

Verh.Dtsch.Zool.Ges. 1979, 60–72, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1979

**Untersuchungen zur Soziobiologie der Wüstenassel
Hemilepistus reaumuri und verwandter Isopodenarten
(Isopoda, Oniscoidea): Paarbindung und Evolution der Monogamie**

**On the sociobiology of the desert isopod *Hemilepistus reaumuri*, and related
species: pairbond and evolution of monogamy**

K. E. LINSENMAIR

Zoologisches Institut der Universität, Würzburg

Abstract

The desert isopod, *Hemilepistus reaumuri*, extremely common in the arid regions of North Africa and Asia Minor, depends upon the burrows it itself digs for survival during the hotter parts of the year. The digging of new burrows is limited by climatic conditions to a short period during the spring. Burrows must be constantly defended – especially against roving conspecifics. The decisive problem of a continuous burrow defense is solved through cooperative behavior: the adult woodlice form monogamous pairs whose partners recognize one another individually. Here, questions on the binding of partners, especially the problem of the binding of male to female will be treated upon, along with questions on the evolution of monogamy, wherein the purely maternal families of *Porcellio* species will be taken as models for intermediate stages.

At first, males of *Hemilepistus* are not permitted to copulate at all; later, for a relatively long period, they are only permitted incomplete copulations, the females alone have control over the parturial ecdysis; they alone determine the moment of final copulations. Under the thermal conditions prevalent during the season of pair formation, a female irreversibly induces a parturial ecdysis only when it has spent a minimum of several days in her own burrow with a specific male. At higher average temperatures, the number of females which undergo parturial ecdyses without these preconditions increases sharply. Males cannot greatly influence the willingness of females to reproduce with the investment they make in the digging of burrows; the factors deciding this are the male's presence and its role as guard.

The first condition necessary for the genesis of monogamy might have been the evolution of a strictly location-dependent copulatory behavior, which guaranteed the male exclusive mating privileges with the female whose location – the burrow – he achieved control of. A male must, under these conditions, serve guard duty in his own interest, and defend the burrow against competitors (♂ or ♀) seeking an already-dug burrow. The decisive advantage for the female in the beginning of the development was probably that she could leave the burrow for extended feeding excursions, whereas alone it would have to either completely forego nourishment or, as is the case with the *Porcellio* species mentioned, must greatly restrict the spectrum of food that it can use (to that which is to be found only a short distance from the burrow and which can easily be carried inside the burrow). This could be a disadvantage, especially during egg production. Necessary to the male's successful defense of the burrow is that he recognises his female. Studies of the Canary Island *Porcellio* species have shown over which pathways and under what selection pressures the recognition of individuals, as is realized in *Hemilepistus*, could have evolved. Females can bind males longer, the longer the period of their attraction is extended: Females of *Hemilepistus reaumuri* have been proven to be already attractive before they are ready to copulate and still remain attractive after they have copulated. The consequences of the last fact will be discussed. The question of why the males remain with the females after the parturial ecdysis will also be discussed: The great danger to the male's investment resulting from a too early abandoning, and the low probability of successfully finding another partner after a later abandoning should prevent a positive balance in the males' cost-effectiveness calculations.

Einleitung

Die empirischen Grundlagen soziobiologischer Hypothesen wurden vorwiegend an einer recht beschränkten Zahl von Insekten- und Wirbeltiergemeinschaften erarbeitet (zusammen-

fassende Darstellungen: WILSON 1971, 1975; s. auch: DAWKINS 1976; WICKLER u. SEIBT 1977; BARASH 1977). Viele dieser Hypothesen erheben den Anspruch der Allgemeingültigkeit, was im Zusammenhang mit der Diskussion um Fragen der biologischen Basis menschlichen Sozialverhaltens (z. B. WILSON 1978) zu scharfen Angriffen gegen soziobiologische Theorien und Fakteninterpretationen geführt hat, die sachlich oft nicht gerechtfertigt erscheinen. Zweifellos ist aber die induktive Basis vieler Aussagen noch sehr schmal und bedarf einer Verbreiterung durch vergleichende, experimentelle Untersuchungen an zahlreichen nicht homologen Sozietäten.

Soziales Verhalten bei Landasseln wurde von drei Arten der – in asiatischen und nordafrikanischen Trockengebieten lebenden – Gattung *Hemilepistus* beschrieben (MARKOVSKY 1969; LINSENMAIR u. LINSENMAIR 1971, LINSENMAIR 1972, 1975; SCHNEIDER 1971, 1975). Genauere experimentelle Freiland- und Laboranalysen liegen nur für die nordafrikanische *H. reaumuri* vor. Im folgenden werden einige der neueren Resultate von Arbeiten mitgeteilt, in denen wir uns um die Aufklärung der Paarbindung der monogam lebenden *H. reaumuri* bemühten. Eines der Ziele dieser Untersuchungen war es, Hinweise auf die zur Monogamie führenden Evolutionschritte zu erhalten. Bei den Rekonstruktionsversuchen des Evolutionswegs werden Ergebnisse von Beobachtungen und Experimenten an brutpflegenden *Porcellio*-Arten herangezogen, da diese Arten (deren soziales Verhalten konvergent entstanden sein dürfte) demonstrieren, wie Vorstufen des Verhaltens von *H. reaumuri* ausgesehen haben könnten.

Versuchstiere

H. reaumuri ist in Nordafrika und Teilen Kleinasiens weit verbreitet. Die Versuchstiere stammen aus verschiedenen mittel- und südtunesischen, sowie einer algerischen Population. Unterschiede zwischen den Populationen einerseits und Freilandtieren und Labornachzucht andererseits bestehen; sie beeinflussen aber die hier behandelten Verhaltensweisen und physiologischen Reaktionen nicht erkennbar.

Die tunesischen und kanarischen *Porcellio*-Arten konnten noch nicht eindeutig bestimmt werden; sie lassen sich u. a. nach ihrem Vorkommen, ihren ökologischen Ansprüchen und ihrem Verhalten unschwer voneinander abgrenzen:

(1) Diese Art lebt in Verbreitungsarealen von *H. reaumuri* (südlich Gabel). Sie ist dort streng an Kleinhabitate gebunden – mit perennierenden mehrjährigen Pflanzen bewachsene Hügel aus lockerem Sand.

(2) Die zweite tunesische Art wurde bisher nur in Dünengebieten südlich von Kebili und bei Nefta in Süd-tunesien gefunden.

(1) und (2) lassen sich nach morphologischen Kriterien *Porcellio olivieri* zuordnen; sie unterscheiden sich aber in ihrem Verhalten so wesentlich, daß es sich um zwei Arten handeln dürfte.

Alle drei kanarische Arten stammen von Fuertaventura, alle kommen nur in Sandgebieten vor:

(3) und (4) leben z. T. syntop auf der Halbinsel Jandia, wobei die größere, in ihrem Färbungsmuster auffallend polymorphe Art (3) sehr viel euryöker ist, als die auf meernahe Sanddünen beschränkte Art (4).

(5) kommt im Dünengebiet von Corralejo im Nordosten der Insel vor und konnte in ihrem Freilandverhalten bisher nur sehr unzureichend beobachtet werden.

Anpassungen von *Hemilepistus reaumuri* an ihren Lebensraum

Die physiologischen und morphologischen Anpassungen der Wüstenasseln an ihren Lebensraum sind, mit denjenigen anderer Landisopoden verglichen (s. z. B. EDNEY 1968, 1977; WARBURG 1965 b, 1968; LINDQUIST 1972), sehr beachtlich (LINSENMAIR 1975; PRETZL 1976). Unter den Asseln weist allein die in Wüstengebieten Arizonas lebende Rollassel *Venezillo arizonicus* vergleichbare Verdunstungsresistenz und Hitzetoleranz auf (WARBURG 1965 a, c). Diese Anpassungen allein könnten den erstaunlichen Erfolg der Wüstenasseln, die sich in vielen Biotopen Nordafrikas zum quantitativ bedeutendsten endemischen Herbivoren entwickeln konnten (SHACHAK et al. 1976), nicht erklären; er wird erst bei zusätzlicher Kenntnis der Verhaltensanpassungen verständlich.

Die Asseln sind auf ihre selbst erbauten, im Hochsommer zwischen 40–85 cm tiefen u. 2–3 m langen Höhlen angewiesen: Nur in ihnen können die Adulten die heißen Tageszeiten überleben, allein ihr gemäßigt Mikroklima erlaubt die Aufzucht der in den ersten Wochen nach der Geburt gegen klimatische Extreme sehr empfindlichen, von Fütterung durch die Eltern abhän-

gigen Jungtiere. Effektive Grabanpassungen fehlen *Hemilepistus*. Der Neubau einer Höhle ist daher sehr langwierig: Bei dem für alle Siedlungsgebiete von *H. reaumuri* typischen festen Untergrund dauert das Ausgraben eines nur 2 cm tiefen Baues – auch bei regendurchfeuchtetem Boden und kontinuierlicher Arbeit der Assel – mehr als 4 Stunden. Während ihrer kurzen Überlebenszeiten außerhalb eines Baues könnten die Asseln in den Sommermonaten nie eine neue Höhle von schutzbietender Tiefe anlegen; Neubauten lassen sich nur im Frühjahr graben. Diese Gegebenheit und die Tatsache, daß sich jede Assel vor dem Eigenbau bemüht, entweder eine leere Höhle zu finden oder auf irgendeine, auch gewaltsame Weise in eine besetzte einzudringen, lassen leicht ein zentrales Problem der Wüstenasseln erkennen: das der Sicherung des unabdingbar notwendigen Höhlenplatzes.

Paarbildung und Höhlenverteidigung

Ein einzelstehender Höhlenbesitzer kann seinen Bau nur bei weitgehendem Verzicht auf Nahrung permanent verteidigen. Zur Futtersuche müssen sich die Asseln weit von der Höhle entfernen: Bei 50 Futtersuchgängen in einem vergleichsweise nahrungsreichen Biotop betrug die mittlere Luftlinienentfernung zwischen Höhleneingang und Futterfundplatz 110 ± 80 cm (Gesamtlaufstrecke: 365 ± 324 cm). Da ihnen geeignete Fernsinnesorgane fehlen, verlieren die Asseln jede Kontrolle über den Höhleneingang, sobald dieser nicht mehr im direkten Tastbereich der Endzapfen auf den 2. Antennen (LINSENMAIR 1972, SEELINGER 1977) liegt. Einmal an einen Artgenossen verloren kann eine Höhle nur extrem selten zurückerobert werden. *Hemilepistus* (dies gilt für alle beobachteten Arten: *rhinoceros*, MARIKOVSKY 1969; *aphganicus*, SCHNEIDER 1971, 1975, LINSENMAIR unveröff. und *reaumuri* LINSENMAIR und LINSENMAIR 1971) hat eine ausgezeichnete Lösung des Problems der Dauerverteidigung entwickelt: Die Asseln bilden Paare, deren Partner eng kooperieren. Einer der beiden bewacht z. B. immer die Höhle, in die er nur seinen, ihm eindeutig individuell bekannten Partner, später auch seine Jungen einläßt.

Ohne den Höhlenbau, eine einfache Brutpflege und zumindest beschränkt leistungsfähige Mechanismen der Höhlenverteidigung ist eine Besiedlung der heutigen Habitate von *H. reaumuri* nicht vorstellbar. Wir müssen annehmen, daß den Asseln diese Verhaltensanpassungen als Präadaptationen, die unter weniger extremen Bedingungen selektiert wurden, zur Verfügung standen.

Als Modelle für einige der Schritte auf dem Weg zum heutigen Zustand bei *H. reaumuri* können uns mehrere *Porcellio*-Arten (s. o.) dienen: Alle leben in selbstgegrabenen Höhlen. Alle kommen nur auf lockeren Sandböden vor (die von *H. reaumuri* strikt gemieden werden), in denen sich jederzeit schnell neue, ausreichend tiefe Höhlen anlegen lassen. Die Höhlen sind damit keine so wertvollen Ressourcen wie bei *Hemilepistus*: Ihr Verlust ist weniger gravierend, der Gewinn bei einer Eroberung aber geringer. Demgemäß ist die Konkurrenz schwächer und damit die Gefahr, eine kurzzeitig nicht bewachte Höhle zu verlieren, kleiner als bei *H. reaumuri*. Es wird kein so großer Verteidigungsaufwand getrieben und z. T. werden auch indirekte Mittel eingesetzt: Bei der kanarischen Art (3) markieren ♀♀ mit Jungen ihren Höhleneingang offensichtlich mit Substanzen, die auf die Mehrzahl intraspezifischer Höhleninteressenten abstoßend wirken (Linsenmair unveröff.).

Alle diese Arten treiben in verschiedenem – hier nicht im einzelnen darzustellenden – Maß Brutpflege; in keinem Fall beteiligen sich die ♂♂ daran auch nur ansatzweise. Wogegen das ♂ von *H. reaumuri* bei der Jungenaufzucht – nach deren Schlüpfen aus den Bruttaschen – nicht weniger leistet als das ♀.

Asymmetrische Verhältnisse in der Verteilung elterlicher Investitionen auf die Nachkommen (TRIVERS 1972), wie bei diesen *Porcellio*-Arten, finden wir bei der Mehrzahl aller Organismen, auch derjenigen, die Brutpflege treiben. Der direkte Aufwand pro Jungtier liegt bei den ♀♀ über dem der ♂♂. Bei Isopoden ist neben dem direkten Aufwand für die Eier und die Bildung der Bruttaschen vor allem der Zeitaufwand der ♀♀ sehr hoch, denn die Eier werden nach der Ablage bis zum Schlüpfen noch über Wochen in den Bruttaschen transportiert (bei *H. reau-*

muri im Freiland etwa 4 Wochen). Für ein ♀ sind daher Kompensationen von Verlusten durch Neuproduktion sehr kostspielig.

Unter entsprechenden Selektionsdrücken und bei gegebener verhaltensmäßiger Potenz sollten daher die Assel-♀♂ dafür prädestiniert sein, über das für Peracariden typische Maß hinausgehende Brutpflege zu entwickeln.

♂♂ versuchen in der Regel ihre Fitness durch polygames Verhalten zu maximieren. Die direkten Investitionen der ♂♂ über die Keimzellen sind gering. Ihren Hauptaufwand stecken sie in potentiell zu Kopulationen führende Aktionen und intrasexuelle Auseinandersetzungen. Der mögliche reproduktive Erfolg polygamer ♂♂ kann den der ♀♀ ihrer Art erheblich übersteigen. Daher ist nur bei starken entgegengerichteten Selektionsdrücken ein Abgehen von dieser Methode vorstellbar, z. B. dann, wenn für die Nachkommenproduktion notwendige Ressourcen von einem Partner allein nicht mehr sicher erworben, nicht schnell genug ausgewertet oder auf Dauer nicht verteidigt werden können. Dies läßt erwarten, daß bei solchen Arten, der Monogamie immer eine Evolution von Brutfürsorge bzw. Brutpflege vorausgegangen ist, an der das geringere direkte Investitionende Geschlecht noch nicht beteiligt war. Die oben erwähnten *Porcellio*-Arten zeigen einen derartigen Zustand. Bevor der Versuch unternommen werden kann, einige Schritte auf dem Weg von der als ursprünglicher angenommenen Mutterfamilie, wie sie sich bei *Porcellio*-Arten findet, zur Elternfamilie von *H. reaumuri* hypothetisch nachzuzeichnen, gilt es, die heutigen Beziehungen der Paarpartner bei *H. reaumuri* in einigen Aspekten darzustellen.

Untersuchungen zur Paarbindung des ♂

Im Freiland finden Paarbildungen nur an einer Höhle statt. Der Baubeginn ist keine kooperative Aktion. Der Neubauer verhält sich sehr ökonomisch: er legt im Freiland nur eine 2–5 cm lange Höhle an. (Im Labor vertieften bei günstigen Bedingungen (25°C , feuchter Untergrund) 26 paarbildungsbereite, unverpaarte Vte ihre mit 1 cm Tiefe vorgegebenen Höhlen – ohne geschlechtsspezifische Unterschiede – im Lauf von 4 Tagen nur um $0,7 \pm 0,2$ cm). Die kurze Röhre wird permanent bewacht. Hat der Wächter in den folgenden 2–7 Tagen an der Höhle keinen Kontakt mit potentiellen Geschlechtspartnern, dann verläßt er seinen Neubau und wird wieder zum partnersuchenden «Eindringling». Nach einer Paarbildung wird die Höhle im Freiland in den folgenden 24–48 Std. gemeinsam von den Paarpartnern auf die doppelte bis dreifache Länge vertieft. (Zwei Tage nach Bildung von 13 Paaren hatten die obigen Asseln im Laborversuch ihre Höhle um das 2,8fache auf $4,83 \pm 2$ cm verlängert.)

Was veranlaßt nun das ♂ bei seinem ♀ zu bleiben und Bauinvestitionen zu leisten? Eine naheliegende Annahme ist: die ♂♂ werden hingehalten, sie müssen erst Vorleistungen erbringen, die den ♀♀ nutzen, bevor sie zu Kopulationen zugelassen werden.

a. Werden die ♂♂ von den ♀♀ hingehalten?

Bei den während der Paarbildungszeit im Freiland herrschenden Temperaturen von 18 – 20°C finden, wie ältere Beobachtungen zeigten und Dauerregistrierungen an 6 Paaren mit einer Videoanlage bestätigten, innerhalb der ersten 8–12 Tage keine Kopulationen zwischen erstmalig verpaarten Asseln statt. (Die Vte waren 8–14 Tage vor der Paarbildung aus 12°C (Winterruhe) in 18 – 20°C Umgebungstemperatur gebracht worden.) ♂♂ mit dieser Vorgeschichte kopulieren innerhalb der ersten 48–72 Stunden nach der Paarbildung mit ♀♀, die – infolge abweichender Vorbehandlung – nur einige Tage von der Parturialhäutung entfernt sind. Die ♂♂ sind also, im offensichtlichen Gegensatz zu den ♀♀, schon kurz nach einer Paarbildung zu Kopulationen bereit und, wie sich in 15 genau kontrollierten Fällen gezeigt hat, auch innerhalb der ersten Tage schon zur erfolgreichen Spermaübertragung fähig.

Fördern die Bauinvestitionen der ♂♂ die Fortpflanzungsbereitschaft der ♀♀, sind sie u. U. sogar eine Vorbedingung für die Kopulation?

Die Annahme, der Höhlenbesitz könnte eine Voraussetzung für die Fortpflanzungsbereitschaft des ♀ sein, ist naheliegend: Werden Paare nach dem Winterschlaf bei Temperaturen zwischen 18–21°C in enge Gefäße (Plastikzylinder Ø 5 cm) mit oder ohne Höhle (im letzten Fall auch ohne Grabmöglichkeit) eingesetzt, dann erhält man die in der Tab. 1 zusammengefaßten Ergebnisse: Während 100% der ♀♀ in Gefäßen mit Höhle trächtig werden, ist dies – nach etwa der doppelten Zeit – nur bei 21% der ♀♀ ohne Höhle der Fall. Die Hälfte der ♀♀ ohne Höhle häutet sich während der Versuchszeit nicht. 8 Individuen häuten sich zwar, führen aber nur eine Normalhäutung durch. Da zahlreiche Kopulationsversuche der ♂♂ beobachtet wurden, lag die mangelnde Fortpflanzungsbereitschaft offensichtlich allein bei den ♀♀.

Tab. 1: Abhängigkeit der Parturialhäutung vom Höhlenbesitz: Vergleich von – in identischen Gefäßen – mit und ohne Höhle bei 18–20°C gehaltenen Paaren; Versuchszeit 100 Tage

	trächtig	nicht trächtig	trächtig nach	Signifikanz
mit Höhle	17	0	23±7 Tagen	$\chi^2 = 22,5$
ohne Höhle	7	23 (8x Normalhäutung) (15x keine Häutung)	40±5 Tagen	$P < 2,7 \cdot 10^{-4}\%$

Identische Versuche bei 26°C Umgebungstemperatur erbrachten deutlich andere Ergebnisse: Zwar lassen sich bei größeren Versuchsgruppen hochsignifikante Verzögerungen der Parturialhäutungen bei den ♀♀ der ohne Höhlen gehaltenen Paare nachweisen (Tab. 2), letztlich werden aber unter diesen Temperaturbedingungen bei insgesamt 67 auswertbaren, in mehreren Versuchsreihen angesetzten Paaren 81% der ♀♀ innerhalb von 50 Tagen trächtig (54 von 67) und nicht wie im zuvor geschilderten Versuch nur 21% in 100 Tagen. Welche Ursachen liegen diesen signifikanten Unterschieden zugrunde?

Tab. 2: Zahl trächtiger ♀♀ bzw. von ♀♀, die Anzeichen einer kommenden Häutung erkennen lassen (vgl. Text S. 66), in Abhängigkeit davon, ob dem Paar eine Höhle zur Verfügung stand oder nicht. Die Umgebungstemperatur lag bei 26°C, die Versuchsdauer betrug 35 Tage.

	Kalkansammlungen bzw. trächtig	keine Häutungsanzeichen	Signifikanz
mit Höhle	37, alle trächtig	0	$\chi^2 = 18,2$
ohne Höhle	29, davon 19 trächtig	21	$P < 1,31 \cdot 10^{-3}\%$

Die ♀♀ haben im Freiland nur eine Fortpflanzungsmöglichkeit: Ersatzbruten gibt es nicht, auch nicht beim Verlust der Jungen unmittelbar nach dem Ausschlüpfen aus den Bruttaschen; eine zweite Fortpflanzungsphase erleben adulte ♀♀ so extrem selten, daß ihre Fortpflanzungsstrategie darauf nicht eingestellt sein kann. Die *Hemilepistus*-♀♀ müssen alles auf eine Karte setzen. Verzögern sie den Zeitpunkt der Nachkommenproduktion zu stark, dann vermindern sie ihre Aufzuchtchancen aus klimatischen und Ernährungsgründen. Höhere Temperaturen könnten als Indikator für eine fortgeschrittene Jahreszeit dienen und die Fortpflanzungsbereitschaft so stimulieren, daß sonst wichtige Vorbedingungen erheblich an Bedeutung verlieren.

Da das ♀ selbst, wie diese Versuchsergebnisse beweisen, unter Zeitdruck steht und sich infolge der Einmaligkeit seiner Fortpflanzungschance keine wesentlichen Verzögerungen erlauben kann, sollte man erwarten, daß es seine Fortpflanzungsbereitschaft nicht von sehr zeitaufwendigen Bauleistungen des ♂ abhängig macht. Trotzdem könnten die Bauaktionen der ♂♂ zu Beginn der Paarbildungszeit stimulierende Wirkung haben.

b. Fördern die Bauinvestitionen der ♂♂ die Fortpflanzungsbereitschaft der ♀♀?

Da der große Einfluß verschiedener Temperaturen auf das reproduktive Verhalten der *Hemilepistus*-♀♀ erst im Lauf der hier behandelten Experimente erkannt wurde, kann die gestellte Frage nur z. T. beantwortet werden. Es fehlen noch Vergleichsexperimente bei niedrigen Temperaturen. Die folgenden Aussagen gelten nur für Temperaturen von $25 \pm 1^\circ\text{C}$. In den ersten 48 Std. nach der Paarbildung erfolgt der erwähnte «Bauschub». Besteht eine Korrelation zwischen der Höhlentiefe und der Zeitspanne zwischen Paarbildung und Parturialhäutung?

Die Ergebnisse entsprechender Versuche mit verschiedenen langen künstlichen, nur sehr langsam vertiefbaren Gipshöhlen sind in der Tab. 3 zusammengefaßt. Eine Korrelation ließ sich gerade noch mit sehr schwacher Signifikanz nachweisen.

Tab. 3: Zahl der ♀♀ gehäutet oder mit Häutungsanzeichen 32 Tage nach der Paarbildung in Abhängigkeit davon, ob dem Paar eine lange oder kurze künstliche Gipshöhle zur Verfügung stand.

	Kalkansammlungen		Signifikanz
	+	-	
lange Höhle: 8–8,5 cm	42	12	$\chi^2 = 3,9$
kurze Höhle: 4,5–4,8 cm	27	20	$P = 5\%$

Ein 2. Experiment mit noch etwas kürzeren Höhlen (3 cm) erbrachte keine anderen Ergebnisse und bestätigte damit die geringe Bedeutung der Höhlenlänge. Bei all den Paaren, bei denen die ♀♀ mit Verzögerung trächtig wurden, waren eindeutige Abwanderungstendenzen erkennbar. Daraus kann aber nur geschlossen werden, daß eine nach der Paarbildung nicht auf wenigstens 4–6 cm vertiefbare Höhle von einem Teil der Tiere als ungeeignet betrachtet wird.

Der Einfluß verschiedener Höhlenlängen auf die Zeitspanne zwischen Paarbildung und Trächtigkeit ist – bei den Versuchstemperaturen zumindest – sehr gering. Dies wie auch erste Vorversuche mit gleichen Ergebnissen bei niedrigeren Temperaturen, sprechen gegen die Annahme, Bauinvestitionen der ♂♂ bei der Höhlenverlängerung könnten die Fortpflanzungsbereitschaft des ♀ entscheidend beeinflussen. Dagegen sprechen auch die direkten Beobachtungen der Bauaktivität der Paarpartner: bei 4 von 5 Paaren sind die Bauleistungen nicht gleich verteilt, sondern die Hauptlast fällt dem ♀ zu. Die Paarbildung stimuliert ganz offensichtlich beide Paarpartner zu verstärkter Bauaktivität. Hinweise auf eine gegenseitige oder einseitige Überprüfung der Bauleistung fehlen. Hierzu noch ein weiterer Befund: ♂♂, denen – im Zusammenhang mit einer anderen Fragestellung – die vorderen 2–3 Beinpaare amputiert worden waren, die damit für Grableistungen weitgehend untauglich waren, hatten keine Schwierigkeiten bei der Paarbildung, keine Probleme beim Paarzusammenhalt und ihre ♀♀ wurden genau so schnell trächtig wie die der intakten Kontrollgruppe ($n =$ je 30 Versuchs- und Kontrollpaare). Die Tatsache, daß sich das ♂ bei der Vertiefung der Höhle im Anschluß an die Paarbildung immer beteiligt, ist leicht auch ohne die Annahme einer Investitions«forderung» des ♀ erklärbar: Nach einer Paarbildung ist in erster Linie das ♂ Wächter. Durch seine exponierte Sitzposition am Eingang der Höhle ist es klimatischen Einflüssen stärker ausgesetzt, und dürfte damit z. B. höhere Verdunstungsverluste erleiden. Führt die Höhle in Substrat ausreichender Feuchte, dann können diese Verluste dort kompensiert werden. Selbstverständlich muß die Höhle nach einer Paarbildung zumindest um die ca. 2cm Körperlänge des neu eingelassenen Partners verlängert werden, um beiden denselben Schutz zu bieten, wie zuvor dem einzelnen Insassen.

Ein Teil der ♂♂ bietet mehr als nur die Mithilfe, sie offerieren eine eigene Höhle. Bildet man Paare an künstlichen Höhlen, an denen zur Hälfte ♂♂ zur Hälfte ♀♀ die Besitzer sind ($n =$ je 30 Paare) und vergleicht die mittleren Zeitspannen bis zum Trächtigwerden der ♀♀, dann erhält man keine signifikanten Differenzen zwischen den beiden Gruppen. Selbst durch einen Neubau vermag das ♂ also die Paarungsbereitschaft des ♀ nicht nennenswert zu fördern. (Wäre dies der Fall gewesen, hätte die Tatsache überrascht, daß in der Mehrzahl der Fälle Neu-

bauten im Freiland nicht von ♂♂ sondern von ♀♀ begonnen werden.) Es stellt sich die Frage, warum ♂♂ unter diesen Bedingungen überhaupt Neubauten graben. Alle Asseln – ♂♂ oder ♀♀ – sind grundsätzlich früher paarbildungs- als baubereit: Zunächst versucht jede paarbildungsbereite Assel, auf irgendeine Weise Besitzer oder Mitbesitzer einer schon vorhandenen Höhle zu werden. Da bei ♂♂ die Schwelle der Bereitschaft zum Neubau höher liegt bzw. langsamer erreicht wird, gibt es immer wesentlich mehr paarbildungswillige ♂♂ als alleinstehende ♀♀ mit Höhle. In dicht besiedelten Regionen ist es daher die Regel, daß während eines Paarbildungszeremoniells Konkurrenten auftauchen, die sich heftige Beschädigungskämpfe liefern. Ein ♂ kann sich dieser Konkurrenz durch den Bau einer eigenen Höhle entziehen und es hat dann die Chance, eines der zahlreichen, zwar schon paarbildungs- aber noch nicht baubereiten ♀ anzu ziehen.

Aus den Ergebnissen der vorstehenden Versuche muß geschlossen werden: ♂♂ können das Zeitprogramm des ♀ durch Bauinvestitionen nicht wesentlich verändern. Dies spricht sehr dafür, den adaptiven Wert der frühen Paarbildung für das ♀ bei der Höhlenverteidigung zu suchen, denn außer dem Bau- kommt (nach Verhaltensbeobachtungen) nur das Wächterverhalten als wesentliche adaptive Investitionsleistung des ♂ in Frage. Bevor diese Annahme näher überprüft werden kann, gilt es, das Zeitprogramm des ♀ zu untersuchen. Es muß geklärt werden, ob, wann und wodurch (nach einer Paarbildung) beim ♀ eine nicht mehr reversible Induktion der Parturialhäutung erfolgt.

Kommende Häutungen lassen sich bei Asseln (bei adulten *H. reaumuri* und bei 16–20°C schon mehr als 4 Wochen vorher) anhand der Größe, Form und Farbe von paarigen ventralen Kalkansammlungen an den vorderen vier freien Peraeomeren vorhersehen und bei normalem Ablauf und bekannter Temperatur in ihrem Zeitpunkt recht genau abschätzen.

Gibt es eine irreversible Parturialhäutungsinduktion?

Gräbt man im Freiland während der Paarbildungszeit Paare aus ihren Höhlen aus und setzt sie bei Temperaturen von 18–20°C in Gefäße ohne Höhle und ohne Grabmöglichkeit ein, dann erhält man erste eindeutige Antworten auf die obige Frage: Bei 46 von 90 Paaren wiesen die ♀♀ Kalkansammlungen auf und ließen so kommende Häutungen erkennen. Alle diese ♀♀ häuteten sich in etwa der erwarteten Zeit (zwischen 1–5 Wochen nach dem Ausgraben). Ohne Ausnahme handelte es sich um Parturialhäutungen und sämtliche lange genug überlebenden ♀♀ (44 von 46) brachten Junge zur Welt. Bei diesen ♀♀ scheint die Entscheidung für eine Parturialhäutung bereits zum Zeitpunkt des Ausgrabens gefallen gewesen zu sein.

Die ♀♀ der restlichen 44 Paare waren noch ohne Kalkansammlungen. Auch für diese Paare läßt sich eine maximale Zeitspanne angeben, nach der bei normalem Ablauf – wie ihn Kontrollpaare in Gefäßen mit Höhle aufweisen – alle ♀♀ trüchtig gewesen sein müßten: Hätten sich die Paare erst unmittelbar vor dem Ausgraben gebildet, dann wären die ersten Häutungsanzeichen spätestens nach 14 Tagen und die letzten Parturialhäutungen nach 6 Wochen zu erwarten gewesen. Setzt man die Zeitgrenze für die ersten Anzeichen von Kalkansammlungen erst bei 20 Tagen an, dann erfüllten trotzdem nur 20% der Paare (9 von 44) die Erwartung. Diese 9 machten 30 ± 7 Tage nach dem Ausgraben eine Parturialhäutung durch und legten befruchtete Eier ab. Von den 17 Paaren, die 3 Monate ohne Höhle gehalten wurden, häuteten sich 16 nach im Mittel 55 ± 12 Tagen, 12mal handelte es sich um eine Parturialhäutung, 4mal aber um eine Normalhäutung. Die restlichen 18 Paare wurden zu verschiedenen Zeitpunkten in Höhlen eingesetzt: die ♀♀ waren dann im Mittel nach nur 22 ± 3 Tagen trüchtig.

Diese Ergebnisse demonstrieren zweierlei: 1. ab einem bestimmten Zeitpunkt wird der zur Parturialhäutung führende Prozeß weder rückgängig gemacht noch langfristig unterbrochen und 2. beim Paarbildungszeremoniell selbst wird die Parturialhäutung noch nicht bzw. nicht irreversibel induziert.

Versuche bei 25°C, bei denen ♀♀ zu verschiedenen Zeitpunkten nach der Paarbildung aus der Höhle entfernt und von ihren ♂♂ isoliert allein in Gefäße ohne Höhle gesetzt wurden, ließen eine Bestimmung des Induktionszeitraumes zu. Er liegt zwischen dem 5.–13. Tag des Zu-

Tab. 4: Zahl der trüchtigen bzw. Kalkansammlungen aufweisenden ♀♀ in Abhängigkeit vom Zeitpunkt der Trennung von ihren ♂♂ (s. Text). K = Kontrollgruppe, V1, V2 = 1. und 2. Versuchsgruppe. Kontrolle: 25 Tage nach der Paarbildung

	trüchtig oder mit Kalkansammlungen	ohne Kalkansammlungen	Signifikanz
Kontrollgruppe permanent paarweise in Höhle	20 (alle trüchtig)	0	K gegen V 1: $\chi^2=20,25$ $P<7,7 \cdot 10^{-4}\%$
1. Versuchsgruppe: 5–6 Tage nach Paarbildung isoliert	7 (davon 2 trüchtig)	14	K gegen V 2: $\chi^2=3,56$ $P=5\%$
2. Versuchsgruppe: 13 Tage nach Paarbildung isoliert	10 (davon 8 trüchtig)	2	

sammenlebens (Tab. 4). Vorversuche und die ersten Ergebnisse laufender Experimente zeigen, daß der tägliche Austausch des ♂ gegen jeweils ein fremdes zu starken Verzögerungen der Parturialhäutung führt. Ein ♀ muß also unter diesen Bedingungen mindestens 5 Tage mit einem bekannten ♂ zusammenleben, bevor eine irreversible Parturialhäutungsinduktion stattfindet.

Unter den Versuchsbedingungen des vorhergehenden Experiments beobachtet man bei den Paaren am 3.–6. Tag nach der Paarbildung erste Kopulationsaktivitäten. Dies legt die Annahme nahe, daß durch den Höhlenbesitz und das Zusammenleben mit einem bestimmten ♂ die Kopulationsbereitschaft des ♀ reift, zumal man durch die Untersuchungen von LEGRAND (1958a, b), MEAD (1970, 1976) u. a. weiß, daß bei *Porcellio*arten erfolgreiche Kopulationen Voraussetzung für Parturialhäutungen sind.

In mehreren Versuchen wurden ♂♂ die Gonopoden amputiert (s. Tab. 5). Die Ergebnisse wiederlegen unsere Annahme: weder in der Zahl der trüchtigen ♀♀ noch in der mittleren Zeitdauer bis zur Parturialhäutung gibt es zwischen den Kontroll- und Versuchspaaren irgendwelche signifikanten Unterschiede. Alle ♀♀ amputierter ♂♂ legten unbefruchtete Eier. Nie kam es zu irgendwelchen Störungen des Paarzusammenhalts.

Tab. 5: Zahl der ♀♀, die entweder mit intakten oder gonopodenamputierten ♂♂ verpaart – während 25 Tagen nach der Paarbildung eine Parturialhäutung durchgeführt und Eier in ihre Bruttaschen abgelegt haben. Kontrolle nach 25 Tagen

	trüchtig	nicht trüchtig	Signifikanz
amputiert	33	6	$\chi^2=0,003$
intakt	29	4	$P>30\%$

Die Folgerung: zumindest die Übertragung von Sperma ist keine Voraussetzung für die nach einer Paarbildung erfolgende Parturialhäutungsinduktion. Weiter ergibt sich: die ♂♂ können nur durch ihre Anwesenheit einen Einfluß auf das Zeitprogramm der ♀♀ nehmen, darüber hinausgehende Möglichkeiten fehlen ihnen offensichtlich.

Registriert man alle Kopulationen, dann fällt auf, daß sie zahlreich sind, bei 26°C bald nach der Paarbildung beginnen und etliche Tage vor der Parturialhäutung aufhören (Abb. 1). Es gibt 2 Typen von Kopulationen, zeitlich kurze (< 6 Min) und lange (> 6 Min). Die Verteilung ist nicht zufällig, auch das zahlenmäßige Verhältnis nicht. Die Langdauernden sind selten, meist nur zwei, die einander häufig direkt folgen (wobei immer die Körperseite gewechselt wird: die

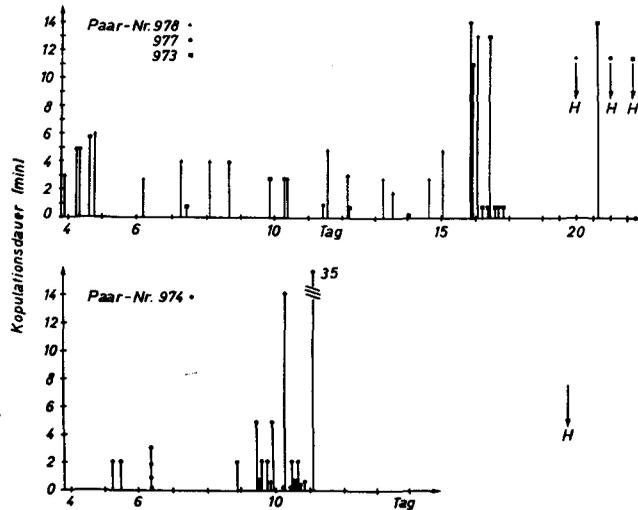


Abb. 1: Zeitliche Verteilung (Tage nach der Paarbildung) und Dauer der Kopulationen von 4, bei 26° C gehaltenen, permanent überwachten *Hemilepistus*-Paaren. Innerhalb der ersten 3 Tage nach der Paarbildung fanden keine Kopulationsversuche statt. Ein H mit Pfeil zeigt den Zeitpunkt der Parturialhäutung des ♀ an.

Asseln haben vollständig getrennte rechte und linke Geschlechtstrakte). Danach beobachtet man bei der Mehrzahl der Paare keine weiteren Kopulationen mehr. Nach den bisherigen Ergebnissen gehören 8 von 10 Paaren diesem Typ an. Ein zweiter ist in der Abb. 2 dargestellt: Hier kommt es sowohl zu Beginn als auch zum Ende der Paarungszeit zu längeren Kopulationen.

Der Schluß liegt nahe, daß größere Spermamengen nur bei den langdauernden Kopulationen übertragen werden. Indirekte Befunde – durch Isolation von ♀♀ nach ausschließlich kurzen Kopulae – bestätigen unsere Annahmen: Die Eier waren fast alle unbefruchtet (n = 8 ♀♀).

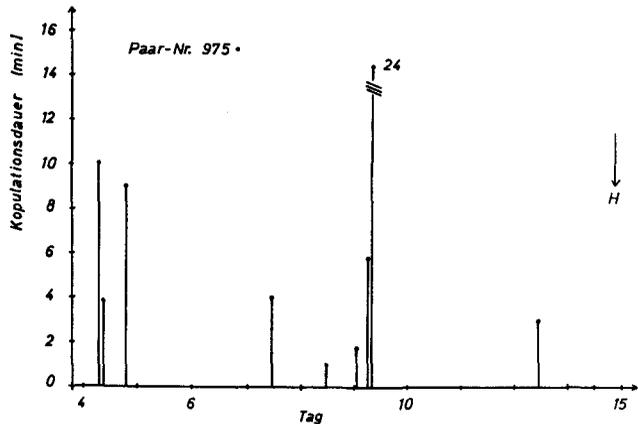


Abb. 2: Das ♀ dieses Paares zeigte eine von den in Abb. 1 dargestellten Verhältnissen abweichende zeitliche Verteilung der langen Kopulationen (s. Text).

Diskussion:

♀♀ könnten sich zwar allein eine Höhle bauen, sie können sie aber nicht allein verteidigen. Wie ist es gelungen, die ♂♂ für diese Aufgabe zu gewinnen? Eine Grundvoraussetzung, die hier erfüllt sein muß, ist die der reproduktiven Entlohnung dessen, der Zeit und Energie aufbringt. Eine Vorbedingung war daher höchstwahrscheinlich, daß die ♀♀ ein Paarungsverhalten entwickelten, das einem ♂ die alleinige Kopulationsmöglichkeit garantiert: durch strikte Ortsgebundenheit, wie sie im Normalfall für *H. reaumuri* gilt, die sich nur am Eingang bzw. in der eigenen Höhle paart. Diese Voraussetzung ist bei den hier zur Diskussion stehenden *Porcellio*-Arten auch schon im wesentlichen erfüllt: Die ♂♂ der nordafrikanischen Arten suchen die ♀♀ in ihren Höhlen auf und bleiben dort bis zu 2 Tagen. Auch bei den kanarischen Asseln finden die meisten Kopulationen an und in der Höhle statt.

Die ♀♀ dieser *Porcellio*arten sind für ♂♂ erst attraktiv, wenn sie schon gleich zu Kopulationen bereit sind. Die ♂♂ erkennen den Zustand der ♀♀ kontaktchemorezeptorisch. Sobald ♀♀ durch die Anwesenheit von ♂♂ in ihren Höhlen Fitnessvorteile erfahren, sollten z. B. solche ♀♀ selektiv bevorzugt werden, die schrittweise immer früher als den Tatsachen entsprechend, Kopulationsbereitschaft signalisieren und so ♂♂ länger als andere ♀♀ an sich binden.

Welche Vorteile könnte das ♀ ursprünglich von der Anwesenheit des ♂ in seiner Höhle gehabt haben? Höhlenbesitzende, kanarische *Porcellio*arten nehmen fast kein Futter außerhalb der Höhle zu sich, sondern sie tragen ihre Nahrung – kleinere trockene Pflanzenteile, Kaninchenkot u. ä. – in die Höhle ein. Dieses Verhalten hat ein stark eingeschränktes Nahrungsspektrum zur Folge. Sobald *Hemilepistus*-♀♀ verpaart sind, fallen ihre langdauernden Ausflüge auf, bei denen sie fast nur solche Nahrung aufnehmen – grüne Pflanzenteile etwa –, die sie nicht eintragen können. Dies könnte ein Hinweis auf einen, vielleicht den entscheidenden Selektionsdruck sein, denn ausschließlich die Nahrungsbeschaffung zwingt zum Verlassen der Höhle. Während der Zeit der Eiproduktion muß ein ♀ an die Quantität und Qualität der Nahrung ganz besonders hohe Ansprüche stellen, was sich nicht mit der permanenten Höhlenverteidigung vereinbaren läßt. Experimentell läßt sich leicht zeigen, daß gerade grüne Pflanzen im Freilandversuch mit besonderer Vorliebe eingetragen werden, nur stehen normalerweise keine eintragbaren Stücke zur Verfügung und das Abbeißen von Teilen geeigneter Größe hat keine der hier behandelten Arten erfunden.

Was aber könnte das ♂ veranlassen, während solcher Ausflüge die Wächterrolle zu übernehmen? Wenn der Höhlenbesitz eine Voraussetzung zur Paarungsbereitschaft ist, wie das heute bei *Hemilepistus* unter Normalbedingungen der Fall ist, dann werden einem ♀ vor allem solche Artgenossen die Höhle streitig machen, die selbst noch keine Höhlen haben und damit weiter von der Kopulationsbereitschaft entfernt sind, als die Höhlenbesitzerin. Solche ♀♀ einzulassen wäre für das ♂ wegen der zusätzlichen Zeitverluste nachteilig. Gefährlich könnten der Höhlenbesitzerin nur solche ♀♀ werden, die im Fortpflanzungszyklus weiter fortgeschritten sind als sie und dies auch signalisieren. Wenn es nun aber für ♀♀ vorteilhaft ist, ♂♂ möglichst früh an sich zu binden und möglichst lange zu halten, dann müßte es adaptiv sein, nicht nur früher attraktiv zu werden, sondern während der ganzen Zeit gleich anziehend zu bleiben. Alle Befunde an *Hemilepistus* sprechen dafür, daß ♀♀, solange sie paarungsbereit sind, für ♂♂ gleiche Attraktivität besitzen, ob sie noch 4 oder 40 Tage von der Parturialhäutung entfernt sind, schon eine eigene Höhle besitzen oder aber nur paarbildungs- und noch nicht baubereit sind. Wenn ein ♂ aber die ♀♀ nicht mehr klassifizieren kann und die Mehrzahl der an einer Höhle mit Paarpartner interessierten ♀♀ noch die volle Zeitinvestition verlangen, wird das ♂ im Regelfall keinen Gewinn machen, wenn es ein fremdes ♀ einläßt; es sollte daher gegen eine derartige Bereitschaft selektiert werden.

Wie kann das ♂ nun aber das ♀, das in die Höhle gehört, von einem fremden unterscheiden? Wie Untersuchungen (unveröffentl.) an den kanarischen Asseln (3) und (4) zeigten, wären diese für die Evolution eines auf individualspezifischen Pheromonen beruhenden Identifikationssystems, wie es bei *Hemilepistus* verwirklicht ist, ausgezeichnet präadaptiert. Die kanarischen Asseln haben, trotzdem sie nur kurze Wege gehen, nach der Futtersuche häufig große Orientierungsprobleme beim Rückweg; vielfach finden sie ihre Höhlen erst nach längerem Suchen. Da

sie – vor allem Art (3) – stellenweise sehr dicht siedeln, treffen sie bei dieser Suche oft auf fremde Höhlen. Das Futtereintragverhalten – zur Selbstverpflegung, vor allem aber im Rahmen der Brutpflege –, ist nur adaptiv, wenn die Asseln ihre eigene Höhle regelmäßig wiederfinden und wiedererkennen. Durch Austauschexperimente, Versetzungsversuche u. ä. läßt sich nachweisen, daß die Asseln ihre eigene Höhle kontaktchemorezeptorisch – nach Berührung des Auswurfs der vor jeder Aktivitätsphase aus der Höhle gebaggert wird – erkennen. Man kann nun keinesfalls annehmen, daß sich die chemischen Eigenschaften des Sandes im Abstand von einzelnen Zentimetern so stark ändern, daß daran die eigene Höhle immer sicher zu erkennen wäre. Es bleibt also nur die Annahme, daß unter dem Selektionsdruck der Notwendigkeit des Wiederfindens der Höhle bei hoher Siedlungsdichte die Methode der individuellen Markierung erfunden worden ist. Damit sind sicherlich ideale Vorbedingungen für die Evolution eines individuellen Erkennungssystems gegeben, das dem von *Hemilepistus* entspricht.

Indem die ♀♀ ihre Kopulationsbereitschaft vom Höhlenbesitz und dem Zusammenleben mit einem ♂ über eine bestimmte Zeit abhängig machen und indem sie nur an der eigenen Höhle kopulieren, garantieren sie dem lange genug ausharrenden ♂ den sicheren Nutzen aus den entstandenen Kosten. Um das Ausharren zu registrieren und bei längerem Zusammenleben dem ♂ die Möglichkeit zum zeitweiligen Verlassen der Höhle zu erlauben, mußte auch das ♀ in der Lage sein, seinen Partner individuell zu erkennen und es mußte – einmal verpaart – das Verhalten entwickeln, fremde ♂♂ abzuwehren und ein neues nur nach dem Verlust des eigenen Partners zu akzeptieren.

Diese Überlegungen zeigen bisher nur auf, wie es den ♀♀ gelingen konnte, ♂♂ schon vor dem eigentlichen Paarungszeitpunkt an sich zu binden. Die experimentellen Untersuchungen zur Parturialhäutungsinduktion lassen erkennen, wie die ♀♀ eine weitere Dehnung des Bindungszeitraumes erreichen konnten: Sie allein übernahmen die Kontrolle über die Parturialhäutungsinduktion und machten sich dabei völlig unabhängig von erfolgreichen Kopulationen des ♂. Damit waren die ♀♀ dann in der Lage, den Zeitpunkt der Kopulationen allein zu bestimmen und ihn – im Vergleich zu den Verhältnissen bei anderen Landasselarten – deutlich zu verzögern bzw. ihren Bedürfnissen angepaßt zu variieren. Eine solche Methode sollte nur dann gut funktionieren, wenn die ♀♀ den ♂♂ nur noch prinzipielle Kopulationsbereitschaft signalisieren, ohne ihnen genauere Anhaltspunkte für den noch erforderlichen Zeitaufwand zu liefern. Wie aber konnte es den ♀♀ gelingen, die ♂♂ noch nach erfolgreichen doppelseitigen Kopulationen festzuhalten? Mögliche Antworten ergeben sich aus dem heutigen Verhalten der ♀♀ von *H. reaumuri*: Es gibt ♀♀ (vgl. Abb. 2), die mehrfach lange Kopulationen zulassen. Ein ♂ kann sich demnach nie sicher sein, daß die langen Kopulationen, die es eben durchführen konnte, die letzten waren. Trennt man Paare nach solchen langen Kopulationen und bietet den ♀♀ ca. 24 Std. später die Möglichkeit, sich neu zu verpaaren, dann stellt man fest, daß sich diese ♀♀ wieder verpaaren und kurze Zeit danach (u. U. schon 24–48 Std. später) mit dem neuen ♂ langdauernd kopulieren. Partnerverluste sind im Freiland häufig. Auch ♀♀, die nach dem Aussehen ihrer Kalkansammlungen zu schließen, schon solche Kopulationen hinter sich haben, bei denen Sperma mit Sicherheit übertragen wurde, bekommen im Freiland genauso leicht einen neuen Partner wie zuvor unverpaarte ♀♀, falls ihre Parturialhäutung noch mindestens 3–4 Tage auf sich warten läßt. Wenn so späte Paarbildungen mit Ersatz-♂♂ häufiger vorkommen, und die Freilandbefunde belegen dies eindeutig, dann legen soziobiologische Überlegungen die – experimentell noch unbewiesene – Annahme nahe, daß diese «späten» ♂♂ noch gute Vaterschaftschancen haben sollten. Assel-♂♂, die ihre ♀♀ also nach erfolgreichen Kopulationen verlassen, würden, wenn sich das ♀ nochmals verpaart, wahrscheinlich ihre Gesamtinvestition oder zumindest einen wesentlichen Teil verlieren. Ist diese Vermutung richtig, dann müssen sie bleiben, bis keine Befruchtungschance mehr besteht. Dies ist bei *H. reaumuri* mit der Parturialhäutung der Fall. Warum bemühen sich die ♂♂ nicht danach nochmals um einen neuen Partner? Die grundsätzliche theoretische Antwort ist leicht: ♂♂ sollten nur dann ihr erstes ♀ verlassen, wenn die möglichen Fitness-Nachteile, die aus der Trennung resultieren, durch den im Mittel zu erwartenden reproduktiven Erfolg beim zweiten ♀ überkompensiert werden. Diese Chance dürfte heute für die ♂♂ von *H. reaumuri* kaum mehr gegeben sein: alle Mitglieder der Population sind aus zahlreichen ökologischen Gründen (s. S. 62: Höhlenbau) relativ gut synchronisiert.

Die gesamte Paarbildungszeit erstreckt sich nur über etwa 6–8 Wochen. Damit hätten von vorneherein nur ♂♂, die sich sehr früh erfolgreich verpaaren konnten, eine Chance, nach der Trächtigkeit ihres ersten ein zweites noch unverpaartes ♀ zu finden. Während der Zeitspanne, in der unverpaarte ♀♀ vorkommen, gibt es mit ihnen und den noch bzw. nach Partnerverlust wieder unverpaarten ♂♂ auch Höhleninteressenten, gegen die sich ein – durch Bruttaschen in seiner Abwehrfähigkeit behindertes – ♀ allein nur unzureichend schützen kann.

Ein ♂, das sein ♀ zu Beginn der Trächtigkeit verläßt, gefährdet das ♀ und damit seine vorausgegangenen Investitionen in einem hohen, unter Freilandbedingungen noch nicht genau erfaßten, nach Vorversuchen aber 50% übersteigendem Maß. Ginge das ♂ zu einem späteren Zeitpunkt, dann hätte es, unter Bedingungen, wie sie heute für *H. reaumuri* zutreffen, nur eine sehr geringe Chance, einen neuen Partner zu finden. Diese geringe Chance würde nur zu einem hohen Preis geboten: Die Entfernung eines Partners – ♂ oder ♀ – in den ersten 2–5 Tagen nach der Geburt der Jungen führt im Freiland zu einer signifikanten ($P = 0,7\%$) mittleren Reduktion der Jungenzahl um 40%: 4 Monate nach der Entfernung eines Elternteils befanden sich in den ($n = 38$) Versuchshöhlen noch 23 ± 28 , in den ($n = 47$) Kontrollhöhlen aber noch 40 ± 28 Jungtiere. Die Hauptursache dieser Differenz sind die höheren Totalverluste bei der Versuchsgruppe: 50% dieser Familien waren vollständig ausgestorben (19 von 38), wogegen bei der Kontrollgruppe diese Quote nur 21% betrug (10 von 47). Bei diesem hohen Verlustrisiko einerseits und der äußerst geringen Chance andererseits, noch einen neuen Paarpartner finden zu können, muß eine starke Selektion auch gegen ein spätes Verlassen des ♀ erwartet werden.

Ökologische Erfordernisse des Lebensraums einerseits und Strategien der ♀♀ andererseits haben die ♂♂ monogam gemacht und ihnen die Möglichkeit zur üblichen Fitnessmaximierung über polygames Verhalten genommen. Die im Lauf der Evolution entwickelte – auf einer gegenseitigen individuellen Bindung der Paarpartner beruhende – strikte Monogamie hat kooperative Leistungen ermöglicht, die uns den großen Erfolg der *Hemilepistus*-Arten in extremen Landbiotopen zu einem wesentlichen Teil verständlich machen.

Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Li 150/6-150/9 und SFB 4 «Sinnesleistungen: Anpassungen von Strukturen und Mechanismen».)

Zu großem Dank bin ich meiner Frau, Dr. C. Linsenmair, für ihre wertvolle Unterstützung bei den Freilandarbeiten, Frau E. Köppl und Fr. E. Barcsay für technische Hilfe bei den Laborexperimenten verpflichtet. Herrn J. Milbradt verdanke ich den Hinweis auf die kanarischen Asseln. Herrn W. F. Colmers danke ich für die englische Übersetzung der Zusammenfassung.

Literatur

- BARASH, D. P.: Sociobiology and Behavior. Elsevier, New York – Oxford – Amsterdam 1977. – DAWKINS, R.: The Selfish Gene. Oxford University Press, Oxford 1976. – EDNEY, E. B.: Transition from water to land in isopod crustaceans. *Amer. Zool.* 8, 309–326 (1968). – EDNEY, E. B.: Water Balance in Land Arthropods. Springer, Berlin-Heidelberg-New York 1977. – LEGRAND, J.: Comportement sexuel et modalités de la fécondation chez l'isonicide *Porcellio dilatatus* Brandt. *C.r. Acad. Sci. Paris* 246, 3120–3122 (1958 a). – LEGRAND, J.: Induction de la maturité ovarienne et de la mue parturienne par la fécondation chez *Porcellio dilatatus*. *C.R. Acad. Sci. Paris* 247, 754–759 (1958 b). – LINCOLN, R. J.: A review of the species of *Hemilepistus* s. str. Budde-Lund, 1885 (Isopoda, Porcellionidae). *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)* 20, 111–130 (1970). – LINDQUIST, O. V.: Components of water loss in terrestrial isopods. *Physiol. Zool.* 45, 316–324 (1972). – LINSÉNMAIR, K. E., und Ch. LINSÉNMAIR: Paarbildung und Paarzusammenhalt bei der monogamen Wüstenassel *Hemilepistus reaumuri* (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). *Z. Tierpsychol.* 29, 134–155 (1971). – LINSÉNMAIR, K. E.: Die Bedeutung familienspezifischer «Abzeichen» für den Familienzusammenhalt bei der sozialen Wüstenassel *Hemilepistus reaumuri* Audouin u. Savigny (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). *Z. Tierpsychol.* 31, 131–162 (1972). – LINSÉNMAIR, K. E.: Some adaptations of the desert woodlouse *Hemilepistus reaumuri* (Isopoda, Oniscoidea) to desert environment. *Verh. Ges. Ökol., Erlangen* 1974, W. Junk Publ., The Hague 1975. – MARIKOVSKY, P. J.: A contribution to the biology of *Hemilepistus rhinoceros*. *Zool. Z.* 48, 677–685 (1969), russisch mit engl. Zusammenfassung. – MEAD, F.: Observations sur le comportement sexuel de l'isopode terrestre *Metoponorchus sexfasciatus* Budde-Lund. *Bull. Soc. zool. France* 95, 55–60 (1970). – MEAD, F.: La place de l'accouplement dans le cycle de reproduction des isopodes terrestres (Oniscoidea). *Crustaceana* 31, 27–41 (1976). – SCHNEIDER, P.: Lebensweise und soziales Verhalten der Wüstenassel *Hemilepistus aphganicus* Borutzky 1958. *Z. Tierpsychol.* 29, 121–133 (1971). – SCHNEIDER, P.: Beitrag zur Biologie der afghanischen Wüstenassel *Hemilepistus aphganicus* Borutzky 1958 (Isopoda, Onisco-

idea). Aktivitätsverlauf. Zool. Anz. 195, 155–170 (1975). – SEELINGER, G.: Der Antennenendzapfen der tunesischen Wüstenassel *Hemilepistus reaumuri*, ein komplexes Sinnesorgan (Crustacea, Isopoda). J. comp. Physiol. 113, 95–103 (1977). – SHACHAK, J., E. A. CHAPMAN and Y. STEINBERGER: Feeding, energy flow and soil turnover in the desert isopod, *Hemilepistus reaumuri*. Oecologia 24, 57–69 (1976). – TRIVERS, R. L.: Parental investment and sexual selection. In: Sexual Selection and the Descent of Man 1871–1971 (B. Campbell, ed.), 136–179, Aldine, Chicago 1972. – WARBURG, M. R.: Water relations and internal body temperature of isopods from mesic and xeric habitats. Physiol. Zool. 38, 99–109 (1965a). – WARBURG, M.: The microclimate in the habitats of two isopod species in southern Arizona. Am. Midland Nat. 73, 363–375 (1965b). – WARBURG, M.: The evaporative water loss of three isopods from semiarid habitats in South Australia. Crustaceana 9, 302–308 (1965c). – WARBURG, M.: Transition from water to land in isopod crustaceans. Amer. Zool. 8, 309–326 (1968). – WICKLER, W., und U. SEIBT: Prinzip Eigennutz. Hoffmann und Campe, Hamburg 1977. – WILSON, E. O.: The Insect Societies Harvard University Press, Cambridge 1971. – WILSON, E. O.: Sociobiology: The New Synthesis. Harvard University Press, Cambridge 1975. – WILSON, E. O.: On Human Nature. Harvard University Press, Cambridge 1978.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. K. E. Linsenmair, Zoologisches Institut der Universität, Röntgenring 10, D-87 Würzburg