

Fremdverpaarung und Verschiebung des Geschlechterverhältnisses der Nachkommen: Strategien zur Fitnessoptimierung bei Weibchen der Tannenmeise (*Parus ater*)?

Verena Dietrich

Dietrich V 2005: Extra-pair mating and offspring sex ratio adjustment: Female strategies realised in the coal tit (*Parus ater*)? Vogelwarte 43: 139-140.

Dissertation am Zoologischen Institut der TU Braunschweig (2004), angefertigt in Kooperation mit dem Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“, Arbeitsgruppe Populationsökologie (Braunschweig) sowie dem Institut für Evolutionsbiologie und Ökologie der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, betreut von Prof. Dr. G. Ruppell (TU Braunschweig) und PD Dr. T. Lubjuhn (Universität Bonn)

VD: Zoologisches Institut, Biozentrum, Spielmannstr. 7, D-38106 Braunschweig, Germany, e-Mail: v.dietrich@tu-bs.de

Insbesondere in einem sozial monogamen Paarungssystem unterliegt die Wahl des Paarpartners vielfältigen Beschränkungen. Infolge intrasexueller Konkurrenz und/oder aufgrund hoher Zeit- und Energiekosten der Partnersuche kann sich zumindest ein Teil der Weibchen nicht mit dem bevorzugten Männchen fortpflanzen. Die Reproduktion mit einem vergleichsweise schlechten (z.B. unattraktiven oder wenig lebensfähigen) Partner ist jedoch möglicherweise mit Fitnesskosten in Form einer verringerten Qualität der Nachkommen verbunden, falls diese die schlechten Eigenschaften ihres Vaters erben. Daher sollten die Weibchen sozial monogamer Vogelarten einem Selektionsdruck unterliegen, im Falle der Verpaarung mit einem schlechten Männchen die Qualität ihrer Nachkommen und somit ihre eigene Fitness nachträglich zu optimieren. Dies könnte beispielsweise durch Fremdkopulationen mit besseren Männchen oder eine adaptive Manipulation des Geschlechterverhältnisses der Nachkommen geschehen. Meine Dissertation beschäftigt sich mit der Frage, ob eine dieser beiden potentiellen Strategien zur Fitnessoptimierung von Weibchen der sozial monogamen Tannenmeise *Parus ater* umgesetzt wird.

Fremdvaterschaft als Folge von Fremdverpaarungen seitens der Weibchen konnte mit Hilfe molekular-genetischer Methoden bei den meisten bislang analysierten Vogelarten nachgewiesen werden. In einem Versuchsgebiet mit künstlichen Nisthöhlen bei Lingen im Emsland wurde über drei Jahre eine große Tannenmeisen-Population untersucht. Bei der Analyse von fast 500 Brutten mit über 3500 Nestlingen mittels Multilocus DNA-Fingerprinting zeigte sich, dass Fremdvaterschaften dort ganz besonders häufig auftraten (im Mittel waren 70,8% der Brutten und 31,4% der Nestlinge betroffen). Von Erst- zu Zweitbruten innerhalb einer Brutsaison war zudem noch ein signifikanter Anstieg

der Fremdvaterschaftsraten zu beobachten. Die Untersuchung individueller Muster erbrachte zwei zentrale Ergebnisse:

- Fremdvaterschaftsraten derselben Brutpaare waren im statistischen Sinne wiederholbar, die von Männchen und Weibchen, welche mit einem jeweils anderen Partner brüteten, hingegen nicht. Somit beeinflusste die Identität eines Brutpaares die Fremdvaterschaftsraten mehr als individuelle Eigenschaften.
- Alle Individuen waren von Fremdvaterschaft betroffen, wenn nur genügend Brutten analysiert werden konnten (bei drei bzw. vier Brutten gab es kein Weibchen bzw. Männchen mehr, das niemals Fremdvaterschaft erfuhr). Fremdverpaarungen stellen also tatsächlich eine verbreitete alternative Fortpflanzungsstrategie in der betrachteten Population dar, die prinzipiell jedem Weibchen zugänglich ist.

Sollen Fremdverpaarungen jedoch die Fitness der Weibchen erhöhen, müssen sie einen Nutzen in Form verbesserter Nachkommenqualität mit sich bringen. „Gute Gene-Modelle“ gehen davon aus, dass Weibchen Fremdkopulationen mit Männchen eingehen, die von höherer genetischer Qualität sind als ihr Sozialpartner. Genetische Qualität kann hierbei entweder absolut verstanden werden, d.h. als bessere Überlebensfähigkeit oder verstärkte Attraktivität für das andere Geschlecht (die dann einen vergleichsweise hohen Fortpflanzungserfolg mit sich bringt), oder relativ, d.h. Weibchen bevorzugen Männchen, deren Genom mit dem eigenen genetisch kompatibler ist (was i.a. mit einer geringen genetischen Ähnlichkeit einhergeht). In beiden Fällen sollten die betreffenden Nachkommen jedoch von den „besseren“ väterlichen Genen profitieren, was sich z.B. in einer gesteigerten Lebensfähigkeit bzw. einem höheren Fortpflanzungserfolg äußern könnte.

Im Rahmen meiner Dissertation wurden einige spezifische Voraussagen geprüft, die sich aus „Gute Gene-Modellen“ ableiten lassen. Wären die Fremdkopulationspartner beispielsweise von absolut höherer genetischer Qualität als der jeweilige Sozialpartner, so sollten nicht nur ihre Nachkommen, sondern auch sie selbst eine höhere Überlebenswahrscheinlichkeit aufweisen. Es ließ sich jedoch weder ein Zusammenhang zwischen dem Ausmaß von Fremdvaterschaft und der Überlebenswahrscheinlichkeit der Männchen feststellen, noch unterschied sich die Überlebenswahrscheinlichkeit der genetischen und sozialen Väter außerhalb des Paarbundes gezeugter Jungvögel (die genetischen Väter konnten mit Hilfe eines computergestützten standardisierten Vergleichs von Fingerprint-Gelen bislang für 68 % der Nestlinge aus Erstbruten und 52 % der Nestlinge aus Zweitbruten des Jahres 2000 ermittelt werden). Auch hinsichtlich des Ansiedlungs- und Fortpflanzungserfolgs der Nachkommen fand sich kein Unterschied zwischen außerhalb des Paarbundes gezeugten Jungvögeln und ihren innerhalb des Paarbundes gezeugten mütterlichen Halbgeschwistern.

Die Frage, weshalb Tannenmeisen-Weibchen in der untersuchten Population so häufig Fremdverpaarungen eingehen, muss also zunächst unbeantwortet bleiben. Neben den „Gute Gene-Modellen“ gibt es alternative Erklärungsansätze, die zu untersuchen wären. So könnten Weibchen durch Fremdverpaarungen beispielsweise nicht die genetische Qualität, sondern die genetische Diversität ihrer Nachkommen erhöhen, was unter wechselnden Umweltbedingungen möglicherweise von Vorteil wäre. Zumindest bei einigen Vogelarten wurden zudem auch direkte Vorteile von Fremdkopulationen nachgewiesen (z.B. die Nutzung des Territoriums des Kopulationspartners zur Nahrungssuche). Schließlich könnten Fremdverpaarungen bei Tannenmeisen auch primär eine Strategie der Männchen darstellen, da diese die Zahl ihrer Nachkommen so direkt erhöhen können.

Auch wenn Fremdverpaarungen den Weibchen in der untersuchten Population an sich offenbar keinen deutlichen Fitnessvorteil in Form einer verbesserten Qualität der Nachkommen verschaffen, könnten Tan-

nenmeisen-Weibchen ihre Fitness eventuell dennoch steigern, nämlich durch eine adaptive Manipulation des Geschlechterverhältnisses ihrer Nachkommen. Im Falle eines unterschiedlichen Fitnessgewinns durch Söhne und Töchter sollten Weibchen darauf selektiert werden, unter gewissen Bedingungen bevorzugt Nachkommen des „wertvolleren“ Geschlechts zu produzieren. In der untersuchten Population kann der reproduktive Wert von Männchen den von Weibchen übersteigen, da die außergewöhnlich hohen Fremdvaterschaftsraten die Varianz im männlichen Fortpflanzungserfolg vervielfachen. Mit sexuell attraktiven Männchen verpaarte Weibchen sollten somit Söhne begünstigen – vorausgesetzt, männliche Attraktivität weist eine erbliche Komponente auf. Weiterhin sollten außerhalb des Paarbundes gezeugte Nachkommen mit höherer Wahrscheinlichkeit männlich sein, falls Weibchen Fremdverpaarungen mit attraktiveren Männchen eingehen.

Mit Hilfe einer PCR-basierten molekularen Methode zur Geschlechtsbestimmung der Nestlinge konnte jedoch nachgewiesen werden, dass weibliche Tannenmeisen das Geschlechterverhältnis ihrer Nachkommen weder in bezug auf Vaterschaft noch in Antwort auf andere analysierte Parameter verschoben. Das ausgeglichene Geschlechterverhältnis könnte eine Folge physiologischen Unvermögens sein (d.h. die Weibchen sind möglicherweise gar nicht in der Lage, das Geschlecht einzelner Eier „gezielt“ – z.B. in Abhängigkeit von der Vaterschaft – zu manipulieren), oder auf das Fehlen eines entsprechenden Selektionsdrucks zurückgehen. Da in der untersuchten Population bislang kein genetischer Nutzen weiblicher Fremdverpaarungen im Sinne von „Gute Gene-Modellen“ nachgewiesen werden konnte, bleibt zudem fraglich, inwieweit eine Abstimmung des Geschlechts der Nachkommen auf deren Vaterschaft tatsächlich adaptiv wäre.

Die der (in englischer Sprache verfassten) Dissertation zugrunde liegenden Projekte wurden von der Graduiertenförderung der TU Braunschweig sowie von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Lu 572/2) finanziell unterstützt. Die für die Blutentnahme notwendigen Genehmigungen lagen vor (Nr. 509f-42502-46).