© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Vogelwarte 43, 2005: 3 – 13
© DO-G, IfV, MPG 2005

Fremdgehen mit Folgen? – Kosten und Nutzen von Fremdkopulationen bei Vögeln

Thomas Lubjuhn

Lubjuhn T 2005: Consequences of being unfaithful – Costs and benefits of extra pair copulations in birds. Vogelwarte 43: 3 – 13.

The most important discovery with respect to avian mating systems in the last three decades was the finding that extra-pair paternity occurs regularly in over 80% of all passerine bird species that were cursorily classified as monogamous in the past. Not surprisingly, this insight entailed an impressive body of research focussing on different aspects of this behavioural pattern. Besides analyses of the variation in the frequency of extra-pair paternity, particularly potential costs and benefits of extra-pair copulations for (individual) males and females had been analysed. Some results of this effort and the rationales behind it are exemplified here, by detailing own work that was performed to investigate the genetic mating systems of socially monogamous great and coal tits (*Parus major* and *P. ater*). Costs of extra-pair copulations for females potentially involve a decrease in paternal care, since the number of own offspring and therefore the reproductive value of a brood decreases for cuckolded males. In agreement with this hypothesis we found, that nest defence of male great tits was related to the number of offspring fathered by themselves, but not to brood size per se. Furthermore, cuckolded males fed their broods less frequently than non-cuckolded males. Since extra-pair matings seem to be costly to females, also some benefits of extra-pair copulations have to be postulated, as otherwise selection should act against its occurrence. While male great and coal tits benefit through extra-pair paternity by directly increasing their reproductive success, the benefits for females are far less clear. By studying a large number of coal tit broods, we were unable to provide evidence that "good genes" models can explain the benefits resulting from extra-pair copulations for females. Neither survival probability nor first year reproductive performance of extra-pair young and their maternal half-siblings differed, indicating that females cannot increase their reproductive success by obtaining "higher quality" or "more compatible" paternal genes through extra-pair matings. Based on these and other results it is argued, that "good genes" models alone can hardly explain the occurrence and maintenance of extra-pair paternity in birds in general and that presumably more than a single selective pressure has shaped the evolution of female multiple mating in birds.

TL: Institut für Evolutionsbiologie und Ökologie, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, An der Immenburg 1, D-53121 Bonn, Germany. E-mail: t.lubjuhn@uni-bonn.de

1 Kopulationen außerhalb des Paarbundes – ein weitverbreitetes Phänomen

Das Paarungssystem von etwa 90 % aller Vogelarten wurde von David Lack 1968 in seinem klassischen Werk „Ecological adaptations for breeding in birds" als monogam klassifiziert. Aufgrund vereinzelter Beobachtungen war zu diesem Zeitpunkt bereits bekannt, dass es zumindest bei einem Teil dieser Arten manchmal auch zu Kopulationen außerhalb des Paarbundes („extra-pair copulations", EPCs) kommt. Allerdings wurde diesem Verhalten damals keine größere Bedeutung beigemessen. Man stufte es vielmehr als abnormes oder krankhaftes Verhalten ein (z.B. Robinson 1956). Erst mit der Entwicklung und Anwendung geeigneter und zuverlässiger Methoden für Elternschaftsnachweise stellte sich heraus, dass Jungtiere, die auf Kopulationen außerhalb des Paarbundes zurückgehen („extra-pair young", EPY), auch bei vielen, zuvor als strikt monogam angesehenen Vogelarten keine Seltenheit sind (s.u.).

Eine geeignete Methode für Elternschaftsnachweise ist das genetische Fingerabdruckverfahren („Multilocus DNA-Fingerprinting"), welches 1985 von dem englischen Genetiker Alec Jeffreys und seinen Mitarbeitern entwickelt wurde (Jeffreys et al. 1985a, b). Dieses Verfahren erlaubte es durch die Individualspezifität der betrachteten Merkmale erstmalig, bei verschiedensten Tierarten eine in Frage gestellte Abstammung absolut zweifelsfrei zu klären. Letztendlich werden dabei individuelle Unterschiede in der Erbsubstanz in Form von Bandenmustern dargestellt (s. Beispiel in Abb. 1). Da die einzelnen Banden nach den Mendelschen Regeln vererbt werden, kann durch einen Vergleich zwischen den Banden der fraglichen Eltern und denen der betreffenden Jungtieren nach entsprechender statistischer Auswertung eine gesicherte Aussage zur Elternschaft gemacht werden.

Die zunehmende Anwendung molekulargenetischer Methoden hat mittlerweile gezeigt, dass es nur sehr wenig Vogelarten gibt, bei denen Fremdvaterschaften („extra-pair paternity", EPP) überhaupt nicht vorkommen. Die Zahl der inzwischen durchgeführten Untersuchungen ist beeindruckend und macht es unmöglich, sie an dieser Stelle alle aufzuführen (s. hierzu Übersicht im Anhang von Griffith et al. 2002). Um dennoch einen Eindruck in Bezug auf die bei diesen Untersuchungen erzielten Ergebnisse zu vermitteln,

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

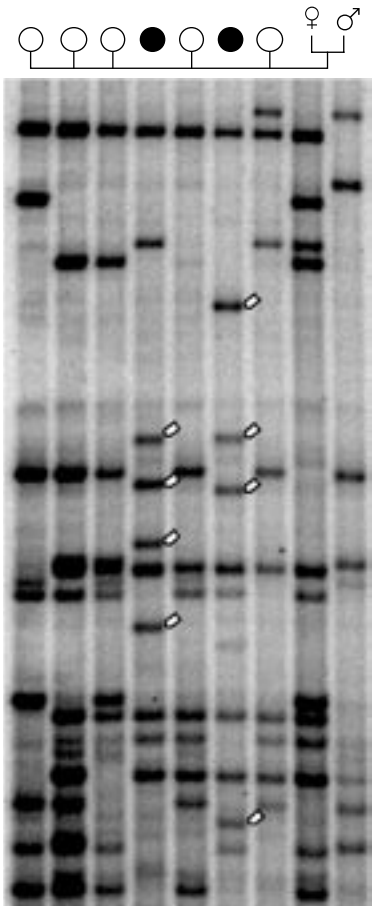

Abb. 1: Genetische Fingerabdrücke einer Tannenmeisenfamilie (verändert nach Lubjuhn 2002). Im Bandenmuster von zwei Nestlingen (●) lassen sich eine Reihe von Banden feststellen (durch Pfeile gekennzeichnet), die weder von der sozialen Mutter noch von dem sozialen Vater stammen können. Des weiteren finden sich bei beiden Nestlingen viele Übereinstimmungen mit dem Bandenmuster der sozialen Mutter, jedoch kaum bzw. keine Übereinstimmungen mit dem Bandenmuster des sozialen Vaters. Dies führt nach einer detaillierteren Analyse zu dem Schluss, dass beide Nestlinge von einem anderen Männchen abstammen müssen. – Multilocus DNA fingerprints of a coal tit family (modified according to Lubjuhn 2002). Two nestlings (●) show fragments in their banding patterns (indicated by arrows) that cannot be inherited from their social mother or father, respectively. Furthermore, both nestlings share a high number of fragments with their social mother, but few or none with their social father. After a more detailed analysis, this leads to the conclusion that they both stem from another male.

sind in Tab. 1 Resultate eigener und in Kooperation mit anderen Arbeitsgruppen erstellter Elternschaftsstudien zusammengefasst. Man sieht, dass sich bei den meisten von uns untersuchten Vogelarten Fremdvaterschaften nachweisen ließen.

Durch die mittlerweile an über 130 Vogelarten durchgeführten molekulargenetischen Analysen hat sich unsere heutige Vorstellung vom Paarungssystem der Vögel gegenüber früher drastisch gewandelt. Den größten Teil der Arten, die noch vor etwa 35 Jahren von David Lack (1968) als monogam klassifiziert wurden, kann man heute allenfalls als sozial monogam bezeichnen. Bei diesen Arten beteiligen sich zwar jeweils nur ein Männchen und ein Weibchen an der Aufzucht der Jungtiere, es handelt sich dabei jedoch keinesfalls auch immer um die genetischen Eltern aller Jungen im Nest.

2 Kosten von Kopulationen außerhalb des Paarbundes

Als man erkannt hatte, dass es bei sehr vielen sozial monogamen Vogelarten zu EPCs kommt, ergaben sich eine ganze Reihe weiterführender Fragen. Eine davon beschäftigt sich mit möglichen Kosten dieses Verhaltens für Weibchen. Sie lautet: Wie reagieren die Männchen auf den „Betrug"?

Schon Trivers (1972) wies – ohne etwas über die Häufigkeit des Auftretens von EPY bei Vögeln wissen zu können – darauf hin, dass der Aufwand, den Tiere bei der Aufzucht ihrer Jungen betreiben, sich nach dem Fortpflanzungserfolg und damit nach der Anzahl eigener Nachkommen richten sollte. Der Umstand, dass es sich bei EPY keinesfalls um Ausnahmefälle handelt, führte dazu, dass diese Problematik in mehreren theoretischen Arbeiten wieder aufgegriffen wurde. Die meisten dieser Arbeiten kamen ebenfalls zu dem Schluss, dass sich der Brutpflegeaufwand – vorausgesetzt bestimmte Randbedingungen sind erfüllt – nach der Anzahl eigener Nachkommen richten sollte, d.h. Männchen sollten dem Auftreten von EPY Rechnung tragen (z.B. Whittingham et al. 1992; Westneat & Sherman 1993).

Will man diesbezüglich Untersuchungen durchführen, so muss man neben den Elternschaftsbestimmungen auch den Brutpflegeaufwand der Tiere messen. Bei unseren Untersuchungen an Kohlmeisen (*Parus major*) nutzten wir hierzu zwei unterschiedliche Maße: die Intensität der Brutverteidigung und die Fütterrate der Männchen.

Viele Singvögel versuchen, Prädatoren, die sich in die Nähe ihres Nestes begeben, zu vertreiben. Mit Hilfe eines sogenannten Verteidigungstests lässt sich dieses Verhalten quantifizieren. Dazu wird ein potentieller Prädator (in unserem Fall ein ausgestopfter Waldkauz, *Strix aluco*) etwa drei Meter vom Nistkasten entfernt aufgestellt und die Revierinhaber durch das Abspielen eines Mischalarms (= Band mit Hasslauten von verschiedenen Vogelarten, bzgl. Details s. Curio 1971; Regelmann & Curio 1983) angelockt. Sobald die Kohlmeisen den Waldkauz wahrgenommen haben, versuchen sie, ihn zu vertreiben. Je mehr sie sich dabei dem Kauz nähern, um so größer wird (im Ernstfall) die Gefahr, selbst von ihm geschlagen zu werden. Auch

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

mit zunehmender Verweildauer auf einem gegebenen Abstand nimmt die Gefahr, selbst ein Opfer des Prädators zu werden, zu. Die beiden Größen „Abstand" und „Verweildauer auf einem gegebenen Abstand" stellen demnach ein geeignetes Maß für die Intensität der Brutverteidigung dar (s.a. Windt & Curio 1986; Onnebrink & Curio 1991). Sie werden von einem Beobachter protokolliert und anschließend in Form des sogenannten Risikoindexes zusammengefasst (zur Berechnung s. Windt & Curio 1986).

Die so gewonnenen Ergebnisse zeigen einen signifikanten Zusammenhang zwischen der Intensität der Brutverteidigung männlicher Kohlmeisen und der Anzahl eigener Nachkommen im Nest (Abb. 2). Ein Zusammenhang zwischen der Gesamtzahl der Nestlinge, und der Brutverteidigung ließ sich hingegen nicht feststellen (Lubjuhn et al. 1993). Demnach scheinen die Männchen ihren Brutpflegeaufwand tatsächlich an ihren Fortpflanzungserfolg, d.h. die Anzahl eigener Nachkommen, anzupassen.

Einen ähnlichen Befund lieferte auch die Auswertung geschlechtsspezifischer Fütterraten, welche mit Hilfe einer elektronischen Vorrichtung (Brün & Lubjuhn 1993) automatisch ermittelt wurden. Die Residualwerte der Fütterraten „betrogener" Männchen lagen signifikant niedriger als die Residualwerte der Fütterraten nicht „betrogener" Männchen (Abb. 3; es wurden Residualwerte analysiert, weil bekannt ist, dass die Fütterleistung pro Jungtier mit zunehmender Brutgröße abnimmt. Dies liegt wahrscheinlich an einem verbesserten Wärmehaushalt und dem damit verbundenen geringeren Pro-Kopf-Energiebedarf in größeren Bruten, vgl. Lubjuhn 1995). Die

Tab. 1: Häufigkeit des Auftretens von Fremdvaterschaften bei verschiedenen Vogelarten (es wurden nur Untersuchungen der eigenen Arbeitsgruppe berücksichtigt). – Occurrence of extra-pair paternity in different bird species (only results of the own working group were considered here).

Art	Anteil Bruten mit EPP [%]	Anteil EPY an der Gesamtzahl analysierter Nestlinge [%]	Quelle
Tannenmeise *Parus ater*	70,8 (342 von 483)	31,4 (1119 von 3559)	Dietrich et al. (2004)
Blaumeise *P. caeruleus*	51,4 (18 von 35)	13,4 (42 von 314)	Rathmann (1996)
Kleiber *Sitta europaea*	40,0 (6 von 15)	9,2 (8 von 87)	Lubjuhn (unpubl.)
Kohlmeise *P. major*	34,0 (90 von 265)	7,5 (150 von 2013)	Lubjuhn et al. (1999a)
Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca*	12,8 (21 von 164)	5,1 (45 von 884)	Lubjuhn et al. (2000)
Sturmmöwe *Larus canus*	8,3 (2 von 24)	3,6 (2 von 56)	Bukacińska et al. (1998)
Schleiereule *Tyto alba*	1,9 (1 von 54)	0,5 (1 von 211)	Roulin et al. (2004)
Steinkauz *Athene noctua*	0 (0 von 16)	0 (0 von 53)	Müller et al. (2001)
Buntfuß-Sturmschwalbe *Oceanites oceanicus*	0 (0 von 63)	0 (0 von 63)	Quillfeldt et al. (2001)
Felsensittich *Cyanoliseus patagonus*	0 (0 von 49)	0 (0 von 166)	Masello et al. (2002)

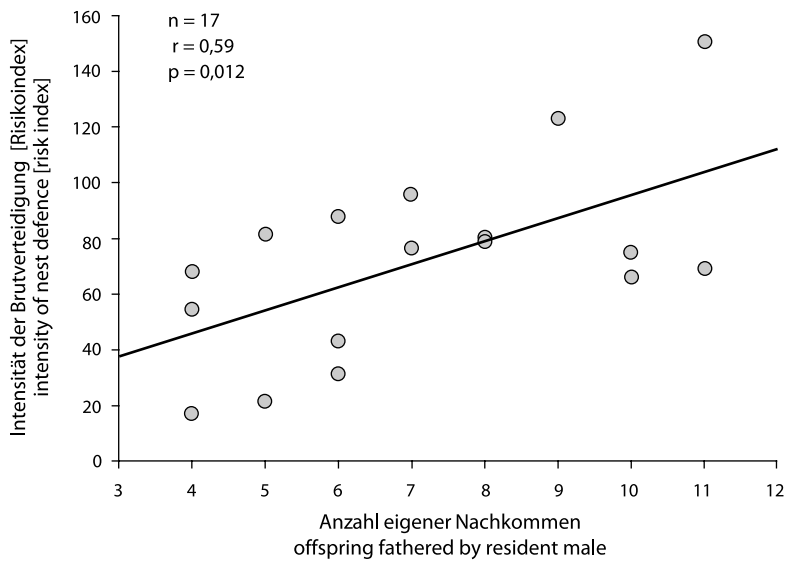

Abb. 2: Zusammenhang zwischen der Intensität der Brutverteidigung männlicher Kohlmeisen (gemessen als Risikoindex, s. Text) und der Anzahl eigener Nachkommen im Nest (verändert nach Lubjuhn et al. 1993). Die statistischen Angaben beziehen sich auf eine Pearson Produkt-Moment-Korrelation. – Intensity of male Great Tits´ nest defence (measured as "risk index", see text) in relation to the number of offspring fathered by themselves (modified according to Lubjuhn et al. 1993). Statistics refer to a Pearson correlation.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

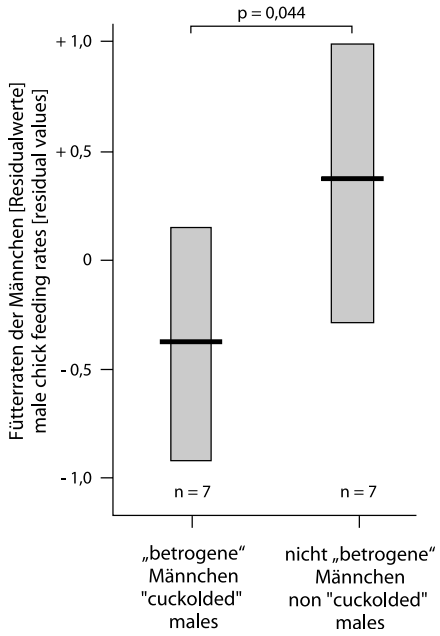

Abb. 3: Vergleich der Fütterraten „betrogener" und nicht „betrogener" Kohlmeisenmännchen (verändert nach Lubjuhn 1995). Dargestellt sind Mittelwerte ± SD der Residuen einer linearen Regression der Fütterraten (Fütterungen pro Jungtier und Stunde) auf die Brutgröße. Die statistischen Angaben beziehen sich auf den entsprechenden t-Test. – Comparison of male great tit chick feeding rates for males that were cuckolded versus those that were not (modified according to Lubjuhn 1995). Displayed are means ± SD of residuals resulting from a linear regression of feeding rates (feedings per chick and hour) on brood size. Statistics refer to the respective t-test.

Ergebnisse der Untersuchung der Fütterraten führen also ebenfalls zu dem Schluss, dass die Männchen auf den „Betrug" mit einer Verringerung des Brutpflegeaufwandes reagieren und ihren Elternaufwand damit der Anzahl eigener Nachkommen anpassen.

In der Zwischenzeit konnten ähnliche Resultate auch für eine Reihe von weiteren Vogelarten erzielt werden (Tab. 2). In verschiedenen experimentellen Studien wurde versucht, die Männchen in Bezug auf ihre Vaterschaft zu verunsichern. Hierzu wurden entweder sie selbst oder die Weibchen während der fertilen Phase des Weibchens gefangen und für eine gewisse Zeit gekäfigt. In sieben von 11 Untersuchungen senkten die Männchen daraufhin ihren Brutpflegeaufwand (Tab. 2).

Sowohl an den empirischen als auch an den experimentellen Untersuchungen wurde Kritik geübt (z.B. Kempenaers & Sheldon 1997; Sheldon 2002). Die in Tab. 2 zusammengefassten Ergebnisse lassen aber insgesamt kaum einen anderen Schluss zu, als dass das Auftreten von EPY den Elternaufwand der Männchen bei einigen Vogelarten beeinflusst. Dieser Sachverhalt führt zu einer Reihe weiterer Fragen, unter anderem der, wie die Männchen den „Betrug" durch die Weibchen erkennen können. Leider weiß man hierzu sehr wenig, da detaillierte Untersuchungen zu diesem Punkt fast vollständig fehlen. Theoretisch wären verschiedene Möglichkeiten denkbar. Männchen könnten ihre Weibchen eventuell bei EPCs beobachten oder aber die Dauer der Abwesenheit ihrer Weibchen während der fertilen Phase und/oder die Dauer der Anwesenheit von Rivalen als Indikator für die Gefahr von Fremdkopulationen nutzen. Theoretisch ebenfalls möglich, jedoch unwahrscheinlich ist das Erkennen fremdbefruchteter Eier und/oder Jungtiere durch das Männchen im Nest (Kempenaers & Sheldon 1996).

Tab. 2: Ergebnisse experimenteller Untersuchungen zum Zusammenhang zwischen der Sicherheit der Vaterschaft und dem Brutpflegeaufwand (modifiziert nach Sheldon 2002). – Results of experimental studies relating certainty of paternity to paternal care (modified according to Sheldon 2002).

Art	Quelle	Einfluss der Sicherheit der Vaterschaft auf den Brutpflegeaufwand?
Rauchschwalbe *Hirundo rustica*	Møller (1988)	Ja
Heckenbraunelle *Prunella modularis*	Davies et al. (1992)	Ja
Sumpfschwalbe *Tachycineta bicolor*	Whittingham et al. (1993), Kempenaers et al. (1998)	Nein
Star *Sturnus vulgaris*	Wright & Cotton (1994)	Ja
Halsbandschnäpper *Ficedula albicollis*	Sheldon et al. (1997a), Sheldon & Ellegren (1998)	Ja
Rotkehl-Hüttensänger *Sialia sialis*	Kempenaers et al. (1998), MacDougall-Shackleton & Robertson (1998)	Nein
Trauerschnäpper *F. hypoleuca*	Lifjeld et al. (1998)	Ja
Blaufuß-Tölpel *Sula nebouxii*	Osorio-Beristain & Drummond (2001)	Ja

3 Nutzen von Kopulationen außerhalb des Paarbundes

Wenn man ungeachtet der teilweise kontrovers geführten Diskussionen davon ausgeht, dass EPCs Kosten beinhalten können (für Weibchen z.B. in Form einer verringerten Brutfürsorge durch die „betrogenen" Männchen, s.o.), so drängt sich aus evolutionsbiologischer Sicht eine weitere Frage auf. Sie lautet: Worin besteht der Nutzen von Kopulationen außerhalb des Paarbundes? Diese Frage stellt sich prinzipiell jedoch nicht nur für die Weibchen, sondern auch für die Männchen, da mit EPCs weitere Kosten einhergehen könnten,

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

die beide Geschlechter gleichermaßen betreffen (z.B. erhöhtes Risiko von Infektionen mit Erregern von Geschlechtskrankheiten, vgl. Jennions & Petrie 2000).

Nutzen von EPCs für Männchen

Für die Männchen scheint der Nutzen von EPCs auf der Hand zu liegen, weil sie die Anzahl ihrer Nachkommen durch Kopulationen mit weiteren Weibchen ohne zusätzlichen Brutpflegeaufwand erhöhen könnten. Die Plausibilität dieser Annahme ist wohl einer der Gründe dafür, dass sie bisher nur in wenigen Fällen überprüft wurde. Ein weiterer Grund liegt aber sicherlich auch darin, dass man für derartige Untersuchungen auf umfassende Kenntnisse bezüglich der genetischen Väter der EPY angewiesen ist, um so die Veränderungen im Reproduktionserfolg einzelner Männchen tatsächlich beurteilen zu können. Konventionelle Multilocus DNA-Fingerprinting Untersuchungen sind dabei wenig hilfreich, da aufgrund unterschiedlicher Randbedingungen nur die Bandenmuster von Tieren miteinander verglichen werden können, deren Erbsubstanz auf demselben Agarose-Gel aufgetragen wurde. Dies kann die Identifizierung der genetischen Väter von EPY bei großen Stichproben erheblich erschweren. Mittlerweile wurden aber weitere molekulargenetische Methoden (sog. Mikrosatelliten-Analysen, s. z.B. Foerster et al. 2003) und andere Verfahren (Schmoll et al. 2003a) entwickelt, die eine effizientere Identifizierung der genetischen Väter von EPY erlauben.

Überprüft man mit Hilfe der oben erwähnten Verfahren die Veränderungen im Reproduktionserfolg der Männchen durch EPY, so führt dies hinsichtlich des postulierten Nutzens von EPCs auf Seiten der Männchen teilweise zu überraschenden Ergebnissen. Bei unseren Untersuchungen an Kohlmeisen sind wir beispielsweise der Frage nachgegangen, ob Männchen, die Jungtiere in anderen Nestern hinterlassen, von ihren eigenen Weibchen genauso häufig „betrogen" werden, wie andere Männchen auch. Man könnte sich alternativ vorstellen, dass die Männchen, mit denen andere Weibchen „Fremdkopulationen" eingehen, besonders attraktiv sind und daher von ihren eigenen Weibchen nicht oder nur in Ausnahmefällen „betrogen" werden. Das Resultat der betreffenden Untersuchung ist in Abb. 4 dargestellt. Vergleicht man die prozentuale Häufigkeit mit der die 42 Männchen „betrogen" wurden, die wir als genetische Väter von EPY identifizieren konnten, mit dem Populationsmittel, so findet sich ein signifikanter Unterschied. Dieser Unterschied ist jedoch genau entgegengesetzt zu dem, was man vielleicht hätte erwarten können (s.o.). Die genetischen Väter von EPY wurden nämlich nicht seltener, sondern signifikant häufiger „betrogen" als man es auf der Basis des Populationsmittels erwarten würde.

Eine mögliche proximate Ursache für diesen zunächst überraschenden Befund könnte darin liegen, dass Männchen natürlich nicht an zwei Orten gleichzeitig sein können. Sucht ein Männchen selbst EPCs mit anderen Weibchen, dann muss es die Partnerbewachung

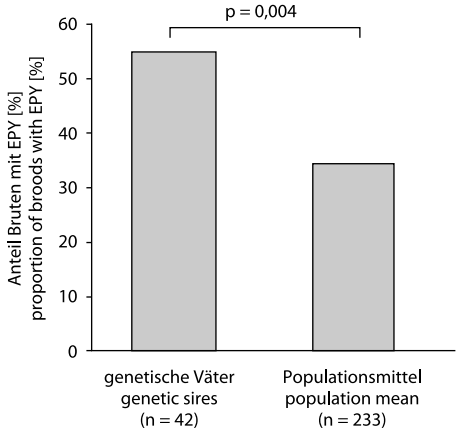

Abb. 4: Vergleich zwischen dem Anteil an Bruten mit EPY bei 42 Kohlmeisenmännchen, die als genetische Väter von EPY identifiziert werden konnten, und dem Anteil an Bruten mit EPY, der auf der Basis des Populationsmittels zu erwarten wäre (verändert nach Gerken 2001). Die statistischen Angaben beziehen sich auf den entsprechenden Binomialtest. – Comparison of the proportion of broods containing EPY for those 42 great tit males that were identified as genetic sires of EPY and the proportion of broods containing EPY expected on the basis of the population mean (modified according to Gerken 2001). Statistics refer to the respective binomial test.

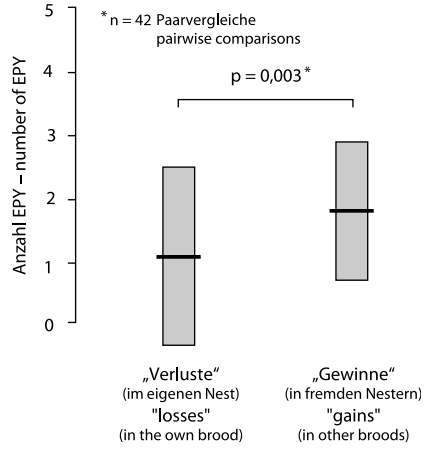

Abb. 5: Vergleich der Gewinne durch EPY in anderen Bruten und der Verluste durch EPY im eigenen Nest für die 42 Kohlmeisenmännchen, die als genetische Väter von EPY identifiziert werden konnten (verändert nach Gerken 2001). Dargestellt sind Mittelwerte ± SD, die statistischen Angaben beziehen sich auf einen Paarvergleich nach Wilcoxon. – Comparison of gains from EPY in other broods and losses from EPY in the own nest for those 42 great tit males that were identified as genetic sires of EPY (modified according to Gerken 2001). Means ± SD are given, statistics refer to a Wilcoxon´s signed-ranks test.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

des eigenen Weibchens (ein bei vielen Vogelarten beobachtbares Verhalten, s.a. Birkhead & Møller 1992) zwangsläufig vernachlässigen. Dies wiederum könnte dann die Ursache dafür sein, dass das Risiko, selbst „betrogen" zu werden, für diese Männchen ansteigt. Unabhängig davon, wie der dargestellte Unterschied zu Stande kommt, machen die Daten aber noch einen anderen Punkt deutlich. Die Annahme, dass Männchen ihren Reproduktionserfolg durch EPY in anderen Nestern steigern, ist nicht so selbstverständlich, wie dies auf den ersten Blick vielleicht erscheinen mag. Angesichts des aus Abb. 4 ersichtlichen erhöhten Risikos selbst „betrogen" zu werden, könnten die Zugewinne in fremden Nestern in vielen Fällen durch Verluste im eigenen Nest wieder vollständig ausgeglichen werden. Weiterführende Analysen zeigten jedoch, dass Kohlmeisenmännchen ihren Reproduktionserfolg durch EPCs im Mittel tatsächlich steigern können. Vergleicht man nämlich die Gewinne und Verluste der 42 identifizierten genetischen Väter direkt, d.h. paarweise miteinander, so stellt sich heraus, dass die Gewinne durch EPY in anderen Nestern signifikant höher liegen als die Verluste, die diese Männchen durch EPY im eigenen Nest hinnehmen mussten (Abb. 5).

Um ein eindrucksvolles Beispiel dafür zu geben, wie hoch eine derartige Steigerung des Fortpflanzungserfolges auf Seiten der Männchen ausfallen kann, sei an dieser Stelle ein Befund vergleichbarer Untersuchungen an Tannenmeisen (*Parus ater*) erwähnt. Einem Männchen gelang es im Jahr 2000 in einer Lingener Tannenmeisenpopulation, seinen Fortpflanzungserfolg netto, d.h. nach Abzug der in diesem Fall zwei EPY im eigenen Nest, um insgesamt 25 Nachkommen zu erhöhen (Janzon 2003). Dies entspricht mehr als einer Verfünffachung der Nachkommenzahl, die dieses Männchen mit dem eigenen Weibchen hatte. Insgesamt brachte es dieses Männchen damit auf 33 Nachkommen in nur einem Jahr.

Nutzen von EPCs für Weibchen

Ein potentieller Nutzen von EPCs für Weibchen ist nicht so offensichtlich wie für die Männchen. Da sich EPCs normalerweise nicht auf die Gelegegröße auswirken, bleibt die Anzahl der Nachkommen für die Weibchen durch Fremdvaterschaften unverändert. Weibchen erhalten durch EPCs in der Regel also nicht mehr (s. Ausblick bzgl. einer potentiell wichtigen Ausnahme), sondern allenfalls (genetisch) andere Nachkommen.

In der Literatur werden hinsichtlich eines möglichen Nutzens von EPCs für Weibchen verschiedene Möglichkeiten diskutiert (Übersicht in Griffith et al. 2002). Die folgende Darstellung beschränkt sich jedoch zunächst auf den Hypothesenkomplex, der unseren eigenen Untersuchungen zu Grunde lag. Es handelt sich dabei um die viel diskutierten „Gute Gene"-Modelle (vgl. Griffith et al. 2002). Alle Hypothesen, die unter diesem Begriff zusammengefasst werden, haben eines gemeinsam. Sie gehen davon aus, dass Weibchen durch EPCs versuchen, die genetische Qualität des betreffenden Teils ihrer Nachkommen zu verbessern. Die Steigerung der genetischen Qualität der Nachkommen kommt dabei ausschließlich durch die väterlichen Gene zustande. Einzelne Varianten der „Gute Gene"-Modelle unterscheiden sich lediglich in Bezug auf die Frage, wie es zu dieser Verbesserung kommt. Die „Gute Gene"-Hypothese im engeren Sinne geht davon aus, dass die Männchen, mit denen die Weibchen EPCs eingehen, absolut betrachtet bessere Gene besitzen als der jeweilige Paarpartner (vgl. z.B. Kempenaers et al. 1997; Lubjuhn et al. 1999a). Die genetische Kompatibilitäts-Hypothese nimmt hingegen an, dass Weibchen EPCs mit solchen Männchen suchen, deren Genom besser zu dem eigenen Genom passt als das des Paarpartners (vgl. z.B. Kempenaers et al. 1999; Foerster et al. 2003).

Die unterschiedlichen Grundannahmen der beiden Hypothesen führen teilweise auch zu Unterschieden in den aus ihnen ableitbaren Vorhersagen. Auf der Basis der „Gute Gene"-Hypothese wäre beispielsweise zu erwarten, dass die genetische Qualität eines bestimmten Männchens für alle Weibchen identisch ist, d.h. alle Weibchen sollten dieselben Männchen als EPC-Partner bevorzugen. Legt man hingegen die genetische Kompatibilitäts-Hypothese zu Grunde, so könnte die genetische Qualität desselben Männchens und damit auch seine Eignung als EPC-Partner für verschiedene Weibchen durchaus unterschiedlich sein. Ungeachtet solcher Unterschiede ergibt sich aufgrund der Gemeinsamkeit der beiden Hypothesen (= EPCs führen zu einer Erhöhung der genetischen Qualität des betreffenden Teils der Nachkommen) aber auch eine zentrale Vorhersage, die für alle „Gute Gene"-Modelle gilt. Sie lautet: Wenn „Gute Gene"-Modelle den Nutzen von EPCs auf Seiten der Weibchen erklären können, dann sollten EPY in irgendeiner Form nachweislich „besser" sein als ihre Halbgeschwister. Der vielversprechendste Weg, „Gute Gene"-Modelle in ihrer Gesamtheit zu prüfen, liegt somit in einem paarweisen Vergleich von EPY und ihren Halbgeschwistern. Betrachtet werden sollten dabei im Idealfall alle Merkmale, die Einfluss auf den späteren Fortpflanzungserfolg der Nestlinge nehmen und somit auch die Gesamtfitness der betreffenden Mutter beeinflussen. Das Auftreten von Bruten mit gemischten Vaterschaften kann in diesem Zusammenhang als eine Art Naturexperiment verstanden werden, das die Basis für derartige Vergleiche bereits liefert. Der Vorteil eines solchen Vergleichs liegt darin, dass für alle anderen Einflussgrößen (z.B. unterschiedliche Territoriumsqualität, unterschiedliche Qualität der sozialen Eltern etc.) automatisch kontrolliert wird, da jeweils nur Nestlinge miteinander verglichen werden, die unter denselben Randbedingungen von denselben sozialen Eltern aufgezogen wurden.

Auch wenn die Vorteile eines Halbgeschwistervergleichs auf der Hand liegen, wurden bislang nur wenig derartiger Untersuchungen publiziert, die im Folgenden kurz aufgeführt seien. Sheldon et al. (1997b) fanden

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

bei Halsbandschnäpper-Nestlingen (*Ficedula albicollis*), dass EPY eine bessere Kondition (= für die Körpergröße korrigierte Masse) aufwiesen als ihre Halbgeschwister. Ein weiterer Befund, der eine Deutung im Sinne von „Gute Gene"-Modellen zuließ, stammt von Kempenaers et al. (1997), die bei Blaumeisen (*Parus caeruleus*) eine geringere Nestlingsmortalität von EPY feststellen konnten. In einer vergleichbaren Studie von Whittingham & Dunn (2001) an nordamerikanischen Sumpfschwalben (*Tachycineta bicolor*) unterschied sich die Nestlingsmortalität von EPY und ihren Halbgeschwistern jedoch nicht. Auch Halbgeschwistervergleiche zur Immunkompetenz und zur Heterozygotie führten zu unterschiedlichen Ergebnissen: Während Johnsen et al. (2000) bei Blaukehlchen-Nestlingen (*Luscinia svecica*) eine bessere Immunkompetenz von EPY feststellen konnten, fanden Kleven & Lifjeld (2004a) bei Rohrammern (*Emberiza schoeniclus*) keinen diesbezüglichen Unterschied. Ein Befund von Foerster et al. (2003), nach dem die Genome von EPY bei Blaumeisen teilweise heterozygoter sind als die ihrer Halbgeschwister, konnte für Rohrammern ebenfalls nicht bestätigt werden (Kleven & Lifjeld 2004b).

Neben der Tatsache, dass es sich um vergleichsweise wenige Untersuchungen handelt, die zudem zu unterschiedlichen Ergebnisse kommen, muss zusätzlich beachtet werden, dass fast alle Untersuchungen zu einem sehr frühen Zeitpunkt in der Ontogenese, nämlich im Nestlingsstadium stattfanden. Dies bedeutet, dass in Bezug auf die Fitnesskonsequenzen von EPCs für Weibchen nur ein bestimmter Ausschnitt betrachtet wurde. Will man diese umfassender ermitteln, sollten vor allem zwei Dinge gemessen werden: (i) Die Anzahl der Jungtiere, die bis zur Geschlechtsreife überleben, und (ii) der relative Fortpflanzungserfolg, den diese Tiere dann haben.

Für das nahezu vollständige Fehlen derartiger Vergleiche ist vor allem die Tatsache verantwortlich, dass für entsprechende Analysen sehr große Ausgangsstichproben benötigt werden. So besitzen Bruten, bei denen sich nach molekulargenetischer Analyse herausstellt, dass sie überhaupt keine EPY enthielten, hinsichtlich eines paarweisen Vergleichs in Bezug auf die Überlebenswahrscheinlichkeit von EPY und ihren Halbgeschwistern keine oder – abhängig vom angewandten statistischen Prüfverfahren – allenfalls eine sehr geringe Aussagekraft. Der Anteil solcher Bruten ist zwar von Vogelart zu Vogelart (und teilweise auch zwischen verschiedenen Populationen

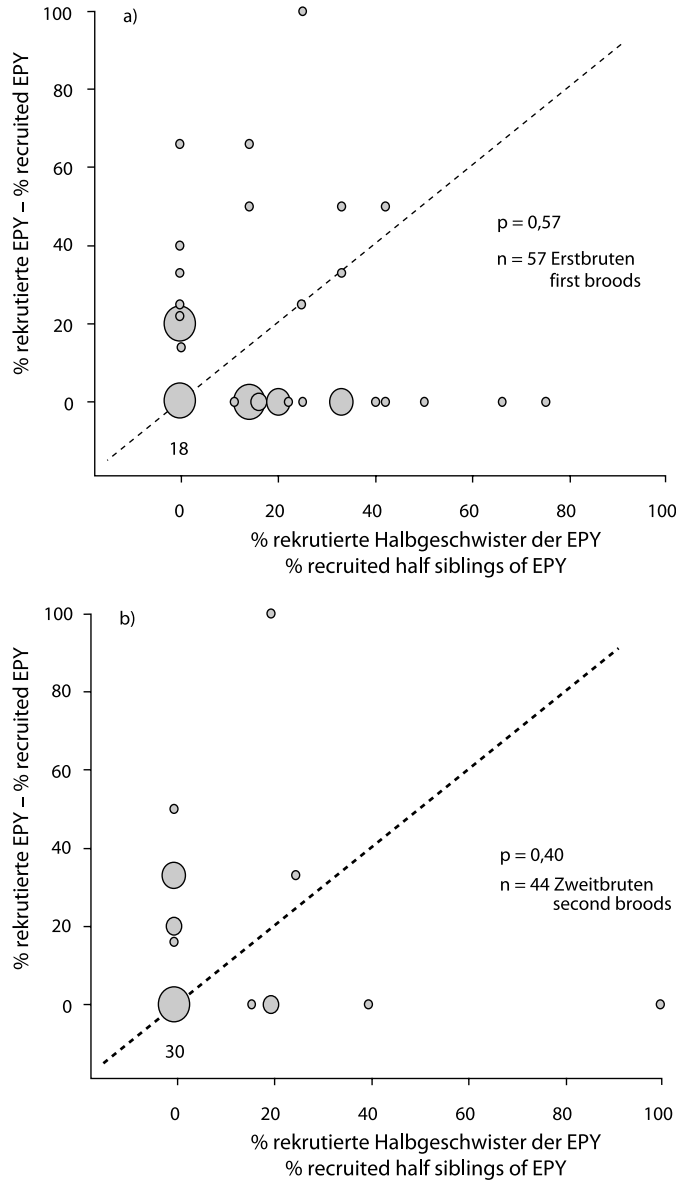

Abb. 6: Paarweise Vergleiche des Anteils rekrutierter EPY und des Anteils ihrer rekrutierten mütterlichen Halbgeschwister für a) 57 Erst- und b) 44 Zweitbruten mit gemischten Vaterschaften (verändert nach Schmoll et al. 2003b). Die Größe der Punkte spiegelt die Anzahl der zugrundeliegenden Datenpunkte wider und die gestrichelte Linie repräsentiert die Winkelhalbierende, d.h. Fälle in denen sich die Rekrutierungsraten von EPY und ihren mütterlichen Halbgeschwistern nicht unterscheiden. Die Zahlen links unten beziehen sich auf die Bruten, aus denen kein Jungtier rekrutierte, und die statistischen Angaben auf den jeweiligen Paarvergleich nach Wilcoxon. – Pairwise comparisons of the proportion of recruited EPY and the proportion of their recruited maternal half-siblings for a) 57 first and b) 44 second broods with multiple paternity (modified according to Schmoll et al. 2003b). Bubble sizes indicate number of multiple data points and data points on the dashed 1:1 isoline represent cases where the proportions of recruiting EPY and their maternal half-siblings were identical. Numbers downleft refer to the number of broods that produced no recruits at all and statistics refer to the respective Wilcoxon´s signed-ranks tests.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

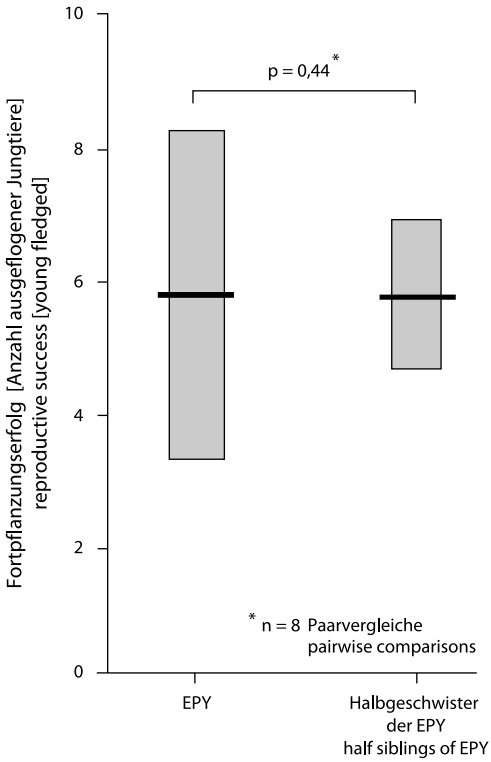

Abb. 7: Paarweiser Vergleich des Fortpflanzungserfolgs im ersten Brutjahr (gemessen als Anzahl ausgeflogener Jungtiere) von EPY und ihren mütterlichen Halbgeschwistern (verändert nach Schmoll et al. 2003b). Dargestellt sind Mittelwerte ± SD, die statistischen Angaben beziehen sich auf einen Paarvergleich nach Wilcoxon. – Pairwise comparisons concerning the first-year reproductive success (measured as number of fledgelings) of EPY and their maternal half-siblings (modified according to Schmoll et al. 2003b). Means ± SD are given, statistics refer to a Wilcoxon´s signed-ranks test.

und Brutperioden) verschieden, liegt jedoch in den meisten Fällen sehr hoch (vgl. Beispiele in Tab. 1). Für einen Halbgeschwistervergleich in Bezug auf den Fortpflanzungserfolg der Nestlinge kommt hinzu, dass eine hinreichende Anzahl an Nestlingen als Brutvogel in die Population rekrutieren muss, was aufgrund der hohen Jungtiermortalität teilweise noch größere Ausgangsstichproben voraussetzt.

Die hohen Anforderungen an die Größe der Ausgangsstichprobe waren ein Grund dafür, dass wir selbst erstmalig durch unsere Untersuchungen an einer Tannenmeisenpopulation in Lingen (Emsland) in die Lage versetzt wurden, entsprechende Halbgeschwistervergleiche an einem geeigneten Datenmaterial durchzuführen. Die betreffende Population zeichnet sich durch mehrere Punkte aus: Die Populationsgröße (132 Brutpaare im Jahr 2000) und eine vergleichsweise hohe Zweitbrutrate (63,5 % im Jahr 2000, zu weiteren Populationsangaben s. Winkel & Winkel 1997) erlaubten es uns, eine relativ große Anzahl an Bruten zu beproben (insgesamt wurden 145 Bruten analysiert). Hinzu kam, dass Tannenmeisen generell sehr hohe EPC-Raten aufweisen (vgl. z.B. Lubjuhn et al. 1999b; Dietrich et al. 2004) und dass die Rekrutierungsrate von Jungvögeln aus dem Jahr 2000 vergleichsweise hoch lag (insgesamt rekrutierten 132 der im Jahr 2000 untersuchten Nestlinge in den Jahren 2001 und 2002).

Die Ergebnisse, die wir auf der Basis dieses umfangreichen Datenmaterials hinsichtlich möglicher Unterschiede im Überleben von EPY und ihren Halbgeschwistern erzielen konnten, sind in Abb. 6 getrennt für Erst- und Zweitbrutnestlinge dargestellt. Bei einem paarweisen Vergleich des prozentualen Anteils der EPY, die aus einer Brut rekrutierten, mit dem prozentualen Anteil ihrer rekrutierten Halbgeschwister konnte weder für Erst- noch für Zweitbrutnestlinge ein Unterschied festgestellt werden. Dies gilt auch, wenn man die beiden Datensätze zusammenfasst, d.h. die Ergebnisse stützen das Zutreffen von „Gute Gene"-Modellen als Erklärung zum Nutzen von EPCs bei Tannenmeisenweibchen zunächst einmal nicht.

Das Fehlen eines Unterschieds im Überleben der beiden Nestlingsgruppen bedeutet noch nicht, dass EPY den Weibchen generell keinen Fitnessvorteil bringen. Es wäre bei gleicher Überlebenswahrscheinlichkeit immer noch denkbar, dass EPY einen höheren Reproduktionserfolg aufweisen als ihre Halbgeschwister, wodurch sich ebenfalls eine Erhöhung der Gesamtfitness für die Weibchen ergeben würde. Auch dies scheint jedoch nicht der Fall zu sein, da ein paarweiser Vergleich des Reproduktionserfolgs von EPY und ihren Halbgeschwistern (gemessen als Anzahl ausgeflogener Jungtiere) ebenfalls keinen Unterschied erbrachte (Abb. 7). Einschränkend muss hier aber darauf hingewiesen werden, dass sich die Stichprobe bei diesem Vergleich drastisch reduzierte, da ein Paarvergleich nur für solche Bruten möglich ist, aus denen sowohl mindestens ein EPY als auch eines seiner Halbgeschwister rekrutiert. Zudem konnten bei dem betreffenden Vergleich die Veränderungen im Reproduktionserfolg durch EPY auf Seiten der männlichen Nachkommen nicht vollständig berücksichtigt werden. Die Wahrscheinlichkeit selbst „betrogen" zu werden, unterschied sich zwar für EPY und ihre Halbgeschwister nicht voneinander (Schmoll et al. 2003b), die Gewinne durch EPY in anderen Bruten mussten bei den Analysen aber unberücksichtigt bleiben, da entsprechende Daten nicht vorlagen.

Zusammenfassend lassen unsere Untersuchungen trotz der genannten Einschränkungen starke Zweifel am Zutreffen von „Gute Gene"-Modellen bei Tannenmeisen aufkommen. Dies und auch die teilweise widersprüchlichen Befunde anderer Arbeiten (s.o.) könnten als Indiz dafür angesehen werden, dass mehr als ein einzelner Erklärungsansatz notwendig ist, um die Evolution und Aufrechterhaltung alternativer Fortpflanzungsstrategien bei Vögeln vollständig zu verstehen. Auf der Basis der bis-

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

herigen Befunde steht zumindest fest, dass an einzelnen Arten gewonnene Befunde insofern relativiert werden müssen, als dass sie in Bezug auf das Zutreffen oder Nicht-Zutreffen von „Gute Gene"-Modellen keinesfalls Allgemeingültigkeit besitzen.

4 Ausblick

Wenn „Gute Gene"-Modelle den Nutzen von Kopulationen außerhalb des Paarbundes alleine nicht erklären können, stellt sich natürlich die Frage, welche weiteren Faktoren die Evolution alternativer Fortpflanzungsstrategien beeinflussen könnten. Es werden hierzu zwar seit längerer Zeit verschiedene Hypothesen diskutiert (s. Griffith et al. 2002), diese sind jedoch kaum geprüft.

Eine der Alternativen bestünde darin, dass der Nutzen von EPCs in der Sicherstellung der Befruchtung liegt und Weibchen sich so vor einer möglichen Infertilität des Paarpartners schützen (man beachte, dass auch der Nutzen von EPCs für Weibchen in diesem Fall in einer direkten Erhöhung der Nachkommenzahl liegen würde). Eine andere Hypothese, geht davon aus, dass EPCs der Erhöhung der genetischen Variabilität innerhalb der Nachkommenschaft dienen, um so bei einer unvorhersagbaren Umwelt die Wahrscheinlichkeit zu erhöhen, dass wenigstens ein Teil der Nachkommen an die nächstjährigen Bedingungen angepasst ist.

Wenig untersucht ist auch die Frage, ob Weibchen vielleicht sogar einen materiellen Nutzen aus EPCs ziehen, weil ihre EPC-Partner ihnen im Gegenzug den Zugang zu limitierten Ressourcen ermöglichen (s. Gray 1997; Hunter & Davies 1998). In diesem Zusammenhang ist anzumerken, dass unser Wissen um die Randbedingungen, die beim Zustandekommen von EPCs eine Rolle spielen, generell noch sehr weit von dem entfernt ist, was wünschenswert wäre. So wiesen auch Westneat & Stewart (2003) darauf hin, dass detailliertere Verhaltensbeobachtungen mehr Aufschluss darüber geben könnten, welche Faktoren beim Zustandekommen von EPCs wichtig sind. Diesbezügliche Kenntnisse könnten unter Umständen auch Rückschlüsse auf den postulierten Nutzen von EPCs für Weibchen erlauben oder vielleicht sogar zu völlig neuen Hypothesen führen. Ob und welche dieser Hypothesen dann letztendlich auch für Tannenmeisen zutreffen könnten, müssen zukünftige Untersuchungen zeigen.

5 Zusammenfassung

Die bedeutendste Entdeckung der letzten 30 Jahre in Bezug auf das Fortpflanzungsverhalten von Vögeln war die Erkenntnis, dass es bei mehr als 80% aller sozial monogamen Singvogelarten regelmäßig zu Kopulationen außerhalb des Paarbundes kommt („extra-pair copulations"; EPCs). In der Folge setzte sich eine beeindruckende Zahl von Untersuchungen mit verschiedenen Aspekten dieses Verhaltens auseinander. Neben Studien, die sich mit Unterschieden in der Häufigkeit des Auftretens von „Fremdvaterschaften" bei verschiedenen Vogelarten beschäftigten, wurden vor allem Untersuchungen zum Kosten und Nutzen von EPCs für Männchen und Weibchen durchgeführt. Auf der Basis eigener Untersuchungen, die dazu dienten, das genetische Paarungssystem von sozial monogamen Kohl- und Tannenmeisen (*Parus major* and *P. ater*) zu ergründen, werden hier einige Resultate dieser Bemühungen und auch die ihnen zugrundeliegenden Überlegungen dargestellt. Kosten von EPCs beinhalten für Weibchen möglicherweise eine Reduktion in der Brutfürsorge durch die Männchen, weil die Anzahl eigener Nachkommen und damit der Fortpflanzungswert einer Brut für „betrogene" Männchen abnimmt. In Übereinstimmung mit dieser Hypothese fanden wir, dass sich die Brutverteidigung männlicher Kohlmeisen nach der Anzahl eigener Nachkommen und nicht nach der Brutgröße richtet. Außerdem fütterten „betrogene" Männchen ihre Bruten weniger als nicht „betrogene" Männchen. Wenn EPCs den Weibchen Kosten verursachen, so muss auf der anderen Seite ein entsprechender Nutzen vorhanden sein, da Selektion sonst zum Verschwinden dieses Verhaltens führen sollte. Während männliche Kohl- und Tannenmeisen ihren Fortpflanzungserfolg durch EPCs direkt erhöhen können, ist ein Nutzen für die Weibchen nicht derart offensichtlich. Bei der Analyse einer großen Zahl von Tannenmeisenbruten konnten wir keinerlei Hinweis dafür finden, dass die vieldiskutierten „Gute Gene"-Modelle den Nutzen von EPCs für Weibchen erklären. Würden Weibchen durch EPCs „bessere" oder „kompatiblere" väterliche Gene für die betreffenden Nachkommen erhalten, wäre zu erwarten, dass EPY ihren Halbgeschwistern in irgendeiner Form überlegen sind. Zwischen den beiden Halbgeschwistergruppen fand sich jedoch weder in Bezug auf die Überlebenswahrscheinlichkeit noch in Bezug auf den Fortpflanzungserfolg im ersten Brutjahr ein Unterschied. Aus diesen und anderen Befunden wird geschlossen, dass „Gute Gene"-Modelle das weit verbreitete Auftreten von EPCs bei Vögeln alleine kaum erklären können und dass wahrscheinlich mehr als ein einzelner Selektionsfaktor die Evolution dieses Verhaltens bei Vögeln beeinflusst hat.

Dank: Ich danke Herrn Prof. Dr. Franz Bairlein für die Anregung, die grundlegenden Bestandteile eines Vortrages, den ich auf Einladung der DO-G anlässlich ihrer 136. Jahrestagung am 3. Oktober 2003 in Halberstadt gehalten habe, in Manuskriptform für die VOGELWARTE zusammenzustellen. An den dargestellten Untersuchungen waren eine Vielzahl von Mitarbeitern und Kooperationspartnern beteiligt, bei denen ich mich ebenfalls ganz herzlich bedanken möchte (die entsprechenden Namen sind den zitierten Arbeiten sowie den darin enthaltenen Danksagungen zu entnehmen). Lediglich die Deutsche Forschungsgemeinschaft möchte ich hier noch gesondert anführen, da ohne ihre fortwährende finanzielle Unterstützung (Lu 572/1,2 und Cu 4/34) derart umfassende Untersuchungen nicht möglich gewesen wären. Der erste Manuskriptentwurf profitierte von einer Reihe von Gutachterkommentaren.

6 Literatur

Birkhead TR & Møller AP 1992: Sperm Competition in Birds; Evolutionary Causes and Consequences. Academic Press, London, San Diego.

Brün J & Lubjuhn T 1993: Automatic measuring of sex-specific visiting rates to nests in hole-breeding avian species. Auk 110: 953-954.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Bukacińska M, Bukaciński D, Epplen JT, Sauer KP & Lubjuhn T 1998: Low frequency of extra-pair paternity in Common Gulls *(Larus canus)* as revealed by DNA fingerprinting. J. Ornithol. 139: 413-420.

Curio E 1971: Die akustische Wirkung von Feindalarmen auf einige Singvögel. J. Ornithol. 112: 365-372.

Davies NB, Hatchwell BJ, Robson T & Burke T 1992: Paternity and parental effort in dunnocks *Prunella modularis*: how good are male chick-feeding rules? Anim. Behav. 43: 729-745.

Dietrich V, Schmoll T, Winkel W, Epplen JT & Lubjuhn T 2004: Pair identity – an important factor concerning variation in extra-pair paternity in the Coal Tit *(Parus ater)*. Behaviour 141: 817-835.

Foerster K, Delhey K, Johnsen A, Lifjeld JT & Kempenaers B 2003: Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings. Nature 425: 714-717.

Gerken T 2001: Kopulationen außerhalb des Paarbundes bei der Kohlmeise *(Parus major)* – proximate Einflüsse und ultimate Faktoren. Dissertation, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn.

Gray EM 1997: Female red-winged blackbirds accrue material benefits from copulating with extra-pair males. Anim. Behav. 53: 625-639.

Griffith SC, Owens IPF & Thuman KA 2002: Extra-pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. Mol. Ecol. 11: 2195-2212.

Hunter FM & Davis LS 1998: Female Adelie Penguins acquire nest material from extrapair males after engaging in extra-pair copulations. Auk 115: 526-528.

Janzon V 2003: Identifizierung der genetischen Väter außerpaarlicher Nachkommen der Tannenmeise *(Parus ater)*. Diplomarbeit, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn.

Jeffreys AJ, Wilson V & Thein SL 1985a: Hypervariable 'minisatellite' regions in human DNA. Nature 314: 67-73.

Jeffreys AJ, Wilson V & Thein SL 1985b: Individual-specific 'fingerprints' of human DNA. Nature 316: 76-79.

Jennions MD & Petrie M 2000:Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. Biol. Rev. 75: 21-64.

Johnsen A, Andersen V, Sunding C & Lifjeld JT 2000: Female bluethroats enhance offspring immunocompetence through extra-pair copulations. Nature 406: 296-298.

Kempenaers B & Sheldon BC 1996: Why do male birds not discriminate between their own and extra-pair offspring? Anim. Behav. 51: 1165-1173.

Kempenaers B & Sheldon BC 1997: Studying paternity and paternal care: pitfalls and problems. Anim. Behav. 53: 423-427.

Kempenaers B, Verheyen GR & Dhondt AA 1997: Extrapair paternity in the blue tit *(Parus caeruleus)*: female choice, male characteristics, and offspring quality. Behav. Ecol. 8: 481-492.

Kempenaers B, Lanctot RB & Robertson RJ 1998: Certainty of paternity and paternal investment in eastern bluebirds and tree swallows. Anim. Behav. 55: 845-860.

Kempenaers B, Congdon B, Boag P & Robertson RJ 1999: Extrapair paternity and egg hatchability in tree swallows: evidence for the genetic compatibility hypothesis. Behav. Ecol. 10: 304-311.

Kleven O & Lifjeld JT 2004a: Extrapair paternity and offspring immunocompetence in the reed bunting, *Emberiza schoeniclus*. Anim. Behav. 68: 283-289.

Kleven O & Lifjeld JT 2004b: No evidence for increased offspring heterozygosity by extra-pair mating in the reed bunting *(Emberiza schoeniclus)*. Behav. Ecol. initially accepted

Lack D 1968: Ecological Adaptations for Breeding in Birds. Methuen & Co., London.

Lifjeld JT, Slagsvold T & Ellegren H 1998: Experimentally reduced paternity affects paternal effort and reproductive success in pied flycatchers. Anim. Behav. 55: 319-329.

Lubjuhn T 1995: Reproductive strategies and parental effort in birds: great tits *(Parus major)* – a case study. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 88.2: 15-21.

Lubjuhn T 2002: Kopulationen außerhalb des Paarbundes. In: Bergmann HH, & Klaus S (Hrsg.): Der Falke - Taschenkalender für Vogelbeobachter 2003, 215-223. Aula-Verlag, Wiesbaden.

Lubjuhn T, Curio E, Muth SC, Brün J & Epplen JT 1993: Influence of extra-pair paternity on parental care in great tits *(Parus major)*. In: Pena SDJ, Chakraborty R, Epplen JT & Jeffreys AJ (eds.): DNA Fingerprinting: State of the Science, 379-385. Birkhäuser Verlag, Basel.

Lubjuhn T, Strohbach S, Brün J, Gerken T & Epplen JT 1999a: Extra-pair paternity in great tits *(Parus major)* - A long term study. Behaviour 136: 1157-1172.

Lubjuhn T, Gerken T, Brün J & Epplen JT 1999b: High frequency of extra-pair paternity in the Coal Tit. J. Avian Biol. 30: 229-233.

Lubjuhn T, Winkel W, Epplen JT & Brün J 2000: Reproductive success of monogamous and polygynous pied flycatchers *(Ficedula hypoleuca)*. Behav. Ecol. Sociobiol. 48: 12-17.

MacDougall-Shackleton EA, & Robertson RJ 1998: Confidence of paternity and paternal care by eastern bluebirds. Behav. Ecol. 9: 201-205.

Masello JF, Sramkova A, Quillfeldt P, Epplen JT & Lubjuhn T 2002: Genetic monogamy in Burrowing Parrots *Cyanoliseus patagonus*? J. Avian Biol. 33: 99-103.

Møller AP 1988: Paternity and paternal care in the swallow, *Hirundo rustica*. Anim. Behav. 36: 996-1005.

Müller W, Epplen JT & Lubjuhn T 2001: Genetic paternity analyses in Little Owls *(Athene noctua)*: does the high rate of paternal care select against extra-pair young? J. Ornithol. 142: 195-203.

Onnebrink H & Curio E 1991: Brood defense and age of young: a test of the vulnerability hypothesis. Behav. Ecol. Sociobiol. 29: 61-68.

Osorio-Beristain M & Drummond H 2001: Male boobies expel eggs when paternity is in doubt. Behav. Ecol. 12: 16-21.

Quillfeldt P, Schmoll T, Peter HU, Epplen JT & Lubjuhn T 2001: Genetic monogamy in Wilson´s Storm-Petrel. Auk 118: 242-248.

Rathmann A 1996: Untersuchungen zum Fortpflanzungsverhalten von Blaumeisen *(Parus caeruleus)* mit Hilfe des DNA-Fingerprinting. Diplomarbeit, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn.

Regelmann K & Curio E 1983: Determinants of brood defence in the great tit *Parus major* L. Behav. Ecol. Sociobiol. 13: 131-145.

Robinson A 1956: The annual reproductory cycle of the magpie, *Gymnorhina dorsalis* Campbell, in south-western Australia. Emu 56: 232-336.

Roulin A, Müller W, Sasvári L, Dijkstra C, Ducrest AL, Riols C, Wink M & Lubjuhn T 2004: Extra-pair paternity, testis size and testosterone level in relation to colour polymorphism in the barn owl *Tyto alba*. J. Avian Biol. 35: 492-500.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Schmoll T, Janzon V, Epplen JT & Lubjuhn T 2003a: Extra-pair sires as identified by means of standardized across-gel comparisons of multilocus DNA fingerprints. Electrophoresis 24: 2758-2763.

Schmoll T, Dietrich V, Winkel W, Epplen JT & Lubjuhn T 2003b: Longterm fitness consequences of female extra-pair matings in a socially monogamous passerine. Proc. R. Soc. Lond. B 270: 259-264.

Sheldon BC 2002: Relating paternity to paternal care. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 357: 341-350.

Sheldon BC, & Ellegren H 1998: Paternal effort related to experimentally manipulated paternity of male collared flycatchers. Proc. R. Soc. Lond. B 265: 1737-1742.

Sheldon BC, Räsänen K & Dias PC 1997a: Certainty of paternity and paternal effort in the collared flycatcher. Behav. Ecol. 8: 421-428.

Sheldon BC, Merilä J, Qvarnström A, Gustafsson L & Ellegren H 1997b: Paternal genetic contribution to offspring condition predicted by size of male secondary sexual character. Proc. R. Soc. Lond. B 264: 297-302.

Trivers RL 1972: Parental investment and sexual selection. In: Campbell B (ed.): Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971, 136-179. Aldine, Chicago.

Westneat DF & Sherman PW 1993: Parentage and the evolution of parental behavior. Behav. Ecol. 4: 66-77.

Westneat DF & Stewart IRK 2003: Extra-pair paternity in birds: causes, correlates, and conflict. Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. 34: 365-396.

Whittingham LA & Dunn PO 2001: Survival of extrapair and withinpair young in tree swallows. Behav. Ecol. 12: 496-500.

Whittingham LA, Taylor PD & Robertson RJ 1992: Confidence of paternity and male parental care. Am. Nat. 139: 1115-1125.

Whittingham LA, Dunn PO & Robertson RJ 1993: Confidence of paternity and male parental care: an experimental study in tree swallows. Anim. Behav. 46: 139-147.

Windt W & Curio E 1986: Clutch defence in Great Tit *(Parus major)* pairs and the Concorde Fallacy. Ethology 72: 236-242.

Winkel W & Winkel D 1997: Zum Einfluß der Populationsdichte auf die Zweitbrutrate von Tannenmeisen *(Parus ater)*. Jahresbericht Institut für Vogelforschung 3: 29.

Wright J & Cotton PA 1994: Experimentally induced sex differences in parental care: an effect of certainty of paternity? Anim. Behav. 47: 1311-1322.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde

Jahr/Year: 2005

Band/Volume: 43_2005

Autor(en)/Author(s): Lubjuhn Thomas

Artikel/Article: Fremdgehen mit Folgen? - Kosten und Nutzen von Fremdkopulationen bei Vögeln 3-13