

# 1 SEXUELLE SELEKTION

## 1.1 Darwins Theorie der sexuellen Selektion: Eine Geschichte von Ablehnung bis Akzeptanz

Die Geschichte der Theorie der sexuellen Selektion oder „geschlechtlichen Zuchtwahl“ beginnt mit einem kurzen, eher unscheinbaren Abschnitt in der ersten Ausgabe von Darwins „On the Origin of Species by Means of Natural Selection“ im Jahre 1859. Hier schrieb Darwin: „What I call Sexual Selection [...] depends, not on a struggle for existence, but on a struggle between the males for possession of the females; the result is not death to the unsuccessful competitor, but few or no offspring“ (zitiert nach Darwin 1999, 74). Darwin ging an dieser Stelle darauf ein, warum sich bei manchen Arten die Geschlechter in Morphologie und Verhalten unterscheiden, obwohl beide unter denselben Umweltbedingungen leben. Bestimmte Merkmale entstünden, so nahm er an, nicht aus Gründen der Anpassung an äußere Lebensbedingungen der Organismen: „Thus it is, as I believe, that when the males and females of any animal have the same general habits of life, but differ in structure, colour, or ornament, such differences have been mainly caused by sexual selection“ (zitiert nach Darwin 1999, 76). Die Darstellung von der Konkurrenz des waffengespickten, kampfbereiten männlichen Geschlechts um das passiv bleibende weibliche Geschlecht fand schon an dieser Stelle ihr Gegenstück im Vorgang der Partnerwahl, der „female choice“ als zweitem Prozess der Theorie sexuellen Selektion. Die balzenden Männchen einiger Vogelarten „perform strange antics before the females, which, standing by as spectators, at last choose the most attractive partner“ (zitiert nach Darwin 1999, 75). Sexuelle Selektion wirkt also nach Darwin dadurch, dass „individual males have had, in successive generations, some slight advantage over other males, in their weapons, means of defence, or charms; and have transmitted these advantages to their male offspring“ (zitiert nach Darwin 1999, 76).

Es war die Summe aus verschiedenen Beobachtungen, die Darwin die Lückenhaftigkeit seiner Theorie der natürlichen Selektion erkennen ließ und die ihn schließlich dazu veranlasste, sein Konzept der sexuellen Selektion zu formulieren: Dass sich die Geschlechter bei vielen Arten in ihrer Morphologie unterscheiden, dass oft ein Geschlecht auffällige Schmuckmerkmale besitzt und dass miteinander eng verwandte Arten (bzw. „Rassen“) verschiedene auffällige Merkmale aufweisen, konnte nach Darwins Meinung kein Ergebnis natürlicher Selektion sein. Dass schließlich manche Weibchen „ästhetische“ Vorlieben für bestimmte Merkmale beim Paarungspartner zeigen, deutete den Weg in die entscheidende Richtung. Im Jahr 1867 begann sich Darwin mit zwei dieser Aspekte intensiv zu beschäftigen, die beide wesentliche Bestandteile seiner neuen Theorie werden sollten: Zum einen suchte er nach der Ursache der geographischen

Variabilität des Menschen. Warum, so fragte er, unterscheiden sich die menschlichen „Rassen“ hinsichtlich so vieler Merkmale, die noch dazu, wie beispielsweise der männliche Bart oder volle Lippen, ganz offensichtlich nicht durch natürliche Selektion entstanden sein konnten. Zum anderen suchte er die verschiedenen Tierarten nach den möglichen Vorlieben der Weibchen für bestimmte männliche Merkmale ab, befragte andere Forscher und Tierzüchter und ließ dazu – vor allem an Vögeln – eine Vielzahl von Experimenten durchführen (vgl. Desmond & Moore 1992). Hier gab ihm auch die Arbeit an seinem Buch „The Variation of Animals and Plants under Domestication“, die kurz vor dem Abschluss stand, weitere Anregungen.

Als Darwin 1871 sein Werk „The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex“ veröffentlichte, hatte er – sich der Brisanz seiner Theorie offenbar bewusst und die nachfolgende Kritik antizipierend - eine Fülle von Beispielen für männlichen Wettbewerb, aber auch Hinweise auf weibliche Paarungspräferenzen aus einer Vielzahl von Tiergruppen zusammengestellt. Vorausgegangen war eine Debatte mit Darwins Mitstreiter Alfred Russell Wallace, in der Darwin schließlich einen konsequenten Standpunkt zur Entstehung geschlechtsdimorpher Merkmale entwickelte (vgl. Cronin 1993). Noch deutlicher als zuvor findet sich hier die prozessuale Zweiteilung von Wahl und Konkurrenz formuliert: „Der geschlechtliche Kampf ist zweierlei Art. In der einen findet er zwischen den Individuen eines und des nämlichen Geschlechts, und zwar allgemein des männlichen statt, um die Rivalen fortzutreiben oder zu töten, wobei die Weibchen passiv bleiben, während in der andern der Kampf zwar auch zwischen den Individuen des nämlichen Geschlechts stattfindet, um die des anderen Geschlechts zu reizen oder zu bezaubern, und zwar meist die Weibchen, wobei aber die letzteren nicht mehr passiv bleiben, sondern die ihnen angenehmeren Genossen sich wählen.“ (Darwin 1871; zitiert nach Darwin 1992, S. 695f).

Ein anderer Teil des Buches drohte aber nach Darwins Ansicht mindestens ebensoviel Kritik auf sich zu ziehen. So äußerte er sich vor dem Erscheinen in einem Brief: „Ich werde [...] ein weiteres Buch, zum Teil über den Menschen, veröffentlichen, das, wie ich fürchte, viele als sehr ruchlos verurteilen werden“ (zitiert in Desmond & Moore 1992, 648). Denn es ging um mehr als um die biologische Herkunft des Menschen und seine Variabilität – in immerhin drei Kapiteln des ersten Teils des Buches führte Darwin auch die Ursprünge menschlicher „Geisteskräfte“, Errungenschaften wie Intellekt, Moral, Religion und Ästhetik auf evolutionäre Grundlagen zurück. Angesichts seiner durchaus begründeten Befürchtungen fielen die unmittelbaren Reaktionen auf die Theorie der sexuellen Selektion und ihre Übertragung auf den Menschen erstaunlich moderat aus. „Nichts tauchte auf. Die meisten Kritiker ließen ein leises Ächzen

vernehmen – das war alles“ (Desmond & Moore 1992, 653). Nicht nur die Kritik war zurückhaltend, die Resonanz überhaupt war im Vergleich zu der auf „The Origin of Species“ äußerst bescheiden (s. Cronin 1993 für einen Überblick über die Rezeptionsgeschichte). Das nichtwissenschaftliche viktorianische Publikum war keinesfalls empört, vielmehr empfand es, „die Affen ignorierend, wie viele es taten [...] ‚Descent of Man‘ als eine imposante Familiensaga“ (Desmond & Moore 1992, 654). Die Zeitschrift *Nature* veröffentlichte in den folgenden drei Jahrzehnten bis zur Jahrhundertwende nur eine kleine Anzahl von Beiträgen, die sich mit der sexuellen Selektion beschäftigen (vgl. Fritsch 2001). Die wissenschaftliche Rezeption in Frankreich war offenbar eher ablehnend (vgl. Harvey 1995), im deutschsprachigen Bereich reagierte man insgesamt einigermaßen wohlwollend, in Hinblick auf die weibliche Wahl jedoch äußerst kritisch (z.B. Groos 1896).

Der nicht nur in England dominierende zeitgenössische Kritiker der Theorie der sexuellen Selektion war Wallace, der sich in diesem Zusammenhang als „darwinistischer denn Darwin“ (Desmond & Moore 1992, 617) erwies. Die natürliche Auslese reichte seiner Meinung nach als Erklärungsansatz für die Phänomene, die Darwin der sexuellen Selektion zuschrieb, vollständig aus. Wallace (1875; 1889) erklärte geschlechtsdimorphe Merkmale vieler Tierarten vor allem als Produkte natürlicher Selektion, indem sie beispielsweise der Arterkennung dienten, auffällige Schmuckmerkmale sah er als nichtadaptiven Ausdruck erhöhter physiologischer Aktivität, überschäumender männlicher Kraft und Energie. Wo er jedoch die Möglichkeit der sexuellen Selektion für die Entstehung männlichen Schmuckes, Gesanges oder Werbungsverhaltens einräumte, sah er zwar Konkurrenz zwischen Männchen (die er letztlich wieder als Vorgang natürlicher Selektion ansah), nicht aber weibliche Wahl verwirklicht: „In this extension of sexual selection to include the action of female choice or preference and in the attempt to give to that choice such wide-reaching effects, I am unable to follow him more than a very little way“ (Wallace 1889, 283).

Wallaces Kritik am Wahlkonzept betraf vor allem zwei Punkte (vgl. hierzu Cronin 1993; Otte 1979). Zum einen hielt er es für unwahrscheinlich, dass Weibchen in der Lage seien, äußerst geringe Unterschiede zwischen verschiedenen Männchen wahrzunehmen. Und selbst wenn Weibchen ein solches „ästhetisches Empfinden“ hätten, so könne hieraus doch keine selektive Kraft entstehen, da wohl kaum alle Weibchen einer Population und noch dazu über längere Zeiträume hinweg dieselben Präferenzen zeigen würden (Wallace 1889). Auch andere selektionistisch orientierte zeitgenössische Naturforscher äußerten sich dem Konzept der

Partnerwahl gegenüber ablehnend, hielten sich an Wallaces Argumentation oder suchten mit dieser vergleichbare Lösungen. Edward Poulton (1890; vgl. Cronin 1993) entwickelte eine von vielen befürwortete Lösung mit der Kategorie des „epigamen Merkmals“, das für die Verpaarung wichtig sei, indem es die Zurückhaltung des Weibchens überwinden und es zu erregen helfe – von Wahl konnte hier allerdings keine Rede mehr sein. So sollte, was Darwin auf mehr als ein Jahrzehnt der Auseinandersetzung mit seiner Theorie zurückblickend schrieb, noch für die nächsten neunzig Jahre gelten: „Most [...] naturalists [...] admit that the weapons of male animals are the result of sexual selection, that is, of the best armed males obtaining most females and transmitting their masculine superiority to their male offspring. But many naturalists doubt, or deny, that female animals ever exert any choice, so as to select certain males in preference to others“ (Darwin 1882, zitiert in Barrett 1977, ii, 278). Auch Darwins Ansatz von der Entstehung der menschlichen „Rassen“ durch sexuelle Selektion erfuhr spätestens mit Westermarcks „History of Human Marriage“ (1891) dauerhafte Relativierung (vgl. Fritsch 2001; Thornhill 1986). Ohne also die Theorie als Ganzes abzulehnen, maß man ihr gegenüber der Theorie der natürlichen Selektion eine allenfalls marginale Bedeutung zu. Daher war in der Folgezeit - von wenigen Ausnahmen abgesehen - der argumentative Hintergrund für Beobachtungen von tierlichem Paarungsverhalten nicht das Konzept der sexuellen Selektion, sondern das der natürlichen Selektion (Cronin 1993; West-Eberhard 1983). In dieser „forgotten Era of sexual selection theory“ (West-Eberhard 1983, 156) bestand so gut wie kein Interesse an einer empirischen Überprüfung (Andersson 1994; Cronin 1993).

Julian Huxley (1938a), einer der Begründer der Modernen evolutionären Synthese, brachte mit seiner Auseinandersetzung mit der Theorie der sexuellen Selektion diese erneut ins Rampenlicht. Er hielt viele der von Darwin genannten Merkmale für natürlich selektiert. So dienten nach seiner Meinung zahlreiche auffällige Merkmale lediglich dem Drohen zwischen Artgenossen. Die Möglichkeit echter weiblicher Wahl als Prozess der sexuellen Selektion lehnte er ab. Darwins Theorie der sexuellen Selektion wollte er durch zwei Konzepte ersetzen, einerseits durch den Poultonschen Begriff der „epigamen“ Selektion (Poulton 1890) und andererseits durch seine Kategorie der „intrasexuellen Selektion“, der Konkurrenz um Paarungspartner (zum Begriff der sog. „intersexuellen Selektion“ s. Cronin 1993). Huxley lehnte das Konzept der weiblichen Wahl ab, weil ihm die Evolution nutzloser, kostenträchtiger Schmuckmerkmale durch Partnerwahl mit dem Wohl der Art unvereinbar schien, und das war in seinen Augen sowohl unmoralisch als auch undarwinistisch (vgl. Miller 2000). Wenn auch Huxleys Kritik kaum zur Klärung der Diskussion beitrug, so bewirkte sie aber sicherlich die weitere Nichtbeachtung des Wahlkonzeptes (Small

1993). Andererseits war Huxley der erste, der anmerkte, dass – zumindest bei polygamen Arten – die Varianz im Reproduktionserfolg zwischen den Männchen größer sein sollte als zwischen den Weibchen und dass daher die auf Männchen wirkenden selektiven Drücke stärker seien als die auf Weibchen wirkende (vgl. Otte 1979).

Diese Annahme konnte in den 40er Jahren der Genetiker Angus Bateman durch Kreuzungsexperimente mit der Fruchtfliege *Drosophila melanogaster* bestätigen (Bateman 1948). Bateman fand heraus, dass so gut wie alle Weibchen Nachkommen produzierten, während mehr als ein Fünftel der Männchen gar nicht zum Zug kamen - die Varianz im Reproduktionserfolg war also bei Männchen deutlich größer als bei Weibchen. Zudem konnten Männchen durch mehrfache Verpaarungen die Anzahl ihrer Nachkommen erhöhen, für Weibchen dagegen machte es keinen Unterschied, ob sie sich nur einmal oder mehrmals verpaarten - bei Männchen, nicht aber bei Weibchen war also der Fortpflanzungserfolg eine Funktion des Paarungserfolgs. Bateman führte beide Beobachtungen auf das Wirken intrasexueller – besser gesagt: intramaskuliner – Selektion zurück, die wiederum aus der Tatsache resultiere, dass Weibchen weniger Gameten produzieren als Männchen. Doch Bateman erkannte noch mehr: Die Fertilität des Weibchens (gemeint ist hier der Reproduktionserfolg), so schrieb er, werde durch die vor allem von der Ernährung abhängigen „capacity for rearing young“ (1948, 364) bestimmt (die Fähigkeit zur Eiproduktion oder auch zur Milchproduktion), die Fertilität des Männchens dagegen sei ein Produkt der Anzahl der von ihm erreichten Inseminationen.

Bereits im Jahre 1930 war Ronald A. Fishers Buch „The Genetical Theory of Natural Selection“ erschienen und – unter dem ablehnenden Einfluss Huxleys (Cronin 1993) - weitgehend unbeachtet geblieben, doch seit der Veröffentlichung der zweiten Auflage im Jahre 1958 nahm die Diskussion um die Theorie der sexuellen Selektion allmählich zu. Fisher war als erster in der Lage, ein schlüssiges Modell für die Entstehung auffälliger Merkmale durch den Prozess der Partnerwahl zu entwickeln. Während seine Zeitgenossen Schmuck und auffälliges Werbungsverhalten als nichtadaptive Beiprodukte adaptiver Prozesse oder als Resultate natürlicher Selektion sahen, stellte er erstmals detailliert dar, wie das wählende Geschlecht von der Bevorzugung von Individuen mit scheinbar nutzlosen Merkmalen profitieren könnte – er erklärte nicht nur die Entstehung sexueller Ornamente, sondern auch die Evolution sexueller Präferenzen. Genau hierin bestand Fishers bahnbrechende Leistung: Er betrachtete die Präferenzen selbst als biologische Merkmale, die – ebenso wie andere biologische Merkmale - , variieren können, erblich sind und der Selektion unterliegen (vgl. Miller 2000). „If Darwin was

the architect, Ronald Fisher clearly was his main assistant in the construction of sexual selection theory“ (Andersson 1994, 19). Fisher formulierte nicht nur das – später vieldiskutierte - Modell der „runaway“-Selektion (1958), er hatte zuvor schon das Prinzip eines Indikator-Prozesses beschrieben (1915), bei dem auffällige Merkmale hohe Qualität des Trägers signalisieren: „Let us suppose that the feature in question is in itself valueless, and only derives its importance from being associated with the general vigor and fitness of which it affords a rough index“ (Fisher 1915). Mit diesen beiden Ideen Fishers, der „runaway“-Hypothese und der „good genes“-Hypothese, waren über Jahrzehnte hinweg zwei Modelle völlig unbeachtet geblieben, die sich schließlich zu den am kontroversesten diskutierten Modellen des modernen Konzeptes der Partnerwahl entwickeln sollten.

Noch immer wurde die Bedeutung der sexuellen Selektion im Vergleich zur natürlichen Selektion als eher gering bewertet, auffälliger Schmuck und aufwendiges Werbungsverhalten wurden vorwiegend als epigame Merkmale, als ethologische Isolationsmechanismen oder als Resultat der Nutzung unterschiedlicher ökologischer Nischen durch die Geschlechter interpretiert (z.B. Mayr 1972), kaum jedoch mit dem Wirken weiblicher Wahl erklärt (s. Cronin 1993; Miller 2000). Das Konzept sexueller Selektion wurde nicht etwa abgelehnt, weil die wissenschaftliche Welt in der Mitte des 20. Jahrhunderts gute Argumente dagegen gehabt hätte - in der Tat hatte sie die nicht -, statt dessen kann vermutet werden, dass die Theorie ignoriert wurde, weil die Biologie dieser Zeit ideologisch, konzeptuell und methodologisch nicht bereit und in der Lage war, adäquat mit ihr umzugehen (Miller 2000; vgl. Small 1993). Doch das änderte sich allmählich: Fishers Buch in der Neuauflage (1958), John Maynard Smiths frühe Untersuchungen zum Paarungsverhalten von Fruchtfliegen (1955, 1958), Peter O' Donalds (1962) Ansätze zur mathematischen Modellierung der weiblichen Wahl, wie Fisher sie beschrieben hatte, sowie George Williams (1966) theoretische Einordnung sexueller Schmuckmerkmale auf dieselbe Stufe mit anderen, durch natürliche Selektion entstandene Anpasstheiten – all dies zeigte eine deutliche Trendwende an (vgl. Andersson 1994; Miller 2000). Auch die gesellschaftlichen Voraussetzungen für die Beschäftigung mit Darwins Theorie änderten sich seit den 60er Jahren grundlegend. Die sexuelle Revolution schaffte die nötige Offenheit für die Beschäftigung mit dem Thema Sexualität, und das Aufkommen des Feminismus brachte mit einem höheren Anteil an Frauen in der Wissenschaft auch die weibliche Perspektive für wissenschaftlich untersuchte Phänomene mit sich (Small 1989). Weibliche Individuen wurden nun nicht mehr nur in ihrer oft als selbstlos verstandenen Funktion als Mutter gesehen, sondern als individuelle Strateginnen, die

ihre biologischen Interessen ebenso konsequent wie männliche Individuen verfolgen (Small 1989).

Hundert Jahre nach der ersten Veröffentlichung von Darwins Theorie der sexuellen Selektion setzte schließlich Robert Trivers' Beitrag in Bernard Campbells Jubiläumsband „Sexual Selection and the Descent of Man“ im Jahr 1972 den Ausgangspunkt für die bis heute andauernde Phase intensiver Beschäftigung mit dem Konzept der weiblichen Wahl. Trivers beschränkte sich – anders als die übrigen Autoren des Bandes - nicht auf männlichen Wettbewerb als Prozess sexueller Selektion. Er nannte die Probleme des Konzeptes der weiblichen Partnerwahl, schlug aber auch einige empirisch zu untersuchende Variablen vor. Trivers (1972) charakterisierte mit seiner Theorie des elterlichen Investments – den Ansatz von Bateman (1948) weiterentwickelnd - einen die Richtung und Stärke der sexuellen Selektion maßgeblich beeinflussenden Faktor: „What governs the operation of sexual selection is the relative parental investment of the sexes in their offspring“ (Trivers 1972, 141). Das Geschlecht mit dem höheren elterlichen Investment - hiermit ist jegliche Investition in einen vorhandenen Nachkommen gemeint, die die Wahrscheinlichkeit der Produktion weiterer Nachkommen vermindert - stellt eine den Reproduktionserfolg des anderen Geschlechts limitierende Ressource dar. Daher wird – so Trivers - das weniger investierende Geschlecht um das höher investierende Geschlecht konkurrieren und zu möglichst vielen verschiedenen Partnern tendieren.

## **1.2 Evolution und Anpassung**

Darwin hatte die drei Grundvoraussetzungen für biologische Selektion und damit für das Abläufen eines Evolutionsprozesses erkannt: Variabilität – die Individuen unterscheiden sich voneinander -, Heritabilität – die Individuen geben ihre Eigenschaften an ihre Nachkommen weiter – und differentielle Reproduktion – der Fortpflanzungserfolg ist aufgrund begrenzter Ressourcen nicht für alle Individuen gleich. Was Darwin auf Individuen bezog, wird heute – vor dem Hintergrund des Wissens um genetische Vererbung – auf die Ebene der Gene bzw. Allele übertragen (vgl. Alcock 1996). Die Grundannahme ist hierbei, dass Unterschiede zwischen Individuen durch Unterschiede in ihrer genetischen Information mitverursacht werden. Die Selektion setzt an den wahrnehmbaren Eigenschaften des Individuums – seinem Phänotyp – an. Unterscheiden sich bei Begrenztheit der reproduktiven Möglichkeiten die Individuen hinsichtlich ihrer Phänotypen, so wird letztendlich eine bestimmte Allelkombination - nämlich die desjenigen Individuums, das besonders viele Nachkommen hinterlassen hat - in der Nachfolgeneration