

JORK MEYER, Halle

Flexible primäre Geschlechterverhältnisse – Bedeutung, Beispiele und Mechanismen – ein Überblick

Schlagworte/key words: primäres Geschlechterverhältnis, Reproduktionsstrategie, Fitness

Einleitung

FISHER (1930) zeigte, daß Eltern ihre Ressourcen gleichermaßen in Söhne und Töchter investieren sollten, da eine Abweichung vom 1:1 Verhältnis meist keinen selektiven Vorteil hat. Die Kosten, die für die Fortpflanzung und gegebenenfalls für die Aufzucht der Jungen entstehen, sollten in einem günstigen Verhältnis zu den potentiell zu erreichenden Vorteilen stehen. Als Kosten gelten alle Aufwendungen, die durch die Eltern für die Aufzucht der Jungtiere erbracht werden (Partnersuche und -werbung, Geburt und Aufzucht der Jungen, innerartliche Konkurrenz usw.). Die Vorteile liegen in der möglichst effektiven Weitergabe der eigenen Gene und der Erhöhung des eigenen Anteils am Genpools einer Population (Fitness). In welcher Art und Weise die Eltern ihre Ressourcen in den Nachwuchs investieren, wird durch die Reproduktionsstrategie der Individuen bzw. der Art bestimmt.

Nicht nur der direkte Nachwuchs ist unter evolutionen Gesichtspunkten relevant, auch deren Nachfahren geben einen Teil des elterlichen Erbgutes weiter. Bei diploiden Arten trägt jedes Junge etwa die Hälfte des Erbgutes jedes Elter und gibt seinerseits etwa die Hälfte seines Genmaterials an seine Nachkommen weiter. Die Enkel erhalten also immer noch rund 25 % der

Allele. Diese Weitergabe erfolgt natürlich nur dann, wenn die Jungtiere nach Erreichen der Geschlechtsreife auch am Reproduktionsgeschehen teilnehmen. Durch eine Verschiebung des primären Geschlechterverhältnisses kann diese Chance verbessert werden.

Bei Reptilien (und Amphibien) ist eine von der Temperatur abhängige Geschlechtsbestimmung bekannt. Bei Säugetieren dagegen sind solche Mechanismen weniger klar ausgeprägt. Nachfolgend soll eine Auswahl an auslösenden Situationen, Beispielen und Literaturquellen gegeben werden.

Hypothesen und Beispiele

1. Hypothese der größeren Fitness-Varianz

TRIVERS & WILLARD (1973) diskutierten, dass Eltern in dasjenige Geschlecht investieren sollten, welches die größere Varianz im Fortpflanzungserfolg aufweist. Bei den Säugetieren sind das zumeist die männliche Nachkommen. Bei Arten mit polygynen Paarungssystemen haben große, starke Männchen die besseren Chancen sich erfolgreich fortzupflanzen. Weibchen dagegen brauchen nicht überdurchschnittlich stark zu sein um trotzdem gute Aussichten auf Nachkommen zu haben (CLUTTON-BROCK et al. 1989, GOMENDIO et al. 1990). In Arten mit ei-

nem polygynen Paarungssystem findet man in der Regel ausgeprägte Sexualdimorphismen. So sind beim Rothirsch (*Cervus elaphus*) die Hirsche wesentlich größer als die Tiere. Jungtiere, die am Ende der Aufzuchtzeit besonders kräftig sind, können diesen Entwicklungsvorsprung bis in das Erwachsenenalter mitnehmen („Silberlöffel-Hypothese“).

Für die Mütter, die diese Investitionen der Aufzucht (Austragen der Jungen, Säugen, Führung und Verteidigung) meist allein erbringen, steht die Entscheidung, ob sie in der Lage sind, die erhöhten Kosten für ein überdurchschnittlich entwickeltes Jungtier aufzubringen. Daraus ergibt sich, dass Mütter unter den oben beschriebenen Bedingungen nur dann in männliche Nachkommen investieren sollten, wenn sie kör-

perlich dazu in der Lage sind (CLUTTON-BROCK et al. 1981).

Durch Untersuchungen an Vorkommen des Rothirsches auf der Insel Rhum (Schottland) konnten zwei Ursachen für abweichende Geschlechterverhältnisse nachgewiesen werden:

- Das Verhältnis verschiebt sich bei hohen Populationsdichten (erhöhter Stress) hin zu einem Überwiegen weiblicher Kälber, während bei guten Bedingungen ein Verhältnis zugunsten der Hirschkälber vorliegt (KRUK et al. 1999; Abb. 1).
- Dominante Mütter, d. h. Tiere mit einem höheren sozialen Rang (gemessen als Anteil gewonnener Auseinandersetzungen) setzen häufiger männlichen Nachwuchs als subdominante Tiere (CLUTTON-BROCK et al. 1984; Abb. 2).

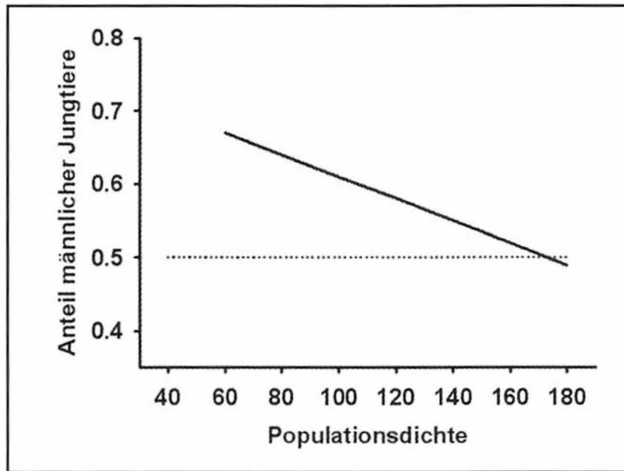


Abb. 1 Populationsgröße vs. Anteil männlicher Nachkommen beim Rothirsch (*C. elaphus*). Mit Zunahme der Dichte verschlechtern sich die Lebensbedingungen und der Männen-Anteil sinkt (nach KRUK et al., 1999).

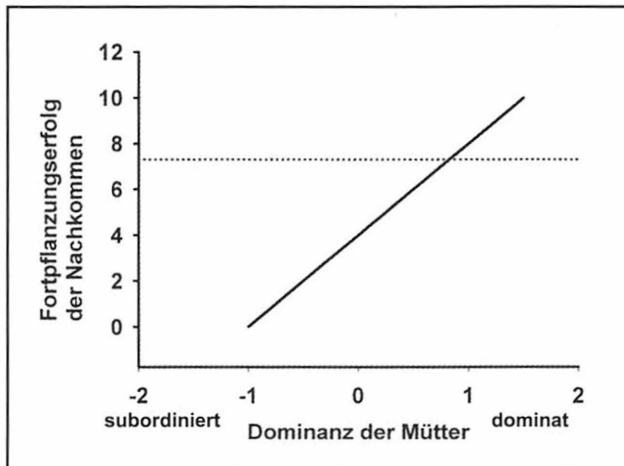


Abb. 2 Standardisierte Dominanz der Mütter vs. Fortpflanzungserfolg der Jungen beim Rothirsch (*C. elaphus*). Der Anteil der Regressionsgerade oberhalb der Punktlinie wird ausschließlich durch männliche Nachkommen dominanter Mütter erklärt (nach CLUTTON-BROCK et al., 1984).

Beim Virginia-Opossum (*Didelphis virginiana*) konnte durch zusätzliche Futtergaben in einer freilebenden Population das Geschlechterverhältnis angehoben (d. h. zugunsten der männlichen Nachkommen verschoben) werden (AUSTAD 1988). Die selektive Abortion vollständiger Würfe mit Weibchen-Überhang durch Mütter in sehr guter Verfassung wurde beim Nutria (*Myocastor coypus*) nachgewiesen. Das ermöglichte die erneute Befruchtung ohne vorher den „un-effektiven“ Wurf austragen und aufziehen zu müssen (GOSLING 1986).

2. Lokale Ressourcen Konkurrenz – Hypothese

Auch die Konkurrenz zwischen den Eltern und den Nachkommen kann verschobene Verhältnisse begünstigen. Das ist der Fall, wenn ein Geschlecht teilweise oder ganz im Territorium der Eltern verbleibt (Philopatry), während das andere Geschlecht sich auf die Suche nach einem neuen Territorium begibt. Werden die Lebensbedingungen ungünstiger, sollte in dasjenige Geschlecht investiert werden, welches das elterliche Gebiet verlässt. Konkurrenz mit den Eltern kann ebenso wie die eigentliche Aufzuchtleistung als „elterliche Investition“ betrachtet werden. Dadurch steigen die Kosten für das eine oder andere Geschlecht an und favorisieren Verschiebungen.

HEWISON & GAILLARD (1996) zeigten anhand von 1181 Embryonen aus 14 Populationen,

dass beim Reh eine Zunahme des primären Geschlechterverhältnisses bei ungünstigen Lebensbedingungen (ausgedrückt als mittleres Körpergewicht der Ricken) erfolgt (Abb. 3: vgl. Beispiel Rotwild). Es werden also mehr Bockkitze gesetzt. Das weibliche Geschlecht ist hier das relativ kostenintensivere, da die Schmalrehe und Ricken im Gebiet der Mutter bleiben bzw. keine weiten Abwanderungen (Dispersal) zeigen.

Auslöser und Mechanismen

Die Kondition ist ein wesentlicher Faktor für das Auftreten von angepassten Geschlechterverhältnissen (Tab. 1) und hängt von einer Reihe von Parametern wie z. B. Demographie der Population, Stress, Alter der Mutter und Anzahl der Jungen in der vorherigen Reproduktionszeit (Clutton-Brock und Iason 1986) ab. Außerdem kann die soziale Stellung der Mutter Einfluss auf die Fortpflanzungswahrscheinlichkeiten der Jungtiere haben.

Ein zentrales und bislang nicht zufriedenstellend untersuchtes Problem ist die Erkennung des Geschlechtes der Föten durch die Mutter. Bei Vögeln wurde gezeigt, dass es eine Erkennung bereits beim ungelegten Ei gibt (Oddie 1998). Wahrscheinlich sind für die pränatale Erkennung die Hormonkonzentrationen (u.a. ACTH, FSH, Corticosteron, Progesteron, Östrogen, und PBG) verantwortlich (GOSLING 1986; KRACKOW 1995). Außerdem kann der Zeitpunkt

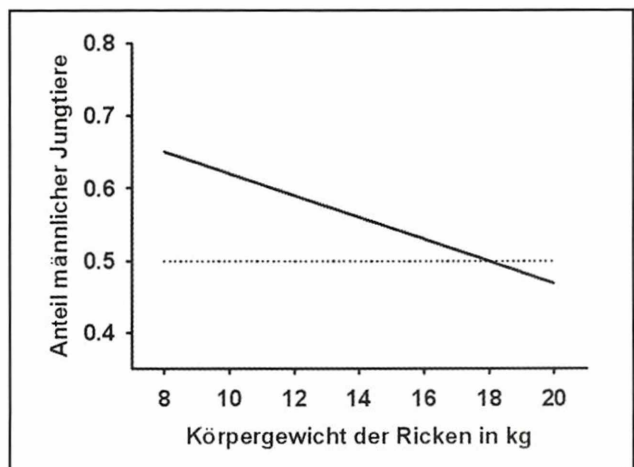


Abb. 3 Kondition der Mütter (Körpergewicht) vs. Anteil männlicher Nachkommen am Beispiel vom Europäischen Reh (*C. capreolus*). Die Punktlinie markiert ein Geschlechterverhältnis von 1:1 (nach HEWISON & GAILLARD, 1996).

der Befruchtung (im Östrus und / oder im Jahresverlauf) darüber entscheiden, welche Genotypen von Spermien und Eiern überhaupt zur Zygotenbildung gelangen (CLUTTON-BROCK und IASON 1986; KRACKOW 1995). Aufgrund der sehr komplexen physiologischen Vorgänge ist aber bislang kein Mechanismus zweifelsfrei nachgewiesen. Die Anpassung des primären Geschlechterverhältnisses kann zu verschiedenen Zeitpunkten erreicht werden (Tab. 2).

Diskussion

In einer ganzen Reihe von Arten wurden Abweichungen im primären Geschlechterverhältnis statistisch belegt (CLUTTON-BROCK und IASON 1986). Diese Flexibilität in der jeweiligen Reproduktionsstrategie ermöglicht es, auf sich verändernde Lebensbedingungen zu reagieren und die individuelle Fitness zu erhöhen. Allerdings lassen sich diese Anpassungen und deren Konsequenzen selbst innerhalb einer Art nicht pauschal übertragen. Mehrere Einflüsse können die Ausprägung dieses Effektes modulieren (Abb. 4).

Außerdem kann die Dominanz der Mutter einen Einfluss auf die Strategie haben. Dominante Mütter haben mehr kostenintensive Junge, während subdominante Mütter eher in das Geschlecht investieren, welches weniger Aufwand erfordert. Paviane vererben die soziale Stellung der Mütter an die Töchter (ALTMANN 1980). In diesem Beispiel sind die weiblichen Nachkom-

men diejenigen mit den relativ höheren Kosten und werden durch die ranghohen Mütter bevorzugt geboren. Pavian-Weibchen bleiben bei der Gruppe und helfen bei der Aufzucht weiterer Jungtiere. Dadurch entsteht einerseits eine Konkurrenz um lokale Ressourcen, andererseits wird ein Vorteil durch Kooperation erreicht. Die Überschneidung von Vor- und Nachteilen erschwert die Bewertung dieses adaptiven Effektes in der Praxis. Trotzdem könnten Geschlechterverhältnisse von Jungtieren (z. B. Rot- und Rehwild) zumindest als ein Aspekt der Bonitierung herangezogen werden. Dazu müsste aber in den Streckenlisten bei den Jungtieren (Kälber bzw. Kitze) zwischen den Geschlechtern differenziert werden.

Zusammenfassung

Nach der „theorie of sex allocation“ sollten Eltern gleichermaßen in weibliche und männliche Nachkommen investieren. Statistisch nachweisbare Abweichungen vom primären 1:1 Verhältnis finden sich bei einer ganzen Reihe von Arten. Diese Verschiebungen sollen unter den jeweils gegebenen Lebensbedingungen zu einer höchstmöglichen individuellen Fitness führen. Die Auslöser für solche Verschiebungen können vielschichtig sein und sich gegenseitig überdecken. Mechanismen, die eine frühzeitige Steuerung der Geschlechterverhältnisse (bei der Befruchtung, in der frühen Embryogenese) erlauben, werden kurz vorgestellt.

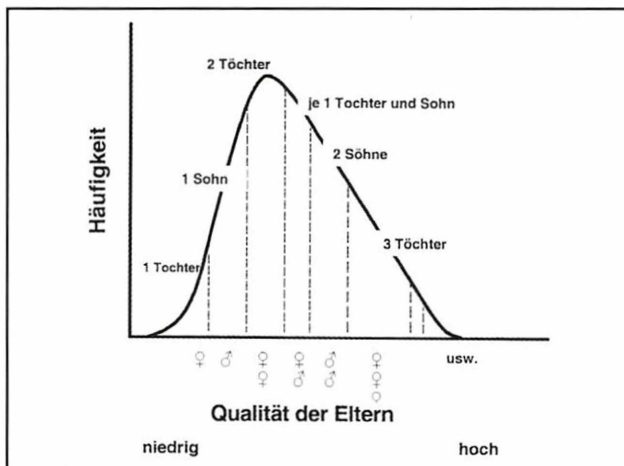


Abb. 4 Optimierung des Geschlechterverhältnisses pro Wurf einer Art, die meist zwei, manchmal aber auch ein oder drei Junge hat (nach WILLIAMS, 1979).

Tabelle 1 Gründe und Beispiele für verschobene primäre Geschlechterverhältnisse

Auslöser		Beispiele	Quelle
Konkurrenzen	zwischen den Geschwistern	solitäre Hymenopteren	HAMILTON (1967)
	zwischen Eltern und Jungen	Rehwild (<i>C. capreolus</i>)	HEWISON UND GAILLARD (1996)
Kooperationen	zwischen den Geschwistern	♂ Löwen (<i>Panthera leo</i>)	BYGOTT, BERTRAND UND HANBY (1979)
	zwischen Eltern und Jungen	♀ cercopithine Primaten (<i>Macaca radiata</i>) ♂ Wildhunde (<i>Lycaon pictus</i>)	SILK (1983) MALCOLM UND MARTEN (1982)
unbalanzierte Mortalitäten der Nachkommen		Rotwild (<i>Cervus elaphus</i>)	CLUTTON-BROCK, ALBON UND GUINNESS (1985)
verschobene sekundäre Geschlechterverhältnisse		z. B. nach Kriegen und Populationszusammenbrüchen	JAMES (1983) CHARNOV (1982)
Habitatqualität		Nutria (<i>Myocastor coypus</i>)	GOSLING (1986)

Tabelle 2 Potentielle Mechanismen für angepasste primäre Geschlechterverhältnisse, Beispiele und Literatur

Mechanismus	Zeitpunkt	Beispiele	Quelle
Differentielle Mortalitäten von Spermien	pränatal, vor der Embryogenese	Kaninchen (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	UNTERBERGER UND KIRSCH (1932)
Zeitpunkt der Befruchtung	pränatal, vor der Embryogenese	Mensch (<i>Homo sapiens sapiens</i>) Weißwedelhirsch (<i>Odocoileus virginianus</i>)	GUERRERO (1970, 1974) VERME UND OZOGA (1981)
selektive Abortion ganzer Würfe	pränatal, während der Embryogenese	Nutria (<i>Myocastor coypus</i>)	GOSLING (1986)

Summary

Flexible primary sex ratios – importance, examples and mechanisms – an overview

Following the theory of sex allocation parents should invest equally in both sexes of offspring. Skewed sex ratios are reported from several species. Those deviations from 1:1 ratio are considered as a strategy to optimize individual fitness. Skewed sex ratios may have numerous causes, which might occasional overlap and mask one another. Potential mechanisms, which enable mothers to detect the gender of offspring at conception or early in embryonic development, are presented.

Literatur

- ALTMANN, J. (1980): Baboon mothers and infants. Harvard University Press, Cambridge.
- AUSTAD, S.N. (1988): The adaptable Opossum. *Sci. American* 258: 98-104.
- BYGOTT, N.D.; BERTRAM, B.C.R.; HANBY, J.R. (1979) Male lions in larger coalitions gain reproductive advantages. *Nature* 282: 839-841.
- CHARNOV, E.L. (1982): The theory of sex allocation. Princeton University Press, Princeton.
- CLUTTON-BROCK, T.H.; ALBON, S.D.; GUINNESS, F.E. (1981): Parental investment in male and female offspring in polygynous mammals. *Nature* 289: 487-489.
- CLUTTON-BROCK, T.H.; ALBON, S.D.; GUINNESS, F.E. (1984): Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. *Nature* 308: 358-360.
- CLUTTON-BROCK, T.H.; ALBON, S.D.; GUINNESS, F.E. (1985): Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature* 313: 131-133.
- CLUTTON-BROCK, T.H.; ALBON, S.D.; GUINNESS, F.E. (1989): Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature* 337: 260-262.
- CLUTTON-BROCK, T.H.; IASON, G.R. (1986): Sex ratio variation in mammals. *Q. Rev. Biol.* 61: 339-374.
- FISHER, R.A. (1930): The genetical theory of natural selection. Oxford University Press, Oxford.
- GOMENDIO, M.; CLUTTON-BROCK, T.H.; ALBON, S.D.; GUINNESS, F.E.; SIMPSON, M.J. (1990): Mammalian sex ratios and variation in costs of rearing sons and daughters. *Nature* 343: 261-263.
- GOSLING, L.M. (1986): Selective abortion of entire litters in the Coyu: adaptive control of offspring production in relation to quality and sex. *Am. Nat.* 127: 772-795.
- GUERRERO, R. (1970): Sex ratio: a statistical association with type and time of insemination in the menstrual cycle. *Int. J. Fertil.* 15: 221-225.
- GUERREO, R. (1974): Association of the type and time of insemination within the menstrual cycle with the human sex ratio at birth. *New Engl. J. Med.* 291: 1056-1059.
- HAMILTON, W.D. (1967): Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477-488.
- HEWISON, A.J.M.; GAILLARD, J.M. (1996): Birth-sex ratios and local resource competition in roe deer, *Capreolus capreolus*. *Behav. Ecol.* 7: 461-464.
- JAMES, W.H. (1973): Timing of fertilization and the sex ratio of offspring. In N.G. Bennett (ed.), *Sex Selection of Children: 73-99*. Academic Press, New York.
- KRACKOW, S. (1995): Potential mechanisms for sex ratio adjustment in mammals and birds. *Biol. Rev.* 70: 225-241.
- KRUUK, L.E.B.; CLUTTON-BROCK, T.H.; ALBON, S.D.; PEMBERTON, J.M.; GUINNESS, F.E. (1999): Populations density affects sex ratio in red deer. *Nature* 399: 459-461.
- MALCOLM, J.R.; MARTEN, K. (1982): Natural selection and the communal rearing of pups in African wild dogs (*Lycyaon pictus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10: 1-13.
- ODDIE, K. (1998): Sex discrimination before birth. *Trends Ecol. Evol.* 13: 130-131.
- SILK, J.B. (1983): Local resource competition and facultative adjustment of sex ratios in relation to competitive abilities. *Am. Nat.* 121: 56-66.
- TRIVERS R.L.; WILLARD, D.E. (1973): Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90-92.
- UNTERBERGER, F.; KIRSCH, W. (1932): Bericht über Versuche zur Beeinflussung des Geschlechterverhältnisses bei Kaninchen. *Monatsschrift für Geburtshilfe und Gynäkologie* 91: 17-27.
- VERME, L.J.; OZOGA, J.J. (1981): Sex ratio of white-tailed deer and the estrus cycle. *J. Wildlife Manage.* 45: 710-715.
- WILLIAMS, G.C. (1979): The question of adaptive sex ratio in outcrossed vertebrates. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 205: 567-580.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. JORK MEYER
Sektion Boizönöseforschung
Umweltforschungszentrum
Leipzig-Halle
Theodor-Lieser-Straße 4
D-06120 Halle

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Jagd- und Wildforschung](#)

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: [29](#)

Autor(en)/Author(s): Meyer Jork

Artikel/Article: [Flexible primäre Geschlechterverhältnisse - Bedeutung, Beispiele und Mechanismen - ein Überblick 125-130](#)