

## Kapitel 10

### Die Vielfalt der Selektionsprozesse

#### 10.1 Selektion und gerichtete Veränderungen

Die natürliche Selektion führt zu höheren Überlebenschancen und grösserer Reproduktionsleistung für vorteilhafte Varianten innerhalb einer Population (welche verschiedene Varianten enthält). Die Individuen in einer Population sind die Träger dieser Varianten. Die Selektion unterscheidet dabei nur zwischen den Phänotypen, der Genotyp wird nicht direkt "gesehen". Daraus folgt: Selektion geschieht zwar immer. Evolution erfolgt aber nur wenn Unterschiede zwischen den Phänotypen (mindestens zum Teil) erblich sind. Evolution ist also Änderung in den zugrundeliegenden Genfrequenzen. Gemäss Kap. 5 ist dabei die additive genetische Komponente des Phänotyps wesentlich.

Wie schon DARWIN feststellte, produzieren Organismen sehr viel mehr Nachkommen als schliesslich überleben und selber wieder reproduzieren können (Tab. 10.1). Ein 10-jähriges Dorschweibchen z.B. entlässt rund 2 Mio Eier ins Plankton. Über die ganze Lebenszeit des Weibchens werden im Schnitt aber nur 2 Jungtiere selber erwachsen und reproduzieren ihrerseits! Dies folgt aus der Tatsache, dass im langfristigen Durchschnitt die Population stabil bleibt, d.h. jedes Weibchen muss im Durchschnitt sich selber plus den Partner (das Männchen) ersetzen. Alle anderen Eier sind deshalb Teil der (riesigen) verfügbaren Menge an phänotypischen Varianten, welche von der Selektion eliminiert werden. Welche Varianten vorteilhaft sind, wird von der Umwelt des Organismus bestimmt. Wie G. E. HUTCHINSON formulierte: "*Evolution is the play in the ecological theatre*".

**Tab 10.1** Reproduktionspotential verschiedener Organismen, d.h. die Anzahl Individuen, falls alle Nachkommen überleben würden und ihrerseits reproduzieren.

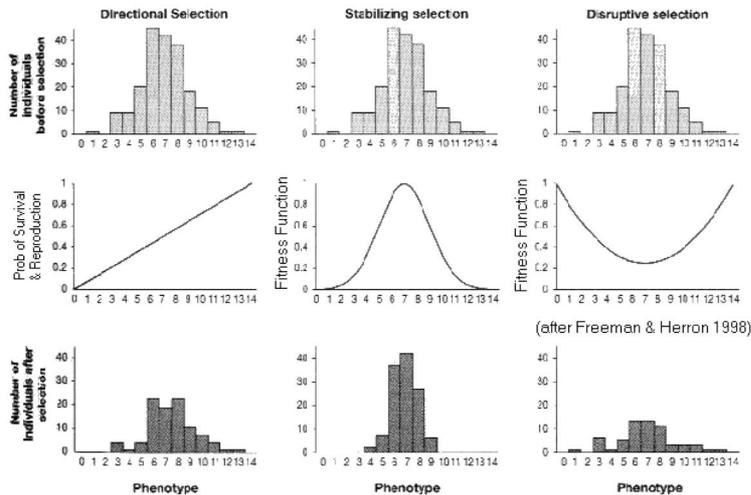
Organismus	Reproduktives Potential
<i>Aphis fabae</i> (Blattlaus)	524 Mia in 1 Jahr
Elefant	19 Mio in 750 Jahren
Haus-Fliege	$191 \times 10^{18}$ in 5 Monaten
<i>Mycophyla speyeri</i> (Fliege auf Pilzen)	Befall von $1'680 \text{ m}^2$ in 35 Tagen
<i>Staphylococcus aureus</i> (Bakterie)	2 m tiefe Schicht über die ganze Erde innerhalb von 48 h
Seestern	$10^{79}$ in 16 Jahren <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Die Anzahl der Elektronen im Universum wird auf  $10^{79}$  geschätzt.

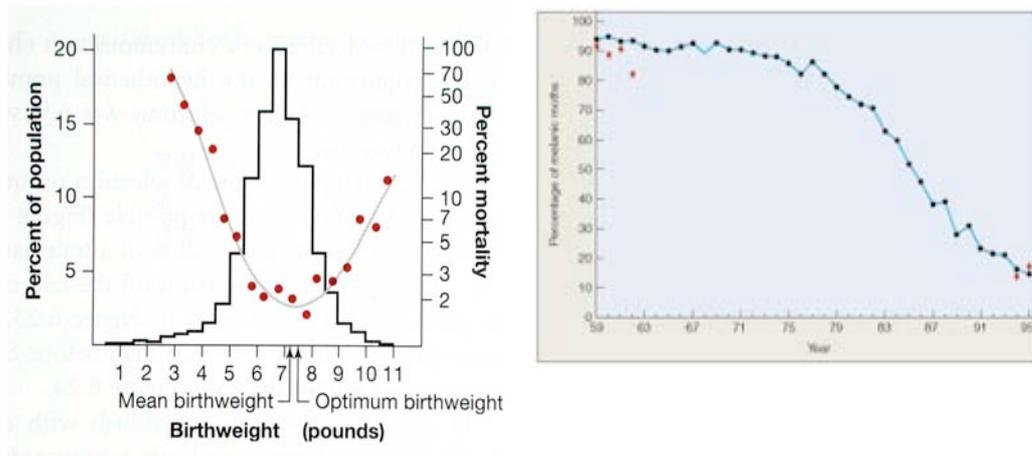
Das Beispiel der Dorsche zeigt etwas Wichtiges: **Selektion ist ein statistischer Prozess**, d.h. es gibt nur Wahrscheinlichkeiten der Selektion. Wieso ein gewisser Phänotyp eliminiert wird, ist im Einzelfall von vielen Zufällen abhängig und nicht völlig determiniert. Es gibt lediglich eine höhere oder geringere Wahrscheinlichkeit, dass ein bestimmter Phänotyp überlebt oder eben nicht überlebt. Der Evolutionsprozess beruht (in der Regel) aber auf genügend grossen Zahlen (grosse Anzahl Nachkommen, viele Generationen), so dass letztendlich dennoch offensichtlich sinnvolle Anpassungen von Merkmalen an die vorherrschende Umwelt entstehen (diese erwecken dadurch den Eindruck eines "Designs").

### Die Wirkung der Selektion auf die Richtung der Evolution

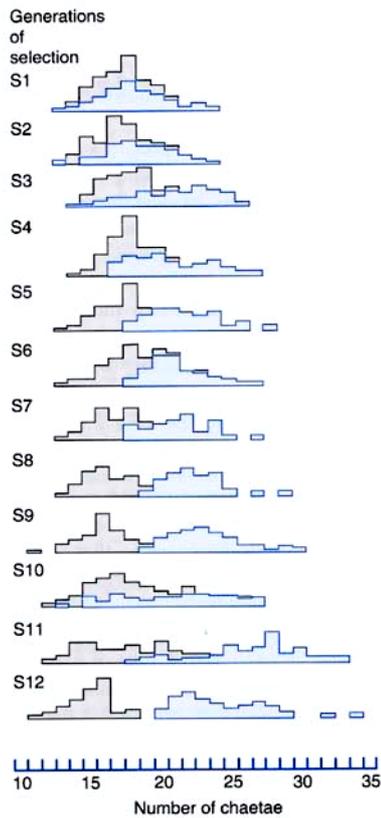
Selektion kann auf verschiedene Arten wirken, nämlich **stabilisierend**, **gerichtet** oder **disruptiv** (Fig. 10.1). Disruptive Selektion kann auf Dauer auch zur Divergenz zwischen Populationen und damit eventuell zu Artbildung führen. Beispiele für die drei Selektionsarten gibt es viele. Gerichtete Selektion ist z.B. in Zuchtprogrammen üblich, während stabilisierende Selektion für das Geburtsgewicht des Menschen beobachtet wurde (Fig.10.2)



**Fig 10.1** Drei Arten der Selektion - stabilisierend, gerichtet, disruptiv. Oben: Anzahl der Individuen vor Selektion. Mitte: Fitness-verlauf. Unten: Anzahl der Individuen nach Selektion.

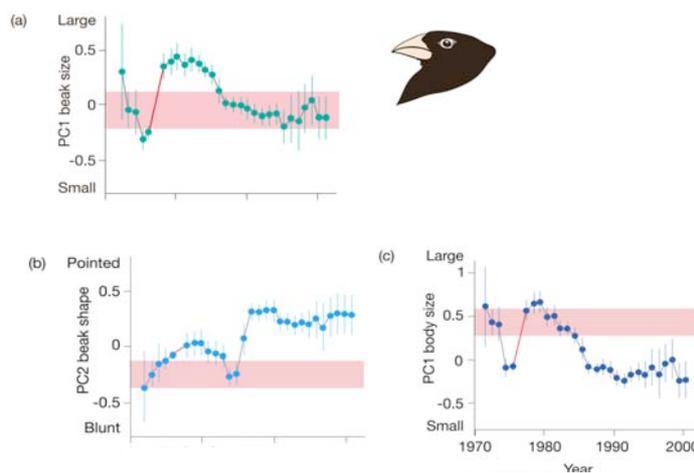


**Fig 10.2 Links:** stabilisierende Selektion auf das Geburtsgewicht des Menschen (in Pfund). Säulen = Häufigkeitsverteilung der beobachteten Geburtsgewichte. Punkte und Linie: Sterberate der Neugeborenen. Das mittlere, beobachtete Geburtsgewicht ist nahe dem optimalen Gewicht (d.h. mit minimaler Sterberate). Daten beziehen sich auf London in den Kriegsjahren des 2. Weltkriegs. **Rechts:** Gerichtete Selektion zugunsten heller Morphen des Birkenspanners (*Biston betularia*) in Mittelengland der Zeit von 1959 - 1996. In dieser Zeit wurden die Rinden der Birken (bevorzugte Ruheplätze der Motten) wieder heller, dank einer Abnahme der Luftverschmutzung. Helle Morphen auf heller Rinde sind für Räuber weniger gut sichtbar.



**Fig 10.3** Disruptive Selektion. In einer Laborpopulation von *Drosophila* wird entweder auf eine hohe oder eine niedere Anzahl Chaetae (Haare) gezüchtet. D.h., dass Tiere mit einer intermediären Anzahl sich nicht paaren durften. Als Resultat bewegt sich die Population rasch auseinander (dunkle und helle Population; Divergenz).

Stabilisierende Selektion kann eine Ursache für das Phänomen der Stasis sein, wenn diese über längere Zeit anhält. Gerichtete Selektion führt zu evolutiven Veränderungen innerhalb einer Stammeslinie, z.B. einer Grössenzunahme. Dieses Phänomen wird **Anagenese** genannt (s. später; im Gegensatz zur Artbildung, der sog. **Kladogenese**).

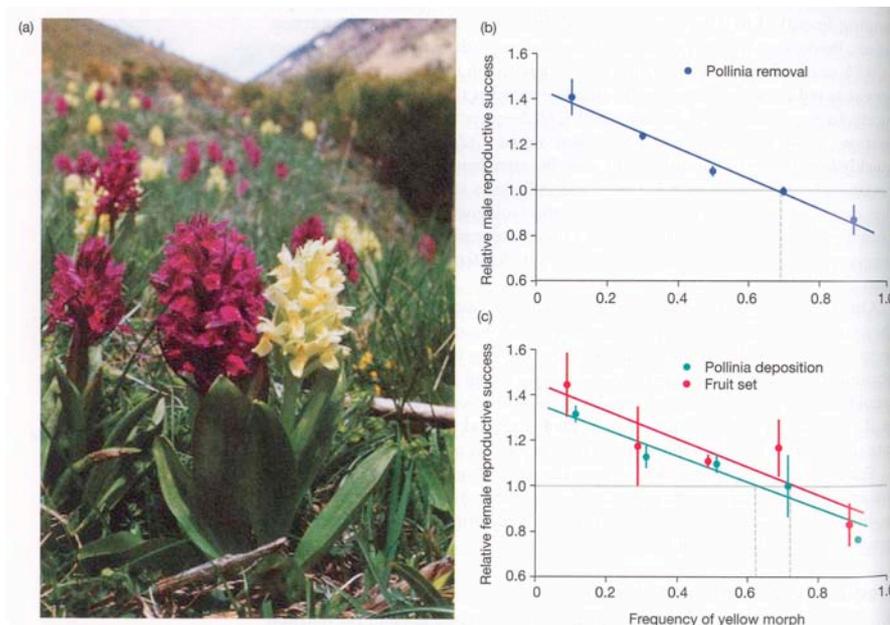


**Fig 10.4** Evolution über einen Zeitraum von 30 Jahren. Verschiedene Merkmale von Galapagos-Finken haben sich über diesen Zeitraum in verschiedene Richtungen verändert. Schnabelform **(b)** und Körpergewicht **(c)** haben sich dabei signifikant verändert gegenüber dem Anfangsjahr der Messung 1972. Die Schnabelgröße **(a)** im Jahre 2001 ist jedoch gleich wie 1973, obwohl dazwischen heftige Ausschläge in beiden Richtungen stattgefunden haben.

Auch wenn die Selektion kurzfristig eine gerichtete Wirkung hat, kann das Ergebnis über längere Zeiträume dennoch gering sein. Dies gilt besonders, falls die Richtung der Selektion häufig ändert (**fluktuierende Selektion**) (Fig. 10.4). Solche Fluktuationen führen auch dazu, dass die Evolutionsrate negativ mit dem betrachteten Zeitintervall korreliert (vgl. dazu Fig. 2.19).

## 10.2 Frequenzabhängige Selektion

Ein sehr wichtiges Selektionsregime ist die sog. frequenzabhängige Selektion. Dabei wird ein Phänotyp in Abhängigkeit seiner Frequenz in der Population selektioniert. Falls die Fitness mit der Häufigkeit des Phänotyps steigt, so spricht man von **Positiv-frequenzabhängiger Selektion**. Ein Beispiel wäre etwa die Häufigkeit einer Warnfärbung, die umso besser wirkt, je häufiger sie in der Population verbreitet ist. Häufige Morphen werden von den Räubern häufig gesehen und entsprechend rasch und sicher gelernt und vermieden.

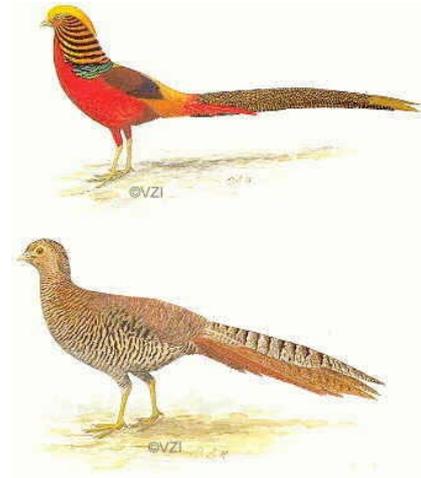


**Fig 10.5** Negativ-Frequenz-abhängige Selektion für die Blütenfarbe bei Orchideen (**Links**: Rote und Gelbe Morphen). Seltene Morphen werden über-proportional von Bestäubern besucht. **Rechts**: Entsprechend sinkt der Reproduktionserfolg mit der Häufigkeit des Morphs in der Population (gemessen als Anzahl entfernter Pollinien; Pollenaufnahme bzw. Samenproduktion).

Sinkt umgekehrt die Fitness eines Phänotyps mit seiner Häufigkeit in der Population, so liegt **Negativ-frequenzabhängige Selektion** vor (Fig.10.5). Ein Beispiel wäre die Selektion, welche auf einen Nachahmer (**Mimet**) eines warngefärbten Modells wirkt (**Mimikry**). Je häufiger der Nachahmer ist, desto häufiger werden Räuber den Abschreckungseffekt nicht erleben und daher lässt die Wirkung der Warnfärbung nach. Falls der Mimet zu häufig ist, verliert die Mimikry ihre abschreckende Wirkung - die Fitness sinkt.

## 10.2 Sexuelle Selektion

Die Geschlechter unterscheiden sich in vielen Tierarten (nicht nur in den sekundären Geschlechtsorganen), wobei die Männchen in der Regel auffälliger gefärbt sind als die Weibchen (Fig. 10.6). Diese Phänomene resultieren aus dem Prozess der sexuellen Selektion.



**Fig 10.6 Links:** Das Männchen des Pfaus hat charakteristische Ornamente (die langen Federn der Oberschwanzdecke) und ist im Ganzen viel auffälliger gefärbt als das Weibchen. **Rechts:** Geschlechtsdimorphismus beim Goldfasan, (oben: Männchen; unten: Weibchen).

Organismen müssen nicht nur überleben, sondern auch erfolgreich reproduzieren. Entsprechend kann man Selektion einteilen in:

- (1) **Natürliche Selektion (viability selection):** Selektion, welche auf Eigenschaften zugunsten des Überlebens einwirkt.
- (2) **Sexuelle Selektion (fertility selection):** Selektion, welche auf Eigenschaften zugunsten der Reproduktion einwirkt.

Beachte, dass beide Arten ein Teil der gesamten natürlichen Selektion sind, dh. Selektion, welche durch die natürliche Umwelt auf den Organismus einwirkt. Bei sexuellen Organismen (d.h. mit geschlechtlicher Fortpflanzung) ist für den Teil (2) der Zugang zu Geschlechtspartnern wichtig.

### a) Das Prinzip von Bateman

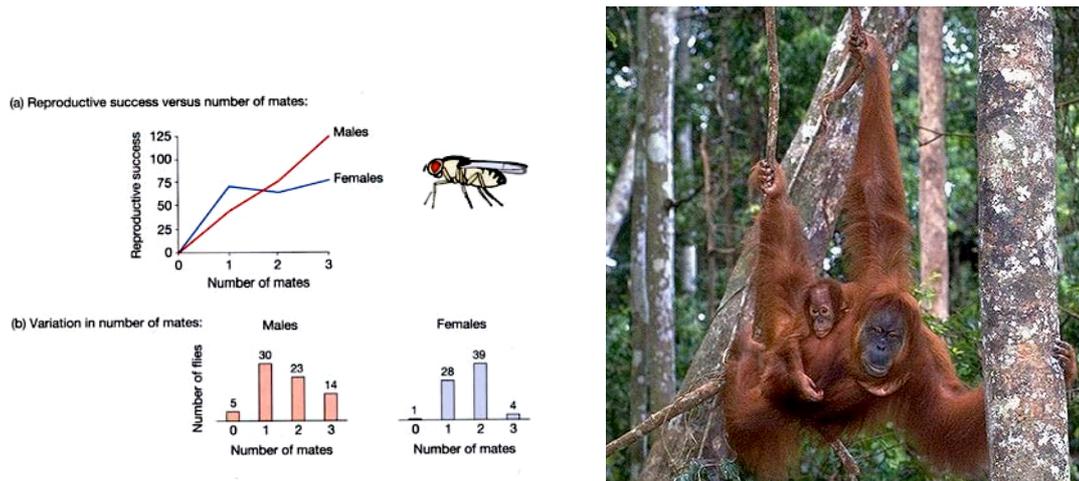
Mit der Evolution der Anisogamie (Gameten der beiden Geschlechter sind unterschiedlich gross) aus der Isogamie (gleichgrosse Gameten) entsteht eine wichtige Asymmetrie in der Investition für die Nachkommen:

- “**Männchen**”: per Definition, viele, kleine Gameten (**Spermien**). Kleine Investition pro Gamete<sup>1</sup>.
- “**Weibchen**”: per Definition, wenige, grosse Gameten (**Eier**). Grosse Investition pro Gamete.

<sup>1</sup> Beachte, dass die gesamte Investition für alle Gameten des Männchens durchaus höher sein kann als für die Gesamtheit aller Eier beim Weibchen. Die Asymmetrie bezieht sich also auf die Investition pro Nachkomme.

Weibchen sind daher stärker limitiert in der Anzahl der Nachkommen, die sie produzieren können, während die Nachkommenzahl der Männchen vor allem durch die Anzahl der Geschlechtspartnerinnen limitiert ist (Fig.10.7). Diese Asymmetrie kann zusätzlich durch den Aufwand für die Brutpflege verstärkt werden.

Eine wichtige Konsequenz dieser Asymmetrie ist, dass die **Variation im Reproduktionserfolg** bei den Männchen in der Regel grösser ist als bei den Weibchen - dies wird als **Bateman's Prinzip** bezeichnet (Figs. 10.7, 10.8). Beachte, dass sich zwar die Variation unterscheidet aber beide Geschlechter im Mittel pro Kopf gleichviele Nachkommen hinterlassen. (Ein bestimmtes numerisches Verhältnis der Geschlechter in einer Population (das **Geschlechtsverhältnis, sex ratio**) ist nur stabil, falls im Mittel beide Geschlechter gleichen Erfolg haben; vgl. dazu die Diskussionen in der Spieltheorie, Kap. 9).



**Fig 10.7** Bateman's Prinzip. **Links:** (a) Der Reproduktionserfolg (Anzahl Nachkommen) steigt für die Männchen etwa linear mit der Anzahl Geschlechtspartner an, während bei den Weibchen ein Plateau erreicht wird. (b) Die Variation im Reproduktionserfolg variiert stärker bei den Männchen, im Mittel haben beide Geschlechter gleichviele Nachkommen. **Rechts:** Geschlechts-spezifische Brutpflege kann die Asymmetrie in den Investitionen pro Nachkommen verstärken. Ein männlicher Orang-Utan trägt pro Nachkomme nur das Ejakulat und 15 min Kopulationszeit bei (plus weiterer Aufwand für die Weibchen-Werbung, Paarung etc.). Das Weibchen hat jedoch viel mehr Aufwand. Nebst der Eizelle, folgen 8 Monate Tragzeit und weitere 3 Jahre Stillzeit. Die Brutpflege dauert im Ganzen etwa 7 Jahre.

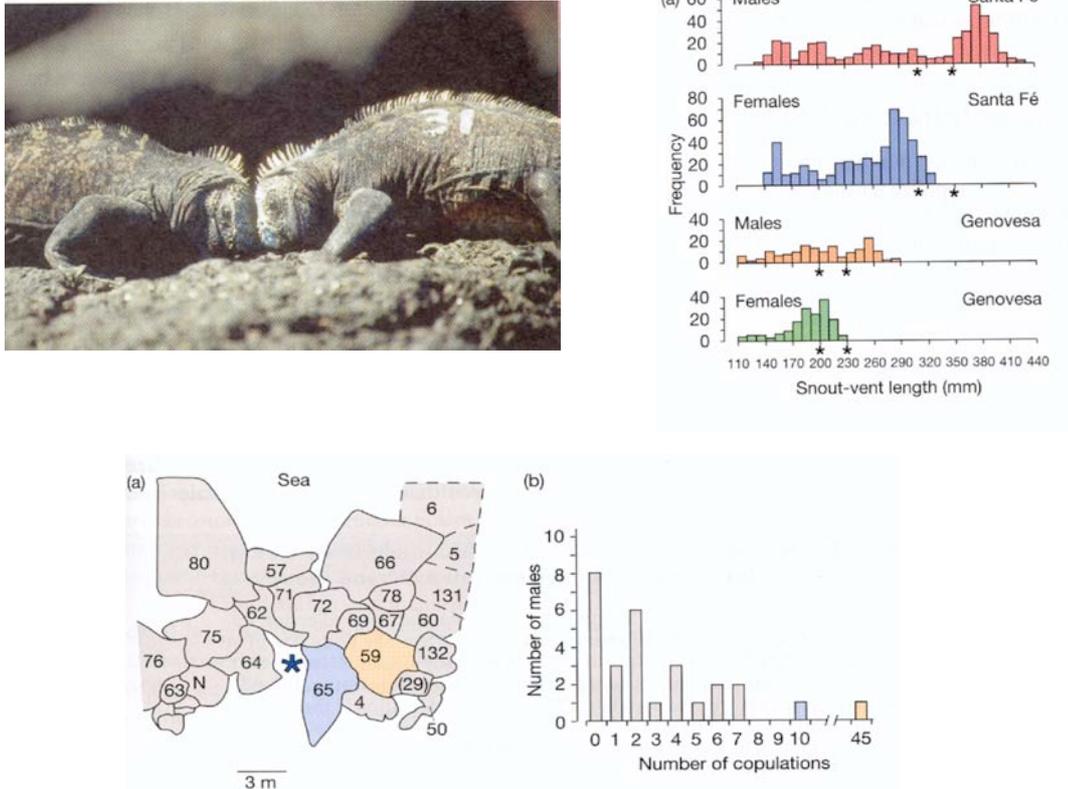
Aus der Asymmetrie folgt, dass Männchen und Weibchen sich in ihren evolutiven "Interessen" unterscheiden. Männchen sollten kompetitiv sein und Zugang zu möglichst vielen Geschlechtspartnern haben. Weibchen sollten dagegen wählerisch sein, um ihre grosse Investition mit dem richtigen Geschlechtspartner zu realisieren<sup>2</sup>. Nach Darwin unterscheidet man dabei zwei verschiedene Mechanismen der sexuellen Selektion: Intra-sexuelle und Inter-sexuelle Selektion.

## b) Intra-sexuelle Selektion

Intra-sexuelle Selektion wirkt unter den Mitgliedern desselben Geschlechts. Sie ist wichtiger im kompetitiveren Geschlecht (in der Regel unter den Männchen). Intra-sexuelle Selektion beruht auf dem Zugang zum anderen Geschlecht, d.h. Zugang zu Paarung und zur Fertilisation der Gameten (der Eier). Dies kann auf verschiedene Arten geschehen:

<sup>2</sup> Diese divergierenden Interessen führen zu unterschiedlichen Selektionsregimes für die Geschlechter, so dass sich die gesamte Life history (Kap. 8) unterscheiden kann. Im vertieften Sinne ist sexuelle Selektion also ein Epiphänomen der unterschiedlichen Life histories der Geschlechter.

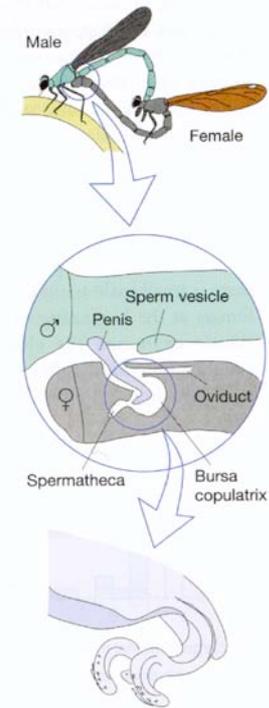
1. Merkmale, welche in der Konkurrenz während der prä-Kopulationsphase mit Mitgliedern des gleichen Geschlechts einen Vorteil bieten. Beispiele sind "Waffen" wie Hörner, Geweihe, starke Knochenplatten, Eckzähne, Körpergösse etc. Dazu gehören jedoch auch effektive Taktiken (z.B. "sneakers" und Satellitenmännchen). Solche Konkurrenzmerkmale führen typischerweise zu systematischen Grössenunterschieden zwischen den Geschlechtern, wobei das konkurrierende Geschlecht in der Regel grösser ist (Fig.10.8).



**Fig 10.8** Intra-sexuelle Selektion bei Meeresschildkröten auf Galapagos. **Links oben:** zwei Männchen kämpfen um Zugang zu Weibchen. **Rechts oben:** Grössenverteilung der Geschlechter auf zwei Inseln (Santa Fé, Genovesa). Die Sterne (\*) bezeichnen das Maximalgewicht, welches die Tiere 1991 bzw. 1992 aufrechterhalten, d.h. damit überleben, konnten. Männchen sind grösser als das maximale Überlebensgewicht, d.h. sie sterben früh. Dies ist ein Resultat der intra-sexuellen Selektion. **Unten links:** Verteilung der Paarungsterritorien der Männchen. Die beiden farbigen Territorien (nrs. 59, 65) entsprechen den beiden erfolgreichsten Männchen in der Häufigkeitsverteilung der Kopulationen pro Individuum (rechts).

2. Merkmale, welche nach erfolgter Kopulation einen Vorteil bieten. Diese Mechanismen werden oft unter dem Phänomen der **Spermienkonkurrenz** zusammengefasst (Fig. 10.9).

**Fig 10.9** Spermienkonkurrenz bei Libellen. Die Weibchen paaren sich mehrfach mit verschiedenen Männchen (**oben**). Um ihren Befruchtungserfolg sicherzustellen besitzen die Männchen ihrerseits spezielle Strukturen an ihrem Geschlechtsorgan (*Penis*) um die Spermien ihrer Vorgänger aus der *Bursa copulatrix* (dem Empfangsorgan für die Spermien, bevor diese in die Spermathek einwandern) des Weibchens zu entfernen (**Mitte**). Diese Strukturen sind als kleine Haken an der Spitze des Penis zu sehen (**unten**).

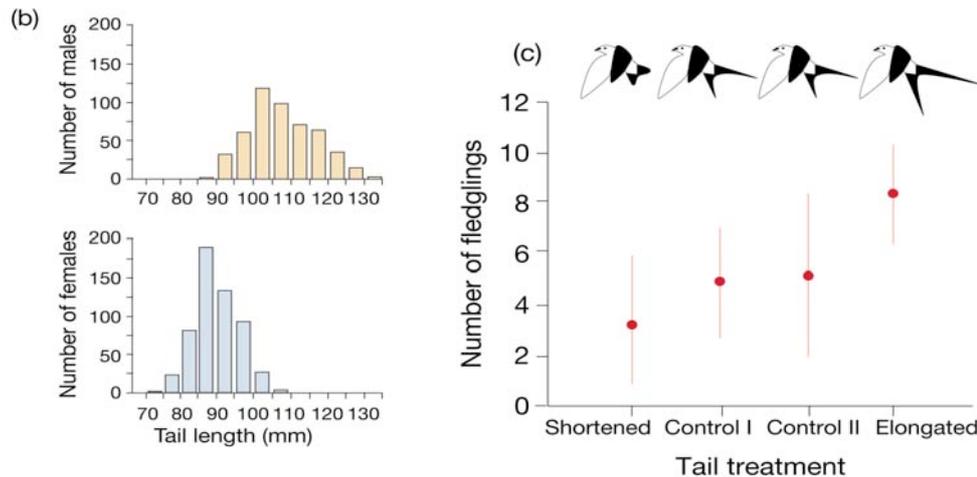


- iii. Infantizid: eine drastische Methode die Nachkommenschaft für das Männchen zu sichern, ist der Infantizid an Nachkommen eines anderen Männchens. Dadurch kann die Investition des Weibchens in die Brutpflege für die eigenen Nachkommen sichergestellt werden bzw. die Empfängnisbereitschaft (Östrus) des Weibchens kehrt früher für die eigene Paarung zurück. Infantizid ist nicht selten unter Tieren die intensive Brutpflege und lange Intervalle zwischen Geburten aufweisen, z. bei Löwen, Affen, etc.

### c) Inter-sexuelle Selektion

Damit wird der Zugang des einen Geschlechts (in der Regel die Männchen) durch die Selektion, welche vom anderen Geschlecht (in der Regel die Weibchen) ausgeübt wird, beeinflusst. Inter-sexuelle Selektion beruht oft auf der Wahl des Geschlechtspartners durch das kontrollierende Geschlecht.

- i Wahl durch das Weibchen (**female choice**). In der Regel können Weibchen wählen, welche Männchen Zugang zur Paarung erhalten. Die Wahlkriterien und die Merkmale (die sog, **Ornamente**), welche beachtet werden, sind allerdings sehr verschieden (Fig.10.10). Es gibt verschiedene Hypothesen darüber, welchen Fitnessvorteil die Wahl für das Weibchen bringt.
- ii. **Kryptische Wahl** durch die Weibchen. Unter dieser Bezeichnung versteht man Phänomene der differentiellen Befruchtung bzw. Entwicklung der Zygote, je nach Vaterschaft. Weibchen "wählen" damit unter den Spermien unterschiedlicher Väter aus, die zur Befruchtung zugelassen werden. Ebenso können befruchtete Eier (d.h. Zygoten) sich entwickeln oder abortiert werden und damit eine Auswahl unter verschiedenen Vätern bewirken. Die Mechanismen, nach denen solche Prozesse ablaufen, sind meist nicht gut verstanden.



**Fig 10.10** Wahl der Männchen durch die Weibchen bei der Rauchschalbe (*Hirundo rustica*). **Links:** Männchen haben längere äussere Schwanzfedern als die Weibchen. **Rechts:** Im Experiment haben Männchen mit längeren Federn mehr flügge Jungtiere. Dies beruht auf der Wahl der ("attraktiven") Männchen durch die Weibchen, was zu früherem Brutbeginn und zu häufigeren zweiten Gelegen in der gleichen Brutsaison führt. Als Ergebnis hat das Männchen eine höhere Anzahl Nachkommen. Im Experiment wurden bei den Männchen operativ die Schwanzfedern entweder gekürzt (shortened) oder verlängert (elongated). In der Kontrolle I wurden die Schwanzfedern geschnitten und wieder angeklebt (als Kontrolle für die Manipulation); in Kontrolle II wurden die Männchen nicht operiert (jedoch ebenfalls gefangen und gehandhabt wie in der Operation).

#### d) Adaptiver Wert der Wahl durch das Weibchen

Welchen Vorteil gewinnen Weibchen, wenn sie "wählen"? Dazu gibt es verschiedene Hypothesen, die sich nicht widersprechen müssen, sondern auch kumulativ wirken können:

- i. **Systematische sinnesphysiologische Präferenz (sensory bias).** Der Sinnesapparat, welcher dem Weibchen bei der "Wahl" zur Verfügung steht, hat gleichzeitig noch mehrere andere Aufgaben zu erfüllen. Beispiele sind Feindvermeidung, Wahl der richtigen Beute, etc. Der Sinnesapparat könnte also vor allem im Hinblick auf diese Aufgaben optimiert sein und kann deshalb gewisse Muster bevorzugt erkennen. Männchen können eine solche systematische Bevorzugung ausnützen um sich Vorteile zu verschaffen. Möglich sind Sinneseindrücke, welche das räuberische Verhalten auslösen, z.B. Vibrationen bei Spinnen oder Färbungsmuster, welche bevorzugt erkannt werden. Solche Präferenzen sind *per se* nicht adaptiv für die sexuelle Selektion sondern ein Nebenprodukt der natürlichen Selektion (im Sinne der viability selection).
- ii. **Vorteile durch Aquisition von Ressourcen.** Die Männchen werden gewählt, weil sie gleichzeitig wichtige Ressourcen für die Aufzucht der Nachkommen kontrollieren. Männchen des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) werden z.B. bevorzugt, falls sie über ein ertragreiches Territorium verfügen. Bei einigen Fliegen (*Bittacus*) bieten die Männchen den Weibchen ein "Hochzeitsgeschenk" an (eine in Seide eingewickelte Beute), welche vom Weibchen gefressen wird und wichtige Ressourcen enthält. Männchen mit grossen Geschenken werden bevorzugt (bei den Tanzfliegen ist daraus sekundär ein ritueller Bewegungsablauf geworden, wobei nur noch eine leere Hülle überreicht wird).
- iii. **Fisher's runaway Prozess.** Weibchen wählen Männchen um damit selber "attraktivere" Söhne zu haben, welche ihrerseits bevorzugt gewählt werden. Nach R.A. FISHER kann dieser Prozess aufgrund anfänglicher kleiner Unterschiede von selber zu immer grösseren Ornamenten eskalieren ("runaway"), vorausgesetzt: (a) Söhne erben ein überdurchschnittliches grosses Ornament von ihren Vätern und (b) Töchter erben die Präferenz für das grosse Merkmal. Die Merkmale (a) und (b) müssen dabei genetisch korreliert sind (vgl. dazu Kap. 5,

Genetische Kovarianz). Das Ornament selber ist dabei arbiträr in Bezug auf seine Wirkung für das Überleben des Trägers (viability selection), es bietet nur einen Vorteil für die Wahl durch das Weibchen (fertility selection) (Fig. 10.11).

- iv. **Weibchen erhalten "gute Gene"**. Damit wählen Weibchen erbliche Eigenschaften, welche für das Überleben wichtig sind (viability selection). Nach W.D. HAMILTON beziehen sich solche Eigenschaften vor allem auf die Resistenz gegen vorherrschende Krankheitserreger, welche von resistenten Männchen auf die Nachkommen vererbt werden (Fig.10.11).



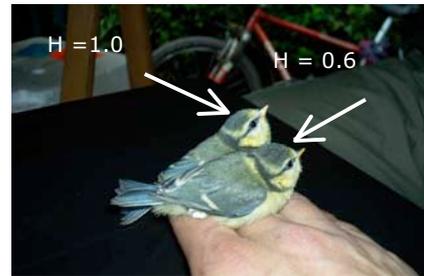
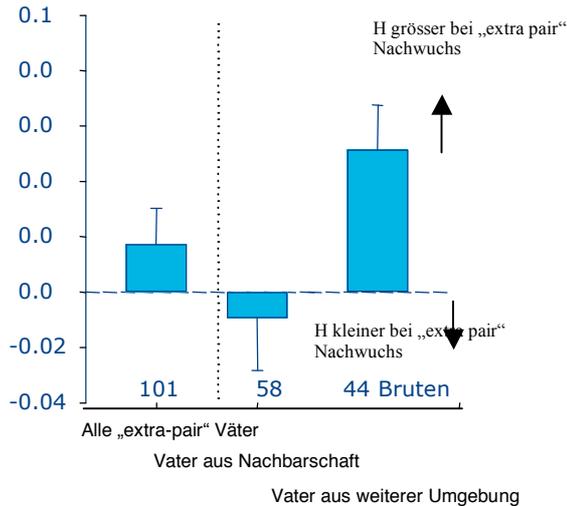
**Fig 10.11 Links:** Fisher's Prozess - eine prachtvolle Befiederung des männlichen Paradiesvogels wird (zusammen mit dem Balzverhalten) von den Weibchen bevorzugt. Das Merkmal bietet offensichtlich keinen Vorteil für das Überleben selber (Flucht vor Räubern etc.). **Rechts:** HAMILTONS' gute Gene - der Kamm des Hahns (*Gallus gallus*) ist gross und leuchtend rot bei gesunden Tieren und wird dann von den Weibchen bevorzugt. Kranke Tiere zeigen ein weniger auffälliges Ornament und werden weniger häufig gewählt.

- v. **Zahavis' Handikap-Prinzip.** Das Tragen eines grossen Ornaments, welches Nachteile für das Überleben (viability selection) bietet kann seinerseits eine gute Qualität des Männchens signalisieren. Das Männchen hat trotz des Handikaps überlebt. Theoretische Modelle zeigen, dass dieses Szenario funktionieren kann.

#### e) Extra-Paar Kopulation und Vorteile von Mehrfachpaarung

Während das Männchen durch Paarung mit vielen Weibchen mehr Nachkommen zeugen kann, ist der umgekehrte Vorteil für das Weibchen nicht offensichtlich. Paarung mit mehreren Männchen beinhaltet höhere Kosten - also Zeit und Energie für die Paarung, Risiko von übertragbaren Krankheiten etc. Die Zahl der Nachkommen wird dabei für das Weibchen nicht wesentlich erhöht.

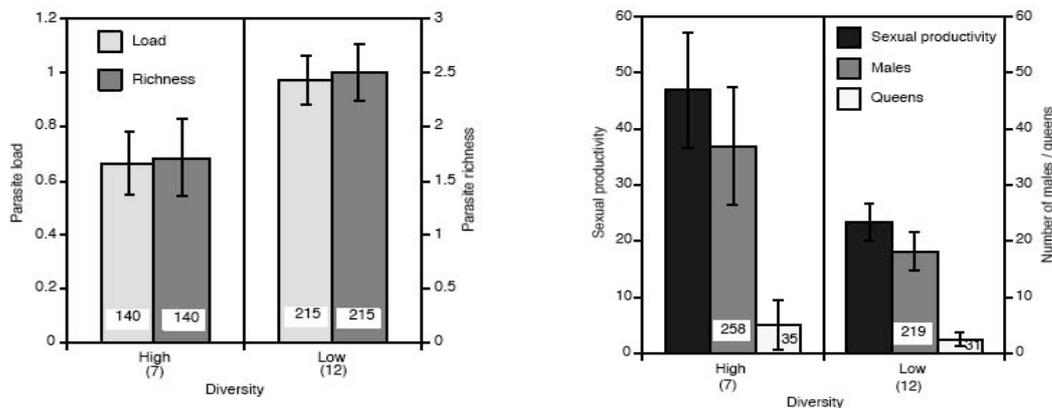
Unterschied in der Heterozygosität ( $H$ ) zwischen „extra-pair-young“ und „within pair young“



**Fig 10.12** Extra-Paar Kopulationen bei Blaumeisen (*Parus caeruleus*). Links: Bei Paarung mit Männchen aus der weiteren Umgebung haben die Nachkommen eine relativ höhere Heterozygosität ( $H$ , vgl.Kap.4). Rechts: Jungtiere mit höherem  $H$  entwickeln sich generell besser und werden mit höherer Wahrscheinlichkeit selber brüten.

Untersuchungen zeigen, dass Weibchen die zusätzliche Paarungen nebst ihrem eigentlichen Partner (sog. Extra-Paar Kopulationen) haben, einen Vorteil für ihre Nachkommen erzielen. Z.B. bei Paarung mit entfernteren Männchen steigt die genetische Diversität (Heterozygosität  $H$ ) unter den Nachkommen (Fig. 10.12). Jungtiere, welche später ihrerseits brüten haben ein statistisch höheres  $H$  als solche, die nicht selber brüten.

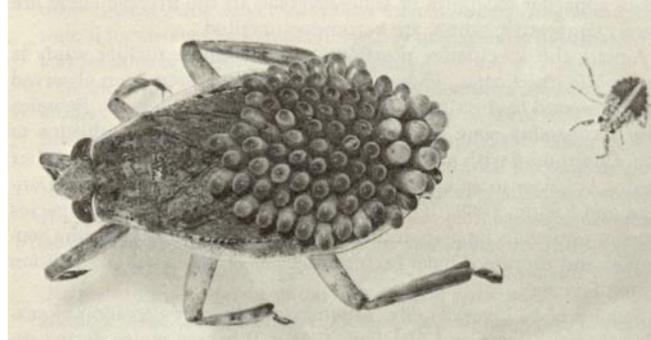
Ein weiterer Vorteil der Mehrfachpaarung kann auch direkt auf der resultierenden genetischen Diversifizierung der Nachkommenschaft beruhen. Genetisch unterschiedlichere Nachkommen sind z.B. wichtig, falls Krankheiten in Familienverbänden eine wichtige Rolle spielen. Weil die Wirtsgenotypen für den möglichen Befall durch Parasiten eine entscheidende Rolle spielen, sind genetische Unterschiede zwischen Nachkommen eine Möglichkeit das Risiko des gleichzeitigen Befalls der ganzen Familie zu minimieren (Fig. 10.13).



**Fig 10.13** Experimentell befruchtete Königinnen (Weibchen) der Erdhummel (*Bombus terrestris*) hatten entweder Familien (Kolonien) mit hoher (High) oder niedriger (Low) genetischer Diversität - entsprechend der Wirkung eines unterschiedliches Ausmasses der Mehrfachpaarung. **Links:** Eine genetisch stark diverse Nachkommenschaft wies einen kleineren Befall durch Parasiten auf. **Rechts:** Weibchen mit genetisch stärker diversifizierter Nachkommenschaft hatten auch eine höhere Fitness, gemessen an der Anzahl Söhne (Males), Töchter (Queens), bzw. der Kombination aus beiden Geschlechtern (Sexual productivity).

### f) Umkehr der Geschlechterrollen

In einigen Fällen sind die Weibchen das konkurrierende Geschlecht um Zugang zu den Männchen zu finden. Typischerweise obliegt bei solchen Arten die Brutpflege dem Männchen (Fig.10.14).



**Fig 10.14 Links:** Bei der Paarung von Seepferdchen (*Hippocampus breviceps*) übergibt das Weibchen die Eier in die Bruttasche des Männchens (rechts), welches die Brut für 2- 3 Wochen trägt. **Rechts:** Das Männchen der Wasserwanze (*Abedus herberti*) trägt die Brut. Die Nachkommenschaft wird durch die verfügbare Grösse der Bruttasche bzw. der Flügeldecken limitiert.

Der limitierende Faktor ist dabei die Kapazität des Männchens für die Brutpflege aufzukommen. Entsprechend konkurrieren die Weibchen um diese Kapazität der Männchen. In Fig.10.14 - die Grösse der Bruttasche bei Seepferdchen bestimmt die Anzahl der Eier, welche darin Platz finden, und die Grösse der Flügeldecken bestimmt die Anzahl der Eier, welche auf dem Rücken des Männchens Platz haben.

### g) Sexuelle Selektion bei Pflanzen

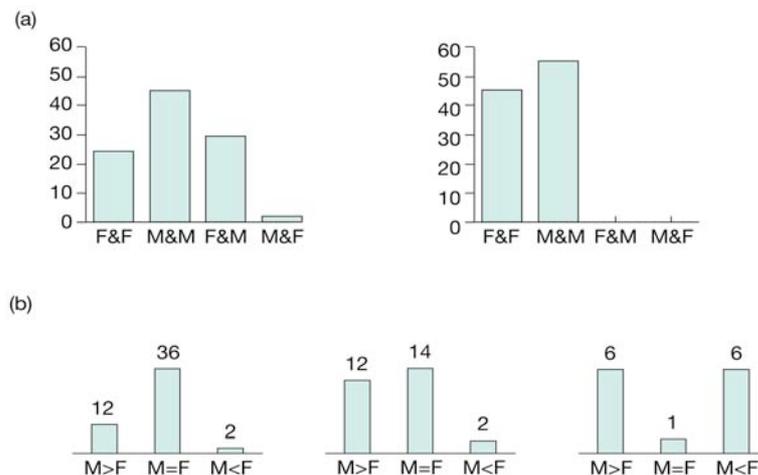
Die Überlegungen zur sexuellen Selektion sind an Tieren entwickelt worden. Die zugrundeliegenden Prinzipien sind allerdings allgemein und können deshalb auf Pflanzen übertragen werden. Tatsächlich weisen Pflanzen manchmal einen Sexualdimorphismus in den Blüten auf (Fig.10.15).



**Fig 10.15** Extremer Sexualdimorphismus bei Pflanzen; die Orchidee *Catasetum barbatum*. **Links:** Weibliche Blüten. **Rechts:** Männliche Blüten. Beide Blüten erscheinen auf der gleichen Pflanze, jedoch zu unterschiedlichen Zeiten.

Übertragen auf die Pflanzen sollte z.B. der Reproduktionserfolg der männlichen Blüte limitiert sein durch die Anzahl Besuche der Bestäuber (entsprechend der Anzahl Geschlechtspartner), während weibliche Blüten durch die Ressourcen limitiert sein sollten, welche in die Samen investiert werden. Die folgenden Beobachtungen stimmen mit dieser Hypothese überein.

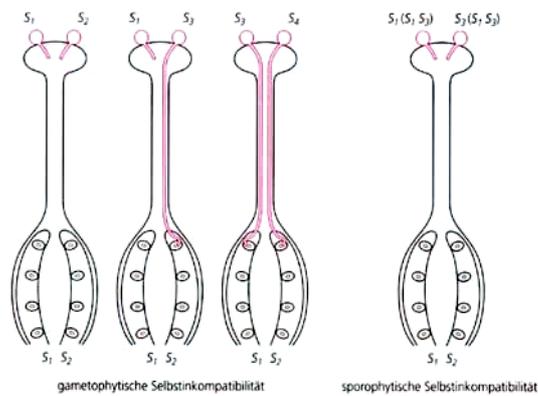
Die Blüte hat dabei zwei wichtige Teile - die eigentlichen reproduktiven Anlagen (Samenanlage, Pollen, etc.) und den Perianth (die Blütenkrone, Stempel, etc. welche zur Anlockung der Bestäuber dienen). Die männliche Funktion sollte vor allem durch den Perianth beeinflusst sein, die weibliche durch die reproduktiven Anlagen. Untersuchungen an einhäusigen Pflanzen zeigen, dass tatsächlich in vielen Arten, welche durch Bestäuber befruchtet werden, der Perianth in den männlichen Blüten grösser ist als die entsprechenden reproduktiven Anlagen in den weiblichen Blüten (Fig.10.16). Dieses Muster ist verschieden in Wind-bestäubten Pflanzen, wo die Grösse des Perianths mit der Grösse der reproduktiven Anlagen einher geht, dh. es gibt keine unterschiedlichen Grössen der Geschlechter (Fig.10.16). Bei zweihäusigen Pflanzen investieren männliche Individuen relativ mehr in Merkmale, welche der Anlockung von Bestäubern dienen als die weiblichen Individuen (Fig.10.16).



**Fig 10.16 Oben:** Häufigkeitsverteilung verschiedener Investitionsmuster in männliche (M) und weibliche (F) Blütenteile. Bei Tier-bestäubten Pflanzen (links) gibt es deutliche mehr Arten, wo die Weibchen die grösseren reproduktiven Anlagen und die Männchen den grösseren Perianth besitzen (F&M) als bei den Wind-bestäubten Pflanzen (rechts). Die weiteren Kategorien sind: F&F = Weibchen mit grösseren reproduktiven Anlagen und Perianth; M&M = Männchen mit grösseren Anlagen und Perianth; M&F = Männchen mit grösseren Anlagen und Weibchen mit grösserem Perianth. **Unten:** Bei zweihäusigen Pflanzen investieren Männchen mehr in Merkmale zur Anlockung von Bestäubern (Anzahl Blüten pro Blütenstand; Stärke des Blütenduftes; Nektarqualität) als die Weibchen. Die Kategorien sind: Männchen investiert mehr (M>F), Gleiche Investition (M=F); Weibchen investiert mehr (F>M).

*Kryptische Wahl durch die Weibchen bei Pflanzen.* Mehr Pollen als für die Befruchtung nötig sind, treffen auf dem Stigma der weiblichen Pflanze auf. Nach dem Auftreffen bildet sich ein Pollenschlauch. Dieser wächst und dringt schliesslich entlang des Griffels in die Samenanlagen (die Ovarien) des Weibchens ein, wo es zur Befruchtung kommt. Die am schnellsten wachsenden Pollenschläuche haben die grösste Chance, zur Befruchtung zu gelangen. Dieser Mechanismus erlaubt es der weiblichen Pflanze eine Auswahl aus den wachsenden Pollenschläuchen und damit zwischen den Vätern zu treffen. Zum Beispiel könnte die Wachstumsgeschwindigkeit durch das mütterliche Gewebe unterschiedlich beeinflusst sein. Man findet bei Pflanzen auch sehr häufig Inkompatibilitätsphänomene, dh.

Unverträglichkeit zwischen Pollen und weiblicher Pflanzen, welche sich bereits im Stadium des Wachstums des Pollenschlauchs manifestiert. In sehr einfacher Form ist dies eine Selbst-Inkompatibilität, dh. der eigene Pollen ist nicht in der Lage die Eier zu befruchten (Fig. 10.17). Doch auch komplexere Formen der Inkompatibilität sind bekannt, welche eine Auswahl der Männchen durch die Weibchen vermuten lassen.



**Fig 10.17** Selbstinkompatibilität bei Pflanzen. **Links:** Gametophytische Inkompatibilität. Der eigene Genotyp (S<sub>1</sub>, S<sub>2</sub>) wird am Wachstum gehindert. **Rechts:** Sporophytische Inkompatibilität. Sporen, die ein Allel mit dem mütterlichen Gewebe gemeinsam haben (S<sub>1</sub>), werden am Wachstum gehindert.