese Merkmale nicht billig nachgeahmt werden können, also weshalb sie eigentlich so teuer sind, bleibt in jedem Einzelfall zu hinterfragen. Folstad und Karter (1992) haben die so genannte **Immunokompetenz-Handicap-Hypothese** vorgeschlagen, in der Testosteron eine wichtige Rolle spielt. Das männliche Sexualhormon führt nämlich einen physiologischen Doppelleffekt im Schlepptau: Es erleichtert zwar die Herstellung einiger der epigamen Merkmale, erhöht aber zugleich die Anfälligkeit gegen Parasiten, so dass nur