

Edlund, Lena; Korn, Evelyn

**Working Paper**

## Sex und Gender, oder: Könnten Schnecken arbeitsteilig leben?

Marburger Volkswirtschaftliche Beiträge, No. 2007,06

**Provided in Cooperation with:**

Faculty of Business Administration and Economics, University of Marburg

*Suggested Citation:* Edlund, Lena; Korn, Evelyn (2007) : Sex und Gender, oder: Könnten Schnecken arbeitsteilig leben?, Marburger Volkswirtschaftliche Beiträge, No. 2007,06, Philipps-Universität Marburg, Fachbereich Wirtschaftswissenschaften, Marburg

This Version is available at:

<https://hdl.handle.net/10419/29889>

**Standard-Nutzungsbedingungen:**

Die Dokumente auf EconStor dürfen zu eigenen wissenschaftlichen Zwecken und zum Privatgebrauch gespeichert und kopiert werden.

Sie dürfen die Dokumente nicht für öffentliche oder kommerzielle Zwecke vervielfältigen, öffentlich ausstellen, öffentlich zugänglich machen, vertreiben oder anderweitig nutzen.

Sofern die Verfasser die Dokumente unter Open-Content-Lizenzen (insbesondere CC-Lizenzen) zur Verfügung gestellt haben sollten, gelten abweichend von diesen Nutzungsbedingungen die in der dort genannten Lizenz gewährten Nutzungsrechte.

**Terms of use:**

*Documents in EconStor may be saved and copied for your personal and scholarly purposes.*

*You are not to copy documents for public or commercial purposes, to exhibit the documents publicly, to make them publicly available on the internet, or to distribute or otherwise use the documents in public.*

*If the documents have been made available under an Open Content Licence (especially Creative Commons Licences), you may exercise further usage rights as specified in the indicated licence.*

**Marburg Papers on Economics • Marburger Volkswirtschaftliche Beiträge**

[http://www.wiwi.uni-marburg.de/Lehrstuehle/VWL/MAKRO/gelbe\\_reihe/liste.htm](http://www.wiwi.uni-marburg.de/Lehrstuehle/VWL/MAKRO/gelbe_reihe/liste.htm)

ISSN-No.: 1860-5761

**Lena Edlund & Evelyn Korn**

**„Sex“ und „Gender“, oder:  
Könnten Schnecken arbeitsteilig leben?**

**No. 06-2007**

Prof. Dr. Evelyn Korn  
Philipps-University Marburg  
Faculty of Business Administration and Economics  
Microeconomics  
Universitätsstr. 24, D-35032 Marburg  
E-Mail: [korn@wiwi.uni-marburg.de](mailto:korn@wiwi.uni-marburg.de)

# „Sex“ und „Gender“, oder: Könnten Schnecken arbeitsteilig leben?

*Lena Edlund und Evelyn Korn\**

## 1. Einleitung: „Sex“ oder „Gender“?

Menschliche Gesellschaften sind stark von Arbeitsteilung geprägt, die sich an den Aufgaben der Geschlechter in der Reproduktion orientiert. Ist diese Koinzidenz Zufall? Oder anders gefragt: Könnte unsere soziale Organisation ähnlich aussehen, wenn alle Individuen sowohl die weibliche als auch die männliche Rolle in der Fortpflanzung übernehmen könnten? Diese Frage besteht aus zwei Elementen. Zum einen ist zu klären, warum es sexuelle Reproduktion gibt. Diese Frage hat Maynard Smith (1978) weitgehend beantwortet, indem er die Anpassungsvorteile sich sexuell fortpflanzender Individuen gezeigt hat. Zum anderen ist zu untersuchen, wie sich die Verteilung der sexuellen Funktionen auf Organismen auswirkt. Mit dieser Frage beschäftigt sich diese Arbeit.

Sie untersucht die strukturellen Unterschiede zwischen Populationen von Zwittern bzw. Hermaphroditen, d.h. Individuen, die über funktionsfähige weibliche sowie männliche Geschlechtsorgane verfügen, und Populationen von so genannten Gonochoristen, d.h. Individuen, die entweder männlich oder weiblich sind. Dabei zeigt sich, dass eine wichtige Voraussetzung für Arbeitsteilung – nämlich Heterogenität von Individuen, die ja erst dazu führt, dass komparative Vorteile genutzt werden können – langfristig nicht mit einer hermaphroditischen Organisation der Reproduktion vereinbar ist. Die Argumentation zeigt darüber hinaus, dass biologische Vorteile von Heterogenität nicht nur die Ausbildung einer gonochorischen Organisation, d.h. die Trennung der Geschlechtsfunktionen in verschiedene Organismen, erklären kann. Sie kann vielmehr auch zur Erklärung von männlichen und weiblichen Verhaltensstrukturen genutzt werden. Die Analyse verdeutlicht insbesondere, dass die Anlage zur Polygynie sowie zur Promiskuität Eigenschaften sind, die keineswegs zufällig als „männlich“ besetzt sind, sondern vielmehr eine Bedingung für die Existenz rein männlicher Individuen sind.

Seit den 1950er Jahren hat sich in der englischen Sprache der Begriff „Gender“ durchgesetzt, um Unterschiede zwischen den Geschlechtern zu kennzeichnen, die eher sozialer als unmittelbar biologischer Natur sind. Eine Trennlinie zwischen diesen

---

\* Edlund: Department of Economics, Columbia University, New York, Korn: Abt. Mikroökonomie, Fachbereich Wirtschaftswissenschaften, Philipps-Universität Marburg.  
Der Vortrag basiert auf den Arbeiten „Hermaphroditism: What's not to like?“, erschienen in: Journal of Theoretical Biology, 245 (2007) und „From Sex to Gender“, Marburger Diskussionsbeitrag No.15-2006 (2006).

beiden Kategorien ist jedoch nicht klar zu ziehen. Ein Unterschied zwischen den Geschlechtern macht sich bei der Gestaltung des Organismus, bei der individuellen Verhaltenswahl, aber auch bei der Entwicklung von Institutionen bemerkbar; die Ursachen für diese Unterschiede sind jedoch nicht offensichtlich. Die Definition von „weiblich“ und „männlich“, die aus der Gestalt der Keimzellen abgeleitet wird, ist rein biologisch: Männliche Keimzellen tragen nur genetische Informationen, weibliche zusätzlich noch die Energie, die zum Beginn der Zellteilung und der ersten Entwicklung eines Individuums nötig ist, sowie weitere Informationspakete. Wenn – um an das andere Ende der Skala zu gehen – Institutionen wie die Entwicklung von Normen betrachtet werden, ist dies eindeutig der Kategorie „Gender“ zuzuordnen. Zwischen diesen beiden Extremen liegen die Merkmale, die ein Individuum prägen, etwa die Gestalt des Organismus, insbesondere die Ausprägung sekundärer Geschlechtsmerkmale, oder das Verhalten des Einzelnen. Hier ist eine Zuordnung in biologische oder soziale Kategorien nicht mehr klar.

Sind etwa körperliche Attribute, die als männlich betrachtet werden, rein durch (biologische) Vorteile in der Reproduktion hervorgegangen – weil der Träger dieser Attribute besonders erfolgreich in der Gewinnung von Partnerinnen war? Oder ist die Definition eines „männlichen Äußeren“ eine über Epochen wandelbare (soziale) Festlegung? Ist aggressives Verhalten ein Verhalten, das durch eine „soziale“ Einordnung männlich wird oder ist es durch biologische Faktoren bestimmt? Was gilt für (männliche) Promiskuität und für (weibliche) Selektivität in der Partnerwahl oder für (ebenfalls weibliche) Kooperationsbereitschaft? Das so genannte Bateman-Prinzip (s. Trivers und Willard (1973)) geht davon aus, dass diese Verhaltensweisen biologisch begründbar sind: Denn es sagt, dass Eizellen aufgrund ihrer Ausstattung mit Energie knapp sind, während Spermien im Überfluss existieren. Männlicher Reproduktionserfolg ist daher durch den Zugang zu Eizellen begrenzt, weiblicher Reproduktionserfolg hingegen durch den Zugang zu Ressourcen (wenn die Anfangsausstattung aufgebraucht ist). Für männliche Individuen ist es damit sinnvoll, aggressiv und promisk zu sein, um möglichst viele Eizellen zu befruchten, während weibliche Individuen ihre hohe Anfangsinvestition durch die Wahl des „richtigen“ Partners schützen müssen.

Das Bateman-Prinzip gilt auch für weibliche und männliche Funktionen von Zwittern – die Definition von „weiblicher Teil“ und „männlicher Teil“ erfolgt ja auch hier durch die Eigenschaften der Keimzellen. Alle biologisch begründbaren Unterschiede zwischen „männlich“ und „weiblich“ sind damit auch für Zwitter attraktiv und zum Teil auch für diese umsetzbar: So kann ein Individuum z. B. in verschiedenen Situationen unterschiedlich aggressiv sein. Diese Trennung hat aber Grenzen, die offensichtlich werden, wenn es um die Entwicklung typisch weiblicher oder männlicher Körpermerkmale geht. Aus der Abgrenzung zur Geschlechtsdifferenzierung bei Zwittern lassen sich damit Erkenntnisse über die Entwicklung von Unterschieden zwischen männlichen und weiblichen Merkmalen ziehen. Die Abgrenzung zwischen rein biologisch begründeten und sozialen (antrainierten) Unterschieden wird dadurch deutlicher. Denn die Trennung der Geschlechter in verschiedene Organismen erlaubt

es zunächst, die reproduktiven Vorteile aus geschlechtsspezifischen Unterschieden zu intensivieren, da kein Gegengewicht durch die jeweils andere Funktion mehr existiert. Daran anschließend können sich Eigenschaften entwickeln, die nur mit der Existenz verschieden geschlechtlicher Individuen möglich sind. Das bedeutet, dass alle Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Aspekten, die auch bei Zwittern zu beobachten sind, biologische Ursachen haben; denn es gibt in einer hermaphroditischen Population nur einen Geschlechts“typ“. Unterschiede, die zwischen den Geschlechtern einer gonochorischen Population auftreten, können hingegen biologisch und sozial begründet sein. Um die Frage aus dem Titel aufzugreifen: Wenn auch Schnecken – die einen großen Teil der Zwitter auf der Erde ausmachen – arbeitsteilig leben können, sind viele der Unterschiede zwischen Männern und Frauen der Kategorie „Gender“ zuzuordnen. Wenn nicht, ist davon auszugehen, dass vieles aber nicht notwendigerweise alles biologisch zu begründen ist.

Mit den Unterschieden zwischen Zwittern und Gonochoristen hat sich bereits eine umfangreiche Literatur befasst. Charnov, Maynard Smith und Bull (1976) sowie Charnov (1979) haben sich aus theoretischer Sicht mit der Existenz von Zwittern befasst. Beide Arbeiten legen ihren Fokus auf das Problem (zielgerichtet) Partner zu finden: Wenn es schwierig ist einen Partner zu finden, ist es sinnvoll, sich mit jedem Artgenossen paaren zu können. In jüngerer Zeit sind vor allem empirische Arbeiten erschienen, von denen hier nur Greeff und Michiels (1999) und Haase und Karlsson genannt werden sollen. Beide Arbeiten haben gezeigt, dass Heterogenität kein wesentliches Merkmal von Zwittern ist. An diese Beobachtung knüpft die im Folgenden dargestellte Analyse an. Sie liefert damit eine andere theoretische Erklärung für die Existenz von Zwittern als die der Mobilität und erlaubt damit die zuvor genannten Schlüsse.

## 2. Modell

Um zu erklären, welche Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Individuen auf die unterschiedlichen Rollen in der Reproduktion zurückgehen und welche auf die Tatsache, dass diese Rollen von verschiedenen Individuen übernommen werden, wird zunächst der reproduktive Erfolg von Männchen, Weibchen und Zwittern in einer bestimmten Population untersucht. Mithilfe eines spieltheoretischen Modells wird dann untersucht, welche Individuen sich für welchen Geschlechtstyp (männlich, weiblich, zwittrig) entscheiden.<sup>1</sup> Dazu sei eine Population von Individuen betrachtet, die von unterschiedlicher Qualität  $i \in [0,1]$  sind; die Qualität ist als gleichverteilt unterstellt. Jedes Individuum ist mit der gleichen Menge an Ressourcen (auf 1 normiert) für die Fortpflanzung ausgestattet. Diese Ressourcen kann es für drei verschiedene Funktionen verwenden: Für die Bildung eines weiblichen Geschlechtsorgans (das  $a$  kostet), für die Bildung eines männlichen

---

<sup>1</sup> Die Überlegungen basieren auf Edlund und Korn (2007). Details und Beweise zu den dargestellten Ergebnissen sind dort zu finden.

Geschlechtsorgans (das  $b$  kostet) und, falls das Individuum ein weibliches Geschlechtsorgan gebildet hat, zur Produktion von Eiern. Wenn das Individuum eine männliche Funktion gebildet hat, kann es Spermien in beliebiger Menge bilden, da deren Grenzkosten vernachlässigbar sind. Für die Nachkommen, die aus einer Paarung entstehen, bestimmt der Vater die Qualität, die Mutter, abhängig von ihrer eigenen Qualität, die Anzahl: Ein weibliches Individuum der Qualität  $i$  produziert  $(1 - a) \cdot i$  Eier, ein Zwitter  $(1 - a - b) \cdot i$  Eier, ein männliches Individuum (oder entsprechend ein Zwitter) produziert Spermien seiner Qualität  $i$ . Es wird unterstellt, dass bei einer Paarung das Männchen (die männliche Funktion eines Zwitters) alle Eier des Weibchens (der weiblichen Funktion) befruchtet.<sup>2</sup> Der reproduktive Erfolg, der sich aus einer Paarung ergibt, ist für beide Eltern die mit der Qualität gewichtete Anzahl der Nachkommen. Wenn also ein männliches Individuum der Qualität  $i_m$  auf ein weibliches Individuum der Qualität  $i_w$  trifft, ist der reproduktive Erfolg für beide  $(1 - a) \cdot i_w \cdot i_m$ ; falls die Eizellen von der weiblichen Funktion eines Zwitters stammen, ist der reproduktive Erfolg  $(1 - a - b) \cdot i_w \cdot i_m$ . Aus diesen Annahmen folgt unmittelbar, dass ein Männchen (eine männliche Funktion) bereit ist, sich mit jedem Weibchen (jeder weiblichen Funktion) zu paaren, dem es begegnet, da seine weiteren Reproduktionsmöglichkeiten dadurch nicht eingeschränkt werden. Für ein Weibchen (eine weibliche Funktion) hingegen gibt es nur eine Paarungsmöglichkeit, es muss daher seinen Partner auswählen. Ein Zwitter muss die Interessen seiner beiden Geschlechtsfunktionen berücksichtigen und Zielkonflikte abwägen. Wäre Partnersuche kostenlos, würden alle weiblichen Individuen (Funktionen) nur männliche Individuen (Funktionen) der besten Qualität als Partner akzeptieren. Mit positiven Suchkosten, die hier für die weiteren Überlegungen unterstellt sind, gibt es eine Abwägung zwischen der Qualität eines möglichen Partners und der Wahrscheinlichkeit, einen besseren Partner zu finden, die im Auswahlverhalten der weiblichen Individuen (Funktionen) niederschlägt.

Mit den dargestellten Annahmen ist ein (Einmal-)Spiel zwischen den Individuen verschiedener Qualität definiert: Die Strategie eines Individuums setzt sich zusammen aus der Wahl seines Geschlechtstyps; Individuen, die eine weibliche Funktion gebildet haben, wählen darüber hinaus ein Paarungsverhalten. Für weibliche Individuen sei unterstellt, dass sie eine Mindestqualität für ihren Partner wählen. Sie akzeptieren jede männliche Funktion, die über dieser Mindestqualität liegt und lehnen alle Qualitäten darunter ab.<sup>3</sup> Die Zielfunktion der Individuen ist ihr reproduktiver Erfolg, wobei sich der reproduktive Erfolg eines Zwitters aus den Erfolgsfunktionen seiner beiden Geschlechter zusammensetzt.

Die Nash-Gleichgewichte dieses Spiels, die im Weiteren beschrieben werden, können dann im Sinne eines evolutionären Prozesses interpretiert werden. Sie

<sup>2</sup> Das bedeutet insbesondere, dass Phänomene wie versteckte weibliche Auswahl zwischen Spermien verschiedener Partner und in Reaktion darauf Wettbewerb zwischen Spermien, die die biologische Forschung beschäftigt, hier ausgeklammert werden.

<sup>3</sup> Für Zwitter bedeutet diese Annahme verbunden mit der Annahme über Suchkosten, dass sie sich reziprok paaren werden – dies ist allerdings ein Ergebnis des gewählten Modells und keine Annahme. Diese Ergebnis wird weiter unten erläutert.

zeigen, wie Fixpunkte einer Populationsentwicklung aussehen.<sup>4</sup> Sie ermöglichen eine Prognose, welche „Mutationen“ in einer ursprünglich zwitterigen Gesellschaft erfolgreich sein können und beschreiben damit – trotz der Einmalspielstruktur des Modells – einen die Entwicklungsrichtung von einer hermaphroditischen zu einer gonochorischen Population.

### 3. Ergebnisse

Bevor die allgemeine Struktur der Gleichgewichte beschrieben wird, soll zunächst auf zwei Punkte eingegangen werden: (1) Das Paarungsverhalten von Zwittern im Gleichgewicht; (2) die Verwendung der männlichen Individuen verbleibenden Ressourcen in Höhe von  $1 - b$ , die sie im Gegensatz zu Weibchen und Zwittern nicht für die Produktion von Eizellen verwenden können.

Zu (1): Zwitter haben ihre Möglichkeit zur Eizellenproduktion zugunsten der Bildung einer männlichen Funktion eingeschränkt. Dieses Verhalten ist nur sinnvoll, wenn die männliche Funktion tatsächlich zum Einsatz kommt und einen entsprechenden Beitrag zum reproduktiven Erfolg leistet. Ein Zwitter steht damit vor der Aufgabe, einen möglichst guten Partner für seine weibliche Funktion zu finden und gleichzeitig seine männliche Funktion möglichst häufig zum Einsatz zu bringen. Eine Möglichkeit ist, beide Funktionen getrennt zu betrachten. Dann wird sich immer ein Partner für die weibliche Funktion finden, die männliche Funktion steht jedoch in Konkurrenz zu allen anderen Männchen bzw. männlichen Funktionen in der Population und trägt das Risiko, keinen Partner zu finden.

Dieses Risiko kann ein Zwitter vermeiden, indem er seine beiden Funktionen gemeinsam nutzt: Bei der Paarung mit einem anderen Zwitter benutzt er den Zugang zu den eigenen Eizellen als „Währung“, um selber Zugang zu den Eizellen des Partners zu bekommen.<sup>5</sup> Dieses reziproke Verhalten erweist sich tatsächlich als die beste Alternative. Bei hinreichend niedrigen Suchkosten lässt sich darüber hinaus zeigen, dass Paarungen zwischen Zwittern positiv sortierend sind, d.h. es paaren sich stets Zwitter gleicher Qualität (s. Edlund und Korn (2007), Lemma 1 und 2). Diese Reziprozität schränkt die Verwendung der eigenen Eizellen ein, nicht jedoch die der eigenen Spermien. Da diese auch bei einem Zwitter im Überfluss vorhanden sind, kann er sich neben der reziproken Paarung mit einem anderen Zwitter noch als Männchen mit rein weiblichen Individuen paaren.

Zu (2): Ein Individuum, das auf die Bildung einer weiblichen Funktion verzichtet, verzichtet auf sicheren reproduktiven Erfolg aus dieser Funktion. Solange es keine

---

<sup>4</sup> Diese Argumentation nutzt ein Ergebnis der evolutionären Spieltheorie, das für bestimmte Klassen von Spielen zeigt, dass strikte Nash-Gleichgewichte in Einmalspielen äquivalent sind zu evolutionär stabilen Strategien in entsprechenden evolutionären Prozessen (s. Weybull (1995), Kapitel 2.7). Da das hier betrachtete Spiel nicht in ein Spiel der beschriebenen Klassen zu überführen ist, gilt dieses Argument jedoch nicht im Sinne einer mathematisch bewiesenen Aussage.

<sup>5</sup> In der biologischen Literatur wird dieses Phänomen häufig als „Handel mit Spermien“ bezeichnet, obwohl tatsächlich ein „Handel mit Eizellen“ stattfindet. Dazu siehe beispielhaft Leonard und Lukowiak (1984), Michiels und Streng (1998), Sella (1985) und Sella und Lorenzi (2000) genannt.

Verwendung für die durch den Verzicht eingesparten Ressourcen gibt, ist er nicht sinnvoll. In dem hier gewählten Modellrahmen ist die einzige Möglichkeit, die zusätzlichen Ressourcen einzusetzen, die Verwendung für Merkmale zur sekundären Geschlechtsdifferenzierung. Nach Darwin sind dies Merkmale, die einem Individuum Vorteile bei der Reproduktion verschaffen, in anderen Zusammenhängen jedoch wertlos oder gar hinderlich sind – berühmtestes Beispiel ist der Pfauenschwanz.

„Sekundär“ sind die Merkmale deshalb, weil sie nur indirekt auf den reproduktiven Erfolg wirken, etwa über den Zugang zu Weibchen. Darwin hat für diese Merkmale zwischen natürlicher Selektion (d.h. der Frage, welche Merkmale das Überleben ihres Trägers begünstigen) und sexueller Selektion (d.h. der Frage, welche Merkmale den reproduktiven Erfolg ihres Trägers erhöhen) unterschieden. Für den reproduktiven Erfolg sind natürlich auch „primäre“ Merkmale relevant. Hierzu gehören etwa die Spermienmenge oder die Befruchtungsfähigkeit einzelner Spermien. Im hier gewählten Rahmen ohne verdeckte weibliche Auswahl und Wettbewerb unter Spermien führen diese primären Merkmale jedoch nicht zu einem Vorteil. Daher bezieht sich die Diskussion nur auf sekundäre Merkmale; sie lässt sich jedoch auf jeden reproduktiven Vorteil übertragen.

Im Rahmen des hier gewählten Modells folgt damit, dass es rein männliche Individuen nur geben kann, wenn es sekundäre Geschlechtsdifferenzierung gibt. D.h., es kann nur dann männliche Individuen geben, wenn sie ihren Ressourcenvorteil Zwittern gegenüber dafür nutzen können, dass sie sich mit mehr Weibchen (weiblichen Funktionen) paaren können als Zwitter. Daraus folgt unmittelbar, dass rein männliche Individuen polygyn sein müssen. Denn in einer monogamen Struktur könnten beide Partner gewinnen, wenn sie reproduktiven Erfolg aus einer weiblichen und einer männlichen Funktion ziehen könnten. Reine Männchen können dann keine Vorteile gegenüber der männlichen Funktion eines Zitters gleicher Qualität realisieren, verzichten aber auf den Erfolg, den sie aus der Produktion von Eiern ziehen könnten.

Die weiteren Darstellungen wählen den Fall ohne sekundäre Geschlechtsdifferenzierung als Ausgangspunkt. Die Population wird dann im Gleichgewicht aus Weibchen und Zwittern oder nur aus Zwittern bestehen. Die Wirkung von sekundärer Geschlechtsdifferenzierung wird dann in einem zweiten Schritt betrachtet. In diesem Fall ist zu untersuchen, unter welchen Bedingungen Männchen in eine weiblich/zwittrige Population eindringen können.

Ausgehend von den Zwischenergebnissen, dass Zwitter sich reziprok und positiv sortierend paaren und dass es ohne sekundäre Geschlechtsdifferenzierung keine Männchen gibt, stellt sich zunächst die Frage, ob es Individuen gibt, die nur eine weibliche Funktion bilden. Dies ist zu bejahen. Um dies zu verdeutlichen, sei ein Individuum der Qualität  $\varepsilon$  nahe 0 betrachtet. Es hat die Wahl zwischen einem zwittrigen Geschlechtstyp und der Bildung nur einer weiblichen Funktion. Als Weibchen hätte dieses Individuum  $1 - a$  Ressourcen für die Produktion von Eiern zur Verfügung. In Abhängigkeit von den Suchkosten würde sich das Individuum für eine Mindestqualität von Spermien entscheiden, die bei nicht prohibitiv hohen Suchkosten



deutlich von 0 verschieden wäre. Als Zwitter hätte dieses Individuum nur  $1 - a - b$  Ressourcen zur Eizellenproduktion zur Verfügung. Dieser Zwitter würde sich mit einem anderen Zwitter gleicher Qualität paaren. Würde er weitere Partner für seine männliche Funktion finden? Dies wäre nur möglich, wenn es rein weibliche Individuen gäbe, die Spermien der niedrigsten Qualität akzeptierten. Wie oben argumentiert, gibt es bei nicht prohibitiv hohen Kosten solche Weibchen aber nicht. Die Alternativen für dieses Individuum sind damit weibliche Paarung mit einer besseren männlichen Funktion oder zwittrige Paarung mit einem gleich schlechten Partner. Solange die Kosten für eine männliche Funktion positiv sind, ist es für dieses Individuum besser, nur eine weibliche Funktion zu bilden.

Dieses Argument gilt für alle Individuen in der Nähe von *Null*. Damit werden in dem hier gewählten Kontext stets rein weibliche Individuen existieren. In Abhängigkeit von der gewählten Mindestqualität ist die Population im Gleichgewicht zweigeteilt (s. Abb. 1): Die schlechteren Individuen sind weiblich, die besseren Zwitter. In der Abbildung akzeptieren Weibchen alle männlichen Funktionen über  $j_0$  – und damit alle Zwitter der Population.<sup>6</sup> Der trennende Wert  $j_0$  ergibt sich aus der Indifferenz des Individuums der Qualität  $j_0$  zwischen beiden Alternativen. Die Verteilung der Anteile hängt von den Kosten der beiden Geschlechtsfunktionen ab – je teurer eine männliche Funktion ist, umso weniger Zwitter gibt es. Für den Schwellenwert in diesem Modell seine die Überlegungen einmal dargestellt. Die späteren Indifferenzen lassen sich in entsprechender Weise ermitteln – für diese sei dann auf Edlund und Korn (2007) verwiesen. Die erwartete Spermienqualität, mit der ein Weibchen rechnen kann, entspricht dann der Durchschnittsqualität aller männlichen Funktionen in der Population. Jeder Zwitter paart sich mit einem Zwitter gleicher Qualität reziprok und paart sich darüber hinaus mit weiteren Weibchen. Die Anzahl dieser Paarungen entspricht dabei der durchschnittlichen Zahl von Weibchen pro Zwitter, da alle die gleiche Chance haben akzeptiert zu werden. Damit ergibt sich die trennende Qualität  $j_0$  aus:

$$(1-a)j_0 \frac{1+j_0}{2} = (1-a-b)j_0j_0 + \frac{j_0}{2} \frac{j_0}{1-j_0}$$

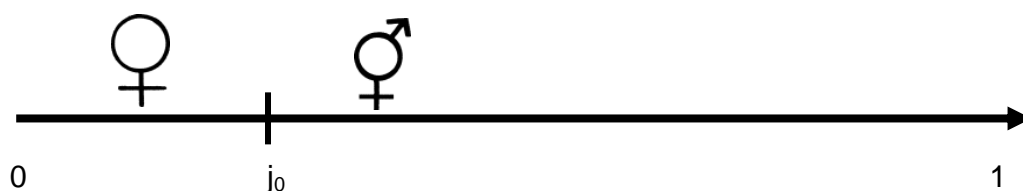


Abbildung 1: Population ohne Differenzierung

Weibchen akzeptieren alle männlichen Funktionen über  $j_0$ , wobei für Individuum  $j_0$  Indifferenz zwischen weiblicher und zwittriger Gestalt besteht.

<sup>6</sup> Es gibt für bestimmte Parameterkonstellationen weitere Gleichgewichte, in denen die Weibchen nicht alle Zwitter akzeptieren – s. Edlund und Korn (2007), Proposition 1.2. Auf diese Gleichgewichte sei hier nicht weiter eingegangen.

Wenn nun männliche Individuen in sekundäre Geschlechtsdifferenzierung investieren können, verändert sich die Populationszusammensetzung. Ob Männchen einen Teil der Zwitter oder sogar alle verdrängen können, hängt davon ab, um wie viel erfolgreicher sie in der Partnerwerbung sind. Es sei unterstellt, dass die Investitionen eines rein männlichen Individuums in sekundäre Geschlechtsdifferenzierung dazu führen, dass es sich mit  $x$ -mal so vielen Weibchen paaren kann als ein Zwitter. Dann lässt sich der Erfolg, mit dem männliche Individuen Zwitter verdrängen können, in Abhängigkeit von  $x$  darstellen. Da Zwitter unabhängig von ihren Paarungsmöglichkeiten mit Weibchen einen reproduktiven „Grunderfolg“ aus ihrer reziproken Paarung mit einem anderen Zwitter ziehen, muss der Unterschied im Zugang zu Weibchen relativ groß sein, damit Männchen in Erscheinung treten können. Wie groß dieser Abstand sein muss, hängt wiederum von den Kosten für männliche und weibliche Funktionen ab. In Abhängigkeit von  $x$  sind drei Fälle zu unterscheiden, in denen Weibchen alle männlichen Funktionen in der Population als Partner akzeptieren.<sup>7</sup>

Wenn der Vorteil aus sekundärer Geschlechtsdifferenzierung klein ist, bleibt die Populationsstruktur aus Abbildung 1 erhalten, da kein Zwitter es bevorzugen würde auf seine weibliche Funktion zu verzichten. Wenn der Vorteil einen Schwellenwert überschreitet, ist es zunächst für die Zwitter niedriger Qualität (zwischen  $j_0$  und  $j_1$ ) vorteilhaft, auf ihre weibliche Funktion zu verzichten (s. Abbildung 2). Die Begründung für diese Struktur ist die Folgende: Der reproduktive Erfolg bestimmt sich sowohl aus der Anzahl der Nachkommen als auch aus ihrer Qualität. Für die Zwitter am oberen Ende der Qualitätsskala überwiegt für relativ kleine  $x$  der Vorteil aus dem Zugang zu einem Zwitter ebenso hoher Qualität den Vorteil eines Männchens, sich mit mehr Weibchen paaren zu können, die am unteren Rand der Qualitätsskala angesiedelt sind.

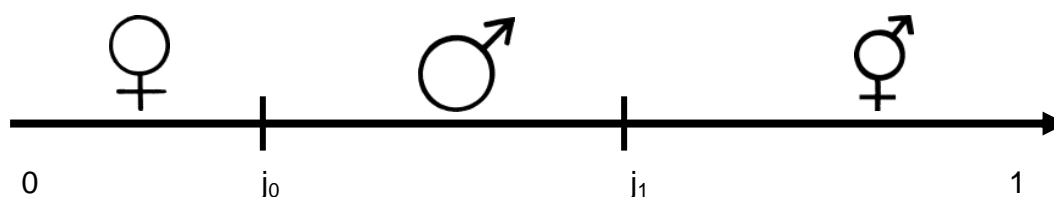


Abbildung 2: Population mit Differenzierung, moderater Vorteil für Männchen

Weibchen akzeptieren alle männlichen Funktionen über  $j_0$ , wobei für Individuum  $j_0$  Indifferenz zwischen weiblicher und zwitteriger Gestalt besteht und für Individuum  $j_1$  Indifferenz zwischen männlicher und zwitteriger Gestalt.

Ist der Vorteil aus sekundärer Geschlechtsdifferenzierung jedoch sehr groß, überwiegt der Mengenvorteil den Qualitätsvorteil und es ist auch für Individuen am oberen Ende der Qualitätsskala sinnvoll, auf eine weibliche Funktion zu verzichten. In

<sup>7</sup> Auch hier gibt es weitere Gleichgewichte, in denen ein Teil der Zwitter unter sich bleibt – s. Edlund und Korn (2007), Proposition 2.2.b und 2.3.

diesem Fall (s. Abbildung 3) besteht die Population nur noch aus Weibchen und Männchen. Wenn also Männchen über einen hinreichend großen Vorteil in der Partnersuche Zwittern gegenüber haben, ist eine hermaphroditische Population nicht stabil und wird durch eine gonochorische verdrängt. In dieser Population paart sich jedes Männchen mit mehr als einem Weibchen.

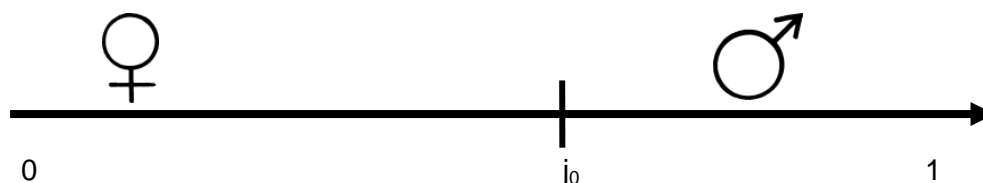


Abbildung 2: Population mit Differenzierung, großer Vorteil für Männchen

Weibchen akzeptieren alle Männchen über  $j_0$ , wobei für Individuum  $j_0$  Indifferenz zwischen weiblicher und männlicher Gestalt besteht.

In einer Population, die nur aus Weibchen und Männchen besteht, ist der Anteil der Weibchen damit höher als in einer Population, die aus Weibchen und Zwittern besteht. In beiden Populationen paaren sich Männchen (männliche Funktionen) mit mehr als einer weiblichen Funktion. Das Ausmaß der Polygynie ist aber in der gonochorischen Population größer, da für Männchen der Verlust des reproduktiven Erfolgs aus einer eigenen weiblichen Funktion ausgeglichen werden muss.

#### 4. Diskussion

Welche Erkenntnisse lassen sich aus diesem Modell für die zu Beginn aufgeworfene Frage zum Verhältnis zwischen „Sex“ und „Gender“ ziehen?

Eine gonochorische Population kann sich nur entwickeln, wenn zwei Bedingungen erfüllt sind: Die Population muss aus hinreichend unterschiedlichen Individuen bestehen und Männchen müssen sich mit mehr Weibchen paaren als Hermaphroditen. Jede gonochorische Population ist damit inhärent polygyn. Heißt dies im Umkehrschluss, dass alle gonochorischen Populationen polygyn sein *müssen*? Dies hängt davon ab, wie erfolgreich ein zwittriger Mutant in einer (monogamen) gonochorischen Population sein könnte. Ein solcher Mutant könnte einen höheren reproduktiven Erfolg als einige der Männchen erzielen, da ein Vorteil aus sekundärer Geschlechtsdifferenzierung unter Monogamie gerade nicht existiert, ein Zwitter aber wieder reproduktiven Erfolg aus einer weiblichen und männlichen Funktion haben könnte. Genau dieser Aspekt ist aber zweifelhaft. Zum einen müsste der Mutant auf einen anderen Zwitter (Mutanten) stoßen, da eine mehrfache Paarung – einmal als Weibchen, einmal als Männchen – in dieser Population gerade nicht existiert. Zum anderen spricht einiges dafür, dass es leichter ist, durch wenige Mutationen eine Geschlechtsfunktion „abzustellen“, als eine nicht vorhandene Funktion so aufzunehmen, dass die beschriebenen Vorteile realisierbar sind. Ein

zwitteriger Mutant könnte sich unter diesen Bedingungen nicht ausbreiten. Eine einmal gonochorische Population kann also monogame Züge entwickeln – empirische Evidenz zeigt jedoch, dass dies in kaum einer Population geschieht (s. Barash und Lipton (2002)).

Voraussetzung für die Entstehung einer polygynen Struktur ist eine ausgeprägte Geschlechtsdifferenzierung unter Männchen. Auf diese wirkt ein ausgeprägter Selektionsdruck. Aber ist dies nur für Männchen der Fall? Gibt es für Weibchen keine sexuelle Selektion? Dass Differenzierung ausschließlich für männliche Individuen relevant ist, liegt an den hier genutzten Modellannahmen, insbesondere an der Annahme, dass eine Paarung nur für den weiblichen Partner Kosten verursacht. Wenn Paarungen auch für den männlichen Partner Kosten verursachen (etwa, weil Spermienproduktion Kosten verursacht oder weil der Paarungsakt selber Kosten birgt, z.B. das Risiko, gefressen zu werden), wählen auch Männchen ihre Partner aus. Aufgrund der Definition des Begriffs „weiblich“ durch die Energie tragende Keimzelle ist aber immer – abgesehen von den Fällen, in denen das Weibchen das Männchen nach der Paarung frisst – der weibliche Partner der wählerischere. Darauf bezieht sich das eingangs zitierte Bateman-Prinzip. Damit stehen Männchen immer in einem schärferen Wettbewerb, was bedeutet dass der Vorteil, den Männchen aus Differenzierung ziehen können, größer ist als der für Weibchen. Das wiederum hat einen größeren Selektionsdruck auf Männchen zur Folge; sie werden damit mehr in Differenzierung investieren.

Wie diese Differenzierung aussehen könnte, ist in dieser Arbeit bisher nicht thematisiert worden. Nun gehören alle Merkmale, die die Attraktivität eines Männchens aus weiblicher Sicht erhöhen, dazu aber auch Fähigkeiten, sich männlichen Konkurrenten gegenüber durchzusetzen. Ein besonderes Augenmerk soll hier auf dem Aspekt von gewalttätigem Verhalten liegen. Gewalttätige Auseinandersetzungen zwischen Männchen können einen tödlichen Ausgang nehmen – bei vielen gonochorischen Arten verfügen männliche Individuen über Körperwerkzeuge, die einen Widersacher töten können. Solche Gewalt zwischen Zwittern wäre sehr teuer; denn der Konkurrent in der männlichen Rolle ist zeitgleich ein potentieller Partner in seiner weiblichen Funktion. Damit steht dem Vorteil der Ausschaltung eines Konkurrenten immer auch das Risiko eines Verlusts an reproduktivem Erfolg gegenüber. Das bedeutet jedoch nicht, dass es keine körperlichen Auseinandersetzungen zwischen Zwittern gäbe (s. Michiels und Newman (1998)). Diese sind aber zum einen nicht tödlich, zum anderen haben sie eine andere Charakteristik als die Auseinandersetzungen zwischen Männchen. Denn sie finden häufig nicht zwischen den männlichen Funktionen zweier Zwitter um einen dritten als Partner statt, sondern zwischen den beiden Kontrahenten um die Frage, wer in der Paarung den weiblichen Part übernehmen muss. Im Vordergrund steht hier also eher der Schutz der eigenen Eizellen, verbunden mit dem Versuch, die eigenen Spermien einzusetzen (s. hierzu auch Edlund und Korn (2006)).

Bereits aus der Definition von weiblich und männlich folgt, dass Promiskuität eine männliche Eigenschaft ist. Sie wird in einer gonochorischen Population durch das

selektive Verhalten von Weibchen begrenzt. In einer hermaphroditischen Population haben alle Individuen sowohl einen promiskuen als auch einen selektiven Teil, sodass sich die Frage stellt, welcher Aspekt sich für das Verhalten des Individuums durchsetzt. Grundsätzlich ist hier eine Trennung möglich, die dem männlichen Teil ein promiskues und dem weiblichen Teil ein selektives Verhalten zuordnet. Wenn aber Paarungen zwischen Zwittern, wie hier argumentiert, von Reziprozität geprägt sind, ist eine solche Trennung nicht möglich. Unter Reziprozität, die unter Zwittern tatsächlich zu beobachten ist (s. Michiels und Streng (1998) und Sella und Lorenzi (2000)), sind damit entweder der weibliche und der männliche Teil monogam oder beide promisk. In der hier gewählten Modellierung, in der der Wettbewerb um Partner ausschließlich vor der Paarung stattfindet, setzt sich der selektive Teil durch. Die Paarung zwischen Zwittern findet monogam statt.

In der Realität erweisen sich Zwitter jedoch als äußerst paarungsfreudig. Hintergrund ist die schon erwähnte verdeckte weibliche Auswahl und der Wettbewerb zwischen Spermien. Um den eigenen reproduktiven Erfolg zu vergrößern, ist es für einen Zwitter vorteilhaft, schrittweise vorzugehen: Er stellt seine weibliche Funktion „zum Schein“ zur Paarung zur Verfügung, um Zugang zu Eizellen für die eigenen Spermien zu erhalten. Er befruchtet die eigenen Eizellen jedoch nicht sofort mit den erhaltenen Spermien, sondern wählt später unter allen erhaltenen Spermien die besten aus. Die Gegenstrategien der männlichen Funktionen sind vielfältig und reichen von einer Markierung des weiblichen Partners mit einem sogenannten Liebspfeil, der dessen Attraktivität für weitere Paarungen erheblich schmälert (s. Haase und Karlsson (2004)), über „aggressive“ Spermien zu Techniken, die den Auswahlmechanismus vollständig umgehen helfen (s. Anthes und Michiels (2007)).

Die hier für Zwitter angestellten Überlegungen zur Promiskuität lassen sich auf gonochorische Populationen übertragen, um ein Erkenntnis über Homosexualität zu gewinnen: Männliche homosexuelle Kontakte (deren Existenz allerdings aus so einfach strukturierten Modellen wie dem hier gewählten nicht zu erklären ist), sind nicht deshalb von Promiskuität geprägt, weil homosexuelle Individuen promisk sind, sondern weil die begrenzende weibliche Seite fehlt.

Zusammenfassend kann das hier dargestellte Modell zur „Sex-oder-Gender“-Frage in folgender Weise beitragen: Arbeitsteilung und Geschlechtsdifferenzierung sind eng miteinander verknüpft. Unterschiedlichkeit ist für Männer wichtiger als für Frauen. Eine ausgeprägte Geschlechtsdifferenzierung, insbesondere die Neigung zu Promiskuität und Aggressivität, sind keineswegs Eigenschaften, die männliche Individuen bzw. Männer im Laufe ihrer (stammesgeschichtlichen) Entwicklung erworben und gepflegt haben; sie sind vielmehr grundlegende Eigenschaften, ohne die die Existenz eines männlichen Geschlechts undenkbar wäre. Sie sind damit deutlich stärker biologisch geprägt als vielen kulturorientierten Menschen lieb ist.

Und die Schnecken? Wenn sie je so heterogen sind, dass sie arbeitsteilig sein können, werden sie vielleicht Schnecken, aber sicher keine Zwitter mehr sein.

## Literaturverzeichnis

- Anthes, N. und N.K.Michiels (2007), Precopulatory stabbing, hypodermic injections and unilateral copulations in a hermaphroditic sea slug, *Biology Letters* 3: 121-124.
- Barash, D. P. und J. E. Lipton (2002), *The Myth of Monogamy*, OWL Books.
- Charnov, E. L. (1979), Simultaneous hermaphroditism and sexual selection, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 76(5):2480-2484, May.
- Charnov, E.L., J. Maynard Smith und J.J. Bull (1976) Why be an hermaphrodite? *Nature*, 263(5573):125-126, September.
- Darwin, C. (1871), *The descent of man and selection in relation to sex*. London: Murray.
- Edlund, L. und E. Korn (2006), „From Sex to Gender“, Marburger Diskussionsbeitrag No.15-2006
- Edlund, L. und E. Korn (2007), Hermaphroditism: What's not to Like?, in *Journal of Theoretical Biology*, 245.
- Greeff, J.M. und N.K. Michiels (1999), Low potential for sexual selection in simultaneously hermaphroditic animals, *Proceedings of the Royal Society London*, 266:1671--1676, May.
- Haase, M. und A. Karlsson (2004), Mate choice in a hermaphrodite: You won't score with a spermatophore, *Animal Behaviour*, 67(2):287-291.
- Leonard, J.L. und Ken Lukowiak (1984), Male-female conflict in a simultaneous hermaphrodite resolved by sperm-trading, *American Naturalist*, 124(2):282-286, August.
- Maynard Smith, J. (1978), *The Evolution of Sex*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Michiels, N.K. und L.J. Newman (1998), Sex and violence in hermaphrodites, *Nature*, 391(6668):647, February.
- Michiels, N.K. und A. Streng (1998), Sperm exchange in a simultaneous hermaphrodite, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42:171-178, March 3.
- Sella, G. (1985), Reciprocal egg trading and brood care in a hermaphroditic polychaete Worm, *Animal Behaviour*, 33(3):938-944, August.
- Sella, G. und M.C. Lorenzi (2000), Partner fidelity and egg reciprocation in the simultaneously hermaphroditic polychaete worm *Ophryotrocha diadema*, *Behavioral Ecology*, 11(3):260-264, May-June.
- Trivers, R.L. und D.E. Willard (1973), Natural selection of parental ability to vary the sex-ratio of offspring, *Science*, 179:90-92, January 5.
- Weybull, J. (1995), *Evolutionary Game Theory*, MIT Press, Cambridge