

Jahreszeitliche Änderungen im Geschlechtsdimorphismus beim Mäusebussard, *Buteo buteo* (Aves: Accipitridae)

Von Jiří MLÍKOVSKÝ, Prag, und RUDOLF PIECHOCKI, Halle

Mit 4 Abbildungen

Die Evolution und Bedeutung des Geschlechtsdimorphismus bleiben trotz vieler Aufmerksamkeit ein ungelöstes Problem, das man nach wie vor meistens mit den Termini der Sexualektion zu erklären versucht (z. B. DARWIN 1871, NIKOL'SKIJ 1907, NEKRASOV 1927, KISTJAKOVSKIJ 1958, AMADON 1959, 1975, VERNER u. WILSON 1969, TRIVERS 1972, GHISELIN 1974, EMLÉN u. ORING 1977, SHINE 1978, 1979, BERRY u. SHINE 1980; vgl. auch WILSON 1975 und MAYNARD SMITH 1978), selbst wenn mit steigender Intensität auch auf ökologische Konsequenzen des Geschlechtsdimorphismus hingewiesen wird (z. B. RAND 1952, KEAST 1966, STORER 1966, SELANDER 1966, 1972, SCHOENER 1967, 1968, EAHART u. JOHNSON 1970, FEDUCCIA u. SLAUGHTER 1974, RALLS 1976, 1977, CLUTTON-BROCK u. HARVEY 1977, CLUTTON-BROCK et al. 1977, KOLATA 1977, MYERS 1978, NEWTON 1979, ANDERSSON u. NORBERG 1981, MLÍKOVSKÝ u. PIECHOCKI 1983, in Vorb.). Trotz dessen wird die Diskussion des Geschlechtsdimorphismus meistens nur auf interspezifische Vergleiche begrenzt, wobei die intraspezifischen Unterschiede vernachlässigt werden, mit der Ausnahme, daß in einigen wenigen Arbeiten der Geschlechtsdimorphismus für verschiedene Merkmale getrennt ermittelt wurde (z. B. SELANDER 1966, 1971, 1972, KUSHLAN 1977, WEATHERHEAD 1980, MLÍKOVSKÝ u. PIECHOCKI 1983, in Vorb.; vgl. auch ROTHSTEIN 1973).

Die vorliegende Arbeit stellt einen ersten Versuch dar, die jahreszeitlichen Schwankungen im Geschlechtsdimorphismus am Beispiel des europäischen Mäusebussards, *Buteo buteo*, zu ermitteln.

Material und Methodik

Das untersuchte Material stammt sämtlich aus der Mitte und dem Süden der DDR. Es wurde in den Jahren 1950–1981 dem Zoologischen Institut, jetzt Wissenschaftsbereich Zoologie der Martin-Luther-Universität eingeliefert und von RUDOLF PIECHOCKI wissenschaftlich erfaßt. Die Vögel wurden mit einer Genauigkeit auf 5 g gewogen, wobei nur die im normalen Ernährungszustand verendeten adulten Individuen berücksichtigt wurden. Für die folgenden Berechnungen wurde das Gesamtgewicht dieser Tiere erst nach Abzug des zum Teil erheblichen Nahrungsballastes (vgl. PIECHOCKI 1970) als Normalgewicht verwendet.

Das Material wurde von Jiří MLÍKOVSKÝ ausgewertet. Für jede einzelne Datenmenge wurde der Mittelwert (\bar{x}) sowie seine mittlere Abweichung (S. E.), die mittlere Abweichung (s_{n-1}) und der Variationskoeffizient (V) errechnet. Die Linien in den Abb. 3 und 4 wurden mit der Methode gleitende Durchschnitte (GEBELEIN 1951, WEBER 1980) aus den rohen Mittelwerten gewonnen.

Ergebnisse

Die jahreszeitlichen Gewichtsschwankungen der ♂♂ sowie der ♀♀ des Mäusebussards sind in den Abbildungen 1 und 2 dargestellt. Die genauen Daten können den Tabellen 1 und 2 entnommen werden.

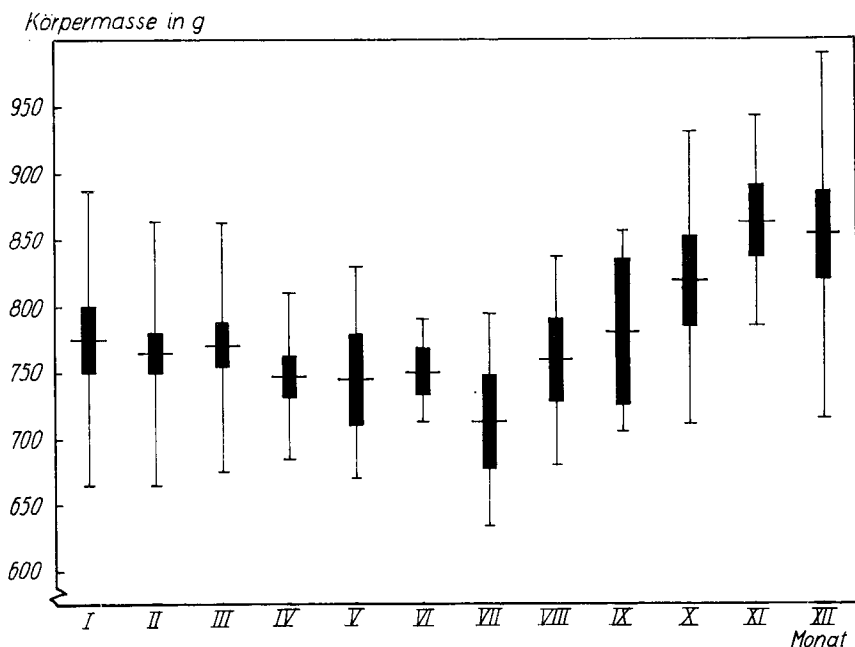


Abb. 1. Jahreszeitliche Änderungen der Körpermasse der Mäusebussard-♂♂. Siehe Tab. 1 für genaue Daten

Die Änderungen des Dimorphismusindex (s. Tab. 3 für genaue Werte) im Laufe des Jahres sind in der Abb. 3 dargestellt. Die Tabelle 3 enthält außerdem noch die monatlichen Mortalitätsanteile. Die entsprechenden gleitenden Durchschnitte (bei $p = 2$) enthält die Tabelle 4.

Diskussion

Die Untersuchung der jahreszeitlichen Variabilität des Geschlechtsdimorphismus beim Mäusebussard zeigte, daß der Geschlechtsdimorphismus im Laufe des Jahres erheblichen Schwankungen unterliegt (Abb. 3), ein Fakt, der in den bisherigen Diskussionen zum Problem des Geschlechtsdimorphismus nicht mitberücksichtigt wurde. Da dieses Ergebnis in der Literatur bisher einmalig ist, müssen die Vergleiche mit den Ergebnissen anderer Autoren ausbleiben, und wir sind gezwungen, uns nur auf den Vergleich unseres Ergebnisses mit den Hypothesen, die den Geschlechtsdimorphismus zu erklären versuchen, zu beschränken.

Die Hypothese der Sexualselektion (DARWIN 1871 u. v. a.) ist in unserem Fall recht unwahrscheinlich. Sollte sie richtig sein, müßte der Geschlechtsdimorphismus

in der Jahreszeit am größten sein, wann es zur Paarbildung der Mäusebussarde kommt, d. h. anfangs des Jahres (GLUTZ v. BLOTZHEIM et al. 1971, MELDE 1976, CRAMP u. SIMMONS 1980). In dieser Zeit vermindert sich der Geschlechtsdimorphismus jedoch allmählich, was der genannten Hypothese widerspricht.

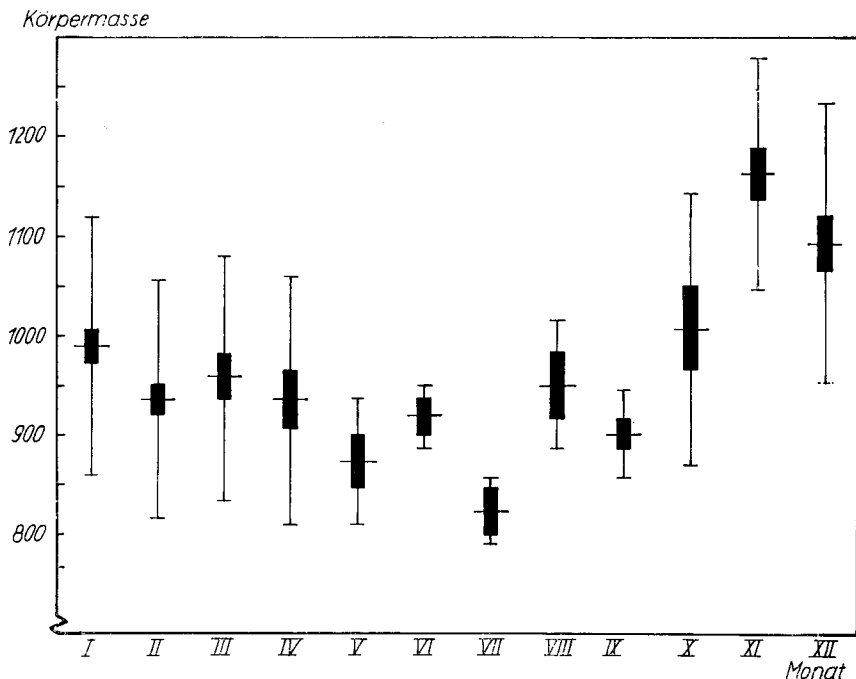


Abb. 2. Jahreszeitliche Änderungen der Körpermasse der Mäusebussard-♀♀. Siehe Tab. 2 für genaue Daten

Tabelle 1. Die Körpermasse der Mäusebussard-♂♂

Monat	n	\bar{x}	S. E.	s_{n-1}	V
I.	21	775,5	24,3	111,3	14,3
II.	49	765,4	14,4	100,8	13,2
III.	29	768,8	17,5	94,1	12,2
IV.	13	747,0	17,5	63,2	8,5
V.	7	745,1	31,9	84,5	11,3
VI.	5	749,8	17,2	38,4	5,1
VII.	5	713,4	35,7	79,7	11,2
VIII.	6	758,8	31,9	78,2	10,3
IX.	2	781,0	54,0	76,4	9,8
X.	10	820,9	34,9	110,4	13,5
XI.	10	862,9	25,1	79,3	9,2
XII.	18	853,7	32,4	137,3	16,1

Tabelle 2. Die Körpermasse der Mäusebussard-♀♀

Monat	n	\bar{x}	S. E.	s_{n-1}	V
I.	66	988,7	15,9	129,4	13,1
II.	77	936,0	13,6	119,8	12,8
III.	33	957,6	21,5	123,8	12,9
IV.	18	934,7	29,4	124,6	13,3
V.	6	872,8	25,9	63,4	7,3
VI.	3	918,3	18,2	31,5	3,4
VII.	2	823,0	23,0	32,5	4,0
VIII.	4	950,0	32,3	64,6	6,8
IX.	10	901,5	13,9	43,8	4,9
X.	11	1007,5	41,3	137,1	13,6
XI.	22	1163,1	24,5	115,1	9,9
XII.	27	1093,0	26,9	140,0	12,8

Tabelle 3. Der Dimorphismusindex für die Körpermasse und die monatlichen Anteile an der Gesamtmortalität beim Mäusebussard

Monat	Dimorphismus- index	Mortalität (in %)
I.	78,4	18,6
II.	81,8	30,3
III.	80,3	20,3
IV.	79,9	6,2
V.	85,4	2,1
VI.	81,7	1,5
VII.	86,7	1,5
VIII.	79,9	2,6
IX.	86,6	1,6
X.	81,5	3,2
XI.	74,2	4,5
XII.	78,1	7,7
n	--	757

Unsere Ergebnisse sprechen auch gegen REYNOLDS Hypothese (1972), nach der die ♂♂ der Greifvögel deswegen (viel) kleiner als ihre ♀♀ sind, damit die energetische Effektivität des Nahrungserwerbs für die Jungen maximalisiert wird (vgl. auch MOSHER u. MATRAY 1974, SNYDER u. WILEY 1976, ANDERSSON u. NORBERG 1981, v. SCHANZ u. NILSSON 1981). Mäusebussarde brüten von März bis Mai und ziehen ihre Jungen von April bis Juni auf. Der Geschlechtsdimorphismus sollte bei ihnen in dieser Zeit also am größten sein. In Wirklichkeit sinkt er dagegen am Anfang dieser Periode und ist in der Zeit der Jungenaufzucht sogar am niedrigsten (Abb. 3), was sich mit REYNOLDS Hypothese wohl kaum in Einklang bringen läßt.

Dimorphismus in %

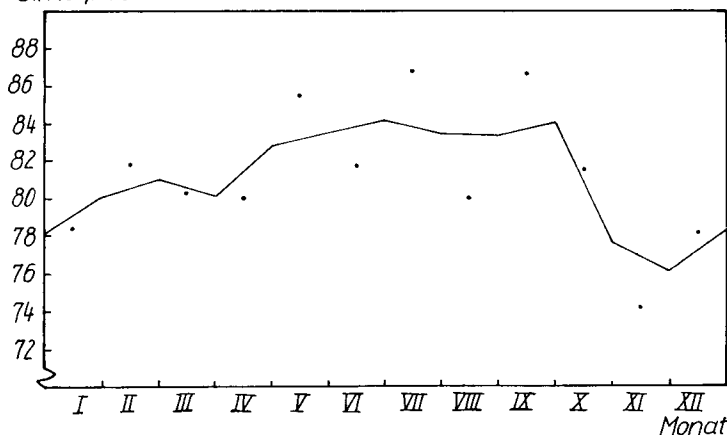


Abb. 3. Jahreszeitliche Änderungen im Geschlechtsdimorphismus beim Mäusebussard. Siehe Tab. 3 und 4 für genaue Daten

Unsere Befunde stehen jedoch voll im Einklang mit der Hypothese, nach der der Geschlechtsdimorphismus der Nischenseparation hilft und demzufolge die intraspezifische Konkurrenz minimalisiert (RAND 1952, SELANDER 1966, 1972, u. v. a.). Um diese Hypothese zu testen, haben wir nach einer Korrelation zwischen dem Geschlechtsdimorphismus und dem Selektionsdruck auf die Nischenseparation gesucht. Das Ergebnis (Abb. 4) war etwas überraschend, da die gefundene Korrelation nicht linear ist. Die folgende Erklärung der gefundenen Tatsachen ist jedoch gut möglich, und wir finden sie am wahrscheinlichsten:

Entsprechend unserer Arbeitshypothese ist die Zeit der minimalen Mortalität, d. h. des minimalen Selektionsdruckes auf die Nischenseparation, der Geschlechtsdimorphismus tatsächlich am niedrigsten (Mai bis September). Im Herbst (Oktober bis November) bleibt zwar die Mortalität noch ganz niedrig, der Geschlechtsdimorphismus steigt aber stark an. Dies steht im Einklang mit dem gleichzeitigen Anstieg der Körpermasse beider Geschlechter des Mäusebussards (Abb. 1 u. 2). In dieser Periode legen die Vertreter dieser Art subkutane und abdominale Fettdepots an, die bei gutem Ernährungszustand beim ♂ maximal 150 g und beim ♀ über 200 g ausmachen können (vgl. auch PIECHOCKI 1970). Dieses Reservefett dient zur Überbrückung der Wintermonate, in denen die Greifvögel bei hoher Schneelage oft Hunger leiden (PIECHOCKI 1970, GLUE 1973, MLÍKOVSKÝ u. PIECHOCKI 1978). Für die Bildung der Fettreserven benötigen die Vögel einen erhöhten Nahrungsbedarf, was die intraspezifische Konkurrenz steigert. Dazu kommen in dieser Zeit noch die Jungvögel im 1. Lebensjahr, die, sofern sie nicht wegziehen, die Populationsdichte erhöhen und so zur Verschärfung der intraspezifischen Konkurrenz beitragen. Mit dem Beginn der Wintermonate (im Dezember) verlieren die Vögel schnell an Körpermasse und leben also teilweise von ihren Fettreserven, so daß die intraspezifische Konkurrenz trotz des Nahrungsmangels etwas geringer wird, was sich in der allmählichen Senkung des Geschlechtsdimorphismus widerspiegelt. Dies unterstützt auch die infolge der Mortalität sinkende Populationsdichte. Im Frühjahr (März/April u. s. w.) fällt dann mit schnell sinkender Mortalität (und folglich Konkurrenz) der Geschlechtsdimorphismus zu seinem Minimum, das im Mai erreicht wird und dann bis in den Oktober hinein beständig bleibt.

Unsere Befunde sprechen also recht deutlich für die ökologische Interpretation des Geschlechtsdimorphismus, und es ist erforderlich, daß in der nächsten Zeit auch andere Arten diesbezüglich überprüft werden.

Dimorphismus in %

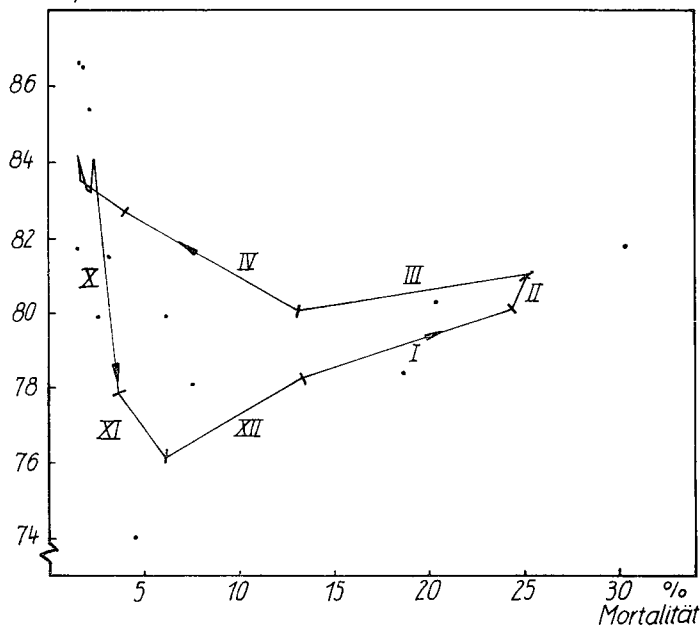


Abb. 4. Beziehung zwischen dem Dimorphismus und der monatlichen Mortalität beim Mäusebussard. Die einzelnen Abschnitte der ausgezogenen Linie entsprechen den Monaten (numeriert). Siehe Tab. 3 und 4 für genaue Daten

Tabelle 4. Die gleitenden Durchschnitte der Körpermasse und der monatlichen Anteile an der Gesamt mortalität beim Mäusebussard

Monat	Dimorphismus-index	Mortalität (in %)
I./II.	80,10	24,45
II./III.	81,05	25,30
III./IV.	80,10	13,25
IV./V.	82,65	4,15
V./VI.	83,55	1,80
VI./VII.	84,20	1,50
VII./VIII.	83,30	2,05
VIII./IX.	83,25	2,10
IX./X.	84,05	2,40
X./XI.	77,85	3,85
XI./XII.	76,15	6,10
XII./I.	78,25	13,15

Zusammenfassung

Die jahreszeitlichen Änderungen des Geschlechtsdimorphismus wurden am Beispiel des europäischen Mäusebussards (*Buteo buteo*) untersucht. Erhebliche Schwankungen wurden festgestellt, die in Verbindung mit der intraspezifischen Konkurrenz gebracht werden konnten. Eine Hypothese wurde aufgestellt, nach der der Geschlechtsdimorphismus in den Jahresperioden am höchsten ist, in denen ebenfalls die intraspezifische Konkurrenz am höchsten ist. Dies entspricht vollkommen der Hypothese, nach der der Geschlechtsdimorphismus zur Verminderung der intraspezifischen Konkurrenz durch die Nischenseparation beitragen soll.

Schrifttum

- AMADON, D. (1959): The significance of sexual differences in size among birds. Proc. amer. phil. Soc. **103**, 531–536.
- (1975): Why are female birds of prey larger than males? Raptor Res. **9**, 1–11.
- ANDERSSON, M., and NORBERG, R. Å. (1981): Evolution of reversed sexual size dimorphism and role partitioning among predatory birds, with a scaling of flight performance. Biol. J. Linn. Soc. **15**, 105–130.
- BERRY, J. F., and SHINE, R. (1980): Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles (Order Testudines). Oecologia **44**, 185–191.
- CLUTTON-BROCK, T. H., and HARVEY, P. H. (1977): Primate ecology and social organization. J. Zool. **183**, 1–39.
- , – and RUDDER, B. (1977): Sexual dimorphism, socioeconomic sex ratio and body weight in primates. Nature **269**, 197–200.
- CRAMP, S., and SIMMONS, K. E. L. (1980): The birds of the western Palearctic. Vol. **2**. Oxford.
- DARWIN, C. (1871): The descent of man, and selection in relation to sex. London.
- EAHART, C. M., and JOHNSON, N. K. (1970): Size dimorphism and food habits of North American owls. Condor **72**, 251–264.
- EMLEN, S. T., and ORING, L. W. (1977): Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. Science **197**, 215–223.
- FEDUCCIA, A., and SLAUGHTER, B. H. (1974): Sexual dimorphism in skates (*Rajidae*) and its possible role in differential niche utilization. Evolution **28**, 164–168.
- GEBELEIN, H. (1951): Anwendung gleitender Durchschnitte zur Herausarbeitung von Trendlinien und Häufigkeitsverteilungen. Mitt.-Bl. math. Statistik **3**, 45–68.
- GHISELIN, M. T. (1974): The economy of nature and the evolution of sex. Berkeley.
- GLUE, D. (1973): Seasonal mortality in four small birds of prey. Ornis scand. **4**, 97–102.
- GLUTZ v. BLOTZHEIM, U., BAUER, K. M., u. BEZZEL, E. (1971): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. **4**. Frankfurt a. M.
- KEAST, A. (1966): Trophic interrelationships in the fish fauna of a small stream. Univ. Michigan, Great Lakes Res. Div. Publ. **15**, 51–79.
- KISTJAKOVSKIJ, A. B. (1958): Polovoj otbor i vidovye opoznavatel'nye priznaki u ptic. Kiev.
- KOLATA, G. B. (1977): Sexual dimorphism and mating systems: how did they evolve? Science **125**, 382–383.
- KUSHLAN, J. A. (1977): Sexual dimorphism in the white ibis. Wilson Bull. **89**, 92–98.
- MAYNARD SMITH, J. (1978): The evolution of sex. Cambridge.
- MELDE, M. (1976): Der Mäusebussard. D. Neue Brehm-Büch., Bd. **185**. Wittenberg Lutherstadt.

- MLÍKOVSKÝ, J., and PIECHOCKI, R. (1978): Seasonal changes in selection pressure in some European birds of prey (*Falconiformes*) and owls (*Strigiformes*). In: NOVÁK, V. J. A., LEONOVICH, V. V., and PACLTOVÁ, B. (Eds.): Natural selection, 679–685. Praha.
- u. – (1983): Biometrische Untersuchungen zum Geschlechtsdimorphismus einiger mitteleuropäischen Eulen. Beitr. Vogelkd. **29**, 1–11.
- u. – (in Vorb.): Biometrische Untersuchungen zum Geschlechtsdimorphismus einiger mitteleuropäischen Greifvögel.
- MOSHER, J. A., and MATRAY, P. F. (1974): Size dimorphism: a factor in energy savings for broad-winged hawks. Auk **91**, 325–341.
- MYERS, P. (1978): Sexual dimorphism in size of vespertilionid bats. Amer. Nat. **112**, 701–711.
- NEKRASOV, A. D. (1927): Polovoj otbor i vtoričnye polovye priznaki. Moskva.
- NEWTON, I. (1979): Population ecology of raptors. Berkamsted.
- NIKOL'SKIJ, A. M. (1907): V zaščitu teorii polovogo otbora. Moskva.
- PIECHOCKI, R. (1970): Todesursache, Gewichte und Maße von *Buteo buteo buteo* (L.). Beitr. Vogelkd. **16**, 313–327.
- RALLS, K. (1976): Mammals in which females are larger than males. Quart. Rev. Biol. **51**, 245–276.
- (1977): Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. Amer. Nat. **111**, 917–938.
- RAND, A. L. (1952): Secondary sexual characters and ecological competition. Fieldiana (Zool.) **34**, 65–70.
- REYNOLDS, R. T. (1972): Sexual dimorphism in accipiter hawks: a new hypothesis. Condor **74**, 191–197.
- ROTHSTEIN, S. I. (1973): The niche-variation model – is it valid? Amer. Nat. **107**, 598–620.
- SCHANZ, T. v., and NILSSON, I. N. (1981): The reversed size dimorphism in birds of prey: a new hypothesis. Oikos **36**, 129–132.
- SCHOENER, T. W. (1967): The ecological significance of sexual dimorphism in size in the lizard *Anolis conspersus*. Science **155**, 474–477.
- (1968): The anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. Ecology **49**, 704–726.
- SELANDER, R. K. (1966): Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. Condor **68**, 113–151.
- (1972): Sexual selection and dimorphism in birds. In: CAMPBELL, B. (Ed.): Sexual selection and the descent of man, 1871–1971, 180–230. Chicago.
- SHINE, R. (1978): Sexual size dimorphism and male combat in snakes. Oecologia (Berlin) **33**, 269–277.
- (1979): Sexual selection and sexual dimorphism in the *Amphibia*. Copeia **1979**, 297–306.
- SNYDER, N. F. R., and WILEY, J. W. (1976): Sexual size dimorphism in hawks and owls of North America. Orn. Monogr. **20**, 1–96.
- TRIVERS, I. R. (1972): Parental investment and sexual selection. In: CAMPBELL, B. (Ed.): Sexual selection and the descent of man, 1871–1971, 136–179. Chicago.
- VERNER, J., and WILLSON, M. F. (1969): Mating systems, sexual dimorphism and the role of male North American passerine birds. Orn. Monogr. **9**, 1–76.
- WEATHERHEAD, P. J. (1980): Sexual dimorphism in two savannah sparrow populations. Canad. J. Zool. **58**, 412–415.
- WEBER, E. (1980): Grundriß der biologischen Statistik. 8. Aufl., Jena.
- WILSON, E. O. (1975): Sociobiology: the new synthesis. Cambridge.