

Die Ko-Evolution der Geschlechter

Paul I. Ward, Zürich

Zusammenfassung

Die Fortpflanzung wird traditionellerweise als kooperativer Akt zwischen den Geschlechtern verstanden. Die neuere Ansicht ist allerdings, dass sie zahlreiche Elemente eines Konflikts beinhaltet. Z. B. ist bei vielen Arten die Paarung mit Kosten verbunden, die sich bei Weibchen häufig in einer verminderten Lebenserwartung nach einer Kopulation äussern. Diese Kosten können weit reichende Konsequenzen für die Evolution vieler physiologischer und morphologischer Merkmale von Männchen und Weibchen haben. Diese neue Sichtweise und die dadurch besser zu verstehenden Anpassungen in der Verhaltensbiologie und der molekularen Genetik werden vor allem aufgrund zweier Beispiele bei Insekten, der Taufliege *Drosophila melanogaster* und der gelben Dungfliege *Scathophaga stercoraria*, vorgestellt und diskutiert.

Coevolution of the sexes

*Reproduction has traditionally been viewed as a cooperative act between the sexes. A more recent viewpoint is that there are extensive elements of conflict at every level of the interaction. For example, in many species copulation has costs for females, especially in a reduced life expectancy. These costs can have wide-reaching consequences for the evolution of many physiological and morphological characters of males and females. This new viewpoint and the adaptations which can now be better understood, particularly in behaviour and at the molecular level, are presented and discussed, principally using two insect examples, *Drosophila melanogaster* and the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria*.*

Key words: Fortpflanzung – genomische Prägung – Männchen-Männchen-Konkurrenz – sexueller Konflikt – Weibchenwahl

1 EINLEITUNG

Bei der Fortpflanzung haben Männchen und Weibchen klare gemeinsame Interessen. Neben diesen kooperativen Verhaltensweisen sind aber auch viele Konflikte zu erkennen. Diese Konflikte kommen daher, dass sich bei den meisten Arten ein Weibchen, das sich mit einem Männchen fortpflanzt, später wieder fortpflanzen wird, jedoch mit einem andern Männchen. Für das Weibchen sind die zwei Nachkommenschaften von gleicher Bedeutung für ihren gesamten Fortpflanzungserfolg. Jedes Männchen hat jedoch andere evolutive Interessen, da nur seine eigenen Nachkommen seine Gene in die nächste Generation weitergeben. Man spricht in diesem Zusammenhang von «evolutiven Interessen» als einer Kurzfassung für die Funktionsweise der Darwin'schen natürlichen Selektion: Gene, die in früheren Generationen ein Merkmal

so beeinflusst haben, dass diese Merkmalvarianten erfolgreich in der Fortpflanzungskonkurrenz weitergegeben wurden, sind im evolutiven Interesse ihrer Träger.

Die unterschiedlichen Interessen der Geschlechter haben bei vielen Tierarten dazu geführt, dass die Geschlechter gegenläufige Anpassungen entwickelt haben, um die Kontrolle der Befruchtungsvorgänge für sich zu beanspruchen. Diese Ideen sind in Abb. 1 dargestellt. Ein Weibchen hat eine bestimmte Menge Ressourcen bei der Reproduktion der ersten Nachkommenschaft zur Verfügung, die es einerseits in Nachkommen direkt (N) oder andererseits in ihr eigenes Überleben oder in eine zweite Nachkommenschaft investieren kann (U). Eine solche Aufteilung ist im mütterlichen Interesse, solange ein Weibchen mehrmals reproduziert, was bei den meisten Tierarten der Fall ist. Dagegen sind die väterlichen Interessen, dass das Weibchen alles in die jetzigen, d. h.

seine eigenen Nachkommen, investieren soll. Dies würde den Fortpflanzungserfolg des Männchens erhöhen, weil es für letzteres nicht relevant ist, ob das Weibchen ein zweites Mal reproduziert, da dies ohnehin nicht Nachkommen des ersten Männchens wären. Das einfachste Beispiel wäre, dass ein Weibchen pro Wurf nur ein Junges bekommt. Das väterliche Interesse wäre dann, dass dieses Junge etwas grösser sein sollte, als es vom mütterlichen Interesse optimal wäre.

Die Verwirklichung der gerade beschriebenen Idee ist im Phänomen der «genomischen Prägung» (engl. genomic imprinting) zu erkennen. Es gibt Gene, bei denen die von Mutter und Vater geerbten Allele (Genvarianten) unterschiedlich aktiv sind, vor allem während der embryonalen Entwicklung und im Wachstum (HAIG, 2000). Viele solcher Gene sind bei Säugern und Taufiegen *Drosophila* auf den X-Geschlechts-Chromosomen lokalisiert (PARTRIDGE und HURST, 1999; GIBSON et al., 2002). Im Verlauf der Evolution ist auch die Entstehung von Genen zu beobachten, die gegen diese unterschiedliche Funktion von mütterlichen und väterlichen Allelen wirken. Solche Gene sind häufig auf Y-Geschlechts-Chromosomen oder den anderen so genannten Autosomen lokalisiert (MOORE, 2001). Dieses Phänomen ist auch bei Pflanzen zu beobachten, z. B. in der Samenbildung bei der Pflanze *Arabidopsis thaliana* (Schotenkresse) ist die Aktivität des Proteins MEDEA unterschiedlich beeinflusst von mütterlichen oder väterlichen Allelen (GROSSNIKLAS et al., 2001). Es gibt sogar das Phänomen (engl. Meiotic drive), dass die X- und Y-Chromosomen von den X/Y-Individuen (bei Säugern wären das die Männchen) nicht gleichermassen in die nächste Generation weitergegeben werden (JAENIKE, 2002).

2 GESCHLECHTERBEZIEHUNGEN BEI INSEKTEN

2.1 Fallbeispiel *Drosophila melanogaster*

Bei der Taufiege *Drosophila melanogaster* sind die kurzfristigen und langfristigen, d. h. evolutiven Vorgänge der sexuellen Konflikte ausgezeichnet untersucht worden. Wie bei vielen Arten werden nicht nur Spermien bei der Kopulation von Männchen zu Weibchen übertragen, sondern auch eine Vielzahl von so genannten akzessorischen Molekülen. Das bestuntersuchte solcher Moleküle ist das so genannte Sexpeptid (KUBLI, 1992). Dieses Peptid verursacht, dass *Drosophila*-Weibchen mehr Eier legen, weniger bereit sind, mit weiteren Männchen zu kopulieren und eine verminderte Überlebensdauer haben (CHAPMAN et al., 1995). Die ersten zwei Änderungen sind klar im evolutiven Interesse des Männchens,

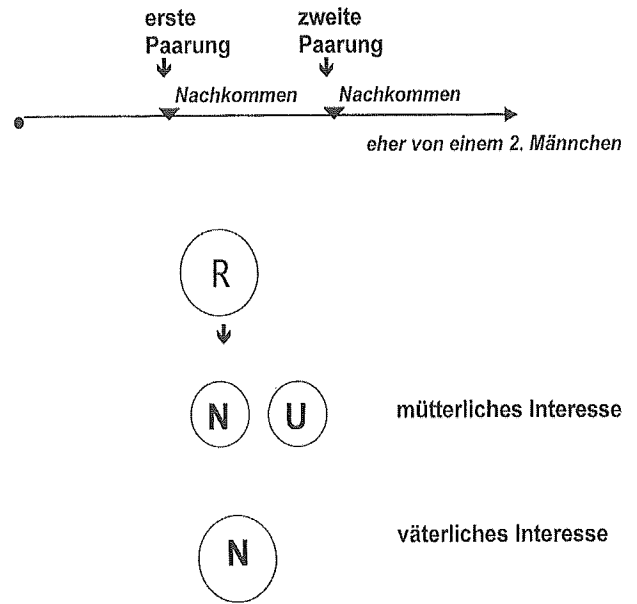


Abb. 1. Paarungsmuster bei Säugern. Ein Weibchen wird geboren, erreicht die sexuelle Reife und paart sich das erste Mal. Zu diesem Zeitpunkt hat es eine bestimmte Menge von Ressourcen (R) zur Verfügung. Diese Ressourcen kann es entweder direkt in die Nachkommen investieren (N) oder in ihr eigenes Überleben (U), was die Wahrscheinlichkeit einer zweiten Nachkommenschaft erhöhen sollte. Die evolutiven Interessen des ersten Vaters sind, dass das Weibchen mehr Ressourcen in seine Nachkommenschaft investiert, als das im mütterlichen Interesse wäre, auch wenn die Überlebenschancen des Weibchens reduziert sind.

Fig. 1. Mating pattern in mammals. A female is born, reaches sexual maturity and mates for the first time. At this time she has a particular amount of resources (R) at her disposal. She can invest these resources either directly in offspring (N) or in her own survival (U), which would increase the probability that she will reproduce a second time. The evolutionary interest of the first father is that she should invest more in his offspring than it is in her interest to do, even if this reduces her overall survival chances.

aber nicht notwendigerweise im Interesse des Weibchens, doch die dritte klar nicht in ihrem Interesse. Neuere Ergebnisse zeigen auch, dass das Sexpeptid eine Wirkung direkt im Hirn eines Weibchens haben kann (FLEISCHMANN et al., 2001). Das weibliche Nervensystem ist auch aktiv, wenn es darum geht, wieviele und wo Spermien von Männchen gespeichert werden. Die *Drosophila*-Weibchen haben zwei unterschiedliche Organe, in denen Spermien langfristig gespeichert sind. Die Verteilung der Spermien eines Männchens werden durch das weibliche Nervensystem bestimmt (ARTHUR et al., 1998). Diese Forschungsergebnisse zeigen, wie komplex und dynamisch die kurzfristigen Interaktionen zwischen Männchen und Weibchen bei der Kopulation sind.

Die langfristigen evolutiven Interaktionen zwischen Drosophila-Männchen und -Weibchen sind auch untersucht worden. HOLLAND und RICE (1999) haben Fliegen unter zwei verschiedenen Fortpflanzungssystemen gezüchtet. Bei der einen Gruppe paarte sich ein Weibchen mit nur einem Männchen (monogame Stämme), und bei der anderen Gruppe paarte sich ein Weibchen mit mehreren Männchen (polyandrische Stämme). In der ersten Gruppe sind die evolutiven Interessen der Männchen und Weibchen ziemlich gleich, da es keine Männchen-Männchen-Konkurrenz gibt. Bei der zweiten Gruppe haben Männchen und Weibchen die oben beschriebenen unterschiedlichen evolutiven Interessen, da die Spermien der verschiedenen Männchen innerhalb des Weibchens interagieren und konkurrieren. In der Tat ist herausgekommen, dass nach 47 Generationen Zucht die «monogamen Männchen» weniger gefährlich für ihre Fortpflanzungspartner als die «polyandrischen Männchen» waren; d. h. wenn sich ein Weibchen mit einem «monogamen Männchen» paart, war ihre Überlebenschance grösser als die eines Weibchens, das sich mit einem «polyandrischen Männchen» paart. Die Paarungs-Häufigkeiten monogamer und polyandrischer Weibchen waren ebenfalls unterschiedlich (PITNICK et al., 2001). Man sieht an diesen Ergebnissen, dass das Fortpflanzungssystem einer Tierart evolutive Konsequenzen für ihre Physiologie und Verhaltensweisen haben kann.

2.2 Fallbeispiel *Scathophaga stercoraria*

Die gelbe Dungfliege *Scathophaga stercoraria* ist das Hauptstudienobjekt in meiner Forschungsgruppe, wo wir die evolutionären Konflikte zwischen Männchen und Weibchen im Labor und im Freiland untersuchen. Die Männchen erscheinen innerhalb einiger Minuten auf einem frischen Kuhfladen, wo sie auf Weibchen warten. Die Weibchen kommen vereinzelt innerhalb einer Zeitspanne von bis zu drei Stunden, um ihre Eier in den Dung abzulegen. Die daraus schlüpfenden Larven fressen Dung. Durch die Aktivitäten dieser und ähnlicher Insekten und Regenwürmer werden die Dungfladen abgebaut. Die gelbe Dungfliege hat aus diesem Grund eine grosse ökologische und ökonomische Bedeutung, denn wenn Dungfladen nicht abgebaut werden, kann neues Gras nicht mehr wachsen.

Wenn ein Weibchen auf einen Kuhfladen fliegt, wird es von einem Männchen mit den Vorderbeinen gepackt. Die Kopulation, die ungefähr 35–40 Minuten dauert, erfolgt entweder auf dem Fladen oder im umliegenden Gras. Vor dieser Kopulation hat das Weibchen fast immer bereits Spermien in ihrem Körper gelagert. Das Weibchen muss aber trotzdem mit dem jetzigen Männchen kopulieren, sonst kann es nicht

ungestört die Eier ablegen. Das Männchen bewacht das Weibchen nach der Kopulation und sorgt dafür, dass kein anderes Männchen dazwischen kommen kann. Dadurch sichert das Männchen, dass mehrheitlich seine Spermien die Eier bei der Ablage befruchten. In diesem Paarungssystem kann man auch den Konflikt zwischen einem Weibchen und Männchen sehen. Das Weibchen braucht die neuen Spermien eigentlich nicht, da es schon gelagerte hat, d. h. das Weibchen müsste gar nicht kopulieren. Aber nur wenn das entsprechende Männchen mit diesem Weibchen kopuliert, kann es auch eigene Nachkommen zeugen.

Die Kopulation bei der gelben Dungfliege ist also keine reine kooperative Verhaltensweise. Das Männchen hält das Weibchen so, dass ihr Körper teils gequetscht und teils gezogen wird, so dass seine Spermien so gut wie möglich übertragen werden können (HOSKEN und WARD, 2000). Das Weibchen scheint sich gegen diese männliche Kontrolle der Kopulationsvorgänge zu wehren, indem die weiblichen akzessorischen Fortpflanzungsdrüsen während der Kopulation mit verschiedenen Männchen unterschiedlich aktiviert werden (HOSKEN und WARD, 1999). So scheint das Weibchen die Verteilung der Spermien über ihre drei getrennten Spermienlagerungsorgane, die Spermatheken, zu beeinflussen.

Es wird bei vielen Arten spekuliert, dass die Spermienlänge eine Rolle spielen könnte bei der Konkurrenz um Befruchtung der Eier. Daher könnte es sein, dass unterschiedliche Spermienlängen für Männchen und Weibchen optimal wären, weil längere Spermien kräftiger sind, was im männlichen Interesse wäre und gleichzeitig von Weibchen schwieriger zu kontrollieren sind. Aufgrund dieses Konflikts könnte man erwarten, dass genetische Variabilität in der Spermienlänge innerhalb einer Population erhalten werden sollte. Bei der gelben Dungfliege produzieren Männchen unterschiedlich lange Spermien, was teils genetisch bedingt ist (WARD, 2000a). Interessanterweise scheinen auch Gene, die die Länge der Spermien eines Männchens beeinflussen, auf dem Geschlechtschromosom lokalisiert zu sein, ähnlich wie die anderen, oben beschriebenen Gene.

Weibliche Dungfliegen sind in der Tat im Laborversuch fähig, zwischen den gelagerten Spermien verschiedener Männchen zu wählen (WARD, 2000b). Der Befruchtungserfolg eines Männchens hängt davon ab, wie ähnlich es dem Weibchen in einem bestimmten Enzym (der Phosphoglucosmutase, Pgm) war. Unter konstanten Umweltbedingungen wählen Weibchen die Spermien eines Männchens, die ihnen Pgm-ähnlich sind und unter variablen Umweltbedingungen die Spermien eines Männchens, die ihnen Pgm-unähnlich sind. Durch diese Wahl kann ein Weibchen sichern, dass sei-

ne Nachkommen die optimale genetische Konstitution (den sog. Genotyp) besitzen, um unter den entsprechenden Umweltbedingungen so gut wie möglich wachsen zu können. Feldbeobachtungen haben klar gezeigt, dass Weibchen ihre Eier gezielt an bestimmten Orten auf einem Dungfladen ablegen, was die Relevanz der Laborergebnisse bestätigt (WARD et al., 1999).

2.2.1 Der Männchen-Weibchen-Konflikt

Die bislang beschriebenen Ergebnisse zeigen die kurzfristigen Auswirkungen des Männchen-Weibchen-Konflikts. Wir haben mit einem ähnlich dem oben für die Taufliege *Drosophila melanogaster* beschriebenen Selektionsversuch die evolutiven Auswirkungen dieses Konflikts überprüft. Bei der gelben Dungfliege wird der Fortpflanzungserfolg stark durch die Spermienzahl beeinflusst, die ein Männchen während einer Kopulation übertragen kann. Bei vielen Tierarten konnte klar gezeigt werden, dass grössere Hoden mehr Spermien produzieren können als kleinere. Aus diesen Gründen erwarteten wir, dass sich die Hoden der mit mehreren Paarungspartnerinnen (d. h. polyandrisch, unter hoher so genannter Spermienkonkurrenz) gezüchteten Männchen im Verhältnis zu «monogam gezüchteten Männchen» mit der Zeit vergrössern. Nach zehn Generationen stellte sich dieses Resultat tatsächlich ein (HOSKEN und WARD, 2001).

Mit den gezüchteten Männchen haben wir auch einen Spermienkonkurrenzversuch durchgeführt und zwei Hauptresultate erzielt. Erstens konnten wir zeigen, dass polyandrische Männchen höhere Fortpflanzungserfolge mit allen Weibchen erreicht haben als monogam gezüchtete Männchen. Dies zeigt, dass unter Polyandrie Merkmale evolvieren, die Männchen bessere Fähigkeiten geben, die Vorgänge der Befruchtung zu beeinflussen. Zweitens waren die polyandrisch gezüchteten Weibchen auch besser in der Lage, die Vorgänge der Befruchtung zu beeinflussen, denn bei diesen Weibchen haben sich die akzessorischen Drüsen (s. o.) über die Generationen ebenfalls vergrössert (HOSKEN et al., 2001). Auch hier haben wir ein Beispiel, wie Physiologie und Fortpflanzungsweisen unter unterschiedlichen Bedingungen evolvieren können.

3 SCHLUSSFOLGERUNG

Es gibt bei den meisten Tierarten einen sexuellen Konflikt über Befruchtungsvorgänge. Falls dieser Konflikt in verschiedenen Populationen unterschiedlich ausgeprägt ist, wird erwartet, dass der sexuelle Konflikt Populationen so beeinflussen könnte, dass aus ursprünglich einer Art in kurzer

Zeit (zwei) neue Arten evolvieren können (PARKER und PARTRIDGE, 1998). In der Tat ist bei Insektengruppen, deren Weibchen sich mit mehreren Männchen paaren, die Rate der Artbildung viermal so hoch wie bei verwandten Gruppen, deren Weibchen sich nur mit einem Männchen paaren (ARNQVIST et al., 2000). Subtile Konflikte zwischen Männchen und Weibchen, die die Vorgänge der Spermienübertragung, -lagerung und -verwendung beeinflussen, gibt es sicherlich noch bei vielen Arten zu entdecken. Dies ist eines der aktivsten Gebiete der momentanen Forschung im Bereich der sexuellen Selektion.

4 VERDANKUNGEN

Ich danke Eric Kubli für die Anregung, diesen Artikel zu schreiben, und Rosemarie Keller und Wolf Blanckenhorn für ihre Hilfe.

5 LITERATUR

- ARNQVIST, G., EDVARDSSON, M., FRIKBERG, U. & NILSSON, T. 2000. Sexual conflict promotes speciation in insects. – Proc. Nat. acad. Sci. U.S.A. 97 (19), 10460–10464.
- ARTHUR, B.I., HAUSCHTECK-JUNGEN, E., NÖTHIGER, R. & WARD, P.I. 1998. A female nervous system is necessary for normal sperm storage in *Drosophila melanogaster*: a masculinized nervous system is as good as none. – Proc. R. Soc. London, Ser. B-Biol. Sci. 265 (1407), 1749–1753.
- CHAPMAN, T., LIDDLE, L.F., KALB, J.M., WOLFNER, M.F. & PARTRIDGE, L. 1995. Cost of mating in *Drosophila melanogaster* females is mediated by male accessory-gland products. – Nature 373 (6511), 241–244.
- FLEISCHMANN, I., COTTON, B., CHOFFAT, Y., SPENGLER, M. & KUBLI, E. 2001. Mushroom bodies and post-mating behaviors of *Drosophila melanogaster* females. – J. Neurogenet. 15 (2), 117–144.
- GIBSON, J.R., CHIPPINDALE, A.K. & RICE, W.R. 2002. The X chromosome is a hot spot for sexually antagonistic fitness variation. – Proc. R. Soc. London, Ser. B-Biol. Sci. 269 (1490), 499–505.
- GROSSNIKLAUS, U., SPILLANE, C., PAGE, D.R. & KOHLER, C. 2001. Genomic imprinting and seed development: endosperm formation with and without sex. – Curr. Opin. Plant. Biol. 4 (1), 21–27.
- HAIG, D. 2000. The kinship theory of genomic imprinting. – Ann. Rev. Ecol. Syst., 31, 9–32.
- HOLLAND, B. & RICE, W.R. 1999. Experimental removal of sexual selection reverses intersexual antagonistic coevolution and removes a reproductive load. – Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 96 (9), 5083–5088.

- HOSKEN, D.J. & WARD, P.I. 1999. Female accessory reproductive gland activity in the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria* (L.). – J. Insect. Physiol. 45, 809–814.
- HOSKEN, D.J. & WARD, P.I. 2000. Copula in yellow dung flies (*Scathophaga stercoraria*): investigating sperm competition models by histological observation. – J. Insect. Physiol. 46, 1355–1363.
- HOSKEN, D.J. & WARD, P.I. 2001. Experimental evidence for testis size evolution via sperm competition. – Ecol. Letters 4, 10–13.
- HOSKEN, D.J., GARNER, T.W.J. & WARD, P.I. 2001. Sexual conflict selects for male and female reproductive characters. – Curr. Biol. 11 (7), 489–493.
- JAENIKE, J. 2001. Sex chromosome meiotic drive. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 32, 25–49.
- KUBLI, E. 1992. The sex-peptide. – Bioessays 14 (11), 779–784.
- MOORE, T. 2001. Genetic conflict, genomic imprinting and establishment of the epigenotype in relation to growth. – Reproduction 122 (2), 185–193.
- PARKER, G.A. & PARTRIDGE, L. 1998. Sexual conflict and speciation. – Philosoph. Transact. R. Soc. London, Ser. B-Biol. Sci. 353 (1366), 261–274.
- PARTRIDGE, K. & HURST, L.D. 1998. Sex and conflict. – Science 281 (5385), 2003–2008.
- PITNICK, S., BROWN, W.D. & MILLER, G.T. 2001. Evolution of female remating behaviour following experimental removal of sexual selection. – Proc. R. Soc. London, Ser. B-Biol. Sci. 268 (1467), 557–563.
- WARD, P.I. 2000. Cryptic female choice in the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria* (L.). – Evol. 54 (5), 1680–1686.
- WARD, P.I. 2000. Sperm length is heritable and sex-linked in the yellow dung fly (*Scathophaga stercoraria*). – J. Zool. Lond. 251, 349–353.
- WARD, P.I., FOGLIA, M. & BLANCKENHORN, W.U. 1999. Oviposition site choice in the Yellow Dung Fly *Scathophaga stercoraria*. – Ethol. 105, 423–430.
- ZEH, J.A. & ZEH, D.W. 1997. The evolution of polyandry. 2. Post-copulatory defences against genetic incompatibility. – Proc. R. Soc. London, Ser. B-Biol. Sci. 264 (1378), 69–75.

Prof. Dr. Paul I. Ward, Zoologisches Museum der Universität Zürich, Winterthurerstrasse 190, 8057 Zürich, Switzerland,
E-Mail: pward@zoolmus.unizh.ch